

УДК: 581.1

Воздействие красного света на ростовые процессы и активность ауксинов, гиббереллинов и абсцизовой кислоты в листьях изогенных по генам *E* линий сои (*Glycine max* (L.) Merr.)

В.Ф. Тимошенко, В.В. Жмурко

*Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина (Харьков, Украина)
vltim1@yandex.ru*

В вегетационных опытах исследовали влияние красного света (КС, 660 нм) на ростовые процессы, активность ауксинов (ИУК), гиббереллинов (ГК) и абсцизовой кислоты (АБК) у короткодневной (КД) и фотопериодически нейтральной (ФПН) изогенных линий сои (*Glycine max* (L.) Merr.). Установлено, что активация фитохромов КС у КД линии сои приводит к увеличению активности ИУК и ГК и снижению активности АБК. Предполагается, что изменение баланса гормонов способствовало ускорению роста КД растений. У ФПН линии стимулирующее действие КС на активность ИУК и ГК были менее выражены, чем у КД растений. Как правило, увеличение активности ауксинов и ГК у ФПН линии сопровождалось ростом активности АБК. На ростовые процесс ФПН линии облучение КС не повлияло.

Ключевые слова: соя (*Glycine max* (L.) Merr.), изогенные линии, фитохромы, рост, ауксины, гиббереллины, абсцизовая кислота.

Вплив червоного світла на ростові процеси і активність ауксинів, гіберелінів та абсцизової кислоти в листках ізогенних за генами *E* ліній сої (*Glycine max* (L.) Merr.)

В.Ф. Тимошенко, В.В. Жмурко

Досліджували вплив червоного світла (ЧС, 660 нм) на ростові процеси, активність індолилоцтової кислоти (ІОК), гіберелінів (ГК) та абсцизової кислоти (АБК) у короткоденної (КД) і фотоперіодично нейтральної (ФПН) ізогенних ліній сої (*Glycine max* (L.) Merr.). У вегетаційних дослідах встановлено, що активація системи фітохромів ЧС у КД лінії сої призводила до збільшення активності ІОК та ГК і зниження активності АБК. Припускається, що зміна співвідношення активностей гормонів стимулювала прискорення ростових процесів КД рослин. У ФПН лінії стимулююча дія ЧС на активність ІОК і ГК була менш вираженою, ніж у КД рослин. Крім того, як правило, збільшення активності ІОК і ГК у ФПН лінії супроводжувалося зростанням активності АБК. На ростові процеси ФПН лінії опромінення ЧС не подіяло.

Ключові слова: соя (*Glycine max* (L.) Merr.), ізогенні лінії, фітохроми, ріст, ауксини, гібереліни, абсцизова кислота.

The influence of the red light on the growth and activity of auxins, gibberellins and abscisic acid in the leaves of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) lines isogenic by *E* genes

V.F. Timoshenko, V.V. Zhmurko

The influence of the red light (660 nm) on the growth processes and auxin, gibberellin and abscisic acid activity in short-day and neutral isogenic soybean lines (*Glycine max* (L.) Merr.) have been examined in vegetative experiments. It was defined that the activation of phytochromes by the red light in short-day isogenic soybean line leads to increasing of indoleacetic acid and gibberellin activities and decreasing of the abscisic acid activity. It is supposed that the alteration in the balance of hormones accelerate the growth of the short-day plants. In the neutral isogenic soybean line stimulating effect of the red light on the indoleacetic acid and gibberellins activities were less pronounced than that activities in short-day line. As a rule, the increasing of the auxin and gibberellin activities in the neutral isogenic soybean line was accompanied by the increasing of the abscisic acid activity. The irradiation by the red light did not affect on the growth process of the neutral isogenic soybean line.

Key words: soybean (*Glycine max* (L.) Merr.), isogenic lines, phytochromes, growth reaction, auxin, gibberellin, abscisic acid.

Введение

Фотопериодическая реакция растений находится под контролем генетического аппарата и нескольких регуляторных систем – фитохромной, трофической и фитогормональной. Взаимодействие этих систем обеспечивает контроль и регуляцию всех ростовых процессов, связанных с размножением и развитием растений (Бернье и др., 1985).

Среди рецепторов растений, воспринимающих внешние световые сигналы, важнейшую роль играет система фитохромов. Фитохромы воспринимают и трансдуцируют световой сигнал в красной области (600–750 нм) (Quail, 2010). Фитохромному контролю у растений подвержены активность ряда ферментов, синтез рибулозо-1,5-бисфосфат карбоксилазы, хлорофилла, интенсивность фотосинтеза (Sharkey et al., 2004), накопление и распределение ассимилятов (Цыбулько, 1998), рост и развитие растений (Kami et al., 2010), а также многие другие процессы.

Фитогормоны могут выполнять роль посредников в фитохромной регуляции физиологических процессов (Carvalho, 2010; Krishnareddy, 2011; Xiao-Ying Z. et al., 2007). В результате изучения участия фитогормонов в инициации цветения М.Х. Чайлахяном (1988) была создана гормональная теория цветения, которая базировалась на том, что в благоприятных фотопериодических условиях в листьях образуется индуцирующий цветение стимул – «флориген». Как предполагалось, он представляет собой бикомпонентный комплекс, состоящий из гиббереллина и «антезина». Участие гиббереллинов в инициации цветения экспериментально подтверждено (Чайлахян, 1988; Бернье и др., 1985; Matsoukas et al., 2012). А природа «антезина» еще не выяснена в полной мере, хотя считают, что функцию флоригена может выполнять белок FT (Zeevaart, 2006). Кроме того, важным является не действие какого-то одного фитогормона, а гормональный статус растений, т. е. уровни активности фитогормонов и соотношение между ними (Якушкина и др., 1997). Гормональный статус в связи с фотопериодической реакцией растений и фитогормональной ее регуляцией изучен еще недостаточно.

Для решения этой задачи наиболее удобными модельными объектами являются растения с известными генами, контролирующими фотопериодическую чувствительность. У сои гены *E* контролируют реакцию на длину дня. Исследование физиолого-биохимических процессов у таких линий позволяет выявить возможную их детерминацию генами контроля фотопериодической реакции растений.

Исходя из выше сказанного, целью наших исследований было изучить влияние активации фитохромов КС на активности ИУК, ГК и АБК в листьях короткодневной (КД) и фотопериодически нейтральной (ФПН) линий сои.

Объекты и методы исследований

Объектами исследований были изогенные по генам *E* линии сои (*Glycine max* (L.) Merr.) сорта Clark. Мы использовали КД линию ($E_1E_2E_3$) и ФПН линию ($e_1e_2e_3$). Семена линий получены в Национальном центре генетических ресурсов растений Украины.

Растения выращивали в вегетационной камере кафедры физиологии, биохимии растений и микроорганизмов Харьковского национального университета им. В.Н. Каразина в почвенной культуре. Растения каждой линии выращивали в шести сосудах объемом 3 литра, в каждом сосуде по десять растений. В течение всего опыта поддерживали постоянные условия выращивания: температура 20–25/18–20°C (день/ночь), влажность почвы 70% от полной влагоемкости, интенсивность освещения 20 кЛк, фотопериод 16 часов. Через 4–5 недель вегетации после формирования третьего настоящего листа растения каждой линии в трех сосудах (опытные) в начале темного периода в течение 30 минут освещали красным светом (660 нм) слабой интенсивности, используя светодиоды, излучающие в области 660 ± 10 нм. Контролем служили не облученные растения.

Для анализа использовали полностью развившийся второй лист сверху. Отбор проб проводили в 9 часов утра и 13 часов дня после четырех, семи и четырнадцати облучений растений.

В ходе эксперимента проводили фенологические наблюдения: отмечали дату всходов и цветения. По этим данным определяли скорость перехода растений к цветению.

Для определения активности фитогормонов проводили их экстракцию из сухого растительного материала листьев сои. Экстракт использовали для определения активности фитогормонов с помощью биотестов. Результаты выражали в процентах прироста биотестов на вытяжке фитогормонов к приросту в контроле – на дистиллированной воде (ИУК и ГК). Активность АБК выражали в процентах проросших семян горчицы белой (*Sinapis alba*) на вытяжке фитогормона к всхожести в контроле (на дистиллированной воде) (Полевой и др., 2001).

Все результаты обработаны статистически. В таблицах приведены средние значения и ошибки средних. Достоверность различий между вариантами оценивали с помощью программы Microsoft Office Excel 2007, используя критерий Стьюдента (Доспехов, 1972).

Результаты

По данным наших наблюдений растения ФПН линии зацветали раньше, чем КД как контрольные, так и опытные (табл. 1). Облучение КС задерживало переход к цветению растений КД линии, но практически не влияло на сроки цветения ФПН линии сои. Результаты определения высоты, массы и числа листьев представлены в таблице 1. Видно, что через четырнадцать дней после начала облучения КС у КД линии высота и масса надземной части облученных растений были больше, чем у контрольных. По числу листьев у облученных короткодневных растений наблюдалась тенденция к увеличению относительно контроля. У ФПН растений достоверных различий по темпам развития и морфометрическим показателям между контрольными и опытными растениями не установлено.

Данные о влиянии красного света на активность ауксинов в листьях двух изучаемых линий сои представлены в таблице 2. Поскольку физиолого-биохимические показатели изменяются как в онтогенезе, так и в течение суток, мы определяли активность фитогормонов дважды в течение дня: утром и днем после 4, 7 и 14 облучений. Из таблицы 2 видно, что активность ауксинов в листьях контрольных КД растений в течение эксперимента изменялась – в утренние часы она вначале несколько снижалась, а на четырнадцатые сутки несколько возрастала.

Таблица 1.

Влияние красного света на скорость развития, высоту, количество листьев и надземную массу у короткодневной и фотопериодически нейтральной линий сои

Варианты опыта	Период всходы-цветение, дни	Высота растений, см			Число листьев, шт./растение			Сухая масса растения, г	
		Число облучений							
		0	7	14	0	7	14		14
Короткодневная линия, генотип $E_1E_2E_3$									
Контроль	53 ± 1	30±1,5	35±2,5	42±2,1	4,2±0,2	4,5±0,2	5,0±0,3	0,66±0,03	
Облучение КС	57± 2*	30±1,8	38±1,9	49±2,5*	4,2±0,2	4,7±0,3	5,5±0,3	0,73±0,03*	
Фотопериодически нейтральная линия, генотип $e_1e_2e_3$									
Контроль	49±1	30±1,7	35±1,8	41±2,1	4,2±0,2	4,5±0,3	4,9±0,3	0,64±0,03	
Облучение КС	50±1	30±1,6	34±1,8	42±2,1	4,2±0,2	4,6±0,2	5,1±0,3	0,62±0,03	

Примечание: различия с контролем существенны: * – при $p \leq 0,05$.

Днем отмечалось постепенное увеличение активности ИУК. Облучение КС вызывало изменения активности ауксинов в листьях обеих линий. В листьях короткодневной линии после 7 облучений КС активность ауксинов утром возрастала по сравнению с контролем, а на 4 и 14 сутки освещения наблюдалась тенденция к росту активности ауксинов. Изменение ауксиновой активности под действием КС установлено и днем. Достоверный рост активности ауксинов у короткодневной линии днем установлен после 7 и 14 облучений. У ФПН линии в утренние часы в контроле активность ауксинов в течение эксперимента не изменялась. Днем в контроле от начала и до конца опыта активность несколько возрастала.

Изменения активности ауксинов у ФПН линии в результате освещения красным светом были менее выраженными, чем у КД линии (табл. 2). Достоверный рост активности ИУК установлен утром на 4 сутки после начала освещения КС. В большинстве случаев можно отметить тенденцию к росту активности ИУК в листьях облученных растений ФПН линии по сравнению с контролем.

Активность ГК у контрольных КД растений в утренние часы с начала опыта до седьмых суток повышалась, а к концу эксперимента была такой же, как и на четвертые сутки после начала облучения (табл. 3).

Таблиця 2.

Влияние красного света на активность ауксинов (% к контролю) в листьях изогенных линий сои с разной фотопериодической чувствительностью

Вариант опыта	Число облучений	Короткодневная линия, генотип $E_1E_2E_3$		Фотопериодически нейтральная линия, генотип $e_1e_2e_3$	
		Часы взятия проб			
		9.00	13.00	9.00	13.00
Контроль	–	172 ± 9,1	155 ± 10,9	162 ± 9,7	155 ± 9,3
Облучение КС	4	182 ± 9,2	169 ± 8,8	188* ± 11,3	169 ± 10,1
Контроль	–	158 ± 8,0	167 ± 10,1	162 ± 9,8	168 ± 10,2
Облучение КС	7	181 ± 9,1*	191 ± 9,9*	177 ± 10,6	171 ± 10,3
Контроль	–	182 ± 9,1	173 ± 8,7	168 ± 10,1	181 ± 10,9
Облучение КС	14	195 ± 9,8	197 ± 11,9*	175 ± 12,3	189 ± 11,3

Примечание: различия с контролем существенны: * – при $p \leq 0,05$.

В дневные часы в течение эксперимента наблюдался рост активности гиббереллинов у контрольных КД растений. Изменения активности ГК после облучения КС у КД линий имели иную закономерность, чем по активности ауксинов. Стимуляция красным светом активности гиббереллинов в утренние часы постепенно возрастала от начала эксперимента и была наиболее выраженной по его завершении.

Таблиця 3.

Воздействие красного света на активность гиббереллинов (% к контролю) в листьях изогенных линий сои с разной фотопериодической чувствительностью

Вариант опыта	Число облучений	Короткодневная линия, генотип $E_1E_2E_3$		Фотопериодически нейтральная линия, генотип $e_1e_2e_3$	
		Часы взятия проб			
		9.00	13.00	9.00	13.00
Контроль	–	261 ± 18,3	243 ± 12,1	256 ± 15,4	265 ± 15,9
Облучение КС	4	279 ± 16,7	275 ± 16,5*	272 ± 16,3	260 ± 15,6
Контроль	–	283 ± 14,2	260 ± 15,6	252 ± 15,1	219 ± 13,1
Облучение КС	7	318 ± 19,1*	282 ± 16,9	287 ± 17,2*	231 ± 13,9
Контроль	–	262 ± 15,7	271 ± 16,3	289 ± 17,3	284 ± 19,9
Облучение КС	14	309 ± 18,5**	291 ± 17,5	303 ± 18,2	296 ± 20,7

Примечание: различия с контролем существенны: *) – при $p \leq 0,05$; **) – при $p \leq 0,01$.

После 4 облучений у КД растений наблюдалась тенденция к росту активности гиббереллинов, а после 7 и 14 облучений установлен достоверный рост активности ГК в листьях. Днем активность у облученных КД растений была достоверно выше, чем в контроле только на 4 сутки после начала облучения, а через 7 и 14 суток в дневные часы можно констатировать лишь тенденцию к превосходству по данному показателю облученных растений над контрольными.

У ФПН линии активность ГК (табл. 3) была достоверно выше после облучения КС на 7 сутки в утренние часы. В эти часы на 4 и 14 сутки после начала облучения и во всех определениях отмечалась тенденция к росту активности ГК в листьях облученных растений по сравнению с контрольными. В целом, реакция на КС, как по активности ИУК, так и по ГК, более выражена у КД линии по сравнению с ФПН.

Результаты определения активности АБК у КД и ФПН линий сои в процессе воздействия на растения КС приведены в таблице 4.

Из данных таблицы 4 видно, что у контрольных КД растений как в утренние, так и в дневные часы, активность АБК в течение эксперимента значительно не изменялась. Облучение КС у КД растений привело к снижению активности АБК в утренние часы на 7 и 14 сутки облучения.

Таблица 4.

Влияние красного света на активность абсцизовой кислоты (% к контролю) в листьях короткодневной и фотопериодически нейтральной изогенных линий сои

Вариант опыта	Число облучений	Короткодневная линия, генотип $E_1E_2E_3$		Фотопериодически нейтральная линия, генотип $e_1e_2e_3$	
		Часы взятия проб			
		9.00	13.00	9.00	13.00
Контроль	–	158 ± 9,5	160 ± 11,2	146 ± 8,8	166 ± 10,1
Облучение КС	4	149 ± 8,9	164 ± 11,5	165* ± 9,9	172 ± 10,3
Контроль	–	159 ± 9,5	157 ± 11,0	143 ± 8,6	170 ± 10,2
Облучение КС	7	138* ± 8,3	162 ± 11,3	163* ± 9,8	176 ± 12,3
Контроль	–	160 ± 9,6	154 ± 10,8	137 ± 8,2	157 ± 10,9
Облучение КС	14	136** ± 8,2	157 ± 10,9	145 ± 8,7	159 ± 9,5

Примечание: различия с контролем существенны: *) – при $p \leq 0,05$; **) – при $p \leq 0,01$.

Днем у облученных растений активность АБК возрастала практически до уровня активности контрольных растений.

У ФПН линии (табл. 4), также как и у КД, в утренние и дневные часы в контроле в течение эксперимента значительных изменений в активности АБК не наблюдалось. Можно отметить несколько более высокую активность АБК в контроле днем по сравнению с соответствующими показателями, полученными в утренние часы. На 4 и 7 сутки облучения КС у ФПН линии в утренние часы установлен рост активности АБК по сравнению с контролем, а на 14 сутки наблюдалась тенденция к росту активности АБК у облученных растений.

В дневные часы активность АБК облученных ФПН растений была близкой к таковой в контроле.

Обсуждение результатов

Установленное в наших опытах более позднее цветение контрольных КД растений по сравнению с ФПН объясняется тем, что опыт проводился в условиях длинного шестнадцатичасового фотопериода, при котором короткодневные растения замедляют темпы развития, а у ФПН – скорость развития не зависит от длины дня (Цыбулько, 1998). Задержка цветения облученной в начале темного периода красным светом КД линии по сравнению с контролем, возможно, связана с тем, что растения отреагировали на активацию фитохромов как на удлинение светового периода (Цыбулько, 1998).

Подводя итог нашего исследования влияния КС на активность фитогормонов, можно заключить, что у КД линии сои облучение в ряде случаев приводит к увеличению активности ИУК и ГК и снижению активности АБК. У ФПН линии стимулирующее действие КС на активность ИУК и ГК были менее выражены.

Влияние КС на содержание и активность фитогормонов отмечалось и другими авторами. Так, было показано, что при облучении КС снижалась активность связанной с мембраной пероксидазы, способной разрушать ауксин, а также активность оксидазы ИУК, что приводит к росту содержания ИУК в клетке (Карначук и др., 1988).

Было также показано, что КС (экспозиция 30 мин) значительно увеличивал активность ГК в разворачивающихся листьях ячменя. Повышение активности гетероауксина, вызванное КС, могло блокироваться хлорхолинхлоридом, актиномицином Д и хлорамфениколом. Активации ГК не происходило, если после КС следовал дальний красный свет. Снижение количества ГК ретардантом хлорхолинхлоридом, а также ингибиторами РНК и белкового синтеза позволило предположить о фитохромном контроле синтеза ферментов, участвующих в образовании гиббереллинов (Карначук и др., 1988).

В опытах по изучению деэтиоляции гороха было показано, что быстрые изменения содержания ГК в листьях контролируются фитохромом А и криптохромами. Уровень АБК у этиолированных растений постепенно снижался (до 6 раз по сравнению с темновым контролем) и достигал минимума в течении 48 часов выращивания на свету (Symons et al, 2003) .

Р.А. Карначук с соавторами на проростках овса установили снижение активности как свободной, так и связанной АБК после освещения КС (Карначук и др., 1990).

Сопоставление полученных нами данных, характеризующих ростовые процессы, с результатами анализа активности фитогормонов позволяет заключить, что в результате активации фитохромной системы КС ускорение вегетативного роста у КД линии сопровождалось ростом активности растактивирующих гормонов ИУК и ГК и снижением активности ростиингибирующего гормона АБК.

Изменение прироста вегетативной массы после облучения КС также ранее наблюдалось другими авторами. Так, по результатам исследований А.А. Тихомирова с соавторами у растений огурца КС вызывал снижение уровня фотосинтеза и скорости прироста биомассы. У кукурузы, наоборот, красный свет усиливал ростовые процессы и не приводил к снижению интенсивности метаболических процессов (Тихомиров, 1987).

Отсутствие ростовой реакции на облучение КС у ФПН линии сои может быть связано с тем, что, в большинстве случаев, изменение в гормональной активности после облучения было слабо выраженным. А в тех случаях, когда увеличивалась активность растактивирующих ИУК и ГК, одновременно возрастала и активность ингибирующей рост АБК. Согласно теории гормонального баланса (Якушкина и др., 1997) физиологический и морфологический эффект зависит не от уровня активности какого-то одного гормона, а от баланса гормонов.

Таким образом, полученные данные позволяют предположить, что рост, развитие, активность фитогормонов и фитогормональный баланс у короткодневной и фотопериодически нейтральной изогенных линий сои подвержены фитохромному контролю.

Список литературы

Бернье Ж., Кине Ж.-М., Сакс Р. Физиология цветения. Том 1. Факторы цветения. – М.: ВО Агропромиздат, 1985. – 192 с. / Berne Zh., Kine Zh. – M., Saks R. Fiziologiya tsveteniya. Tom 1. Faktoryi tsveteniya. – M.: VO Agropromizdat, 1985. – 192 s.

Бернье Ж., Кине Ж.-М., Сакс Р. Физиология цветения. Том 1, 2. Переход к репродуктивному развитию. – М.: ВО Агропромиздат, 1985. – 317 с. / Berne Zh., Kine Zh.- M., Saks R. Fiziologiya tsveteniya. Tom 1, 2. Perehod k reproduktivnomu razvitiyu. – M.: VO Agropromizdat, 1985. – 317 s.

Карначук Р.А., Протасова Н.Н., Головацкая И.Ф. Рост растений и содержание гормонов в зависимости от спектрального состава света // Рост и устойчивость растений. – Новосибирск: Наука, 1988. – С. 71–75. / Karnachuk R.A., Protasova N.N., Golovatskaya I.F. Rost rasteniy i sodержanie gormonov v zavisimosti ot spektralnogo sostava sveta // Rost i ustoychivost rasteniy. – Novosibirsk: Nauka, 1988. – S. 71–75.

Карначук Р.А., Негрецкий В.А., Головацкая И.Ф. Гормональный баланс листа растений на свету разного спектрального состава // Физиология растений. – 1990. – Т. 37. – С. 527–534. / Karnachuk R.A., Negretskiy V.A., Golovatskaya I.F. Gormonalnyiy balans lista rasteniy na svetu raznogo spektralnogo sostava // Fiziologiya rasteniy. – 1990. – T. 37. – S. 527–534.

Полевой В.В., Чиркова Т.В. Практикум по росту и устойчивости растений. – СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2001. – 98 с. / Praktikum po rostu i ustoychivosti rasteniy // Pod redaktsiyey Polevogo V.V., Chirkovoy T.V. – S.-Pb.: Izd-vo S.-Peterburgskogo un-ta, 2001. – 98 s.

- Тихомиров А.А., Золотухин И.Г., Лисовский Г.М. Специфика реакции растений разных видов на спектральный состав ФАР при искусственном освещении // Физиология растений. – 1987. – Т. 34. – Вып. 4. – С. 774–785. / Tihomirov A.A. Zolotuhin I.G., Lisovskiy G.M. Spetsifika reaktsii rasteniy raznykh vidov na spektralnyi sostav FAR pri iskusstvennom osveschenii // Fiziologiya rasteniy. – 1987. – T. 34. – Vyip. 4. – S. 774–785.
- Цыбулько В.С. Метаболические закономерности фотопериодизма растений. – Киев: Аграрна наука, 1998. – 187 с. / Tsybulko V.S. Metabolicheskie zakonomernosti fotoperiodizma rasteniy. – Kiev: Agrarna nauka, 1998. – 187 s.
- Чайлахян М.Х. Регуляция цветения высших растений. – М.: Наука, 1988. – 558 с. / Chaylahyan M.H. Regulyatsiya tsveteniya vysshikh rasteniy. – M.: Nauka, 1988. – 558 s.
- Якушкина Н.И., Пузина Т.И., Бахтенко Е.Ю. и др. Значение гормонального баланса в реакции растений картофеля на формы азотного питания // Физиология растений. – 1997. – Т. 44. – Вып. 6. – С. 926–930. / Yakushkina N.I., Puzina T.I., Bahtenko E.Yu. i dr. Znachenie gormonalnogo balansa v reaktsii rasteniy kartofelya na formy azotnogo pitaniya // Fiziologiya rasteniy. – 1997. – T. 44. – Vyip. 6. – S. 926–930.
- Carvalho R.F., Quecini V., Pereira Peres L.E. // Hormonal modulation of photomorphogenesis-controlled anthocyanin accumulation in tomato (*Solanum lycopersicon* L.) hypocotyls: Physiological and genetic studies // Plant Science. – 2010. – Vol. 178. – P. 258–266.
- Kami C., Lorrain S., Hornitschek P., Fankhauser C. Light-regulated plant growth and development // Curr. Top. Dev. Biol. – 2010, Vol. 91. – P. 29–66.
- Krishnareddy R.D. Regulation of branching by phytochrome and phytohormones. Dissertation. – Texas university, 2011. – 158 p.
- Matsoukas I.G., Massiah A.J., Thomas B. Florigenic and Antiflorigenic Signaling in Plants // Plant Cell Physiol. – 2012. – Vol. 53. – P. 1827–1842.
- Quail P.H. Phytochromes // Curr Biol. – 2010. – Sp. 20. – P. 504–507.
- Sharkey T.D., Vassey T.L., Vanderveer P.J. et al. Carbon metabolism enzymes and photosynthesis in transgenic tobacco (*Nicotina tabacum* L.) having excess phytochrome // Planta. – 2004. – Vol. 185. – P. 287–296.
- Symons G.M., Reid J.B. Interactions between light and plant hormones during de-etiolation // Plant Growth Regulation. – 2003. – Vol. 22. – P. 3–14.
- Xiao-Ying Z., Xu-Hong Y., Xuan-Ming L. et al. // Light Regulation of Gibberellins Metabolism in Seedling Development. – Journal of Integrative Plant Biology. – 2007. – Vol. 49. – P. 21–27.

Представлено: В.М. Попов / Presented by: V.M. Popov

Рецензент: А.М. Самойлов / Reviewer: A.M. Samoilo

Подано до редакції / Received: 18.11.2014