

DOI: 10.26565/2075-5457-2023-40-5
УДК: 581.14:581.19:58.071:633.34.631847.211

Вплив генотипу та бактеризації на ріст, розвиток та вміст розчинних вуглеводів у ізогенних за *E*-генами ліній сої культурної

Д.В. Глушач, [В.В. Жмурко](#), О.О. Авксентьева

Важливими факторами регуляції процесів росту та розвитку рослин є фотоперіод, який впливає на перехід від вегетативної до генеративної стадії розвитку, та взаємодія «рослина-мікроорганізм», що впливає на метаболічний статус рослинного організму. Метою роботи було визначити вплив генотипу *Glycine max* (L.) Merr. і попередньої бактеризації насіння вірулентним та активним штамом *Bradyrhizobium japonicum* 634b на ріст і розвиток рослин, а також вміст розчинних вуглеводів в листках ізогенних за *E*-генами ліній у польових умовах. Рослинним матеріалом слугували майже ізогенні лінії (NILs) сої культурної, у яких гени *E1*, *E2* та *E3* знаходяться в різному алейному стані. Стерильне насіння попередньо обробляли дистильованою водою (контроль) та суспензією клітин *Bradyrhizobium japonicum* 634b (дослід). Рослини вирощували в умовах природного довгого дня (в межах Харкова – 16 годин). Ріст та розвиток сої культурної оцінювали за фенологічними спостереженнями, морфометричними показниками, які фіксували у стадії розвитку V3 та V5, відносною швидкістю росту (RGR) та у ті ж самі фази визначали вміст розчинних форм – моно- та олігосахаридів. Розраховували силу дії досліджуваних факторів – генотипу, бактеризації та їх взаємодії. Результати дослідів та розрахунок сили дії фактору показали, що генотип ізолінії максимального впливає на схожість насіння, фенологічний розвиток рослин та тривалість фази VE-R1, ріст кореневої системи у фази V3 та V5, а також вміст моносахаридів за формування взаємодії «рослина-мікроорганізм». Сила дії фактору бактеризації найбільшою мірою позначається на RGR, розвитку пагону та вмісті олігосахаридів в листках NILs у фази V3 та V5. Серед досліджених ізоліній мінімальною чутливістю до дії бактеризації характеризувалася ізолінія L 80-5879, у генотипі якої ген *E1* (репресор цвітіння) знаходиться у домінантному стані. Виявлено, що взаємодія факторів наявності бактеризації та генотипу ліній істотно не впливає на тривалість фази сходи-цвітіння та довжину пагону та коренів. Отримані результати доводять, що гени *E*-серії, які детермінують фотоперіодичну чутливість рослин сої культурної, також опосередковано можуть приймати участь у становленні взаємодії «рослина-мікроорганізм».

Ключові слова: *Glycine max* (L.) Merr., *Bradyrhizobium japonicum*, гени *E*-серії, ізогенні лінії, бактеризація, фенофази, біомаса, моно- та олігосахариди, взаємодія «рослина-мікроорганізм».

Цитування: Глушач Д.В., [Жмурко В.В.](#), Авксентьева О.О. Вплив генотипу та бактеризації на ріст, розвиток та вміст розчинних вуглеводів у ізогенних за *E*-генами ліній сої культурної. Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія», 2023, 40, 59–70. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2023-40-5>

Про авторів:

Д.В. Глушач – Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, майдан Свободи, 4, Харків, Україна, 61022, hlushach2019pg@student.karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0002-8085-0640>

[В.В. Жмурко](#) – Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, майдан Свободи, 4, Харків, Україна, 61022, zhmurko@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0002-3898-3087>

О.О. Авксентьева – Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, майдан Свободи, 4, Харків, Україна, 61022, avksentyeva@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0002-3898-3087>

Подано до редакції: 20.03.2023 / Прорецензовано: 12.05.2023 / Прийнято до друку: 24.05.2023

Вступ

Чутливість до фотоперіоду грає вирішальну роль для рослин в регуляції процесів росту та розвитку, визначає тривалість вегетативного та генеративного періоду і поширеність по зонах вирощування (Roeber et al., 2022). У сої культурної (*Glycine max* (L.) Merr) чутливість до фотоперіоду визначається генами *E*-серії. Вони можуть впливати на ріст та розвиток, шляхом зміни фітогормонального та метаболічного статусу рослин та детермінувати темпи розвитку і продуктивність рослин. До системи *E*-генів відносять гени від *E1* до *E9*, а також *J*, *Dt1* та *Dt2*. Загалом, їх дія направлена на репресію або активацію експресії генів *FT* (*FLOWERING LOCUS T*), що забезпечують цвітіння рослин. У сої знайдено щонайменше 10 гомологів *FT*, які розташовані у вигляді п'яти пар зчеплених генів у різних гомологічних хромосомних областях (Xu et al., 2015). Серед них лише *GmFT2a* та *GmFT5a*, що кодують специфічні транскрипційні фактори, мають вплив на цвітіння, які пов'язані зі зміною фотоперіоду. Варто зазначити, що Zhao et al. (2016) визначили, що

ген *E9* є геном *GmFT2a*, доміантний стан якого індукує цвітіння. Xia et al. (2012) виявили від'ємну кореляцію між експресією гену *E1* (доміантний стан) та генів *GmFT2a* і *GmFT5a*. Таким чином, визначена їх репресія, що фенологічно проявляється у затримці цвітіння на довгому дні. Специфічний вплив гену *E1* на довгому дні може пояснюватись контролем генів *E3* та *E4*, які кодують ізоформи фоторецептора червоного (Pr) та дальнього червоного світла (Pfr) фітохрома А (*GmPHYA3* і *GmPHYA2* відповідно). Відомо, що фітохроми виконують у рослин важливі адаптаційні функції, наприклад сприйняття різної тривалості фотоперіоду, вихід із стану спокою насіння, участь у процесах цвітіння. Доміантний стан генів *E3* та *E4* призводить до збільшення тривалості фази «сходи-цвітіння» (Tsubokura et al., 2014). Але визначено, що навіть за рецесивного стану *e3* і *e4* та доміантного стану *E1* відбувається пригнічення цвітіння (Xu et al., 2015). Ген *E2* (*GmGla*) є гомологом гену *GIGANTEA Arabidopsis thaliana* та може приймати участь в регуляції циркадного ритму рослин, контролювати настання фази цвітіння, визначати стійкість до холоду та посухи. З'ясовано, що доміантний стан *E2* призводить до репресії *GmFT2a*, що фенологічно виявляється у затримці цвітіння на довгому дні (Tsubokura et al., 2014; Mishra, Panigrahi, 2015; Охримович та ін., 2020).

В залежності від реакції на фотоперіод розрізняють декілька груп рослин: що зацвітають на короткому дні (8–9 год) – короткоденні (КДР); що зацвітають на довгому дні, більш ніж 16 год, – довгоденні (ДДР); та фотоперіодично нечутливі (нейтральні) (НДР). Соя є факультативно короткоденною рослиною, тобто здатна зацвітати як на короткому дні, так і на довгому дні, але із затримкою у розвитку (Taniguchi et al., 2020). Незалежно від фотоперіодичної реакції, рослини перебувають у взаємодії з факторами навколишнього середовища, у тому числі і з ґрунтовими мікроорганізмами. Деякі мікроорганізми завдяки своїм фізіолого-біохімічним особливостям можуть вступати у взаємодію з рослинами, забезпечуючи їх мінеральними речовинами, підвищуючи їх стійкість до патогенів, позитивно впливаючи на їх ріст та розвиток. Ці бактерії відносять до групи рістстимулюючих – PGPR (Backer et al., 2018). Багато мікроорганізмів із групи PGPR здатні до фіксації азоту – біологічного процесу, під час якого атмосферний азот відновлюється до амоніаку. Таким чином, бактерії забезпечують рослини фізіологічно активною формою азоту. Найбільш активний вплив бактерій на ріст та розвиток сої культурної (*Glycine max* (L.) Merr) спостерігається під час взаємодії із симбіотичними діазототрофами (пор. *Rhizobiales*) (Hayat et al., 2012). Відомо, що за розвиток взаємодії «рослина-мікроорганізм» відповідають гени як рослини, так і бактерій. Так, було встановлено, що у відповідь на кореневі екsudати рослин відбувається зміна транскриптому симбіонтів. З диференційно експресованих генів 35% залежали від генотипу симбіонту, 16% – від генотипу рослини, а 29% – від взаємодії симбіонта і генотипу рослини (Fagorzi et al., 2021). Тому різні фактори, в тому числі і фотоперіод, можуть впливати на експресію тих чи інших генів, які можуть позначатися на відносинах «рослина-мікроорганізм», що, в свою чергу, впливає на ріст та розвиток рослин. За даними бази SoyBase (<https://www.soybase.org>), у 6 хромосомі (група зчеплення C2) знайдено локуси кількісних ознак (QTLs), які асоціюють зі зміною довжини, об'єму і площі коренів за інокуляції представниками пор. *Rizobiales* та кількістю і вагою сформованих бульбочок. Так, відомі *qRA-C2*, який знаходиться між маркерами Satt286 та Satt289 (101.75 та 112.34 cM відповідно), та *qBNF-C2*, який знаходиться між маркерами Satt281 та Satt286 (40.29 та 101.75 cM відповідно). Згідно Yang et al. (2019), вони можуть пояснювати варіативність кількісних показників архітектури коренів та біологічної фіксації азоту відповідно. Також у 6 хромосомі знайдено QTLs, що асоційовані з чутливістю до фотоперіоду. Так, відомі QTLs, які знаходяться між Satt286 та Satt205 (101,75 та 112.18 cM відповідно), з якими пов'язані варіації кількості днів переходу до фенофаз R1, R3 та R7 за різної довжини дня, а також затримка цвітіння на довгому дні (Tasma et al., 2001). Оскільки відстані QTLs, які асоціюють з ефектами інокуляції та чутливістю до фотоперіоду, перехреснюються, можна припускати взаємодію генів, що знаходяться в цих локусах. Прямих доказів таких взаємодій поки не виявлено. Непрямим доказом цих взаємодій є робота Жмурка та Попової (2014), які визначили збільшення нітрогеназної активності (НА) бульбочок сої культурної, що вирощена на довгому дні, у порівнянні з НА бульбочок сої, що вирощена на короткому дні. Schogolev, Raievska (2021) у своїй роботі показали відмінність у швидкості утворення бульбочок ізогенних ліній сої, у яких відрізняється алельний стан гену *E1* за інокуляції *Bradyrhizobium japonicum 634b* та дефіциту азоту. У попередніх дослідженнях нами було показано збільшення кількості білка за умов бактеризації у ліній, які мають ген *E3* у доміантному стані, що можливо пов'язано із активуючою дією фітохрому А на транскрипційний фактор HY5 (Глушач та ін., 2022).

Враховуючи вищезазначене, метою дослідження було визначити вплив генотипу та бактеризації *Bradyrhizobium japonicum* на процеси росту, розвитку та вміст моно- і олігосахаридів у листках ізогених за *E*-генами ліній сої культурної за взаємодії «рослина-мікроорганізм» у польових умовах.

Матеріал і методи дослідження

У роботі використовували майже ізогенні лінії (NILs) за генами фотоперіодичної чутливості (*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 станом одного або більше локусів. Тому вони є зручним модельним об'єктом для вивчення контролю генами *E*-серії фізіолого-біохімічних процесів у відповідь на фотоперіод. Для експерименту були вибрані лінії, у яких гени *E1*, *E2* та *E3* знаходяться в різному алельному стані (табл. 1). Енергія проростання насіння в усіх лініях була однаковою – 99%.

Таблиця 1. Ізогенні за генами контролю фотоперіодичної чутливості лінії сої, створені у генотипі сорту Clark (NILs)

Table 1. Isogenic by photoperiodic sensitivity genes soybean lines, created on base of Clark variety (NILs)

Лінія	Генотип (Tasma, Shoemaker, 2003)	Фотоперіодична реакція
Сорт Clark	<i>e1E2E3(E4e5E7)</i>	КДР
L80-5879	<i>E1e2e3(E4e5E7)</i>	КДР
L63-3117	<i>e1e2E3(E4e5E7)</i>	НДР
L71-920	<i>e1e2e3(E4e5E7)</i>	НДР

Інокуляцію проводили штамом *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b, який був наданий Інститутом сільськогосподарської мікробіології та агропромислового виробництва НААН України, м. Чернігів. Цей штам є активним, вірулентним та є об'єктом багатьох досліджень (Мельникова, Коць, 2019). Для отримання накопичувальної культури бактерії вирощували на середовищі для повільнорослих бульбочкових бактерій на гороховому відварі наступного складу (г/л): сахароза – 5; глюкоза – 10; (NH₄)₂SO₄ – 1; KH₂PO₄ – 0,5; K₂HPO₄ – 0,5; MgSO₄·7H₂O – 0,2; CaCO₃ – 0,2; NH₄MoO₄ – 0,05; відвар гороху (100 г гороху варити в 1 л водопровідної води 30–40 хвилин), агар – 12, рН=6,8, режим стерилізації – 1 атм, 30 хвилин (Козар та ін., 2012).

Для бактеризації отримували суспензію клітин шляхом відмивки розчином NaCl (0,8%) накопичувальної культури на твердому середовищі.

Дизайн дослідження. 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. Перед сівбою насіння стерилізували розчином 10% перекису водню протягом 30 хв. Після чого половину насіння з кожної лінії інокулювали суспензією бактерій кількістю 10⁸ клітин/мл з розрахунку 300 тисяч клітин на насінину (дослід). Кількість клітин визначали фотометрично на КФК-2М за показником оптичної щільності розчину при 600 нм. Калібрувальний графік будували, визначаючи кількість клітин методом Віноградського-Шульгіна-Бріда (Постой, 2021). Іншу половину насіння обробляли стерильною дистильованою водою (контроль). 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). Під час вирощування проводили фенологічні спостереження: схожість та настання фази цвітіння. У фазі третього справжнього листка (V3) та п'ятого справжнього листка (V5) визначали морфометричні параметри: довжину надземної та підземної частини. 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.

Екстракція та визначення цукрів. Вміст відновних цукрів визначали мікрометодом, в основі якого лежить реакція з фериціанідом калію K₃[Fe(CN)₆] (Авксентьева та ін., 2018). Для цього вуглеводи подвійно екстрагували із сухого фіксованого матеріалу (усереднена проба) 80% етиловим спиртом

на водяній бані при 70°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°C протягом 15 хв. Після охолодження до розчину додавали 2 мл розчину сірчаноокислого 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 1M HCl. Отриманий розчин нейтралізували 1M NaOH та визначали в ньому загальний вміст цукрів вищезазначеним методом. За кількість олігосахаридів приймали різницю між загальним вмістом цукрів та кількістю моносахаридів.

Визначення відносної швидкості росту (RGR). Для визначення RGR рослини, відібрані у певні фази росту, висушували до сухого стану та зважували. Показник відносної швидкості росту (RGR) розраховували за формулою:

$$RGR (g/(g \cdot day)) = (\ln(W_2) - \ln(W_1)) / (t_2 - t_1)$$

де W_2 та W_1 – маса сухої речовини рослини в момент часу t_2 та t_1 (Hunt, 2017).

Статистичний аналіз даних. Отримані дані перевіряли на нормальний розподіл шляхом розрахунку критерія Шапіро-Уїлка. Для з'ясування відмінностей між отриманими даними використовували двофакторний дисперсійний аналіз з розрахунком сили впливу факторів (генотип та бактеризація та їх взаємодія) на показники (h^2) (табл. 2, Атраментова, Утевська, 2008).

Таблиця 2. Розраховані сили дії факторів (генотип, бактеризація та їх взаємодія) на фенологічні, морфометричні та біохімічні показники

Table 2. Calculated values of factors strength (genotype, bacterization and their interaction) that influence phenological, morphometric and biochemical indicators

Фактори	Схожість	Тривалість фази VE-R1	RGR	Довжина коренів		Довжина пагону		Вміст моносахаридів		Вміст олігосахаридів	
				V3	V5	V3	V5	V3	V5	V3	V5
Генотип	35,4	96,0	13,1	21,5	26,1	31,2	9,4	53,7	32,6	19,3	7,28
Бактеризація	□	□	54,2	9,7	9,7	□	57,8	31,9	33,4	34,6	18,2
Генотип · Бактеризація	12,7	□	29,6	□	□	□	□	8,9	29,0	30,3	2,2

Результати та обговорення

Схожість, тривалість вегетативної фази та морфометричні параметри

Згідно з отриманими результатами, як за інокуляції ризобіями, так і в контролі, найнижчу схожість серед усіх ліній спостерігали у рослин лінії L63-3117, що, вірогідно, визначено генотиповими особливостями. Так, у генотипі цієї лінії визначається домінуючий стан гену *E3* (табл. 1). Відомо, що домінуючий стан цього гену (*GmPhyA2*) кодує функціональний білок фітохрому А – фоторецептор червоного (R) та дальнього червоного світла (FR). Припускаємо, що причиною низької схожості лінії L63-3117 є погодні умови, в яких проростало насіння. За спостереженнями, в кінці травня – першої половини червня 2021 року була прохолодна погода (середня температура вдень – 12–24°C та вночі – 9–15°C), причиною якої були похмурність та сильні дощі (70 мм/міс). Для *Arabidopsis thaliana* було визначено, що фітохром А репресує проростання насіння в холодних умовах (при 16°C) (Dechaïne et al., 2009). Важливо також і те, що при похмурій погоді зменшується співвідношення R/FR (тобто збільшується частка дальнього червоного світла), що також може вплинути на деактивацію фітохрому А.

У рослин сорту Clark спостерігали відсутність впливу бактеризації, порівняно з контролем. Варто зазначити, що в генотипі сорту Clark присутній домінуючий стан генів *E2* та *E3*. Вірогідно, ефект дії гену *E2* або його взаємодія з *E3* не призводить до загального зниження схожості, як у лінії L63-3117. У лінії L80-5879 у домінуючому стані знаходиться ген *E1*. Для цієї лінії за бактеризації спостерігали неістотне збільшення показника схожості насіння рослин.

Насіння ліній L71-920 відреагувало від'ємно на інокуляцію *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b. Саме у цій лінії наявні гени *e1, e2* та *e3* у рецесивному стані. Варто зазначити, що ці гени у рецесивному стані кодують нефункціональні білки (Liu et al., 2020). Таким чином, знімається репресія із гену *GmFT2a* (*FLOWERING LOCUS T*), що виконує роль інтегратора сигналів і забезпечує цвітіння. Але, окрім того, цей ген може приймати участь і в інших важливих процесах, в тому числі і проростанні насіння. Це було виявлено на модельному об'єкті *Arabidopsis thaliana* (Chen et al., 2021).

Таким чином, можемо припустити, що за бактеризації насіння сої культурної ген *GmFT2a* є важливим для становлення взаємодії «рослина-мікроорганізм» і визначальним чином впливає на схожість рослин за бактеризації.

Таблиця 3. Вплив *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b на схожість насіння ізогенних за E-генами ліній сої культурної (NILs) та тривалість фази VE-R1

Table 3. *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b influence on seed germination of isogenic by E-genes soybean lines (NILs)

Лінія	Схожість насіння, % ($X \pm Sd$, $n=8$)		Тривалість фази VE-R1 (діб, $X \pm Sd$, $n=8$)	
	Контроль	Бактеризація	Контроль	Бактеризація
Clark	81,67 \pm 9,26	75,83 \pm 9,39	67,00 \pm 2,94	68,00 \pm 1,83
L80-5879	81,67 \pm 9,92	89,17 \pm 7,07	58,50 \pm 2,89	58,25 \pm 3,20
L63-3117	66,67 \pm 3,56	71,67 \pm 8,26	52,75 \pm 2,50	50,25 \pm 2,06
L71-920	85,00 \pm 6,67	75,83 \pm 3,93*	37,50 \pm 1,91	35,75 \pm 2,22

Примітка: * різниця між варіантами значуща при $p \leq 0,05$.

Note: * difference between the variants is significant at $p \leq 0.05$.

Дійсно, з розрахованої сили дії фактору, можна зробити висновок, що найбільший вплив на схожість рослин має генотип ($h^2=35,4\%$, $p < 0,05$) та взаємодія генотипу і бактеризації (12,7%, $p < 0,05$). Бактеризація окремо має неістотний вплив.

Затримка цвітіння (збільшення тривалості вегетативної фази сходи-цвітіння VE-R1) є визначальним показником поширеності рослин по зонах вирощування, тобто конститутивною екологічною властивістю. Таким чином, ознака тривалості вегетативної стадії має вузьку норму реакції, вплив на яку біотичними факторами, в тому числі і взаємодією з мікроорганізмами, може бути неістотним. Це підтверджують отримані нами результати. Істотний вплив має тільки генотип ліній (сила впливу $h^2=96,0\%$, $p < 0,05$). Таким чином, отримані результати (табл. 3) підтверджують роль генів *E1*, *E2* та *E3* у визначенні тривалості вегетативної фази.

На довжину коренів на стадії розвитку V3 та V5 за нашими результатами сильніший вплив має генотип ліній (V3: $h^2=21,5\%$, $p < 0,05$; V5: $h^2=26,1\%$, $p < 0,05$), ніж фактор бактеризації (V3: $h^2=9,7\%$, $p < 0,05$; V5: $h^2=9,7\%$, $p < 0,05$). Але взаємодія цих факторів істотного впливу не має. Так, на стадії розвитку V3 істотне підвищення у варіанті з бактеризацією спостерігаємо тільки для лінії L71-920, а на стадії розвитку V5 – істотне зниження у лінії L80-5879 (табл. 4).

Wang et al. (2021) довели, що продукти експресії генів *GmFT2a* та *GmSTF3*, які є ортологами гену *HY5*, можуть приймати участь в ініціації формування бульбочок при встановленні взаємодії з ризобіями. Таким чином, цей процес може бути світлоіндукованим (найбільша залежність від синього спектру). Автори запропонували гіпотезу, що під дією світла *GmSTF3* та *GmFT2a* транспортуються в корені. Під час встановлення взаємодії з бактеріями останні (за рахунок Nod-факторів) активують Ca^{2+} /кальмодулін залежну кіназу, яка фосфорилує *GmSTF3*, що утворює комплекс із *GmFT2a*. Як і *HY5*, *GmSTF3* є транскрипційним фактором, який відносять до сімейства bZIP. Цей транскрипційний фактор ініціює експресію генів *NIN* (*NODULE INCEPTION*), який посилює експресію інших транскрипційних факторів: *NF-YA1* та *NF-YB1*. Це сімейство білків ядерної локалізації, які, за літературними даними, у коренях беруть участь у формуванні бульбочок за рахунок експресії генів, що регулюють клітинний цикл (Shrestha et al., 2021). Але, окрім того, ці транскрипційні фактори є позитивними регуляторами генів синтезу ауксинів, які, по-перше, впливають на органогенез бульбочок, а по-друге, прямо впливають на ріст коренів (Wang et al., 2021). Таким чином, збільшення довжини коренів у лінії L71-920 є припустимим, адже гени, що репресують експресію *GmFT2a*, знаходяться у рецесивному стані, у той час як у лінії L80-5879 ген *E1* (репресор) – у домінантному.

Різний вплив мають генотип та бактеризація на довжину пагону. Так, розраховано, що у фазу розвитку V3 доведений вплив здійснює тільки фактор бактеризації ($h^2=31,2\%$, $p<0,05$). У цю фазу за бактеризації спостерігається значне збільшення довжини пагону для сорту Clark та лінії L63-3117.

Варто зазначити, що у стадію V3 саме у цих лініях в контрольному варіанті найменша довжина пагону серед усіх ліній. Тільки за бактеризації довжина пагону збільшується до значень інших ліній. Також саме у сорту Clark та лінії L63-3117 ген *E3* знаходиться у домінантному стані. Вірогідно, *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 643b позитивно впливає на довжину пагону за рахунок непрямой зміни фітогормонального статусу рослин, що обумовлюється дією фітохрому А.

Таблиця 4. Вплив *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b на довжину коренів та пагону ізогенних за *E*-генами ліній сої культурної (NILs)

Table 4. *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b influence on root and shoot length of isogenic by *E*-genes soybean lines (NILs)

Лінія	Стадія розвитку – V3		Стадія розвитку – V5	
	Контроль	Бактеризація	Контроль	Бактеризація
Довжина коренів, см ($X \pm Sd$, $n=10$)				
Clark	15,40±2,19	16,80±2,59	20,80±3,63	17,60±2,88
L80-5879	12,20±1,64	13,60±2,30	17,20±1,30	14,60±1,82*
L63-3117	13,70±3,03	14,20±3,70	16,80±3,03	13,80±3,56
L71-920	11,20±1,30	14,80±2,39*	14,60±2,61	16,00±2,55
Довжина пагону, см ($X \pm Sd$, $n=10$)				
Clark	24,40±3,44	29,80±1,92*	44,40±4,20	32,10±1,34*
L80-5879	28,40±3,05	31,20±4,02	42,94±5,53	37,70±1,30
L63-3117	25,60±1,34	32,20±3,77*	39,70±1,30	31,40±2,61*
L71-920	29,00±3,39	30,60±1,52	42,00±3,89	34,30±2,91*

Примітка: * різниця між варіантами значуща при $p \leq 0,05$.

Note: * difference between the variants is significant at $p \leq 0.05$.

У фазу V5 на довжину пагону, за нашими розрахунками, впливають фактори генотипу ліній ($h^2=9,4\%$, $p<0,05$) та бактеризації ($h^2=57,8\%$, $p<0,05$). Проявляється цей вплив у зменшенні довжини пагону бактеризованих ліній L63-3117 та L71-920, а також сорту Clark, у порівнянні з варіантом без обробки. Але варто зазначити, що показники довжини пагону за умов бактеризації у зазначених ліній у фазу V5 є на рівні значень у фазу V3. Вірогідно, що попередня бактеризація вірулентним активним штамом *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 643b призводить до більш стрімкого збільшення біомаси, що спостерігаємо у фазу V3, а далі збільшення біомаси лімітується розвитком взаємовідносин. Адже утворені бульбочки потрібно забезпечувати вуглеводами, і тому потік речовин змінюється із накопичення біомаси на забезпечення функціонування симбіотичних структур.

Вміст моно- та олігосахаридів в листках ізогенних ліній сої культурної

Цукри – речовини, які є джерелом вуглецю для побудови біомаси рослинного організму. Також вони можуть свідчити про енергетичний статус рослини. Особливо це стосується олігосахаридів, у тому числі головного транспортного вуглевода рослин – сахарози. Розчинні вуглеводи можуть включатися в різні метаболічні шляхи та приймати участь в трансдукції сигналів. Наприклад, відомо, що трегалоза-6-фосфат необхідна для переходу до генеративної фази розвитку рослини (Wahl et al., 2013). Моно- та олігосахариди також необхідні для функціонування симбіотичної взаємодії з ризобіями, адже утворювані симбіосоми є потужними акцепторами транспорту вуглеводів (Hennion et al., 2019; Lepetit, Brouquisse, 2023).

Відомо, що вміст вуглеводів залежить в першу чергу від роботи асиміляційного апарату листків та ферментів, що синтезують олігоцукри із моносахаридів. По-друге, їх вміст залежить від умов навколишнього середовища та навантаження стресових факторів. По-третє, їх вміст залежить від метаболічних процесів, що керуються добовими ритмами. Так, одним із генів, що керує циркадним годинником, є ген *E2* (*GmGla*). Інший ген – *GmFT2a* може впливати на транспорт сахарози, індукуючи транскрипцію генів відповідних переносників – *SWEET10* (Andrés et al., 2020). Відомі також ефекти

впливу бактеризації на вміст цукрів в рослинах (Chitra, 2014). Але детальних механізмів цього впливу не виявлено.

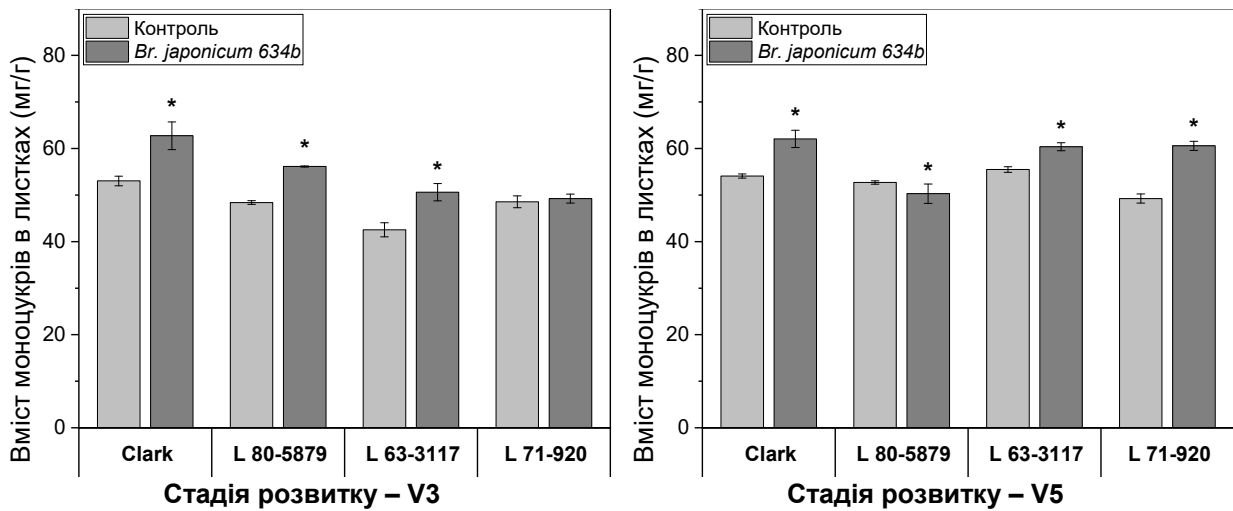


Рис. 1. Вплив *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b на вміст моносахаридів в листках ізогенних за *E*-генами ліній сої культурної (NILs)
Fig. 1. *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b influence on monosaccharide content in leaves of isogenic by *E*-genes soybean lines (NILs)

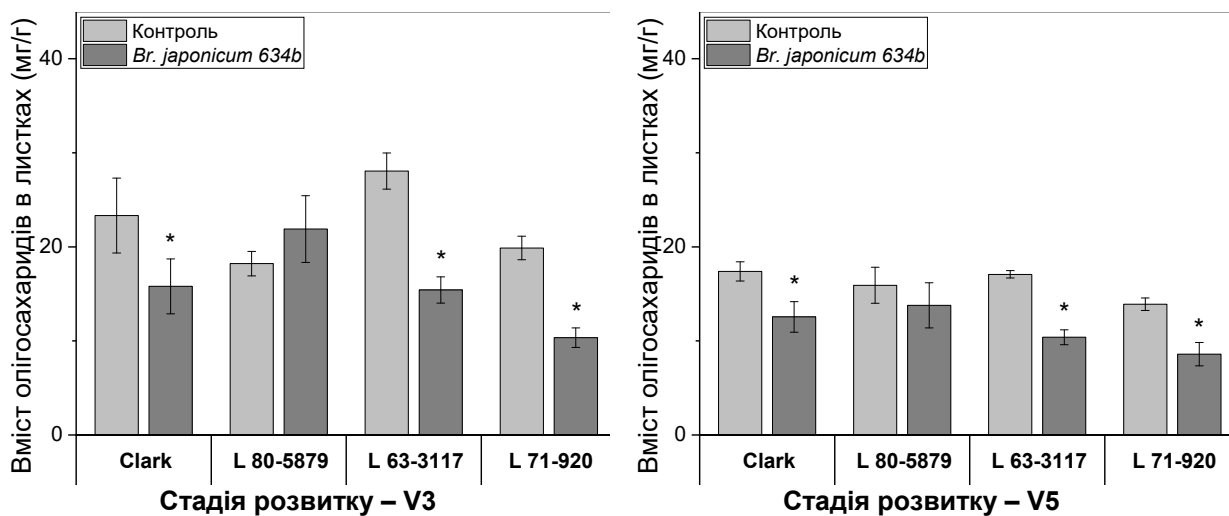


Рис. 2. Вплив *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b на вміст oligosaccharides в листках ізогенних за *E*-генами ліній сої культурної (NILs)
Fig. 2. *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b influence on oligosaccharides content in leaves of isogenic by *E*-genes soybean lines (NILs)

Примітка: * різниця між варіантами значуща при $p \leq 0,05$.
Note: * difference between the variants is significant at $p \leq 0.05$.

За нашими результатами, вміст моносахаридів в листках бактеризованих ліній L80-5879, L63-3117 та сорту Clark у фазу V3 був істотно більшим, ніж у варіанті без бактеризації (рис. 1). У фазу V5 вміст моносахаридів в листках бактеризованої лінії L80-5879 був нижче, ніж у варіанті без інокуляції. В інших лініях, в тому числі і L71-920, вміст моносахаридів в листках за бактеризації був більшим, ніж у контролі. За розрахунками, на вміст моносахаридів в листках рослин на стадії V3 та V5 має вплив як генотип ліній (V3: $h^2=53,7\%$, $p < 0,05$; V5: $h^2=32,6\%$, $p < 0,05$) та бактеризація (V3: $h^2=31,9\%$,

$p < 0,05$; $V5: h^2 = 33,4\%$, $p < 0,05$), так і взаємодія цих факторів ($V3: h^2 = 8,9\%$, $p < 0,05$; $V5: h^2 = 29,0\%$, $p < 0,05$).

Щодо олігосахаридів, то у фазі розвитку $V3$ та $V5$ бактеризація призводила до істотного зменшення вмісту олігосахаридів у всіх лініях, окрім L80-5879 (рис. 2). Варто зазначити, що у фотоперіодично нейтральних лініях L63-3117 та L71-920 за бактеризації відносно контролю зменшення олігосахаридів відбулось на 45,1% та 47,9% відповідно на стадії $V3$, а у фазу $V5$ – на 39,1% та 38,2%. Цікавим також є те, що бактеризація не має істотної дії на вміст олігосахаридів у лінії, яка має ген *E1* (L80-5879) у доміантному стані. Можливо, це пов'язано з репресією гену *GmFT2a*, який бере участь в ініціації формування бульбочок та активації транскрипції генів переносників сахарози. Розрахунки свідчать про те, що на вміст олігосахаридів в листках рослин на стадії $V3$ та $V5$ має вплив як генотип ліній ($V3: h^2 = 19,3\%$, $p < 0,05$; $V5: h^2 = 7,28\%$, $p < 0,05$) та бактеризація ($V3: h^2 = 34,6\%$, $p < 0,05$; $V5: h^2 = 18,2\%$, $p < 0,05$), так і взаємодія цих факторів ($V3: h^2 = 30,3\%$, $p < 0,05$; $V5: h^2 = 2,2\%$, $p < 0,05$). Можливо, зменшення кількості олігосахаридів в листках за умови бактеризації пов'язано з транспортуванням їх у корені для забезпечення енергетичних потреб симбіосом.

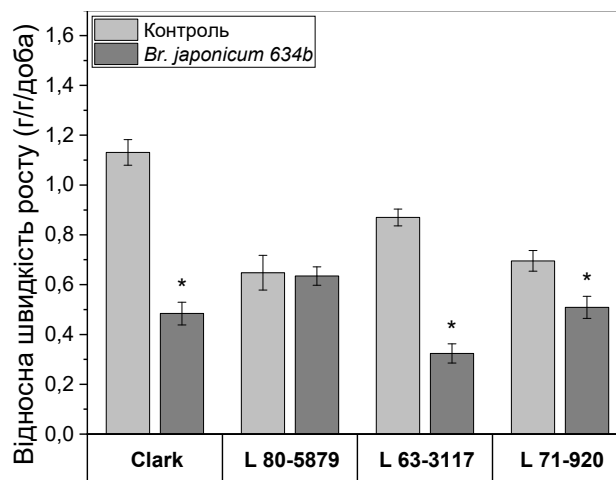


Рис. 3. Вплив *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b на відносну швидкість росту ізогенних за *E*-генами ліній сої культурної (NILs)

Fig. 3. *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) 634b influence on relative growth rate of isogenic by *E*-genes soybean lines (NILs)

Примітка: * різниця між варіантами значуща при $p \leq 0,05$.

Note: * difference between the variants is significant at $p \leq 0.05$.

Швидкість накопичення біомаси за умов бактеризації

Досліджувані морфометричні параметри не характеризують в повному обсязі накопичення біомаси та вплив досліджуваних факторів на швидкість цього процесу. Показником, за яким можна оцінити швидкість накопичення біомаси, є відносна швидкість росту (RGR), що визначає швидкість накопичення новоутвореної сухої біомаси на одиницю вже сформованої за певний період часу (Hunt, 2017). Згідно з отриманими результатами бактеризація насіння сої культурної призводить до зменшення відносної швидкості росту у всіх лініях, окрім лінії L80-5879, що має ген *E1* в доміантному стані (рис. 3). Таку ж тенденцію ми спостерігали у фазу $V3$ та $V5$, при аналізі вмісту олігосахаридів в листках рослин. Тобто отримані результати доповнюють наше припущення, що за бактеризації відбувається інтенсивний транспорт олігоцукрів у корені для забезпечення взаємовідносин з ризобіями. Варто зазначити, що за розрахунками на відносну швидкість росту головним чином впливає фактор бактеризації ($h^2 = 54,2\%$, $p < 0,05$) та його взаємодія з генотипом ($h^2 = 29,6\%$, $p < 0,05$). Сам генотип має дещо меншу силу дії фактору ($h^2 = 13,1\%$, $p < 0,05$).

Узагальнення

В результаті наших досліджень виявлено, що серед усіх ліній, незалежно від бактеризації, лінія L63-3117, яка має ген фітохрому А (E3) у домінантному стані, показала найнижчий результат схожості насіння. Пов'язуємо це із погодними умовами, в яких проростали рослини (відносний холод, дощ та похмурість). Саме у цих умовах, за літературними даними, фітохром А може інгібувати проростання насіння. Лінія, що має рецесивні алелі генів e1, e2 та e3 (L71-920), за умови бактеризації показала зниження схожості рослин. Пояснюємо це можливою дією гену *GmFT2a*, адже відомо про участь цього гену у проростанні насіння.

Визначено, що тривалість вегетативної фази у нашому досліді залежить виключно від генотипу ліній. Тобто фенологічні спостереження підтверджують роль генів E1, E2 та E3 у затримці цвітіння.

Збільшення розмірів коренів за бактеризації спостерігали у лінії L71-920, у якій репресори гену *GmFT2a* знаходяться у рецесивному стані. Показано, що на довжину пагону у фазу V3 впливають ризобії, що можна пояснити виділенням ними регуляторів росту рослин, які непрямо шляхом зміни фітогормонального статусу рослин збільшують біомасу. Вірогідно, така дія може бути обумовлена контролем фітохрому А, адже збільшення довжини пагону за бактеризації спостерігаємо тільки у лінії, що має ген E3 у домінантному стані. Припускаємо, що у фазу V5 ріст пагону лімітується розвитком взаємодії «рослина-мікроорганізми».

Максимальний вміст моносахаридів в листках за бактеризації спостерігали у лінії, що має ген E2 (*GmGla*) у домінантному стані. Саме цей ген приймає участь в регуляції циркадних ритмів. Загалом, за бактеризації майже в усіх лініях спостерігаємо збільшення вмісту відновних цукрів в листках рослин та зниження олігосахаридів, окрім лінії L80-5879, яка має ген E1 в домінантному стані. Відомо, що ген E1 є прямим репресором гену *GmFT2a*, який бере участь в ініціації формування бульбочок та індукує транскрипцію генів переносників сахарози *SWEET10*. Подібну тенденцію спостерігали і для показника відносної швидкості росту (RGR).

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 становлення взаємодії з мікроорганізмами.

Роботу виконано в рамках проекту фундаментального дослідження Міністерства освіти та науки України «Методологія дослідження біологічної природи фотоперіодичної чутливості рослин за використання комплексної системи генетичних, фізіологічних та біохімічних показників», номер держреєстрації 0121U111506.

Список літератури / References

- Авксентьева О.О., Жмурко В.В., Щоголев А.С., Юхно Ю.Ю. (2018). *Фізіологія та біохімія рослин – малий практикум: навчально-методичний посібник*. ХНУ імені В.Н. Каразіна. 152 с. [Avksentyeva O.O., Zhmurko V.V., Shchogolev A.S., Yukhno Yu.Yu. (2018). *Physiology and biochemistry of plants – small practical course: educational and methodological manual*. V.N. Karazin Kharkiv National University. 152 p.].
- Атраментова Л.О., Утевська О.М. (2008). *Статистичні методи в біології*. Горлівка: Ліхтар. 248 с. [Atramentova L.O., Utevska O.M. (2008). *Statistical methods in biology*. Gorlivka: Likhtar. 248 p.].
- Глушач Д., Жмурко В., Авксентьева О. (2022). Вплив бактеризації на зміну вмісту білку у листках ліній, ізогенних за генами контролю фотоперіодичної чутливості сої культурної в польових умовах. *InterConf*, 23(117), 197–208. [Hlushach D., Zhmurko V., Avksentyeva O. (2022). Influence of bacterization on protein content in leaves of soybean isogenic lines by genes of photoperiodic sensitivity control in field. *InterConf*, 23(117), 197–208.]. <https://doi.org/10.51582/interconf.19-20.07.2022.020>
- Козар С., Скорик В., Усманова Т., Євтушенко Т. (2012). Вплив стабілізаторів на ріст, життєздатність і функціональну активність *Bradyrhizobium japonicum*. *Сільськогосподарська мікробіологія*, 15, 58–70. [Kozar S.F., Skorik V.V., Usmanova T.O., Evtushenko T.A. (2012). The influence of stabilizers on the growth, viability and functional activity of *Bradyrhizobium japonicum*. *Agricultural Microbiology*, 15, 58–70.]. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.15.58-70>
- Мельникова Н.М., Коць С.Я. (2019). Вплив бульбочкових бактерій козлятника на формування і функціонування симбіозу соя – *Bradyrhizobium japonicum* 634b. *Сільськогосподарська мікробіологія*, 29, 29–36. [Melnykova N.M., Kots S.Ya. (2019). Effect of goat's-rue rhizobia on the formation and functioning of the soybean – *Bradyrhizobium japonicum* 634b symbiosis. *Agricultural Microbiology*, 29, 29–36.]. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.29.29-36>

- Охримович О., Чеботар С., Чеботар Г., Жарікова Д. (2020). Молекулярна будова *E*-генів сої та їхні функціональні мутації. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 82, 3–13. [Okhrymovych O., Chebotar S., Chebotar G., Zharikova D. (2020). Molecular structure of soybean *E*-genes and their functional mutations. *Visnyk of Lviv University. Biological series*, 82, 3–13.]. <https://doi.org/10.30970/vlubs.2020.82.01>
- Попова Ю., Жмурко В.В. (2014). Вплив тривалості фотоперіоду на азотфіксувальну активність ізогенних за генами *E* ліній сої *Glycine max* (L.) Merr. *Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія «Біологія»*, 23(1129), 21–28. [Popova Y.V., Zhmurko V.V. (2014). The nitrogen fixing activity of the soybean *Glycine max* (L.) Merr. near-isogenic by *E*-genes lines under different photoperiod. *The Journal of V.N.Karazin Kharkiv National University. Series "Biology"*, 23 (1129), 21–28.].
- Постой В.В. (2021). Отримання трансфер-фактора з лімфоцитів молозива корів та його адаптогенні властивості. Автор. дис. ... канд. вет. наук: 16.00.03 "Ветеринарна мікробіологія, епізоотологія, інфекційні хвороби та імунологія" (ветеринарні науки). Київ. 20 с. [Postoi V.V. (2021). Obtaining transfer factor from lymphocytes of bovine colostrum and its adaptogenic properties. Abstract of dissertation ... Candidate of Veterinary Sciences: 16.00.03 «Veterinary microbiology, epizootology, infectious diseases and immunology». Kyiv. 20 p.]
- Andrés F., Kinoshita A., Kalluri N. et al. (2020). The sugar transporter SWEET10 acts downstream of FLOWERING LOCUS T during floral transition of *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biology*, 20(1), 53. <https://doi.org/10.1186/s12870-020-2266-0>
- Backer R., Rokem J.S., Ilangumaran G. et al. (2018). Plant growth-promoting rhizobacteria: context, mechanisms of action, and roadmap to commercialization of biostimulants for sustainable agriculture. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1473. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01473>
- Chen F., Li Y., Li X. et al. (2021). Ectopic expression of the *Arabidopsis* florigen gene FLOWERING LOCUS T in seeds enhances seed dormancy via the GA and DOG1 pathways. *Plant J.*, 107(3), 909–924. <https://doi.org/10.1111/tpj.15354>
- Chitra K. (2014). Influence of PGPR on pigment concentration on *Glycine max* (L.) Merr. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 3, 1110–1115.
- Dechaine J.M., Gardner G., Weinig C. (2009). Phytochromes differentially regulate seed germination responses to light quality and temperature cues during seed maturation. *Plant, Cell & Environment*, 32(10), 1297–1309. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01998.x>
- Fagorzi C., Bacci G., Huang R. et al. (2021). Nonadditive transcriptomic signatures of genotype-by-genotype interactions during the initiation of plant-rhizobium symbiosis. *MSystems*, 6(1), e00974–20. <https://doi.org/10.1128/mSystems.00974-20>
- Hayat R., Ahmed I., Sheirdil R.A. (2012). An overview of Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) for sustainable agriculture. *Crop Production for Agricultural Improvement*, 557–579. https://doi.org/10.1007/978-94-007-4116-4_22
- Hennion N., Durand M., Vriet C. et al. (2019). Sugars en route to the roots. Transport, metabolism and storage within plant roots and towards microorganisms of the rhizosphere. *Physiologia Plantarum*, 165(1), 44–57. <https://doi.org/10.1111/ppl.12751>
- Hunt R. (2017). Growth analysis, individual plants. *Encyclopedia of Applied Plant Sciences*, 17, 421–429. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394807-6.00226-4>
- Lepetit M., Brouquisse R. (2023). Control of the rhizobium-legume symbiosis by the plant nitrogen demand is tightly integrated at the whole plant level and requires inter-organ systemic signaling. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1114840. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1114840>
- Liu L., Song W., Wang L. et al. (2020). Allele combinations of maturity genes *E1-E4* affect adaptation of soybean to diverse geographic regions and farming systems in China. *PLOS ONE*, 15(7), <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0235397>
- Mishra P., Panigrahi K.C. (2015). GIGANTEA – an emerging story. *Frontiers in Plant Science*, 6(8), 1–15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00008>
- Roeber V.M., Schmölling T., Cortleven A. (2022). The photoperiod: handling and causing stress in plants. *Frontiers in Plant Science*, 12, 781988. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.781988>

- Schogolev A.S., Raievska I.M. (2021). Role of nitrogen deficiency on growth and development near isogenic by *E* genes lines of soybean co-inoculated with nitrogen-fixing bacteria. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 12(2), 326–334. <https://doi.org/10.15421/022144>
- Shrestha A., Zhong S., Therrien J. et al. (2021). *Lotus japonicus* nuclear factor YA1, a nodule emergence stage-specific regulator of auxin signalling. *The New Phytologist*, 229(3), 1535–1552. <https://doi.org/10.1111/nph.16950>
- Taniguchi T., Murayama N., Ario N. et al. (2020). Photoperiod sensing of leaf regulates pod setting in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). *Plant Production Science*, 23(3), 360–365. <https://doi.org/10.1080/1343943X.2019.1709512>
- Tasma I.M., Shoemaker R.C. (2003). Mapping flowering time gene homologs in soybean and their association with maturity loci. *Crop Science*, 43(1), 319–328. <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.3190>
- Tasma I.M., Lorenzen L.L., Green D.E., Shoemaker R.C. (2001). Mapping genetic loci for flowering time, maturity, and photoperiod insensitivity in soybean. *Molecular Breeding*, 8(1), 25–35. <https://doi.org/10.1023/a:1011998116037>
- Tsubokura Y., Watanabe S., Xia Z. et al. (2014). Natural variation in the genes responsible for maturity loci *E1*, *E2*, *E3* and *E4* in soybean. *Annals of Botany*, 113(3), 429–441. <https://doi.org/10.1093/aob/mct269>
- Wahl V., Ponnu J., Schlereth A. et al. (2013). Regulation of flowering by trehalose-6-phosphate signaling in *Arabidopsis thaliana*. *Science*, 339(6120), 704–707. <https://doi.org/10.1126/science.1230406>
- Wang T., Guo J., Peng Y. et al. (2021). Light-induced mobile factors from shoots regulate rhizobium-triggered soybean root nodulation. *Science*, 374(6563), 65–71. <https://doi.org/10.1126/science.abh2890>
- Xia Z., Watanabe S., Yamada T. et al. (2012). Positional cloning and characterization reveal the molecular basis for soybean maturity locus *E1* that regulates photoperiodic flowering. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(32), 2155–2164. <https://doi.org/10.1073/pnas.1117982109>
- Xu M., Yamagishi N., Zhao C. et al. (2015). The soybean-specific maturity gene *E1* family of floral repressors controls night-break responses through down-regulation of FLOWERING LOCUS T orthologs. *Plant Physiology*, 168(4), 1735–1746. <https://doi.org/10.1104/pp.15.00763>
- Yang Q., Yang Y., Xu R. et al. (2019). Genetic analysis and mapping of QTLs for soybean biological nitrogen fixation traits under varied field conditions. *Frontiers in Plant Science*, 10(75), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00075>
- Zhao C., Takeshima R., Zhu J. et al. (2016). 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*, 16(20), 1–15. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0704-9>

Influence of genotype and bacterization on growth, development, and soluble carbohydrate content in soybean *E*-genes isogenic lines

D.V. Hlushach, V.V. Zhmurko, O.O. Avksentieva

Photoperiod, which regulates the duration of vegetative and generative development, and the plant-microorganism interaction, which influences the metabolic status of plant organisms, are important factors in the regulating plant growth and development. The aim of the study was to determine the influence of *Glycine max* (L.) Merr. genotype and seed pre-bacterization with a virulent and active strain of *Bradyrhizobium japonicum* 634b on the plant growth and development, and on the soluble carbohydrate content in leaves of isogenic by *E*-genes lines under field conditions. Nearly isogenic lines (NILs) of soybean, in which the *E1*, *E2*, and *E3* genes are located at different allelic loci, were used. Sterile seeds were pretreated with distilled water (control) and *Bradyrhizobium japonicum* 634b cell suspension (experiment). Plants were grown under natural long-day conditions (16 hours). The growth and development of the soybean were evaluated by phenological observations, morphometric indicators fixed at the V3 and V5 developmental stages, relative growth rate (RGR), and the content of soluble sugars – mono- and oligosaccharides. The effect of the factors studied (genotype, bacterization, and their interaction) was calculated. The results of the experiment and the calculation of the effect of the factor showed that the isoline genotype has the greatest effect on seed germination, phenological development of the plant and duration of the VE-R1 phase, growth of the root system in the V3 and V5 phases, and the content of monosaccharides involved in forming the plant-microorganism interaction. The effect of bacterization is most evident in the RGR, shoot development, and the oligosaccharide content of the leaves of NILs in the V3 and V5 phases. Among the isolines studied, L 80-5879, which has the *E1* gene (flowering repressor) in a dominant state, was characterized by minimal sensitivity to bacterization. It was found that bacterization and genotype

interaction didn't influence the VE-R1 duration stage and the shoot and root length. The results obtained therefore prove that the *E*-series genes, which determine the photoperiodic sensitivity of soya beans, can also be indirectly involved in establishing plant-microorganism interactions.

Key words: *Glycine max* (L.) Merr., *Bradyrhizobium japonicum*, *E*-series genes, isogenic lines, bacterization, phenophases, biomass, mono- and oligosaccharides, "plant-microorganism" interactions.

Cite this article: Hlushach D.V., [Zhmurko V.V.](#), Avksentieva O.O. Influence of genotype and bacterization on growth, development, and soluble carbohydrate content in soybean *E*-genes isogenic lines. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series "Biology"*, 2023, 40, 59–70. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2023-40-5> (in Ukrainian)

About the authors:

D.V. Hlushach – V.N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Sq., 4, Kharkiv, Ukraine, 61022, hlushach2019pg@student.karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0002-8085-0640>

[V.V. Zhmurko](#) – V.N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Sq., 4, Kharkiv, Ukraine, 61022, zhmurko@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0002-3898-3087>

O.O. Avksentieva – V.N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Sq., 4, Kharkiv, Ukraine, 61022, avksentyeva@karazin.ua, <https://orcid.org/0000-0002-3898-3087>

Received: 20.03.2023 / Revised: 12.05.2022 / Accepted: 24.05.2023