

УДК: 633.34:581.133.1:58.035.2

**Влияние продолжительности фотопериода на азотфиксирующую активность изогенных по генам *E* линий сои *Glycine max* (L.) Merr.
Ю.В. Попова, В.В. Жмурко**

*Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина (Харьков, Украина)
Popova.Ju.V@gmail.com*

В трехлетних полевых экспериментах изучали влияние короткого фотопериода (9 ч.) на азотфиксирующую активность изогенных по генам *E* линий сои (*Glycine max* (L.) Merr.). Установлено, что нитрогеназная активность зависит от погодных условий, состояния аллелей генов *E*, изменяется в течение онтогенеза, но при этом в наибольшей мере на нее влияет продолжительность фотопериода. Под влиянием короткого фотопериода, при прочих равных условиях, у всех изогенных линий снижалась активность азотфиксации в течение воздействия коротким фотопериодом. Предполагается, что симбиотическая фиксация азота у сои подвержена фотопериодическому контролю, который осуществляется посредством изменения распределения потока ассимилятов между апикальными меристемами и корневой системой под влиянием разной продолжительности фотопериода.

Ключевые слова: соя (*Glycine max* (L.) Merr.), нитрогеназная активность, фотопериод, изогенные линии, *E*-гены, *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner 1896) Jordan, 1982.

**Вплив тривалості фотоперіоду на азотфіксувальну активність ізогенних за генами *E* ліній сої *Glycine max* (L.) Merr.
Ю.В. Попова, В.В. Жмурко**

У трирічних польових експериментах вивчали вплив короткого фотоперіоду (9 год.) на азотфіксувальну активність ізогенних за генами *E* ліній сої (*Glycine max* (L.) Merr.). Показано, що нитрогеназна активність залежить від погодних умов, стану алелей генів *E*, змінюється протягом онтогенезу, але найбільшою мірою на неї впливає тривалість фотоперіоду. Під дією короткого фотоперіоду, за інших рівних умов, у всіх ізогенних ліній знижувалася активність азотфіксації протягом впливу коротким фотоперіодом. Припускається, що симбіотична азотфіксація у сої підлягає фотоперіодичному контролю, який здійснюється через зміну перерозподілу потоку асимілятів між апікальними меристемами і кореневою системою під впливом різної тривалості фотоперіоду.

Ключові слова: соя (*Glycine max* (L.) Merr.), азотфіксувальна активність, фотоперіод, ізогенні лінії, *E*-гени, *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner 1896) Jordan, 1982.

**The nitrogen fixing activity of the soybean *Glycine max* (L.) Merr. near-isogenic by *E*-genes lines under different photoperiod
Y.V. Popova, V.V. Zhmurko**

The effect of short photoperiod (9 hr) on nitrogen-fixing activity of the soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) lines isogenic by *E*-genes was investigated in the three-year field experiments. It was found that the nitrogenase activity depends on weather conditions, state of *E*-genes alleles, and changes during ontogeny, but it is the greatest influenced by the photoperiod duration. Nitrogen fixation activity decreased at all isogenic lines under short photoperiod, at other equal conditions. It is assumed that soybean symbiotic nitrogen fixation exposed to photoperiodic control, which is carried out by assimilates flow changing between the apical meristems and root system under the different photoperiod.

Key words: soybean (*Glycine max* (L.) Merr.), nitrogen fixing activity, photoperiod, isogenic lines, *E*-genes, *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner 1896) Jordan, 1982.

Введение

Изучение закономерностей функционирования симбиоза растений и микроорганизмов является одним из наиболее актуальных направлений в современной физиологии. Их выяснение имеет важное научное значение для углубления существующих представлений о биологической сущности процесса симбиотической азотфиксации, а также для разработки приемов повышения ее

ефективності з метою використання в біологічному земледеллі для підвищення продуктивності сільськогосподарських рослин (Тихонович, Проворов, 2009; Коць і др., 2007).

Показано, що на формування і функціонування симбіотического апарату впливають абиотическі фактори – світ, вологість і мінеральний склад ґрунту, температура і др. (Тихонович, Проворов, 2009). Ці процеси залежать також від генотипу рослини і мікроорганізму, які надають вплив на взаємовідносини рослина-бактерія, що в значительній мірі визначає ефективність симбіотическої системи (Курдиш, 2011).

В ряду експериментів з різними сортами сої показано вплив мінерального складу і вологості ґрунту, температури, погодних умов (Коць і др., 2007, 2011; Сичкар і др., 1989), генотипу сорту і мікросимбіонта (Коць і др., 2007; Тихонович, Проворов, 2009; Проворов, Вороб'єв, 2012) на процес симбіотическої фіксації азоту.

Продовжителіть фотоперіоду є одним із факторів середовища, які в найбільшій мірі надають вплив на ріст, розвиток, поширеність по зонах вирощування і продуктивність сільськогосподарських рослин. Вплив продовжителіть фотоперіоду на фізіологічно-біохімічні процеси у рослин досліджено достатньо детально (Цыбулько, 1998; Жмурко, 2009; Zhmurko, Avksentyeva, 2009; Жмурко і др., 2013). Разом з тим, в літературі дуже обмежені дані про вплив цього фактора на процес симбіотическої азотфіксації у сої, яка є однією із провідних харчових, кормових і техніеских культур. Нами раніше показано залежність числа клубеньків *Bradyrhizobium japonicum* і активності нітрогенази від продовжителіть фотоперіоду у двох ліній сої з різною фотоперіодическою чутливістю (Жмурко і др., 2011). В цитованих вище роботах (Коць і др., 2007, 2011; Тихонович, Проворов, 2009) відзначалось вплив генотипу сорту сої на процес симбіотическої азотфіксації. Однак ці дані не дозволяють визначити вплив конкретних генів рослини на процес формування і функціонування симбіотического апарату.

По нашому мненню, для установлення впливу продовжителіть фотоперіоду на симбіотическу азотфіксацію і можливого участя в її регуляції конкретних генів рослини найбільш коректно застосовувати фотоперіодическу індукцію, а в якості модельних об'єктів використовувати ізогенні лінії з ідентифікованими генами контролю фотоперіодическої чутливістю. У сої ідентифіковані гени *E*-серії (early) – *E1*, *E2*, *E3*, *E4*, *E5*, *E7* і *E8*, які детермінують фотоперіодическу чутливість (Cober et al., 1996; Wang Ying, 2008).

В зв'язі з изложенным, целью настоящей работы было изучение влияния продолжительности фотоперіоду на симбіотическу азотфіксацію у ізогенних по генам *E* ліній сої.

Об'єкти і методи досліджень

Об'єктами дослідження були практично ізогенні лінії сої (near isogenic lines), що відрізняються домінуючим і/або рецесивним станом алелів генів *E*, надані Національним центром генетических ресурсів рослин України. Вони відрізняються по фотоперіодическою чутливістю: короткоденні (КД) лінії з генотипами *E1E2E3* і *E1e2e3*, і фотоперіодическі нейтральні (ФПН) – *e1e2E3* і *e1e2e3*.

Експерименти проводили на експериментальному ділянці кафедри фізіології і біохімії рослин і мікроорганізмів ХНУ імені В.Н. Каразіна в періоди вегетації 2009–2011 рр. Посів насіння проводили в оптимальні терміни для сої (третья декада квітня – перша декада травня) в умовах східної Лесостепі України. Площа ділянки 1 м² в трікратній повторності по кожному варіанту експерименту. Перед посівом насіння бактерізували штаммом активного симбіонта-азотфіксатора *Bradyrhizobium japonicum* 634Б в концентрації 10⁸ кліток/мл в період часу для зменшення впливу аборигенної мікрофлори на досліджувані в експерименті процеси (Крутило, 2014).

Рослини вирощували на природному довгому дні (на широті Харківка – 16 годин) до фази третього справжнього листа, потім в період 14 днів частину рослин піддали дії короткого (9-годинного) фотоперіоду, змінюючи їх світонепроникними камерами, а решту продовжували вирощувати на природному дні. Після закінчення дії короткого фотоперіоду всі рослини вирощували на природному дні. Азотфіксуючу активність визначали до початку дії короткого фотоперіоду, на 7 і 14 днів дії ацетиленовим методом (Hardy, 1968) в 4–5-кратній повторності. Вибрані нешкодані корені з клубеньками мидали від ґрунту і поміщали в герметичні посудини, в які вводили 15% по об'єму очищеного від домішок ацетилену і інкубували в період часу. Потім 5 мл газу консервували в насиченому розчині

натрия хлорида до проведения анализа. Количество этилена, восстановленного нитрогеназой из ацетилена, измеряли на газовом хроматографе Agilent Technologies 6850 в отделе симбиотической азотфиксации Института физиологии растений и генетики НАН Украины. Объем анализируемой пробы – 1 мл. По результатам измерений вычисляли абсолютную и удельную нитрогеназную активность. Абсолютная нитрогеназная активность отражает состояние симбиотической системы целого растения, в то время как удельная нитрогеназная активность связана с характером фиксации азота непосредственно бактериями в клубеньках.

Результаты исследований статистически обработаны стандартными методами (Доспехов, 1985), в таблицах приведены средние значения с их стандартными ошибками.

Результаты и обсуждения

Анализ результатов определения как абсолютной (табл. 1), так и удельной (табл. 2) нитрогеназной активности (НА) показал, что она существенно различалась по годам исследований, независимо от продолжительности фотопериода и генотипа исследованных линий по генам *E*. Так, наиболее высоким общий уровень НА был в 2009 году, несколько ниже – в 2010, а наиболее низким (почти на порядок) – в 2011 году (табл. 1, 2). Предполагая, что это связано с погодными условиями, мы проанализировали уровень температуры воздуха и сумму осадков в период проведения опытов. Во все годы исследований опыт начинали в конце II – начале III декады июня (определение НА до начала воздействия коротким фотопериодом) и продолжали в III декаде июня (первое определение НА в условиях разного фотопериода, 7 коротких дней), а заканчивали в I декаде июля (второе определение НА в условиях разного фотопериода, 14 коротких дней). В этот период по данным Харьковской гидрометеорологической обсерватории в 2009 и 2010 году средняя за декаду температура воздуха составляла 22 и 23°C соответственно, а в 2011 году – 21°C. При этом сумма осадков в период проведения опыта в 2009 и 2010 году была 43,7 и 19,1 мм соответственно, в то время как в 2011 году она составила 120 мм. Следовательно, более низкие температуры и обилие осадков в 2011 году привели к снижению НА, независимо от вариантов опыта. Это совпадает с литературными данными о зависимости процесса симбиотической азотфиксации от температуры и условия увлажнения (Коць и др., 2007, 2011; Сичкарь и др., 1989). По-видимому, наиболее благоприятное сочетание температуры и осадков для процесса азотфиксации складывалось в 2009 году, так как уровень НА был более высоким, чем в два других года исследований.

Анализ динамики НА (в среднем за три года исследований) в условиях естественного дня в течение проведения опыта (за 14 дней, начиная с фазы 3 настоящего листа) показал, что у исследованных линий происходило постепенное повышение абсолютной НА. Исключение составила КД линия *E1e2e3*, у которой через 14 дней абсолютная НА снизилась до уровня ее в фазе 3 листа (рис. 1, А). Что касается удельной НА, то она в условиях естественного длинного дня через 7 дней после фазы 3 листа у всех линий несколько возросла, а через 14 дней после этой фазы снизилась (рис. 1, Б).

В условиях короткого фотопериода также происходило изменение НА в течение времени проведения опыта – абсолютная НА через 14 дней воздействия у КД линии *E1E2E3* повышалась, у линии *E1e2e3* – не изменилась, а у ФПН линий *e1e2E3* и *e1e2e3* – возросла (рис. 1, А). Удельная активность НА в условиях короткого дня через 14 дней воздействия у КД линий изменялась так же, как и абсолютная, в то время как у ФПН линий она снижалась, в сравнении с активностью после 7 дней воздействия коротким фотопериодом.

По-видимому, определенная динамика НА у исследованных линий может быть связана с изменением интенсивности и характера физиолого-биохимических процессов в течение онтогенеза растений.

Результаты также показали, что исследованные линии несколько различались по НА, в зависимости от состояния аллелей генов *E*. В среднем за три года исследований при определении НА до начала воздействия коротким фотопериодом (фаза третьего листа, естественный длинный день) общий уровень абсолютной и удельной активности у исследованных линий различался и эти различия сохранялись в течение проведения опыта (рис. 1, А и Б). Вероятно, что нитрогеназная активность может зависеть от состояния аллелей генов *E* (доминантное и/или рецессивное). Это предположение подтверждается литературными данными о зависимости функционирования азотфиксирующей симбиотической системы от генотипа растения (Проворов, Воробьев, 2013).

Несмотря на различия НА по годам исследований, изменения в течение онтогенеза и различия, связанные с генотипом линий по генам *E*, в опытах четко проявлялось влияние продолжительности фотопериода на интенсивность фиксации азота. У всех исследованных линий, независимо от генотипа по генам *EE*, под влиянием короткого фотопериода абсолютная НА снижалась, в сравнении с ней в условиях естественного длинного дня. Причем это снижение проявлялось как через 7 дней, так и через 14 дней индукции коротким фотопериодом (табл. 1). Только в опыте 2011 года у КД линий *E1E2E3* через 7 дней, а у линии *E1e2e3* через 14 дней индукции короткий фотопериод приводил к повышению абсолютной НА по сравнению с активностью в условиях естественного длинного дня (табл. 1).

Таблица 1.

Влияние продолжительности фотопериода на абсолютную нитрогеназную активность у изогенных по генам *E* линий сои сорта Clark, мкмоль восстановленного C_2H_4 /растение в час

Генотип линии	Год	Фотопериод, часы	Активность нитрогеназы		
			До воздействия	Через 7 коротких дней	Через 14 коротких дней
Короткодневные линии					
<i>E1E2E3</i>	2009	16*	4,7±0,4	6,1±0,6	5,0±0,3
		9	–	3,2±0,7	4,3±0,4
	2010	16	0,6±0,2	4,3±0,8	6,5±0,5
		9	–	2,0±0,3	1,5±0,3
	2011	16	0,2±0,07	0,2±0,09	3,0±0,7
		9	–	0,4±0,07	1,8±0,2
<i>E1e2e3</i>	2009	16	2,9±0,5	6,1±0,9	3,7±0,4
		9	–	3,1±0,4	2,2±0,3
	2010	16	1,3±0,3	4,0±0,8	2,2±0,3
		9	–	2,5±0,4	1,7±0,2
	2011	16	0,02±0,01	0,7±0,02	1,2±0,1
		9	–	0,2±0,04	1,9±0,3
Фотопериодически нейтральные линии					
<i>e1e2E3</i>	2009	16	5,5±0,6	5,0±0,7	4,5±0,5
		9	–	3,7±0,4	3,5±0,2
	2010	16	1,0±0,2	4,7±0,6	4,5±0,3
		9	–	2,6±0,5	3,5±0,2
	2011	16	0,2±0,03	0,6±0,02	2,4±0,4
		9	–	0,3±0,06	1,1±0,3
<i>e1e2e3</i>	2009	16	5,8±1,0	6,4±0,5	6,9±0,5
		9	–	4,4±0,7	3,1±0,2
	2010	16	1,3±0,1	3,6±0,5	4,5±0,3
		9	–	3,5±0,4	4,3±0,3
	2011	16	0,03±0,01	0,8±0,02	3,0±0,3
		9	–	0,1±0,03	2,0±0,2

Примечание: здесь и в таблице 2 – *) – естественный длинный день.

Удельная НА под влиянием воздействия 7 коротких дней у большинства КД линий снижалась. Только у линии *E1e2e3* в опытах 2010 года она на коротком дне была выше, чем на длинном (табл. 2). У большинства фотопериодически нейтральных линий удельная НА на коротком дне также была ниже, чем на длинном. И только у линии *e1e2E3* (опыт 2011 года) и *e1e2e3* (опыт 2010 года) она под влиянием короткого дня не изменилась в сравнении с активностью на длинном дне (табл. 2).

По иному проявлялась зависимость удельной НА от продолжительности фотопериода у всех линий через 14 дней воздействия коротким днем. Так, у КД линий она в условиях короткого

фотопериода была более высокой, чем в условиях длинного. Исключение составила линия *E1e2e3*, у которой в опыте 2009 года удельная НА на коротком дне была более низкой, чем на длинном дне (табл. 2).

Таблица 2.
Влияние продолжительности фотопериода на удельную нитрогеназную активность у изогенных по генам *E* линий сои сорта Clark, мкмоль восстановленного C_2H_4 /г клубеньков в час

Генотип линии	Год	Фотопериод, часы	Активность нитрогеназы		
			До воздействия	Через 7 коротких дней	Через 14 коротких дней
Короткодневные линии					
<i>E1E2E3</i>	2009	16*	71,4±3,1	74,7±6,2	29,2±1,3
		9	–	36,2±4,1	36,9±1,6
	2010	16	28,4±2,2	57,5±7,4	43,8±3,9
		9	–	40,0±7,9	53,5±1,6
	2011	16	3,8±1,2	11,4±0,7	12,8±2,1
		9	–	3,4±0,7	14,2±1,8
<i>E1e2 e3</i>	2009	16	41,4±1,0	55,8±6,3	31,7±1,5
		9	–	47,3±1,1	19,2±0,8
	2010	16	48,3±1,9	41,0±6,1	32,8±4,2
		9	–	49,9±7,4	37,5±5,4
	2011	16	0,9±0,2	5,9±1,6	9,5±1,9
		9	–	2,7±0,6	17,8±2,6
Фотопериодически нейтральные линии					
<i>e1e2E3</i>	2009	16	70,2±3,6	62,2±5,8	32,3±1,3
		9	–	50,4±5,1	33,6±0,9
	2010	16	51,1±2,1	77,7±2,8	49,8±3,6
		9	–	48,8±7,5	50,5±4,0
	2011	16	7,7±1,4	4,6±1,4	14,1±2,8
		9	–	4,3±0,6	8,9±2,2
<i>e1e2e3</i>	2009	16	71,4±5,2	68,8±6,1	37,9±1,9
		9	–	49,6±6,6	24,5±0,4
	2010	16	42,6±3,5	52,0±6,0	36,5±2,8
		9	–	49,0±4,6	30,9±1,8
	2011	16	0,8±0,2	5,3±1,2	13,8±1,2
		9	–	1,1±0,4	13,0±1,1

У фотопериодически нейтральных линий удельная НА под влиянием 14 коротких дней изменялась по иному, чем у короткодневных линий. У линии *e1e2E3* в опыте 2009 и 2010 года она не изменялась, а в опыте 2011 года снижалась на коротком дне. У линии *e1e2e3* на коротком дне в опыте 2009 и 2010 года удельная НА была более низкой, а в опыте 2011 года – такой же, как на естественном длинном дне (табл. 2).

Таким образом, фотопериодическая индукция коротким днем приводит к снижению абсолютной НА как у короткодневных, так и у фотопериодически нейтральных изогенных по генам *E* линий сои, независимо от продолжительности воздействия. Удельная НА, как правило, через 7 дней воздействия коротким фотопериодом снижалась практически у всех исследованных линий, независимо от их фотопериодической чувствительности. Через 14 дней воздействия коротким фотопериодом у большинства КД линий удельная НА повышалась, а у ФПН линий или снижалась, или не изменялась, в сравнении с активностью на естественном длинном дне.

Полученные результаты показывают, что нитрогеназная активность у исследованных изогенных линий существенно зависит от погодных условий, изменяется в ходе онтогенеза, связана с генотипом линий, но, при прочих равных условиях, наиболее существенно проявляется ее зависимость от продолжительности фотопериода.

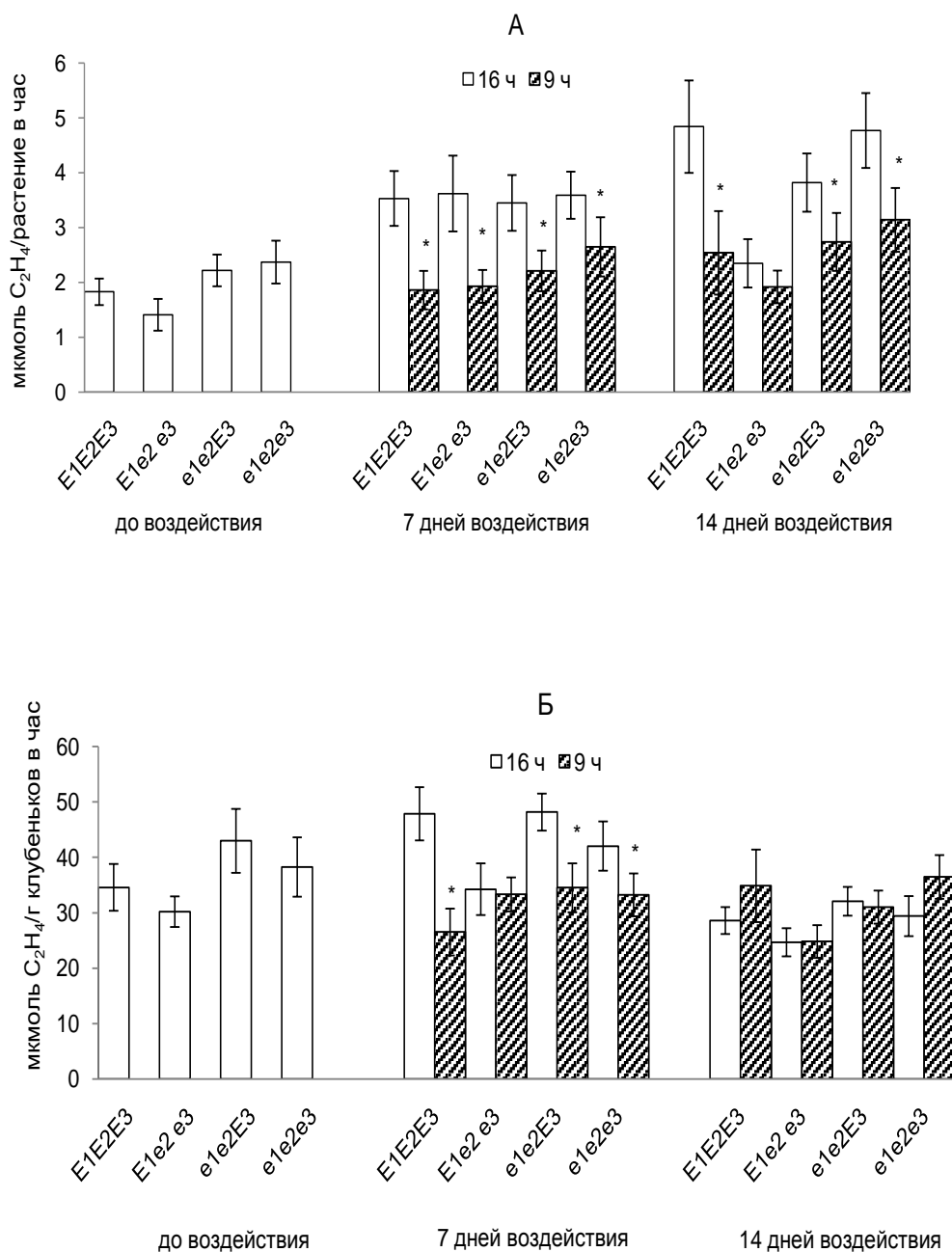


Рис. 1. Нитрогеназная активность системы *Bradyrhizobium japonicum*–изолинии сои в условиях разной продолжительности фотопериода: А – абсолютная НА, Б – удельная НА (средние значения за 2009-2011 гг.)

Примечание: *) – различия существенны при $p < 0,05$.

По нашему мнению, зависимость НА от продолжительности фотопериода можно объяснить, учитывая литературные данные о том, что процесс фиксации азота клубеньковыми бактериями связан с уровнем их обеспеченности продуктами ассимиляции, поставляемыми растением, а также о протекании трофических процессов у растений в условиях разного фотопериода.

Известно, что интенсивность фиксации азота и, следовательно, НА, зависит от уровня поступления в корневую систему продуктов ассимиляции (Жмурко и др., 2011; Коць и др., 2011; Проворов, Воробьев, 2013). Обеспеченность этого процесса продуктами ассимиляции зависит от интенсивности и продолжительности фотосинтеза в течение светлого периода фотопериодического цикла.

Показано, что при сокращении фотопериода у короткодневных растений, к которым относится соя, интенсивность накопления ассимилятов или не изменяется, или даже повышается, в сравнении с интенсивностью этого процесса в условиях длинного дня. При этом в условиях короткого фотопериода возрастает их ночной отток из листьев к меристемам (Цыбулько, 1998).

Изучение углеводного обмена у изогенных по генам *E* линий сои с разной фотопериодической чувствительностью показало, что в условиях короткого фотопериода как у короткодневных, так и у фотопериодически нейтральных линий накопление разных форм углеводов в листьях и их отток были большими, чем интенсивность этих процессов в условиях естественного длинного дня (Жмурко, 2009).

Известно, что распределение продуктов ассимиляции в целом растении подчиняется донорно-акцепторным отношениям. В них лист является донором, а меристемы – основными потребителями ассимилятов (Киризий, 2004).

Исходя из этого, мы предполагаем, что основной поток ассимилятов из листа в условиях короткого фотопериода у исследованных линий направлен в верхушечные меристемы, которые являются главными аттрагирующими центрами, так как короткодневные изогенные линии при этом зацветают раньше, а фотопериодически нейтральные – в одни и те же сроки на длинном и коротком дне (Жмурко, 2009; Zhmurko, Avksentyeva, 2009). Вероятно, что в условиях короткого фотопериода корневая система и, следовательно, клубеньковые бактерии в меньшей мере снабжаются ассимилятами, чем в условиях длинного дня, что приводит к снижению НА у исследованных линий в этих условиях. О снижении обеспеченности корневой системы ассимилятами в условиях короткого дня косвенно может свидетельствовать тот факт, что ее размеры на коротком дне у короткодневных растений существенно меньше, чем на длинном дне (Цыбулько, 1998).

Тот факт, что у КД линий сои через 14 дней воздействия коротким фотопериодом удельная НА становилась более высокой, чем в условиях длинного дня, по-видимому, можно объяснить тем, что за этот период у них уже завершился процесс индукции перехода меристем в генеративное состояние. Вероятно, при этом возрос поток ассимилятов к клубенькам, что вызывало повышение НА. Возможно, что для ФПН линий 14 коротких дней недостаточно для завершения индукции перехода меристем в генеративное состояние. По этой причине у них основной поток ассимилятов направлен к меристемам, а не в корневую систему. С этим может быть связано то, что удельная НА у ФПН линий под влиянием короткого фотопериода или не изменялась или снижалась.

Приведенный анализ дает основание предположить, что симбиотическая фиксация азота у сои подвержена фотопериодическому контролю, который осуществляется посредством изменения потока ассимилятов в целом растении в условиях разной продолжительности фотопериода.

Благодарности

Авторы выражают благодарность сотрудникам отдела симбиотической азотфиксации Института физиологии растений и генетики НАН Украины за методическую помощь при выполнении исследований.

Работа выполнена в рамках госбюджетной темы «Исследование физиолого-биохимических и молекулярно-биологических механизмов генетического контроля развития и продукционного процесса сельскохозяйственных культур» (номер госрегистрации №0112U000101).

Список литературы

- Бабич А.О. Селекція виробництва, торгівля і використання сої у світі / Бабич А.О., Бабич-Побережна А.А. – К.: Аграрна наука, 2011. – 548 с. / Babych A.O. Seleksiya vyrobnytstvo, torhivlya i vykorystannya soyi u sviti / Babych A.O., Babych-Poberezhna A. A. – K.: Agrarna nauka, 2011. – 548 s.
- Коць С.Я., Моргун В.В., Патыка В.Ф. и др. Биологическая фиксация азота: бобово-ризобийный симбиоз: [монография: в 4 т.]. – Т. 2. – К.: Логос, 2011. – 523 с. / Biologicheskaya fiksatsiya azota: bobovo-rizobialnyiy simbioz: [monografiya: v 4 t.]/ T. 2/ S. Ya. Kots, V. V. Morgun, V. F. Patyika, S. M. Malichenko, P. N. Mamenko. – K.: Logos, 2011. – 523 s.
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. – М.: Агропромиздат, 1985. – 352 с. / Dosphehov B.A. Metodika polevogo opyta. – M.: Agropromizdat, 1985. – 352 s.

- Жмурко В.В. Фізіолого-біохімічні аспекти фотоперіодичного і яровизаційного контролю розвитку рослин: автореф. дис. ... докт. біол. наук: спец. 03.00.12 "Фізіологія рослин" / В.В. Жмурко; Інститут фізіології рослин і генетики НАНУ. – Київ, 2009. – 42 с. / Zhmurko V.V. Fiziolo-ho-biokhimichni aspekty fotoperiodychnoho i yarovyzatsiynoho kontrolyu rozvytku roslyn: avtoref. dys. ... dokt. biol. nauk: spets. 03.00.12 "Fiziolo-hiya roslyn" / V.V. Zhmurko; Instytut fiziolo-hiyi roslyn i henetyky NANU. – Kyiv, 2009. – 42 s.
- Жмурко В.В., Авксентьева О.А., Зубрич А.И. и др. Эффекты генов фотопериодической чувствительности (*Ppd* и *EE*) и потребности в яровизации (*Vrn*) на физиолого-биохимические процессы у растений // Известия АН Молдовы Науки о жизни. – 2011. – 315, № 3. – С. 72–79. / Zhmurko V.V., Avksenteva O.A., Zubrich A.I. i dr. Efekty genov fotoperiodicheskoy chuvstvitelnosti (*Ppd* i *EE*) i potrebnosti v yarovizatsii (*Vrn*) na fiziologo-biokhimicheskie protsessy u rasteniy // Izvestiya AN Moldovy Nauki o zhizni. – 2011. – 315, № 3. – S. 72-79.
- Киризий Д.А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. – К.: Логос, 2004. – 192 с. / Kiriziy D.A. Fotosintez i rost rasteniy v aspekte donorno-aktseptornykh otnosheniy. – K.: Logos, 2004. – 192 s.
- Коць С.Я., Береговенко С.К., Кириченко Е.В., Мельникова Н.Н. Особенности взаимодействия растений и азотфиксирующих микроорганизмов. – К.: Наукова думка, 2007. – 315 с. / Kots S.Ya., Beregovenko S.K., Kirichenko E.V., Melnikova N.N. Osobennosti vzaimodeystviya rasteniy i azotfiksiruyushchikh mikroorganizmov. – K.: Naukova dumka, 2007. – 315 s.
- Крутило Д.В. Эффективность штаммов *Bradyrhizobium japonicum* на фоне местных популяций ризобий сои // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2014. – № 4, 114. – С. 42–47. / Krutilo D.V. Effektivnost shtammov *Bradyrhizobium japonicum* na fone mestnykh populyatsiy rizobiy soi // Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. – 2014. – № 4, 114. – S. 42-47.
- Проворов Н.А., Воробьев Н.И. Козволюция партнеров и целостность симбиотических систем // Журнал общей биологии. – 2012. – Т. 73, №1. – С. 21–36. / Provorov N. A., Vorobev N. I. Koevolutsiya partnerov i tselostnost simbioticheskikh sistem // Zhurnal obschey biologii. – 2012. – T.73, №1. – С. 21-36.
- Проворов Н.А., Воробьев Н.И. Адаптивная и прогрессивная эволюция растительно-микробного симбиоза // Экологическая генетика. – 2013. – Т. XI, № 1. – С. 12–22. / Provorov N. A., Vorobev N. I. Adaptivnaya i progressivnaya evolyutsiya rastitelno-mikrobnogo simbioza // Ekologicheskaya genetika. – 2013. – T. XI, № 1. – С. 12-22.
- Сичкарь В.И., Луговой А.П., Князев А.В. и др. Влияние погодных условий на формирование клубеньков у сои и их нитрогеназную активность // Физиология и биохимия культурных растений. – 1989. – Т. 21, No 2 (119). – С. 135–140. / Sichkar' V. I., Lugovoj A. P., Knjazev A. V. i dr. Vlijanie pogodnykh uslovij na formirovanie kluben'kov u soi i ih nitroгенаznuju aktivnost' // Fiziologija i biohimija kul'turnykh rastenij. – 1989. – T. 21, No 2 (119). – S. 135-140./
- Тихонович И.А., Проворов Н.А. Симбиозы растений и микроорганизмов: молекулярная генетика агросистем будущего. – СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2009. – 210 с. / Tihonovich I. A., Provorov N. A. Simbiozy rasteniy i mikroorganizmov: molekulyarnaya genetika agrosistem buduschego. – SPb.: Izd-vo S.-Peterb. un-ta, 2009. – 210 s.
- Цыбулько В.С. Метаболические закономерности фотопериодической реакции растений. – К.: Аграрна наука, 1998. – 181 с. / Tsybulko V.S. Metabolicheskie zakonomernosti fotoperiodicheskoy reaktsii rasteniy. – K.: Agrarna nauka, 1998. – 181 s.
- Cober E.R., Tanner J.W., Voldeng H.D. Genetic control of photoperiod response in early-maturing, nearisogenic soybean lines // Crop Sci. – 1996. – Vol. 36. – P. 601–605.
- Hardy R., Holsten R., Jackson E., Burns R. The acetylene-ethylene assay for N₂ fixation: laboratory and field evaluation//Plant Physiol. – 1968. – 43, N 8. – P. 138–142.
- Wang Y., Wu C., Zhang X. et al. Effects of soybean major maturity genes under different photoperiods/Acta agronomica sinica. – 34, N7. – 2008. – P. 1160–1168.
- Zhmurko, V.V., Avksentyeva O.A. Photoperiod as factor of cultivated plants distribution: physiological-biochemical and genetic aspects// Genetic resources of cultivated plants Problems of crop evolution and systematic: publications of International scientific conference. – St. Petersburg: St. Petersburg printing, 2009. – P. 281–284.

Представлено: Л.Н. Кобизьва / Presented by: L.N. Kobyzeva

Рецензент: В.Ф. Тимошенко / Reviewer: V.F. Tymoshenko

Подано до редакції / Received: 19.11.2014