ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ, 2005, том 52, № 6, с. 822–829

УДК 581.143:577.175.1

РОЛЬ КРИПТОХРОМА 1 И ФИТОХРОМОВ В РЕГУЛЯЦИИ ФОТОМОРФОГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ РАСТЕНИЙ НА ЗЕЛЕНОМ СВЕТУ

© 2005 г. И. Ф. Головацкая

Кафедра физиологии растений и биотехнологии биолого-почвенного факультета Томского государственного университета, Томск

Поступила в редакцию 31.01.2005 г.

Изучали роль криптохрома 1 (CRY1) и фитохромов в фотоморфогенетических реакциях растений на средневолновом участке спектра ФАР. Проведен сравнительный анализ действия зеленого света (ЗС) на рост, активность и содержание фитогормонов (ГК, АБК и ИУК) при деэтиоляции проростков двух линий *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh экотипа Landsberg *erecta* (дикий тип L*er* и мутант *hy4*), а также *Phaseolus vulgaris* L. Отмечена наибольшая ответная ростовая реакция гипокотилей у проростков L*er* на действие ЗС с длиной волны 515 нм, а семядолей – с длиной волны 542 нм по сравнению с проростками мутанта *hy4*, у которого нарушен синтез CRY1. Последействие дальнего красного света (730 нм) аннулировало эффект действия ЗС (553 нм) на комплекс фитогормонов первичного листа фасоли. Совокупность полученных данных позволяет предполагать существование у растений нескольких фоторегуляторных систем, работающих на ЗС при более высоких энергиях излучения с длиной волны 515 нм и низких – при 542–553 нм. Обсуждается работа других рецепторов ЗС, функционирующих наряду с CRY1 и фитохромами.

Arabidopsis thaliana – Phaseolus vulgaris – зеленый свет – криптохром 1 – фитохромы – ГК – АБК – ИУК

ВВЕДЕНИЕ

Поглощение света растением происходит благодаря фоторецепторам, среди которых выделяют регуляторные пигменты. Они контролируют все фазы развития растений путем адаптации физиологических процессов в растении в соответствии с изменением условий освещения, выполняя решающую роль при переходе растений от скотоморфогенеза (греч. skotos – темнота) к фотоморфогенезу [1, 2]. Показана спектральная специализация регуляторных фоторецепторов: красный (КС) и дальний красный свет (ДКС) поглощают фитохромы (PHYA – PHYE), синий свет (СС) – фототропины (PHOT1 – PHOT2), синий и УФ-А – криптохромы (CRY1 – CRY5) и красный и синий свет – суперхром (PHY3) [3, 4]. Однако до сих пор не найдены регуляторные пигменты зеленого света (ЗС).

Оценивая степень изменений физиологических процессов по отношению к количеству пигмента в биологической системе, ряд авторов предположили существование механизма усиления светового сигнала [5–9]. В числе внутриклеточных трансдукторов светового сигнала, поглощенного криптохромом и фитохромом, называют G-белки, цГМФ, фосфолипазу D, Ca^{2+}, Ca^{2+}-связывающие белки (кальмодулин и др.) и киназы; на тканевом уровне функционируют гормоны. Показано, что у проростков мутанта *Arabidopsis hy4* с нарушенным синтезом CRY1 изменяется уровень фитогормонов как на СС, так и на ЗС [10, 11]. Предполагают, что фитохромный контроль роста злаков на КС осуществляется через изменение уровня ГК [12]. Появляются доказательства того, что каскады передачи сигналов, индуцированных цитокининами и брассиностероидами [13–15] модулируют передачу сигналов фитохрома на генном и цитоплазматическом уровнях. Показано также, что свет воздействует на передачу гормональных сигналов, регулируя экспрессию/активность ключевых элементов, участвующих в биосинтезе гормонов [16].

Зависимые от фитохрома изменения активности ГК показаны в основном на КС, тогда как спектр действия фитохрома распространяется на всю область ФАР [17]. Возникает необходимость

Сокращения: Е – облученность; ЗС – зеленый свет; ДКС – дальний красный свет; КС – красный свет; СС – синий свет; имп. – импульс; CRY1 – криптохром 1.

Адрес для корреспонденции: Головацкая Ирина Феоктистовна. 634050 Томск, пр. Ленина, 36. Томский государственный университет, биолого-почвенный факультет, кафедра физиологии растений и биотехнологии. Электронная почта: lapgol@mail.tomsknet.ru

изучения участия фитохромной системы в регуляции гормонального баланса листа при освещении растений ЗС.

В связи с этим целью работы было изучение роли криптохрома 1 и фитохромов в регуляции ростовых реакций и изменении уровня фитогормонов растений на средневолновом участке спектра ФАР.

МЕТОДИКА

Стерилизованные в 3%-ной H_2O_2 в 80%-ном этаноле семена *Arabidopsis* высевали в чашки Петри на стерильную жидкую питательную МС-среду. Для синхронизации прорастания семена выдерживали в течение 3 суток при 6°С, затем 3 ч освещали (люминесцентные лампы ЛД-40, интенсивность света – 33 Вт/м^2) и помещали в темноту.

3.5-дневные этиолированные проростки *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh экотипа Landsberg *erecta* исходной линии L*er* и мутанта *hy4*, дефектного по криптохрому 1 (CRY1), подвергали воздействию узкополосного импульсного (имп.) лазерного излучения зеленой области спектра (длина волны 515, 532 и 542 нм, энергия имп. 2.0, 2.0 и 5.5 мДж, соответственно, длительность имп. 10 нс, частота 1 Гц). Это излучение при помощи оптической системы, состоящей из короткофокусной линзы и поворотного зеркала, равномерно распределялось на площади 25 см^2 и падало на чашку Петри с облучаемыми растениями. Чашка Петри располагалась на вращающемся столике, что увеличивало однородность облучения. Растения освещали 30 и 300 имп. ЗС. Облученность (E) растений с учетом отражения крышки чашки Петри (13%) была равна 0.7, 0.7 и 1.9 Вт/м^2 соответственно при λ = 515, 532 и 542 нм.

После деэтиоляции на ЗС проростки выдерживали в течение 3.5 суток в темноте и затем фиксировали. Длину гипокотилей у 100 7-дневных проростков *Arabidopsis* каждого варианта измеряли под лупой БМ-51-2 (увеличение 8.75×), а площадь семядолей – под микроскопом МикМед-1 ВАР.1 с помощью винтового окулярного микрометра МОВ-1-15 (увеличение 150×) ("ЛОМО", Россия).

Содержание и активность фитогормонов определяли в первичном листе 10-дневных этиолированных проростков фасоли *Phaseolus vulgaris* L. сорта Белозерная, выращенных на водопроводной воде. Для деэтиоляции проростков использовали свет, выделенный с помощью интерференционных светофильтров (максимумы при 436, 553 и 670 нм, полуширина пропускания 7–14 нм) от кинопроекционной лампы накаливания мощностью 400 Вт. Свет был выровнен по поглощенным квантам, и его интенсивность составила соответственно 2.1, 3.3 и 2.8 Вт/м^2 синего (СС), зеленого (ЗС) и красного света (КС). Дальнюю красную (ДКС) радиацию убирали 0.2%-ным раствором $CuSO_4$. После 1 мин действия селективного света растения выдерживали 15 мин в темноте или на ДКС (максимум при 730 нм с полушириной пропускания 7 нм) интенсивностью 1.29 Вт/м^2 (для снятия фитохромного эффекта).

В первичном листе фасоли определяли активность ГК и содержание ИУК и АБК. Листья растений фиксировали жидким азотом. Выделение фракции свободных ГК проводили по методу, включающему экстракцию 70%-ным этанолом, упаривание экстракта до водного остатка и экстрагирование последнего при pH 2.7–3.0 этиловым эфиром уксусной кислоты [18]. Для определения уровня связанных форм ГК водный остаток подвергали щелочному гидролизу, и выделенные в результате этой процедуры свободные формы ГК повторно экстрагировали этиловым эфиром уксусной кислоты при pH 2.7–3.0. Разделение фитогормонов проводили с помощью ТСХ на пластинках Silufol UV-254 ("Kavalier", Чехия) в системе растворителей: хлороформ : этилацетат : уксусная кислота (70 : 30 : 5, по объему) [19]. Для идентификации веществ на хроматограмме использовали метчики $ГК_1$, $ГК_3$, $ГК_4$ ("Serva", Германия) и $ГК_9$ (любезно предоставлен к.б.н. А.В. Холодарем, Институт цитологии и генетики СО РАН). В силу отсутствия хорошего разделения на хроматограмме $ГК_1$ и $ГК_3$, а также $ГК_4$ и $ГК_7$, анализировали общую активность $ГК_{1+3}$ и $ГК_{4+7}$. Биологическую активность кислых ГК определяли по степени стимуляции активности амилазы в алейроновом слое ячменя (*Hordeum sativum* L.) сорта Гималайский [20].

Выделение свободных форм ИУК и АБК проводили по методу, включающему экстракцию 70%-ным этанолом, упаривание экстракта до водного остатка и экстрагирование последнего при pH 2.7–3.0 диэтиловым эфиром [21]. Для определения содержания связанных форм ИУК и АБК водный остаток подвергали щелочному гидролизу, и полученные свободные формы гормонов повторно экстрагировали диэтиловым эфиром при pH 2.7–3.0. Разделение фитогормонов проводили с помощью ТСХ на пластинках Silufol UV-254 в системе растворителей этилацетат : хлороформ : : уксусная кислота (100 : 100 : 1, по объему). Для идентификации веществ на хроматограмме использовали стандартные образцы ИУК ("Serva") и АБК ("Sigma", США).

Количественное определение фитогормонов проводили с помощью твердофазного иммуноферментного метода [22], используя моноклональные антитела к свободным формам ИУК и АБК и антивидовые антитела, меченные пероксидазой ("Фармхиминвест", Россия).

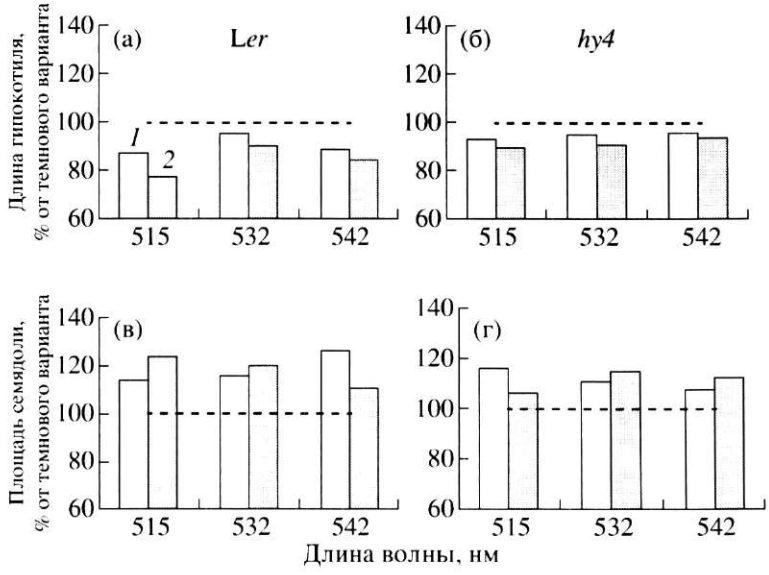


Рис. 1. Влияние расфокусированного импульсного лазерного излучения зеленой области ФАР на рост гипокотилей и семядолей 7-дневных проростков исходной линии L*er* и мутанта *hy4 Arabidopsis*.
1 – 30 имп., *2* – 300 имп. Стандартная ошибка средних значений не превышала 2%.

На графиках приведены средние арифметические из двух независимых экспериментов, каждый из которых был проведен в 3, 30 и 100 биологических повторностях, соответственно, для определения содержания ИУК и АБК ($n = 2 \times 3$), биологической активности ГК листа фасоли ($n = 2 \times 30$) и ростовых параметров проростков *Arabidopsis* ($n = 2 \times 100$) и их стандартные ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение роста деэтиолированных проростков *Arabidopsis* показало (рис. 1), что эффект кратковременного действия ЗС состоял в уменьшении длины гипокотилей, разворачивании семядолей и увеличении их площади по сравнению с ростом в темноте. Действие ЗС на рост гипокотилей дикого типа L*er* зависело от длины волны, уровня облученности (E) и продолжительности облучения (рис. 1а). Отмечена большая эффективность действия ЗС с длиной волны 515 нм (30 имп., E = 0.7 Вт/м^2) по сравнению с 542 нм (30 имп., E = 1.9 Вт/м^2), так как для одинаковой величины ингибирования роста осевого органа (на 13 и 11% соответственно по сравнению с темнотой) требовался меньший уровень облученности. С увеличением продолжительности облучения (300 имп., E = 0.7 Вт/м^2) ростовой ответ на действие ЗС с длиной волны 515 нм повышался на 10% по сравнению с облучением 30 имп. Эффективность действия ЗС с длиной волны 532 нм (300 имп., E = 0.7 Вт/м^2) была равна эффективности действия 542 нм (30 имп., E = 1.9 Вт/м^2).

На рис. 1б показано, что при отсутствии фоторецептора CRY1 у мутанта *hy4* эффективность ЗС (длина волны 515 и 542 нм, 30 и 300 имп.) в регулировании роста гипокотилей снижалась в 2 раза по сравнению с L*er* (рис. 1а).

Отмечена одинаковая ростовая реакция семядолей Ler на действие ЗС с разными длинами волн (515 и 532 нм, 30 имп., E = 0.7 Вт/м^2): увеличение площади на 14 и 16%, соответственно, по сравнению с темнотой (рис. 1в). Эффективность действия ЗС (515 нм) возрастала еще на 11% при десятикратном увеличении продолжительности облучения. Влияние ЗС с длиной волны 542 нм (30 имп., E = 1.9 Вт/м^2) сильнее всего увеличивало растяжение семядолей (на 27% по сравнению с темнотой). С повышением продолжительности облучения эффект ЗС этой длины волны снижался.

У мутанта *hy4* уменьшалась эффективность действия ЗС (515 нм при 300 имп. и 542 нм при 30 имп.) на рост семядолей по сравнению с диким типом (рис. 1г).

Сравнительный анализ ростовых реакций гипокотилей и семядолей L*er* показал одинаковый по величине ответ на действие ЗС с длиной волны 515 нм (30 и 300 имп.), тогда как при освещении ЗС с длиной волны 532 нм (30 и 300 имп.) и 542 нм (30 имп.) ростовой ответ семядолей был сильнее, чем ростовой ответ гипокотилей. Это показывает, что больший вклад в регуляцию роста семядолей осуществляют фоторецепторы, поглощающие более длинноволновый участок зеленой области спектра ФАР.

Нарушение работы фоторецептора CRY1 привело к уменьшению в 2 раза ростового ответа се-

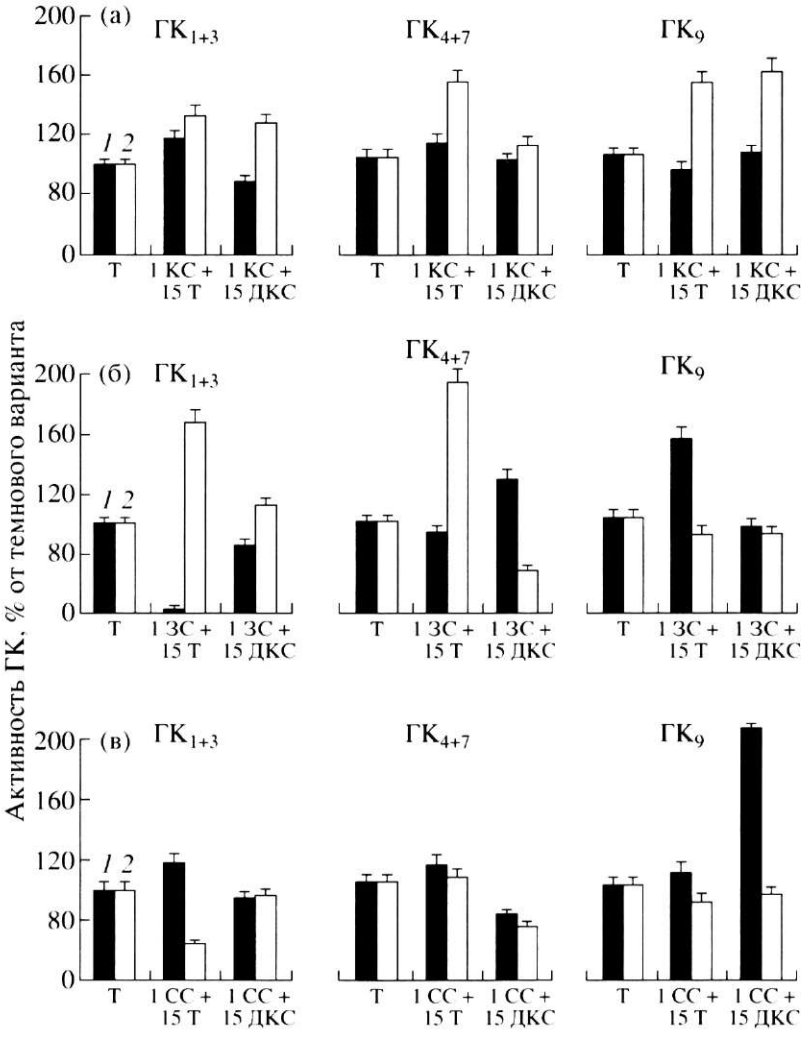


Рис. 2. Влияние селективного света на активность свободных (*1*) и связанных (*2*) форм ГК в первичном листе 10-дневных проростков фасоли.

а – КС и ДКС, б – ЗС и ДКС, в – СС и ДКС. Т – темнота. Цифрами при буквах на оси X обозначена продолжительность освещения (мин).

мядолей мутанта *hy4* по сравнению с реакцией гипокотилей на действие продолжительного (300 имп.) облучения ЗС с длиной волны 515 нм. Однако при отсутствии CRY1 ростовая реакция семядолей по сравнению с реакцией гипокотилей на действие ЗС с длиной волны 532 и 542 нм (30 и 300 имп.) была все же больше.

Отмеченные различия ростовых реакций гипокотилей и семядолей L*er* и *hy4* на действие ЗС позволяют предполагать или существование отличного от CRY1 фоторецептора ЗС, или разный уровень активности фоторецепторов в разных частях проростка, а также сложное взаимодействие между разными фоторецепторами, поглощающими ЗС.

Для *Arabidopsis* показано функционирование двух криптохромов, CRY1 и CRY2 [23], которые благодаря хромофорам, метенилтетрагидрофолату и ФАД в флавосемихиноновой форме [24], поглощают УФ-А, СС и определяют некоторую чувствительность проростков к ЗС. Для CRY1 и CRY2 отмечены перекрывание их функций и разная фотостабильность их белков [25]. Так, CRY2 быстро разрушается при освещении УФ-А, СС и ЗС. Накопление CRY2 при действии низкой интенсивности света, позволяет предполагать его в качестве основного фоторецептора в условиях лимитированного освещения.

Изучение формирования гормонального комплекса первичного листа фасоли показало изменения активности ГК при деэтиоляции на свету разного спектрального состава (рис. 2). Деэтиоляция проростков на КС (670 нм) в течение 1 мин увеличила активность свободных и связанных форм $ГК_{1+3}$, связанных форм $ГК_{4+7}$ и $ГК_9$ (рис. 2а), возможно, за счет их синтеза *de novo*. Действие

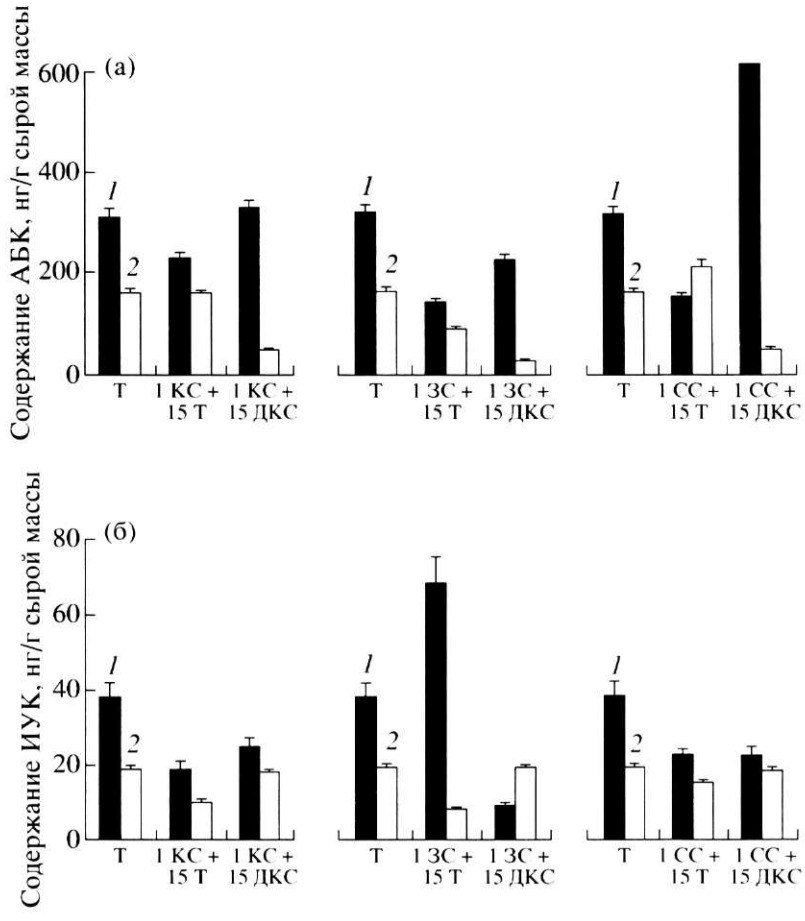


Рис. 3. Влияние селективного света на содержание свободных (*1*) и связанных (*2*) форм АБК (а) и ИУК (б) в первичном листе 10-дневных проростков фасоли.
Обозначения, как на рис. 2.

СС (436 нм) повысило активность свободных $ГК_{1+3}$, вероятно, вследствие высвобождения из связанных форм (рис. 2в). Кратковременная экспозиция на ЗС (553 нм) существенно снизила активность свободных форм $ГК_{1+3}$ за счет активного связывания гормонов, но повысила уровень свободной формы $ГК_9$ (рис. 2б). Учитывая, что биологический эффект $ГК_9$ обусловлен его метаболизмом до активных гиббереллинов, $ГК_4$ и $ГК_1$ [26], можно предположить замедление преобразования ГК на ЗС. Наблюдаемый эффект действия селективного света на ГК первичного листа фасоли, проявляющийся в увеличении активности свободных форм $ГК_{1+3}$ на КС и $ГК_9$ на ЗС, был отмечен нами ранее для листа овса сорта Таежный [27].

В результате исследования фитохромных эффектов на СС и ЗС отметили, что ДКС "отменял" действие ЗС на активность $ГК_{1+3}$, $ГК_{4+7}$ и $ГК_9$ (рис. 2б). Эти данные подтверждают предположение о существовании на ЗС фотоконверсии фитохрома из неактивной ($Ф_к$) в активную ($Ф_{дк}$) форму [17, 28]. ДКС обращал также эффект действия СС на $ГК_{1+3}$ (рис. 2в), что согласуется с данными других авторов, показавших участие фитохрома наряду с фоторецептором СС в становлении гиббереллинового статуса растений [29].

На рис. 3 показана зависимость содержания АБК и ИУК от действия селективного света. Снижение свободных форм АБК после действия света разного спектрального состава обращалось действием ДКС (рис. 3а). Однако, если действие КС полностью снималось ДКС, то действие ЗС – только наполовину, что дает основание предполагать существование другого фоторецептора ЗС. Содержание свободной АБК на ДКС после СС превышало темновой контроль в два раза. Наблюдаемое обращение эффектов СС, ЗС и КС дальним красным светом говорит об участии фитохрома в регуляции содержания ингибитора роста. Наши данные согласуются с данными по фитохромной регуляции уровня АБК на КС у *Lemna gibba* [30]. Различия в содержании АБК на свету разного спектрального состава могут быть обусловлены взаимодействием других фоторецепторов с фитохромом.

Кратковременная деэтиоляция проростков фасоли на селективном свету изменила уровень ИУК в первичном листе (рис. 3б). Действие КС и СС снижало, а ЗС повышало содержание свободной формы ИУК. ДКС обращал эффекты КС и ЗС. Другие авторы также связывают с фитохромом изменения уровня ИУК в ходе деэтиоляции [31]. Эффекты 1 мин ЗС + 15 мин ДКС и 1 мин СС + + 15 мин ДКС на содержание ИУК демонстрировало сложное влияние фоторецепторов КС и СС.

Взаимодействия между реакциями, опосредованными фитохромами и фоторецепторами СС/УФ-А, описаны для ростовых реакций растений. Так, предварительная обработка КС увеличивает фототропический ответ при последующей обработке СС [32]. Фоторецепторы PHYA и CRY1 регулируют рост гипокотилей на СС, при этом PHYA частично подавляет действие CRY1 на рост гипокотилей и семядолей. В ингибировании роста гипокотилей на белом свету участвуют преимущественно PHYB и CRY1.

Взаимодействие между CRY и PHY также показано на примере активации киназы высокоэнергетических реакций (HIRK), регулирующей фотоморфогенез растений на ранних стадиях ответа в проростках [9]. Регуляция процессов, опосредованных СС, через CRY и PHY, возможно, обусловлена как способностью фитохромов поглощать свет синей области спектра [17], так и прямого взаимодействия рецепторов КС и СС [31]. Прямое взаимодействие фитохромов и криптохромов происходит через фосфорилирование мотива STAESSSS цитокининовым рецептором и JAK (от Janus tyrosine kinase), что ведет к трансдукции фотосигнала через димеризацию фоторецепторов и их ядерную локализацию, и активацию транскрипции целевых генов [31].

Направление фотореакций зависит от взаимодействия между фоторецепторами: усиление реакций возможно при положительном влиянии PHYA на PHYB, CRY1 на PHYB, и PHYA на PHYD [33–37], тогда как ослабление – при негативном действии PHYA на PHYB, CRY2 на PHYB [31, 35, 36].

Сравнительный анализ гормонального баланса первичного листа *P. vulgaris*, на ДКС после ЗС с таковым после КС и СС (рис. 2 и 3) показал неполную идентичность фитохромной регуляции уровня гормонов и совместного действия рецепторов КС и СС. Усиление вызванного ДКС обращения эффектов как СС, так и ЗС на уровень $ГК_{4+7}$, вероятно, объясняется включением фоторецепторов СС в фитохромную регуляцию на обоих участках спектра ФАР. Неполное вызванное ДКС обращение действия ЗС на содержание АБК, в отличие от усиливающего эффекта СС, позволяет предполагать работу фоторецепторов, отличных от фитохромов и криптохромов. Другие авторы также обсуждают существование фоторецепторов ЗС, взаимодействующих с фитохромом [38] или как с фитохромом, так и с криптохромом [39]. Высказано мнение о присутствии у растений отдельных систем фоторецепторов для СС/УФ-А (PI) и ЗС (PII) [40, 41]. Показана регуляторная роль ЗС в фототропизме, который, как правило, регулируется СС и УФ-А [42]. Некоторые авторы считают, что дефектный фоторецептор NPH1 (или PHOT1) у мутантов *nph1* является фоторецептором как СС, так и ЗС [43].

Таким образом, исследование чувствительности ростовых реакций проростков *hy4* к ЗС (515, 532 и 542 нм) и изменений гормонального баланса фасоли при действии ЗС (553 нм), а также имеющиеся в литературе данные позволяют предполагать одновременное с CRY1 и фитохромами функционирование других фоторецепторов ЗС, в том числе CRY2, PHOT1 и рецепторов, работающих при более высоких энергиях излучения с длиной волны 515 нм и низких – с длиной волны 542–553 нм.

Автор выражает благодарность проф. Р.А. Карначук за консультацию в процессе работы, аспиранту М.В. Ефимовой и н.с. В.А. Светличному (Томский государственный университет) за помощь в проведении эксперимента с применением лазерной техники.

Часть работы выполнена при финансовой поддержке государственной научно-технической программы "Университеты России" (грант УР № 07.01.042).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Конев С.В., Волотовский И.Д.* Фотобиология. Минск: изд-во БГУ, 1974. 348 с.
2. *Воскресенская Н.П.* Фоторегуляторные реакции и активность фотосинтетического аппарата // Физиология растений. 1987. Т. 34. С. 669–684.
3. *Briggs W.R., Olney M.A.* Photoreceptors in Plant Photomorphogenesis to Date. Five Phytochromes, Two Cryptochromes, One Phototropin, and One Superchrome // Plant Physiol. 2001. V. 125. P. 85–88.
4. *Imaizumi T., Kanegae T., Wada M.* Cryptochrome Nucleocytoplasmic Distribution and Gene Expression Are Regulated by Light Quality in the Fern *Adiantum capillus-veneris* // Plant Cell. 2000. V. 12. P. 81–96.
5. *Штернберг М.Б.* О возможном участии ростовых веществ и нуклеиновых кислот в механизме действия фитохрома // Регуляторы роста растений и нуклеиновый обмен. М.: Наука, 1965. С. 65–80.
6. *Кабачевская Е.М., Ляхнович Г.В., Волотовский И.Д.* Регуляция активности фосфолипазы D в проростках овса светом и фитогормонами // Физиология растений. 2004. Т. 51. С. 855–859.
7. *Дубовская Л.В., Молчан О.В., Волотовский И.Д.* Фоторегуляция цГМФ в проростках овса // Физиология растений. 2001. Т. 48. С. 26–29.

8. *Neuhaus G., Bowler C., Kern R., Chua N.-H.* Calcium / Calmodulin-Dependent and Independent Phytochrome Signal Transduction Pathways // Cell. 1993. V. 73. P. 937–952.

9. *Malec P., Yahalom A., Chamovitz A.* Identification of a Light-Regulated Protein Kinase Activity from Seedlings of *Arabidopsis thaliana* // Photochem. Photobiol. 2002. V. 75. P. 178–183.

10. *Карначук Р.А., Тищенко С.Ю., Головацкая И.Ф.* Эндогенные гормоны и регуляция морфогенеза *Arabidopsis thaliana* синим светом // Физиология растений. 2001. Т. 48. С. 262–267.

11. *Карначук Р.А., Головацкая И.Ф., Ефимова М.В., Хрипач В.А.* Действие эпибрассинолида на морфогенез и гормональный баланс проростков арабидопсиса на зеленом свету // Физиология растений. 2002. Т. 49. С. 591–595.

12. *Brien T.O., Beall F.D., Smith H.S.* De-Etiolation and Plant Hormones // Encyclopedia of Plant Physiology. New Series. Berlin: Springer-Verlag, 1985. V. 11. P. 282–307.

13. *Hutchison C., Kieber J.J.* Cytokinin Signaling in *Arabidopsis* // Plant Cell. 2002. V. 14. P. 47–59.

14. *Зубо Я.О., Селиванкина С.Ю., Ямбуренко М.В., Зубкова Н.К., Кулаева О.Н., Кузнецов В.В.* Цитокинины активируют транскрипцию хлоропластных генов // Докл. АН. 2005. Т. 400. С. 396–399.

15. *Neff M.M., Nguyen S.M., Malancharuvil E.J., Fujioka S., Noguchi T.* BAS1: A Gene Regulating Brassinosteroid Levels and Light Responsiveness in *Arabidopsis* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1999. V. 211. P. 5316–5323.

16. *Kang J.G., Yan J., Kim D.H., Chung K.S., Fuijoka S., Kim J.I., Dae H.W., Yoshida S., Takatsuto S., Song P.S., Park C.M.* Light and Brassinosteroid Signals Are Integrated via a Dark Induced Small G Protein in Etiolated Seedling Growth // Cell. 2001. V. 105. P. 625–636.

17. *Mohr H.* Regulation der Enzymsynthese bei den Höheren Pflanze // Naturwiss. Rundschau. 1970. V. 23. P. 187–195.

18. *Ложникова В.Н., Хлопенкова Л.П., Чайлахян М.Х.* Определение природных гиббереллинов в растительных тканях // Методы определения фитогормонов, ингибиторов роста, дефолиантов и гербицидов / Под ред. Ракитина Ю.В. М.: Наука, 1973. С. 50–58.

19. *Atzorn R., Wetter E.W.* The Role of Endogenous Gibberellins in the Formation α-Amilase by Aleurone Layers of Germination Barley Caryopses // Planta. 1983. V. 159. P. 289–298.

20. *Chrispeels T.J., Varner J.E.* Gibberellic Acid-Enhanced Synthesis and Release of α-Amilase and Ribonuclease by Isolated Barley Aleurone Layers // Plant Physiol. 1967. V. 43. P. 398.

21. *Кефели В.И., Турецкая Р.Х., Коф Э.М., Власов П.В.* Определение биологической активности свободных ауксинов и ингибиторов роста в растительном материале // Методы определения фитогормонов, ингибиторов роста, дефолиантов и гербицидов / Под ред. Ракитина Ю.В. М.: Наука, 1973. С. 7–22.

22. *Кудоярова Г.Р., Веселов С.Ю., Каравайко Н.Н., Гюли-заде В.З., Чередова Е.П., Мустафина А.Р., Мошков И.Е., Кулаева О.Н.* Иммуноферментная система для определения цитокининов // Физиология растений. 1990. Т. 37. С. 193–199.

23. *Jackson J.A., Jenkins G.I.* Extension-Growth Responses and Expression of Flavonoid Biosynthesis Genes in the *Arabidopsis hy4* Mutant // Planta. 1995. V. 197. P. 233–239.

24. *Lin C., Robertson D.E., Ahmad M., Raibecas A.A., Jorns M.S., Dutton P.L., Cashmore A.R.* Association of the Flavin Adenine-Dinucleotide with the *Arabidopsis* Blue Light Receptor CRY1 // Science. 1995. V. 269. P. 968–970.

25. *Ahmad M., Jarillo J.A., Cashmore A.R.* Chimeric Protein between cry1 and cry2 *Arabidopsis* Blue Light Photoreceptors Indicate Overlapping Functions and Varying Protein Stability // Plant Cell. 1998. V. 10. P. 197–208.

26. *Hedden P., Kamyia Y.* Gibberellin Biosynthesis: Enzymes, Genes and Their Regulation // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1997. V. 48. P. 431–460.

27. *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.

28. *Карначук Р.А., Постовалова В.М., Беленькая Е.В., Жуланова С.Г.* Фитохромный контроль метаболизма ^{14}С-углеводов в растениях // Физиология растений. 1978. Т. 25. С. 268–271.

29. *Reid J.B., Botwright N.A., Smith J.J., O'Neill D.P., Kerckhos L.H.J.* Control of Gibberellin Levels and Gene Expression during De-Etiolation in Pea // Plant Physiol. 2002. V. 128. P. 734–741.

30. *Weatherwax S.C., Ong M.S., Degenhardt J., Bray E.A., Tobin E.M.* The Interaction of Light and Abscisic Acid in the Regulation of Plant Gene Expression // Plant Physiol. 1996. V. 111. P. 363–370.

31. *Chory J., Chatterjee M., Cook R.K., Elich T., Frankhauser C., Li J., Nagpal P., Ne M., Pepper A., Poole D., Reed J., Vitart V.* From Seed Germination to Flowering, Light Controls Plant Development via the Pigment Phytochrome // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1996. V. 93. P. 12 066–12 071.

32. *Neff M., Chory J.* Genetic Interactions between Phytochrome A, Phytochrome B and Cryptochrome 1 during *Arabidopsis* Development // Plant Physiol. 1998. V. 118. P. 27–35.

33. *Ahmad M., Cashmore A.R.* The Blue-Light Receptor Cryptochrome 1 Shows Functional Dependence on Phytochrome A or Phytochrome B in *Arabidopsis thaliana* // Plant J. 1997. V. 11. P. 421–427.

34. *Casal J.J., Boccalandro H.* Coaction between Phytochrome B and HY4 in *Arabidopsis thaliana* // Planta. 1995. V. 197. P. 213–218.

35. *Casal J.J.* Phytochromes, Cryptochromes, Phototropin: Photoreceptor Interaction in Plants // Photochem. Photobiol. 2001. V. 71. P. 1–11.

36. *Hennig L., Poppe C., Sweere U., Martin A., Schafer E.* Negative Interference of Endogenous Phytochrome B with Phytochrome A Function in *Arabidopsis* // Plant Physiol. 2001. V. 125. P. 1036–1044.

37. *Hennig L., Funk M., Whitelam G.C., Schafer E.* Functional Interaction of Cryptochrome 1 and Phytochrome D // Plant J. 1999. V. 20. P. 289–294.

38. *Vicente C., Garcia I.* Decrease in Phytochrome Pelletability Induced by Green + Far-Red Light in *Trifolium repens* // Biochem. Biophys. Res. Commun. 1981. V. 100. P. 17–22.

39. *Tanada T.* Interaction of Green or Red Light with Blue Light on the Dark Closure *Albizzia pinnules* // Physiol. Plant. 1984. V. 61. P. 35–37.

40. *Konjevic R., Khurana J.P., Poff K.L.* Analysis of Multiple Photoreceptor Pigments for Phototropism in a Mutant of *Arabidopsis thaliana* // Photochem. Photobiol. 1992. V. 55. P. 789–792.

41. *Konjevic R., Steinitz B., Poff K.L.* Dependence of the Phototropic Response of *Arabidopsis thaliana* on Fluence Rate and Wavelength // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1989. V. 86. P. 9876–9880.

42. *Steinitz B., Ren Z., Poff K.L.* Blue- and Green-Light-Induced Phototropism in *Arabidopsis thaliana* and *Lactuca sativa* L. Seedlings // Plant Physiol. 1985. V. 77. P. 248–251.

43. *Liscum E., Briggs W.R.* Mutations in the NPH1 Locus of *Arabidopsis* Disrupt the Perception of Phototropic Stimuli // Plant Cell. 1995. V. 7. P. 473–485.