

УДК: 633.34:581.1.1.035.2

Динамика активности и содержания ИУК в листьях и апикальных меристемах стебля изогенных по генам *E* линий сои в процессе фотопериодической индукции
Ю.Ю. Юхно, В.В. Жмурко

Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина (Харьков, Украина)
Juliet_Pantera@mail.ru, V_Zhmurko@mail.ru

Исследовали содержание и активность ИУК в листьях и апикальных меристемах стебля (АМС) изогенных по генам *E* линий сои при разной длине дня. Показано, что у короткодневных (КД) линий на длинном дне (16 часов) наблюдалось интенсивное накопление ИУК в листьях, и особенно в АМС. На коротком дне (9 часов) динамика ИУК имела противоположный характер. У фотопериодически нейтральных (ФПН) линий на коротком дне накопление ауксина и в листьях, и особенно в АМС, происходило примерно в такой же степени, как и на длинном дне. При этом КД линии ускоряют переход к цветению на коротком дне, а ФПН линии зацветают одновременно при обоих фотопериодах. Поскольку исследованные линии различаются по состоянию генов *E* (доминантное и/или рецессивное), что определяет их реакцию на фотопериод, то, вероятно, эти гены могут быть задействованы в регуляции перехода к цветению опосредованно – через влияние на содержание, активность и распределение фитогормонов, в частности ИУК.

Ключевые слова: соя (*Glycine max* (L.) Merr.), изогенные линии, гены *E*, фотопериод, короткодневные (КД) и фотопериодически нейтральные (ФПН) линии, апикальная меристема стебля, фитогормоны, ИУК.

Динаміка активності та вмісту ІОК у листках і апікальних меристемах стебля ізогенних за генами *E* ліній сої в процесі фотопериодичної індукції
Ю.Ю. Юхно, В.В. Жмурко

Досліджували вміст і активність ІОК у листках та апікальних меристемах стебля (АМС) ізогенних за генами *E* ліній сої за різної тривалості дня. Показано, що у короткоденних (КД) ліній на довгому дні (16 годин) відбувалося інтенсивне накопичення ІОК у листках, і особливо в АМС. На короткому дні (9 годин) динаміка ІОК мала протилежний характер. У фотопериодично нейтральних (ФПН) ліній спостерігалось накопичення ауксину і в листках, і особливо в АМС, причому приблизно однаково за обох фотопериодів. При цьому КД лінії прискорюють перехід до цвітіння на короткому дні, а ФПН лінії зацвітають в одні і ті ж строки за обох фотопериодів. Оскільки досліджувані лінії різняться за станом генів *E* (домінантний і/або рецесивний), що визначає їх реакцію на фотопериод, то, вірогідно, ці гени можуть приймати участь в регуляції переходу до цвітіння опосередковано – через вплив на вміст, активність та розподіл фітогормонів, зокрема ІОК.

Ключові слова: соя (*Glycine max* (L.) Merr.), ізогенні лінії, гени *E*, фотопериод, короткоденні (КД) та фотопериодично нейтральні (ФПН) лінії, апікальна меристема стебля, фітогормони, ІОК.

The dynamics of IAA activity and content in leaves and shoot apical meristem (SAM) of isogenic by *E* genes soybean lines during photoperiodic induction.
Yu.Yu. Yuhno, V.V. Zhmurko

The dynamics of IAA content and activity in the leaves and shoot apical meristem (SAM) of soybean *E* genes isogenic lines in the conditions of different day length have been studied. It has been educed that the short-day (SD) lines showed the growing content of IAA in the leaves, and particularly in SAM under long day (16 hour). The IAA dynamics had inverse character under short day (9 hour). The photoperiodic insensitive (PPI) lines showed the growing content of IAA in the leaves, and particularly in SAM, both short and long day approximately equal. SD plants accelerated the transition to flowering under short photoperiod. Flowering rate of PPI plants wasn't altered under any photoperiodic conditions. Photoperiodic sensitivity of soybean isolines is defined by different states of *E* genes (dominant and/or recessive). Probably *E* genes affect the transition to flowering soybean under different photoperiod through their participation in the regulation of activity, content and distribution of plant hormones, such as IAA.

Key words: soybean (*Glycine max* (L.) Merr.), isogenic lines, *E* genes, photoperiod, short-day (SD) and photoperiodic insensitive (PIS) lines, shoot apical meristem, plant hormone, IAA.

Введение

Процессы роста и развития растений находятся под контролем генома и регулируются рядом внутренних и внешних факторов, которые могут влиять на реализацию генетической информации и тем самым ускорять или замедлять наступление определенных этапов развития. В первую очередь это касается продолжительности перехода растения от вегетативной к генеративной фазе, которая определяет продолжительность вегетации, что, в конечном итоге, влияет на продуктивность растения. Фотопериод является одним из главных факторов среды, запускающих каскадный механизм активации генов цветения, приводящий к флоральному морфогенезу (Levy, Dean, 1998). В числе внутренних факторов регуляции развития растений важная роль принадлежит фитогормонам. Среди них наиболее полно исследована роль гиббереллинов в регуляции цветения растений при разной длине дня. Для длиннодневных растений *Lolium temulentum* и *Arabidopsis thaliana* показано, что в индуктивных фотопериодических условиях повышается уровень гиббереллинов в листе, которые затем транспортируются в апикальную меристему стебля (АМС) и усиливают экспрессию генов *GAMYB* и *LFY* (King, Evans, 2003; Mutasa-Gottgens, Hedden, 2009). Эти гены действуют непосредственно в пути трансдукции гиббереллинового сигнала и, соответственно, первый отвечает за инициацию цветения, а продукты второго связываются последовательно с промоторами генов, регулирующих флоральную дифференциацию и строение органов цветка. Наряду с этим, недавние исследования показали, что ауксины, считающиеся ингибиторами цветения, также могут быть вовлечены в процессы, приводящие к индукции флорального морфогенеза. Так, у короткодневной сои накопление ИУК в апикальных меристемах стебля (АМС) за счет активации ее синтеза или перераспределения между листьями и АМС сопряжено с активацией гена *GmAP1*, который относится к генам идентичности органов цветка, запускающим флоральный морфогенез (Wong et al., 2013). При этом влияние фотопериода на динамику и распределение ИУК практически не изучено.

Соя является важной продовольственной и технической культурой, изучение генетического контроля цветения которой является необходимой основой селекции для получения высокоурожайных сортов, адаптированных к различным климатическим регионам. У нее идентифицированы гены-гомологи арабидопсиса, которые участвуют в фотопериодическом и гормональном сигнальных путях, инициирующих цветение. К некоторым из них относятся и *E*-гены, контролирующие реакцию на длину дня и продолжительность вегетации (Abe et al., 2003; Price, 2012). Они, возможно, могут быть задействованы в регуляции перехода к цветению через взаимодействие с гормональной системой.

Исходя из выше изложенного, целью наших исследований было изучение содержания и активности ИУК в листьях и апикальных меристемах стебля изогенных по генам *E* линий сои при разной продолжительности дня.

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. Эти линии отличаются по фотопериодической чувствительности, которая зависит от состояния *E*-генов: *E1/e1*, *E2/e2* и *E3/e3* (Tasma, Shoemaker, 2003). В эксперименте использовали короткодневные линии (КД линии) с генотипами *E1E2E3*, *E1e2e3* и фотопериодически нейтральные линии (ФПН линии) с генотипами *e1E2e3*, *e1e2E3*, *e1e2e3*.

Растения выращивали на экспериментальном участке кафедры физиологии и биохимии растений и микроорганизмов Харьковского национального университета имени В.Н. Каразина в течение вегетационных периодов 2010–2012 годов. Посев производил вручную, площадь учетной делянки 1 м² в четырехкратной повторности для каждого варианта опыта. На стадии третьего настоящего листа часть опытных растений подвергали влиянию искусственно созданного короткого фотопериода (9 часов). Вторую часть продолжали выращивать в условиях естественного длинного дня (16 часов). Короткий фотопериод создавали путем затемнения растений светонепроницаемыми камерами с 17 до 8 часов.

Определение активности и содержания фитогормонов проводили в фиксированном сухом растительном материале. Для фиксации отбирали второй-третий сверху полностью сформировавшийся лист и апикальные меристемы стебля в день начала опыта, через 7 и 14 дней. Экстракцию, очистку и идентификацию ИУК проводили согласно методике Савинского с соавт. (Савинский и др., 1991). Для ТСХ использовали силикагелевые пластинки (Silica gel 60 UV254) на алюминиевой подложке фирмы «Merck Chemicals» (Германия). Идентификацию гормонов на хроматограмме проводили по положению метчиков-стандартов ИУК (Sigma-Aldrich, США) при УФ свете

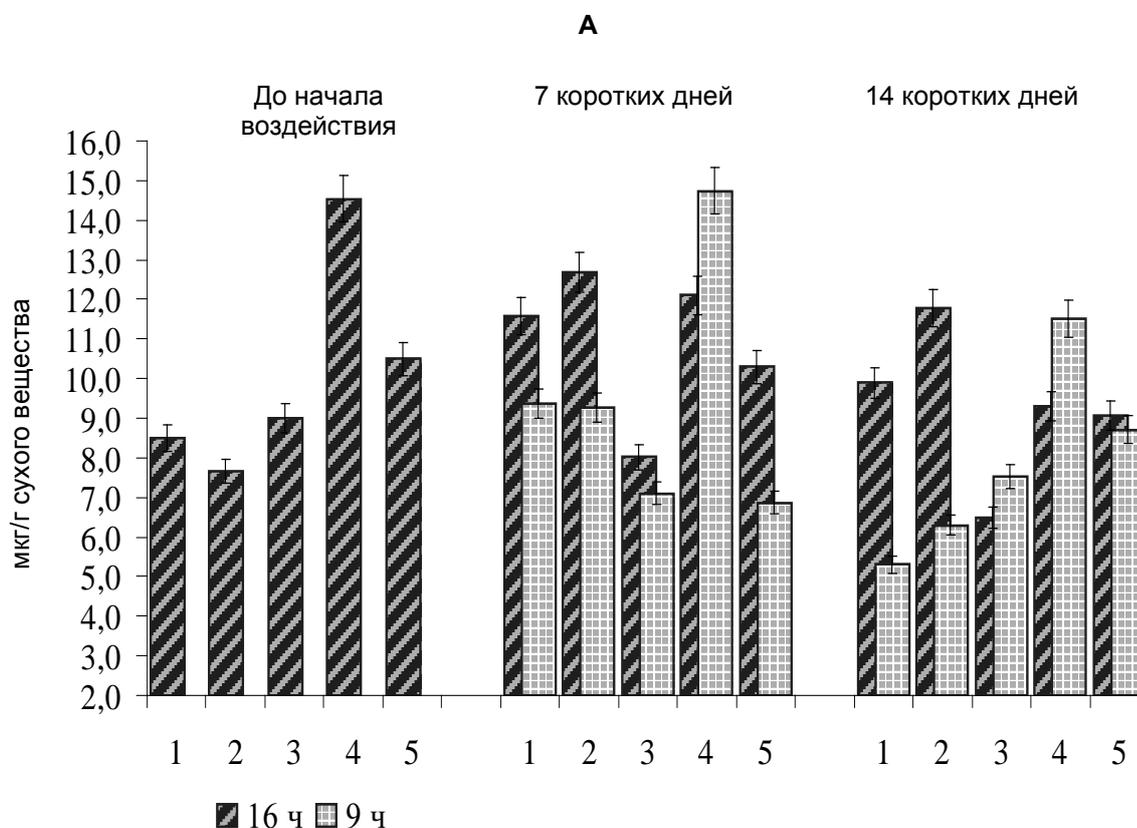
с длиной волны 254 нм. Анализ и обработка хроматограмм проводилась с программным обеспечением TotalLab 1.10. После разделения хроматографические зоны ИУК элюировали 96%-м этанолом и использовали для определения активности методом биотестов по приросту отрезков coleoptилей этилированных проростков пшеницы (Практикум по росту и устойчивости растений, 2001). Содержание ИУК рассчитывали в мкг/г сухой массы растительного материала, а ее активность выражали в % к контролю. Все анализы выполнены в двух сериях опытов при трехкратной аналитической повторяемости.

Закономерности в динамике активности и содержания ИУК в годы исследований были подобными, поэтому в статье представлены средние данные за 2010–2012 гг. Статистическая обработка данных выполнена методом однофакторного дисперсионного анализа с помощью программы «Microsoft Office Excel 2003». Достоверность разницы оценивали по наименьшей существенной разнице $HCp_{0,05}$. На рисунках представлены средние значения и их стандартные отклонения.

Результаты

Результаты определения содержания и активности ИУК в листьях изогенных по генам *E* линий сои в процессе фотопериодической индукции представлены на рис. 1. До начала фотопериодического воздействия содержание ИУК у ФПН линий было выше, чем у КД линий, кроме линии *e1E2e3* (рис. 1, А). При этом активность фитогормона, наоборот, у КД линий была выше, чем у ФПН (рис. 1, Б). Самое высокое содержание ИУК было у линии *e1e2E3* при самой низкой ее активности.

В условиях естественного длинного фотопериода к 7-ому дню эксперимента содержание ИУК у КД линий повышалось, особенно у линии *E1e2e3* (в 1,7 раза), а у ФПН линий, наоборот, снижалось. Однако уже к концу эксперимента (на 14 день) наблюдалось снижение данного показателя у всех линий, но более всего у линии с *E3*. Динамика активности ИУК в условиях длинного дня была сходной у всех линий: вначале она возрастала, особенно у ФПН линий, а к концу эксперимента – снижалась. При этом у ФПН линий активность, и, особенно, содержание ИУК на 14 день были ниже, чем у КД линий, особенно у линии с *E2* (рис. 1, А и Б).



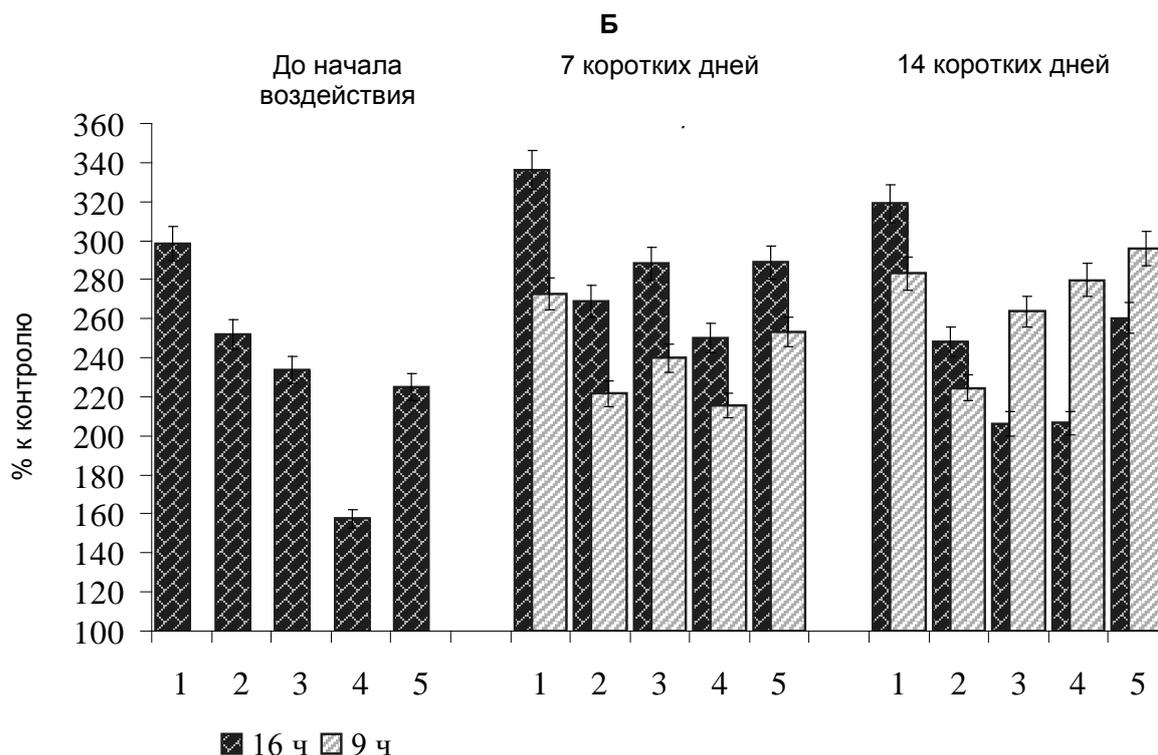


Рис. 1. Содержание (А) и активность (Б) ИУК в листьях изогенных по генам *E* линий сои сорта Clark, среднее за 2010–2012 года (по оси X указаны генотипы линий, КД линии: 1 – *E1E2E3*, 2 – *E1e2e3*; ФПН линии: 3 – *e1E2e3*, 4 – *e1e2E3*, 5 – *e1e2e3*)

При сокращении фотопериода характер изменений в динамике ИУК в листьях зависел от состояния *E*-генов в генотипе. Так, у КД линий, имеющих в генотипе *E1* аллель, к концу опыта происходило снижение содержания и активности ИУК, а у ФПН линий содержание ИУК вначале снижалось (за период 0–7 коротких дней), а затем к 14-ому дню воздействия возрастало при постоянном увеличении уровня ее активности. Только у линии *e1e2eE3*, с наивысшим начальным уровнем ИУК, содержание ее к концу опыта снижалось. При этом наиболее значительное снижение содержания ИУК под влиянием короткого дня среди всех линий наблюдалось у линий *E1e2e3* (в 1,7 раза) и *e1e2E3* (в 1,3 раза). В итоге к концу эксперимента на коротком дне у двух КД линий был самый низкий уровень ИУК среди всех линий, а у линии с *E3* (несмотря на снижение), наоборот, самый высокий (рис. 1, А и Б).

Таким образом, сопоставление характера динамики содержания и активности ИУК в листьях у исследуемых линий в условиях разной продолжительности фотопериода показало, что она зависит от их генотипа и фотопериодической реакции. Так, у двух КД линий и содержание, и активность ИУК на коротком дне были значительно ниже, чем на длинном. У ФПН линий, наоборот, сокращение фотопериода привело к большему накоплению ИУК и, соответственно, повышению ее активности по сравнению с длинным днем. При этом среди ФПН линий самые низкие показатели и активности, и содержания ИУК как на длинном, так и на коротком дне были у линии *e1E2e3*.

Результаты определения содержания и активности ауксина в АМС изогенных по генам *E* линий сои с разной фотопериодической чувствительностью показали, что начальный уровень содержания ИУК был выше всего у линии *e1e2e3*, а ниже всего – у линии *E1E2E3* (рис. 2, А), а ее активность – наоборот (рис. 2, Б).

Онтогенетические изменения содержания и активности ИУК в АМС отличались у линий и зависели от генотипа и продолжительности фотопериода. Так, к 7-ому дню у линии *E1E2E3* происходило повышение содержания ИУК при значительном снижении ее активности (в 1,9 раз) в условиях длинного фотопериода. У второй КД линии (*E1e2e3*) данная закономерность была менее выраженной (рис. 2, А). Эта же закономерность в динамике содержания ИУК сохранялась и к концу

опыта, однако активность фитогормона значительно возрастала (в среднем на 155%), по сравнению с первой неделей опыта. У ФПН линий на длинном дне наблюдалось снижение содержания ИУК в АМС, но при этом у линий с *E2* и *E3* ее активность к 7-ому дню увеличивалась, особенно у линии с *E3* (на 182%), а у *e1e2e3*, наоборот, снижалась. Далее, к 14 дню происходило накопление ИУК в АМС всех ФПН линий, особенно у линий *e1e2E3* и *e1e2e3* (в 2,4 и 3,7 раза). Активность ИУК при этом возрастала только у линии *e1e2e3* (на 55%), а у остальных, наоборот, снижалась, но более всего у линии с *E3* – на 117% (рис. 2, Б).

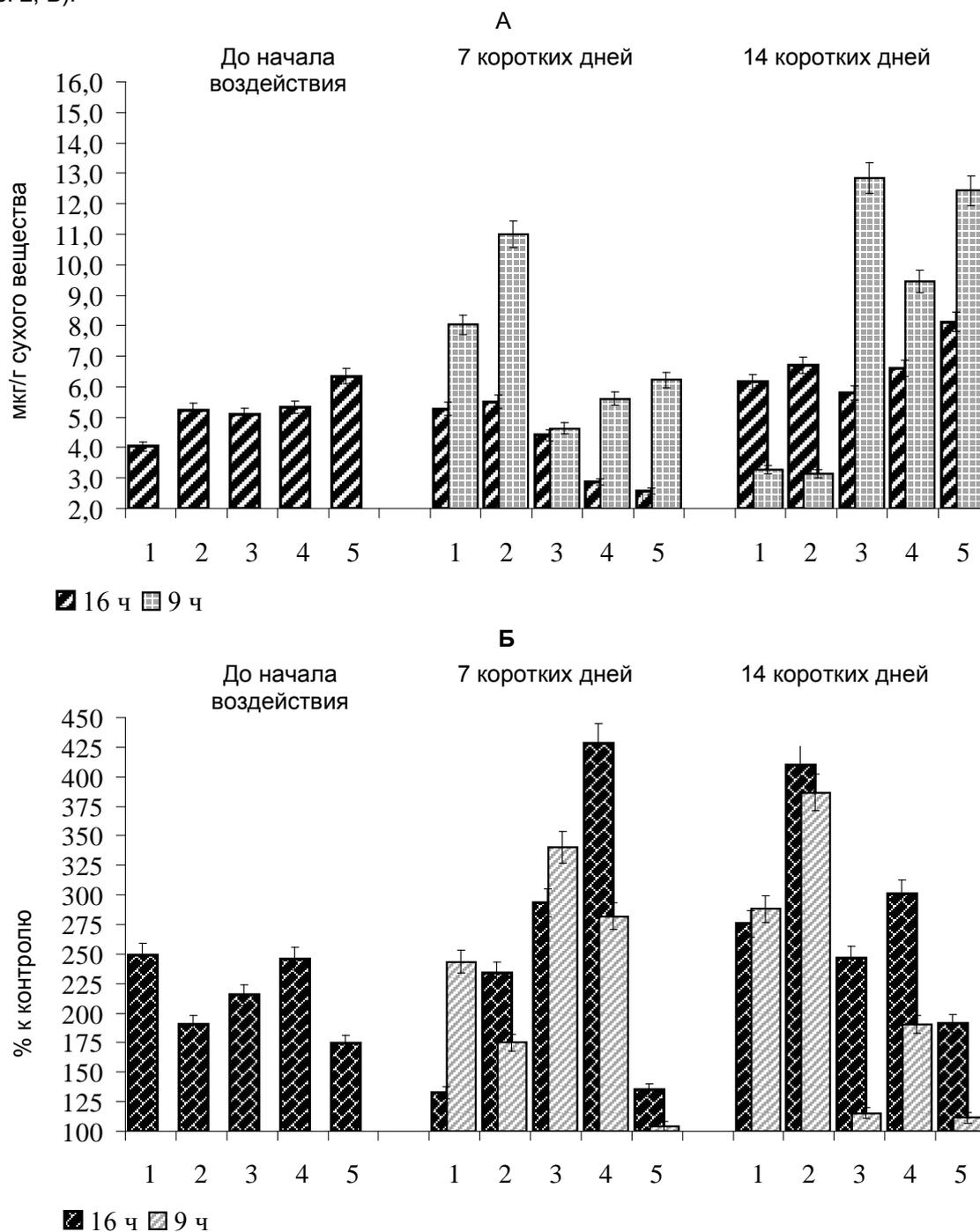


Рис. 2. Содержание (А) и активность (Б) ИУК в АМС изогенных по генам *E* линий сои сорта Clark, среднее за 2010–2012 года (по оси X указаны генотипы линий, КД линии: 1 – *E1E2E3*, 2 – *E1e2e3*; ФПН линии: 3 – *e1E2e3*, 4 – *e1e2E3*, 5 – *e1e2e3*)

Сокращение фотопериода оказало более сильное влияние на динамику содержания и активности ИУК в АМС, чем в листьях. Так, к концу первой недели опыта у КД линий значительно возрастало содержание ИУК (в 2 раза) при незначительном снижении уровня ее активности. У ФПН линий за данный период не происходило значительных изменений в содержании ИУК, однако ее активность достаточно сильно возрастала у линии с *E2* (на 126%), а у остальных – незначительно снижалась, в среднем на 30%, по сравнению с активностью на длинном дне. К концу эксперимента у чувствительных к фотопериоду линий *E1E2E3* и *E1e2e3* происходило сильное снижение содержания ИУК (в 2,5 и 3,5 раза), а у всех ФПН линий, наоборот, повышение, но более значительное, чем на длинном дне, особенно у линий *e1e2e3* и *e1E2e3* – в 2 и 2,8 раза (рис. 2, А). Динамика активности ИУК при этом имела противоположный характер, т.е. повышение содержания сопровождалось снижением активности ИУК и наоборот (рис. 2, Б).

Соотношение содержания ИУК листья/АМС показывает характер распределения этого гормона в надземной части растений, что может характеризовать направленность процессов роста и развития. До начала фотопериодического воздействия у всех линий содержание ИУК в листьях было больше, чем в АМС (таблица). Данное соотношение самым высоким было у *E1E2E3* и *E3*, а самым низким – у линии с *E1* и *e1e2e3*. В условиях длинного фотопериода на 7 день у линий *E1e2e3*, *e1e2E3* и *e1e2e3* наблюдалось повышение данного соотношения, особенно у *e1e2e3* – 2,4 раза. А у линий *E1E2E3* и *e1E2e3* отношение содержания ИУК листья/АМС к 7 дню не менялось (таблица). На 14 день у КД линий наблюдалось снижение данного соотношения за счет снижения уровня ИУК как в листе (рис. 1, А), так и в АМС (рис. 2, А), особенно у линии *E1e2e3*. У всех ФПН линий наблюдалось снижение данного показателя, но самое значительное было у линии с *E3* и *e1e2e3* (в 3 и 3,6 раза соответственно). Это происходило за счет значительного повышения содержания ИУК в АМС данных линий (рис. 2, А).

Таблица.

Распределение ИУК между листьями и АМС (листья/АМС) изогенных по генам *E* линий сои сорта Clark, среднее за 2010–2012 года

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

При сокращении фотопериода до 9 часов на 7 день у линий *E1E2E3*, *E1e2e3* и *e1e2e3* отмечалось снижение отношения содержания ИУК листья/АМС (таблица). Причем у первых двух линий это происходило, вероятно, за счет более интенсивного синтеза ИУК в АМС при относительно неизменном ее уровне в листьях (рис. 1, А), а у ФПН линии – за счет уменьшения деградации или образования неактивных форм ИУК в листьях. У остальных двух линий (с *E2* и *E3* генами) не наблюдалось значительных изменений данного соотношения в условиях короткого дня (таблица). На 14 день у КД линий отмечалось повышение соотношения, особенно у линии с *E1* (в 2,5 раза), за счет значительного снижения (практически на 8 мкг) содержания ИУК в АМС (рис. 2, А). У ФПН линий, как и на длинном дне, происходило снижение данного соотношения, особенно у линий с *E2* и *E3* (в 2,5 и 2,2 раза соответственно). У линии *e1e2e3* такое снижение было менее существенным (в 1,5 раза). Такие изменения происходили за счет значительного накопления ИУК в АМС, особенно у линий с *E2* и *e1e2e3* (рис. 2, А).

Обсуждение

Исследуемые линии отличаются по фотопериодической чувствительности, которая контролируется генами *E*. По данным, полученным ранее, наибольшей чувствительностью к продолжительности фотопериода обладает линия с генотипом *E1e2e3*, которая в условиях 16-часового фотопериода зацветала в среднем на 23–26 дней позже, чем в условиях 9-часового (Южно, Жмурко, 2010). Линия *E1E2E3* также обладает значительной чувствительностью к продолжительности светового дня. Наименьшей чувствительностью к фотопериоду обладают линии *e1E2e3* и *e1e2e3*, которые цвели в одни и те же сроки, как на длинном, так и на коротком дне. Линия *e1e2E3* среди ФПН линий проявляет незначительную чувствительность к фотопериоду, поскольку вегетативная фаза у нее на длинном дне была на 4–5 суток продолжительней, чем на коротком (Южно, Жмурко, 2010). Таким образом, генотипы с *E1* аллелем являются наиболее чувствительными к фотопериоду.

Это может быть связано с тем, что участие генов *E* в фотопериодической реакции растений осуществляется напрямую, за счет активации генов фотопериодического флорального пути (Price, 2012), а может быть и опосредованным через различные метаболические процессы и эндогенные регуляторные системы растительного организма, в частности – гормональную систему. Одним из важных фитогормонов, регулирующих процессы цветения, является ИУК, т.к. она определяет место инициации цветения, контролирует рост органов цветка, формирует и детерминирует репродуктивную компетентность АМС (Vanneste, Friml, 2009). Поэтому характер динамики содержания и активности ИУК, а также ее распределение между листьями и АМС, может отображать направленность процессов роста и развития, осуществляемых в растении в разных фотопериодических условиях.

Определение содержания и активности ИУК показало, что у линий *E1E2E3* и *E1e2e3*, наиболее чувствительных к продолжительности фотопериода, усиливается накопление ИУК и в листьях, и особенно в АМС в неиндуктивных условиях (16-часовой день), а у ФПН линий – происходит, наоборот, снижение данных показателей. Вероятнее всего, такие изменения связаны с тем, что ФПН линии практически сразу (в течение 4–5 дней) после окончания эксперимента зацвели на длинном дне, а у КД линий продолжалась вегетативная фаза, характеризующаяся активными ростовыми процессами. Это, возможно, связано с присутствием гена *E1* в генотипах КД линий, который, как показано, в неиндуктивных условиях является самым сильным репрессором цветения среди всех *E*-генов (Thakare et al., 2010).

Сокращение фотопериода до 9 часов приводит к значительному снижению содержания и активности ИУК в листьях и АМС у КД линий (*E1e2e3*, *E1E2E3*) к концу эксперимента, а у ФПН линий, наоборот, – к повышению данных показателей (в сравнении с действием 16-часового фотопериода), особенно, у линии с *E3*. Эти изменения можно объяснить вероятной активацией ИУК-аминокислота гидролазы (IAA-amino acid hydrolase 6) и триптофансинтазы в первые дни (1–6 коротких дней), что может приводить к увеличению содержания ИУК (Wong et al., 2009). Это, скорее всего, и происходило у КД линий. Хотя при длительном воздействии 9-часовым фотопериодом (14 дней) наблюдалось снижение концентрации и активности ИУК у КД линий, возможно, за счет активации оттока и/или катаболизма ИУК в АМС этих линий. Видимо, поэтому в индуктивных условиях у КД линий происходит торможение ростовых процессов и снимается ингибирующий цветение эффект ауксина (Wijayanti, 1997). Кроме этого показано, что у растений в условиях длинного светового дня ростовые процессы идут более интенсивно и формируется большая вегетативная масса, чем на коротком дне (Цыбулько, 1998). В большей степени такая тенденция наблюдается у КД линий. ФПН линии, при одинаковой скорости развития на длинном и коротком дне, значительно не снижают интенсивность ростовых процессов при сокращении светового дня, возможно, именно за счет повышения уровня ИУК, в основном за счет значительного накопления ее в АМС.

Среди всех исследуемых линий наиболее высокий начальный уровень ИУК, а также наиболее значительное повышение и содержания, и активности на коротком дне наблюдалось у линии *e1e2E3*, что, вероятно, связано с наличием *E3* аллеля, который сцеплен с геном высокого роста *S* (Вишнякова, Сеферова, 2005). Это, скорее всего, обеспечивает наиболее интенсивный рост растений данной линии, для поддержания которого и необходим высокий уровень ИУК. Вместе с этим, ген *E3* является гомологом гена *PHYA* арабидопсиса и регулирует циркадные часы, а также экспрессию генов *GmFT2a* и *GmFT5a* гомологов *FT* (Quecini et al., 2007), за счет чего линия *e1e2E3* среди ФПН линий является наиболее чувствительной к продолжительности фотопериода и позже других (приблизительно на 10 дней) переходит к фазе цветения как на длинном, так и на коротком дне (Южно, Жмурко, 2010).

Таким образом, в содержании и активности ИУК на коротком и длинном дне у КД линий выявлена противоположная динамика, а у ФПН линий – однонаправленная. При этом КД линии ускоряют цветение на коротком дне, а ФПН линии зацветают одновременно при обоих фотопериодах. Поскольку исследованные линии различаются по состоянию генов *E* (доминантное и/или рецессивное), что определяет их реакцию на фотопериод, то, вероятно, эти гены могут быть задействованы в регуляции перехода к цветению опосредованно – через влияние на активность, содержание и распределение фитогормонов между листьями и АМС, в частности ИУК.

Список литературы

- Вишнякова М.А., Сеферова И.В. Соя // Идентифицированный генофонд растений и селекция. – СПб., 2005. [Электронный документ]. (<http://www.vir.nw.ru/glycine/glycine1.html>). / Vishnyakova M.A., Seferova I.V. Soya // Identifitsirovanniy genofond rasteniy i selektsiya. – SPb., 2005. [Elektronnyiy dokument]. (<http://www.vir.nw.ru/glycine/glycine1.html>).
- Практикум по росту и устойчивости растений / Под редакцией Полевого В.В., Чирковой Т.В. – СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2001. – 98 с. / Praktikum po rostu i ustoychivosti rasteniy / Pod redaktsiey Polevogo V.V., Chirkovoy T.V. – SPb.: Izd-vo S.-Peterburgskogo un-ta, 2001. – 98 s./
- Савинский С.В., Драговоз И.В., Педченко В.К. Определение содержания зеатина, индолил-3-уксусной и абсцизовой кислот в одной растительной пробе методом высокоэффективной жидкостной хроматографии // Физиология и биохимия культурных растений. – 1991. – 23, №6. – С. 611–618. / Savinskiy S.V. Dragovoz I.V., Pedchenko V.K. Opredelenie sodержaniya zeatina, indolil-3-uksusnoy i abstsizovoy kislot v odnoy rastitelnoy probe metodom vyisokoeffektivnoy zhidkostnoy hromatografii // Fiziologiya i biohimiya kulturnykh rasteniy. – 1991. – 23, №6. – s. 611-618./
- Цыбулько В.С. Метаболические закономерности фотопериодической реакции растений. – Киев.: Аграрна наука, 1998. – 182 с. / Tsybulko V.S. Metabolicheskie zakonomernosti fotoperiodicheskoy reaktsii rasteniy. – Kiev.: Agrarna nauka, 1998. – 182s./
- Южно Ю.Ю., Жмурко В.В. Темпи розвитку та ростові процеси у ізогенних за генми *EE* ліній сої (*Glycine max* (L.) Merr.) за умов різного фотоперіоду // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2010. – 11, № 905. – С. 210–223. / Yuhno Yu.Yu., Zhmurko V.V. Tempi rozvitku ta rostovi protsesi u izogennykh za genami *EE* liniy soi (*Glycine max* (L.) Merr.) za umov riznogo fotoperiodu // Visnyk Harkivskogo natsionalnogo universitetu imeni V.N Karazina. Seriya: biologiya. – 2010. – 11, № 905. – s. 210–223./
- 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. – V. 54. – P. 307–328.
- Levy Y.Y., Dean C. The Transition to Flowering // Plant Cell. – 1998. – V. 10. – P. 1977–1992.
- Mutasa-Gottgens E., Hedden P. Gibberellin as a Factor in Floral Regulatory Networks // J. Exp. Bot. – 2009. – 60. – P. 1979–1989.
- Abe J, Xu D., Miyano A., Komatsu K., Kanazawa A., Shimamoto Y. Photoperiod – Insensitive Japanese Soybean Landraces Differ at Two Maturity Loci. // Crop Sci. – 2003. – Vol. 43. – P. 1300–1304.
- Price W.B. Understanding The Mechanisms of the Photoperiod Flowering Pathway in Soybean / W.B. Price // Thesis of the University of Illinois at Urbana-Champaign. – 2012. – P. 94.
- 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 // Journal of Integrative Plant Biology. – 2007. – 49 (11). – P. 1640–1653.
- 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. – Vol. 231. – P.951–963.
- Tasma I.M., Shoemaker R.C. Mapping Flowering Time Gene Homologs in Soybean and Their Association with Maturity (*E*) Loci // Crop Science. – 2003. – 43. – P. 319–328.
- Vanneste S., Friml J. Auxin: a Trigger for Change in Plant Development// Cell. – 2009. – 136. – P. 1005–1016.
- Wijayanti L., Fujioka S., Kobayashi M., Sakurai A. Involvement of Abscisic Acid and Indole-3-acetic Acid in the Flowering of *Pharbitis nil* // Journal of Plant Growth Regulation. – 1997. – 16, №2. – P. 115–119.
- 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(6): e65319.
- 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(7). – P. 648–651.

Представлено: С.І. Попов / Presented by: S.I. Popov

Рецензент: О.О. Авксентьева / Reviewer: O.O. Avksentyeva

Подано до редакції / Received: 17.11.2014