

ИЗМЕНЕНИЕ АКТИВНОСТИ И ИЗОФЕРМЕННОГО СОСТАВА НАД-МАЛАТДЕГИДРОГЕНАЗЫ В ЛИСТЬЯХ ПШЕНИЦЫ ПРИ ДЕЭТИОЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ

О.С. Федорина, А.Т. Епринцев

ФГБОУ ВО «Воронежский государственный университет»

Поступила в редакцию 16.10.2024 г.

Аннотация. Малатдегидрогеназа (МДГ, КФ 1.1.1.37) – фермент, который обратимо катализирует окисление малата до оксалоацетата с использованием реакции восстановления НАД⁺ до НАДН. Эта реакция является частью многих метаболических процессов, включая цикл трикарбоновых кислот.

Показано регулирующее действие света на общую активность НАД⁺-МДГ в листьях этиолированной пшеницы. Свет вызывает снижение величины каталитической активности митохондриальной НАД⁺-малатдегидрогеназы более чем в 2,5 раза по сравнению с контрольными растениями, экспонируемыми в темноте. В темноте и при освещении дальним красным светом активность НАД⁺-МДГ увеличивается, то есть активность митохондриальной формы регулируется с помощью фитохромной системы, в частности, фитохрома А. Показано, также, фитохром-зависимая регуляция цитозольной НАД⁺-МДГ листьев, причем на свету наблюдается индукция ферментативной активности. Следовательно, для цитозольной МДГ фитохром является положительным регулятором активности, при этом эффектором выступает фитохром В.

Выявлено угнетение активности митохондриальной НАД⁺-МДГ на свету и под действием красного света, а также в экспонированных на свету зеленых (деэтиолированных) листьев пшеницы. Деэтиоляция, т.е. переход от скотоморфогенеза (этиолированного роста) к фотоморфогенезу приводит к перестройке клеточного метаболизма растений, включая изменения морфологии и гормонального статуса. Рост растений в темноте большей частью регулируется фитогормонами, причем ведущая роль здесь отводится гиббереллинам и брассиностероидам, а деэтиоляцию инициирует важнейший экзогенный фактор – свет. Эти процессы обусловлены участием как фоторецепторов, так и позитивных регуляторов фотоморфогенеза. Установлено, что воздействие света на этиолированные растения пшеницы не приводит к существенным изменениям в активности цитоплазматической формы малатдегидрогеназы, в отличие от митохондриальной. Применение электрофореза с последующим специфическим проявлением геля на активность НАД⁺-МДГ позволило выявить изменение в наборе молекулярных форм данного фермента. Выявлено, что при деэтиоляции происходит уменьшение числа молекулярных форм митохондриальной НАД⁺-МДГ, что соотносится со снижением величины ее каталитической активности.

Ключевые слова: *Triticum aestivum*, НАД⁺-малатдегидрогеназа, изофермент, фитохром, деэтиоляция

Огромное число разнообразных физиологических реакций и реакций развития у растений, регулируются фитохромами. Фоторецепторные системы контролируют такие важные физиологические явления, как фотоморфогенез и фотопериодизм. В клетках фитохромы проявляют двойную молекулярную функцию: сенсорную и регуляторную [1, 2]. Как правило, физиологические эффекты, связанные с фитохромом индуцируются красным светом и отменяются дальним красным. Чтобы

определить роль фитохромов в процессе регуляции метаболических путей клетки, растения облучают светом узкого спектрального состава, а именно красным и дальним красным светом (длина волны 660 нм и 730 нм соответственно) [3].

C₃-растения – наиболее древняя группа растений, хорошо приспособленные к климату средних широт. C₃-фотосинтез менее эффективен по сравнению C₄-путём, но с другой стороны, требует меньших энергетических затрат. В клетках C₃-растений основные запасные органические кислоты малат и цитрат. Малат выполняет в клетке ряд жизненно

важных функций и метаболизируется рядом ферментов, объединённых в малатдегидрогеназную ферментную систему. Наиболее распространённый из них – НАД⁺-МДГ, который не только участвует в ЦТК, но и обеспечивает анаплеротические пути, позволяющие поддерживать гомеостаз [4].

В отличие от C₄-растений, вопрос о роли светового режима в регуляции работы ферментов метаболизма малата у C₃-растений раскрыт недостаточно. В связи с этим, целью нашей работы являлось изучить функционирования НАД⁺-МДГ пшеницы в условиях разного светового режима.

МЕТОДИКА ЭКСПЕРИМЕНТА

В качестве объекта исследования использовали 10 - дневные зелёные и этиолированные проростки пшеницы (*Triticum aestivum*), выращенные гидропонным методом. Опыты по изучению влияния света на растения проводили по следующей схеме: растения выдерживались в темноте 24 часа, после чего облучались светом различных длин волн в течение 15 минут. После трехчасовой инкубации растений в темноте образцы замораживались при температуре -70°C и использовались для дальнейшего исследования. Белый свет получали от ламп дневного излучения в установке «Флора-1». Красный и дальний красный свет - с помощью светодиодов с областью испускания 640-680 нм (КИПД40М40-К-П6, Россия) и 710-750 нм (ЗЛ127А-5, Россия). В качестве контрольных растений брали проростки, выдержанные в течение 24 часов в темноте для активации ферментов и снятия всех фитохромных эффектов [5].

Активность МДГ определяли спектрофотометрически при 340 нм на СФ-2000 (Россия) [6]. Определение субклеточной локализации проводили методом дифференциального центрифугирования. Чистоту полученных фракций определяли по активности маркерных ферментов – СДГ для митохондрий и АДГ для цитоплазмы [6]. Удалось дифференцировать субклеточные фракции с перекрестным загрязнением 8% и 12% соответственно. Нативный диск-электрофорез в полиакриламидном геле проводили по Девису [7], со специфическим проявлением тетразолиевым методом [8].

Опыты проводили в 3 кратной биологической повторяемости, аналитическое определение для каждой пробы – в трех повторностях. На рисунках приведены данные типичных опытов, где каждое значение есть среднее арифметическое. При математической обработке использовали статистический критерий Стьюдента [9].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Процесс деэтиоляции подразумевает значительные перестройки метаболических процессов, в первую очередь связанных с энергетическим метаболизмом [10]. Исследование изменения активности НАД⁺-малатдегидрогеназы в листьях этиолированных растений пшеницы показал различную ответную реакцию на свет цитозольной и митохондриальной форм данного фермента. В течение 24 часов воздействия света на растения цитоплазматическая МДГ незначительно изменяла величину своей активности. Колебания анализируемого показателя находились в пределах от 1,5 до 2 Е/г сырой массы (рис. 1). При этом, стоит отметить, что активность цитозольной формы в 4 раза выше такового показателя митохондриального фермента, что свидетельствует о высокой интенсивности метаболизма малата в цитоплазме этиолированных листьев пшеницы.

Воздействие света на этиолированные растения пшеницы приводило к значительным изменениям количественных показателей активности митохондриальной НАД⁺-МДГ (рис. 1). Уже в первые 3 часа облучения растений светом происходило снижение каталитической активности исследуемого фермента в 2,78 раза, по сравнению с таковым показателем в темноте. В последующий период эксперимента, вплоть до 24 часов воздействия света, активность НАД-МДГ оставалась на уровне ниже контрольного (темнота) и варьировала в пределах от 0,18 до 0,13 Е/г сырой массы.

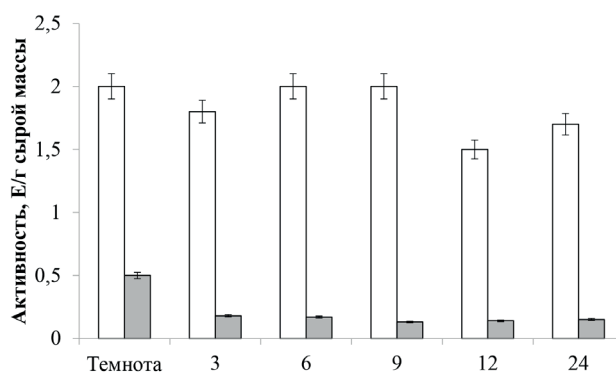


Рис 1. Активность цитозольной (белые столбцы) и митохондриальной (серые столбцы) форм НАД-малатдегидрогеназы в этиолированных листьях пшеницы при переходе «темнота-свет».

Рост растений в темноте большей частью регулируется фитогормонами, при чем ведущая роль здесь отводится гиббереллинам и брассиностероидам, а деэтиоляцию инициирует важнейший экзогенный фактор – свет [11, 12]. По-

лученные результаты говорят о значительном изменении митохондриального метаболизма при деэтиоляции растений пшеницы на свету, что находит отражение в снижении каталитической активности митохондриальной формы НАД-малатдегидрогеназы, одного из ферментов цикла Кребса. При этом, цитозольный метаболизм малата, осуществляемый НАД-МДГ, не претерпевает значительных изменений, на что указывает отсутствие существенных изменений в величине активности данного фермента.

Изменение активности фермента может быть связано с комбинацией существующих белковых молекул, представляющих собой различные молекулярные формы фермента. Электрофоретический анализ изоферментного спектра НАД-МДГ у пшеницы показал изменение набора молекулярных форм данного фермента при деэтиоляции пшеницы (рис. 2). В этиолированных листьях пшеницы обнаружены 4 изоформы. Две из них с $R_f=0,6$, $R_f=0,62$ функционируют в митохондриях постоянно, являясь конститутивными (рис. 2). Дополнительные формы с $R_f=0,1$ и $R_f=0,2$, наблюдаемые в этиолированных растениях, исчезают при деэтиоляции. Следовательно, при облучении растений светом происходит редукция изоферментного состава, что проявляется в уменьшении каталитической активности митохондриальной НАД⁺-МДГ. Исследование изоферментного состава НАД⁺-МДГ во фракции цитоплазмы при деэтиоляции листьев пшеницы показало отсутствие изменений, что соотносится со стабильным уровнем каталитической активности исследуемого фермента в данных условиях.

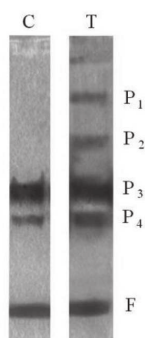


Рис. 2. Изоферментный состав НАД-МДГ митохондрий в этиолированных проростках при облучении светом разных длин волн

Одним из механизмов, обеспечивающих реализацию светорегуляцию дыхательного метаболизма на ферментативном уровне, является фи-

тохромная система [13, 14]. Фитохром является фотоморфогенным рецептором, что обуславливает его важную роль в контроле метаболических процессов при деэтиоляции растений [15, 16]. Кроме того, фитохром проявляет регуляторное действие и на ряд ферментов дыхательного метаболизма в зеленых листьях [17].

Изучена активность НАД⁺-МДГ в зеленых листьях пшеницы и выявлены колебания активности исследуемого фермента в зависимости от состояния фитохромной системы. Данные о динамике активности изучаемого фермента в цитоплазме и митохондриях проростков пшеницы под действием света разных длин волн отражены на рисунке 3. Цитозольная форма на свету проявляет более высокую активность, по сравнению с темнотой, что вероятнее всего связано с анаплеротическими реакциями метаболизма малата в цитоплазме. Изменение величины каталитической активности составило 1,38 раза. При этом, показано, что на свету активность митохондриальной формы НАД⁺-МДГ ниже, чем в темноте, что связано с низкой интенсивностью функционирования цикла Кребса у растений на свету [18].

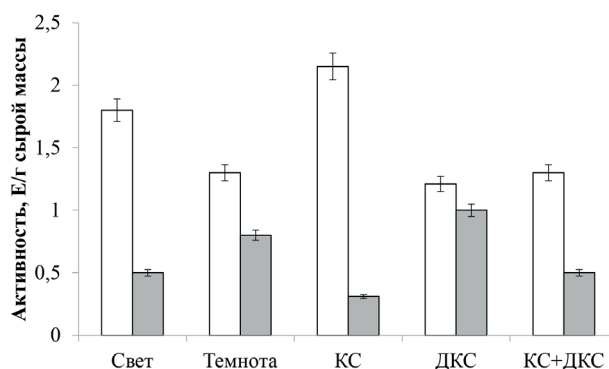


Рис. 3. Активность цитозольной (белые столбцы) и митохондриальной (серые столбцы) форм НАД-малатдегидрогеназы в зеленых листьях пшеницы при облучении светом разной длины волны

Облучение проростков света разных длин волн показывает, что красный свет вызывает индукцию ферментативной активности в цитозоле и ингибирование фермента в митохондриях, а облучение дальним красным светом приводит к противоположному эффекту. Увеличение скорости функционирования цитоплазматической формы НАД-МДГ в листьях пшеницы при воздействии КС в 1,65 раза свидетельствует об активирующем эффекте на данный фермент активной формы фитохрома. При этом, последовательное облучение ис-

следуемых растений КС+ДКС указывает на участие в данном регуляторном эффекте фитохрома В, обладающего фотоконверсией [19].

Противоположный характер изменения активности митохондриальной формы НАД⁺-МДГ на последовательное облучение КС+ДКС позволяет предположить участие в ее регуляции фитохрома А [20]. Следовательно, различно локализованные формы НАД⁺-МДГ в зеленых листьях пшеницы проявляют фитохромную зависимость. Активирующее действие по отношению в цитозольной форме исследуемого фермента проявляет фитохром В, в то время как фитохром А ингибирует митохондриальную форму.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При изучении световой регуляции малатдегидрогеназы в этиолированных растений пшеницы позволило выявить ингибирование активности фермента в митохондриальной фракции на свету. Основным морфогенным фактором, обуславливающим деэтиоляцию растений, является фитохром [21]. При этом, показано, что изменение активности митохондриальной НАД⁺-МДГ связано с изменением изоферменного состава данной энзиматической системы. При деэтиоляции показано уменьшение числа молекулярных форм митохондриальной НАД⁺-МДГ, что соотносится со снижением величины ее каталитической активности.

Выявлено ингибирование активности митохондриальной НАД⁺-МДГ на свету и под действием красного света. В темноте и при освещении дальним красным светом активность НАД⁺-МДГ увеличивается, что свидетельствует о регуляции активности митохондриальной формы с помощью фитохромной системы при этом основным регулятором выступает фитохром А. Фитохромная регуляция цитозольной НАД⁺-МДГ была показана для зеленых листьев пшеницы, причем индукция ферментативной активности на свету обусловлена действием фитохрома В, что подтверждают данные последовательного действия КС+ДКС, обуславливающие его фотоконверсию, в отличие от фитохрома А.

Повышение ферментативной активности в условиях темноты и при действии дальнего красного света, что может быть связано с ускорением процессов дыхания, в частности с возрастающей в темноте ролью цикла Кребса, как поставщика энергетических эквивалентов при отсутствии фотосинтеза и свидетельствует о регуляции активности МДГ с участием фитохромной системы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Mathews S. Phytochrome-mediated development in land plants: red light sensing evolves to meet the challenges of changing light environments/ S. Mathews // *Mol Ecol.* – 2006. – №. 15. – P. 3483-3503.
2. Li J. Phytochrome Signaling Mechanisms / J. Li // *Arabidopsis Book.* – 2011. – V. 9: P. 134-148.
3. Епринцев А.Т. Молекулярно-биохимические аспекты световой регуляции 2-оксоглутаратдегидрогеназы в растениях / А. Т. Епринцев, Д. Н. Федорин, Г. Б. Анохина, А. В. Седых // *Физиология растений.* – 2020. – Т. 67. – № 2. – С. 206-213.
4. Gietl C. Malate dehydrogenase isoenzymes: cellular locations and role in the flow of metabolites between the cytoplasm and cell organelles / C. Gietl // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics.* – 1992. – Т. 1100. – №. 3. – P. 217- 234.
5. Федорин Д.Н. Влияние светового режима на функционирование НАДФ- зависимой изоцитратдегидрогеназы в листьях гороха / Д. Н. Федорин, Т. А. Гродецкая, Р. А. Шестаков, А. Т. Епринцев // *Auditorium.* – 2018. – Т. 17. – №. 1. – С. 5.
6. Селиванова Н.В. Биохимические методы исследования ферментов глиоксилатного цикла и ЦТК / Н.В. Селиванова, Д.Н. Федорин, А.Т. Епринцев // *Учебно-методическое пособие для вузов (практикум).* – 2014. – С. 39.
7. Davis B.J. Disc electrophoresis II. Method and application to human serum protein/ B.J. Davis // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* – 1994. – Т. 121. – P. 404-427.
8. Fieldes M.A. An explanation of the achromatic bands produced by peroxidase isozymes in polyacrylamide electrophoresis gels stained for malate dehydrogenase / M.A. Fieldes // *Electrophoresis.* – 1992. – Т. 13. – №1-2. – P. 82- 86.
9. Лакин Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М. : Высшая школа, 1990. – 352 с.
10. Seluzicki A. Dancing in the dark: darkness as a signal in plants/ A. Seluzicki, Y. Burko, J. Chory // *Plant Cell Environ.* – 2017. – V. 40. – P. 2487-2502.
11. Alabadí D. Integration of light and hormone signals / D. Alabadí, M.A. Blázquez // *Plant Signaling Behav.* – 2008. – V. 3. – P. 448-462.
12. Jaillais Y. Brassinosteroids, gibberellins and light-mediated signalling are the three-way controls of plant sprouting / Y. Jaillais, G. Vert // *Nat. Cell Biol.* – 2012. – V. 14. – P. 788-796.
13. Millar A.H. Organization and Regulation of Mitochondrial Respiration in Plants / A Harvey Millar, James Whelan, Kathleen L Soole, David A Day // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2011. – V. 62, № 1. – P. 79-10426.

14. Федорин Д.Н. Светорегуляция изоферментов цикла трикарбоновых кислот в растениях/ Д.Н. Федорин, А.Т. Епринцев, А.У. Игамбердиев // Физиология растений. – 2022. – Т. 69. – № 6. – С. 589-596.
15. O.Wang Phytochromes and phytohormones: The shrinking degree of separation Wang O., Zhu Z., Ozkardesh K., Lin C. // Mol. Plant. – 2013. – V. 6. – P. 5-31.
16. Josse E.-M. Skotomorphogenesis: The dark side of light signalling / E.-M. Josse, K.J. Halliday // Curr. Biol. – 2008. – V. 18. – № 24. – P.1144.
17. Popov V.N. Succinate dehydrogenase in Arabidopsis thaliana is regulated by light via phytochrome A / V. N. Popov, A. T. Eprintsev, D. N. Fedorin, A. U. Igamberdiev // FEBS Letters. – 2010. - V. 584. - P. 199-202.
18. Гармаш Е. В. Митохондриальное дыхание фотосинтезирующей клетки/ Е. В. Гармаш // Физиология растений. – 2016. – Т. 63. – №. 1. – С. 17.
19. Войцеховская О.В. Фитохромы и другие (фото)рецепторы информации у растений / О.В. Войцеховская // Физиология растений. – 2019. – Т. 66. – С. 163.
20. Sineshchekov V. Phytochrome A in plants comprises two structurally and functionally distinct populations - water-soluble phyA' and amphiphilic phyA'' / V. Sineshchekov, L. Koppel //Biophys Rev. – 2022. – Т. 14. – №. 4. – P. 905-921.
21. Кузнецов В. В. Роль фитогормонов и света в процессе деэтиоляции/ В. В. Кузнецов, А. С. Дорошенко, Н. В. Кудрякова, М. Н. Данилова// Физиология растений. – 2020. – Т. 67. – № 6. – С. 563-577

*Воронежский государственный университет
Федорина Ольга Сергеевна, ассистент кафедры биохимии и физиологии клетки
E-mail: solka_81@mail.ru*

*Voronezh State University
Fedorina Olga S., assistant of department of biochemistry and cell physiology
E-mail: solka_81@mail.ru*

*Епринцев Александр Трофимович, заведующий кафедрой биохимии и физиологии клетки,
E-mail: bc366@bio.vsu.ru*

*Eprintsev Alexander T., head of the department of biochemistry and cell physiology,
E-mail: bc366@bio.vsu.ru*

CHANGES IN THE ACTIVITY AND ISOZYME COMPOSITION OF NAD-MALATE DEHYDROGENASE IN WHEAT LEAVES DURING PLANTS DEETHIOLATION

O.S. Fedorina, A.T. Eprintsev

Voronezh State University

Abstract. Malate dehydrogenase (MDH, EC 1.1.1.37) is an enzyme that reversibly catalyzes the oxidation of malate to oxaloacetate using the reaction of reduction of NAD⁺ to NADH. This reaction is part of many metabolic processes, including the tricarboxylic acid cycle.

The regulatory effect of light on the total activity of NAD⁺-MDH in etiolated wheat leaves is shown. Light causes a decrease in the catalytic activity of mitochondrial NAD⁺-malate dehydrogenase by more than 2.5 times compared to control plants exposed to the dark. In the dark and under far-red light, the activity of NAD⁺-MDH increases, that is, the activity of the mitochondrial form is regulated by the phytochrome system, in particular, phytochrome A. Phytochrome-dependent regulation of cytosolic NAD⁺-MDH in leaves is also shown, with induction of enzymatic activity observed in the light. Therefore, for cytosolic MDH, phytochrome is a positive regulator of activity, with phytochrome B acting as the effector.

Suppression of mitochondrial NAD⁺-MDH activity was revealed in the light and under the influence of red light, as well as in light-exposed green (de-etiolated) wheat leaves. De-etiolation, i.e. the transition from skotomorphogenesis (etiolated growth) to photomorphogenesis, leads to the reorganization of plant cellular metabolism, including changes in morphology and hormonal status. Plant growth in the dark is largely regulated by phytohormones, with the leading role being given to gibberellins and brassinosteroids, and de-etiolation is initiated by the most important exogenous factor - light. These processes are due to the participation of both photoreceptors and positive regulators of photomorphogenesis. It has been established

that the effect of light on etiolated wheat plants does not lead to significant changes in the activity of the cytoplasmic form of malate dehydrogenase, in contrast to the mitochondrial one. The use of electrophoresis with subsequent specific manifestation of the gel on the activity of NAD⁺-MDH made it possible to identify changes in the set of molecular forms of this enzyme. It has been revealed that during de-etiolation, the number of molecular forms of mitochondrial NAD⁺-MDH decreases, which correlates with a decrease in the value of its catalytic activity.

Keywords: *Triticum aestivum*, NAD⁺-malate dehydrogenase, isoenzyme, phytochrome, de-etiolation

REFERENCES

1. Mathews S. Phytochrome-mediated development in land plants: red light sensing evolves to meet the challenges of changing light environments/ S. Mathews // Mol Ecol. – 2006. – №. 15. – P. 3483-3503.
2. Li J. Phytochrome Signaling Mechanisms / J. Li // Arabidopsis Book. – 2011. – V. 9: P. 134-148.
3. Епринцев А.Т. Молекулярно-биохимические аспекты световой регуляции 2-оксoglutaratдегидрогеназы в растениях / А. Т. Епринцев, Д. Н. Федорин, Г. Б. Анохина, А. В. Седых // Физиология растений. – 2020. – Т. 67. – № 2. – С. 206-213.
4. Gietl C. Malate dehydrogenase isoenzymes: cellular locations and role in the flow of metabolites between the cytoplasm and cell organelles / C.Gietl // Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics. – 1992. – Т. 1100. – №. 3. – P. 217- 234.
5. Федорин Д.Н. Влияние светового режима на функционирование NADF- зависимой изоцитратдегидрогеназы в листьях гороха / Д. Н. Федорин, Т. А. Гродецкая, Р. А. Шестаков, А. Т. Епринцев // Auditorium. – 2018. – Т. 17. – №. 1. – С. 5.
6. Selivanova N.V. Биохимические методы исследования ферментов глиоксилатного цикла и CTK / N.V. Selivanova, D.N. Fedorin, A.T. Eprincev // Учебно-методическое пособие для вузов (практикум). – 2014. – С. 39.
7. Davis B.J. Disc electrophoresis II. Method and application to human serum protein/ B.J. Davis // Ann. N. Y. Acad. Sci. – 1994. – Т. 121. – P. 404-427.
8. Fieldes M.A. An explanation of the achromatic bands produced by peroxidase isozymes in polyacrylamide electrophoresis gels stained for malate dehydrogenase / M.A. Fieldes // Electrophoresis. – 1992. – Т. 13. – №1-2. – P. 82- 86.
9. Lakin G.F. Биометрия / G.F. Lakin. – М. : Высшая школа, 1990. – 352 с.
10. Seluzicki A. Dancing in the dark: darkness as a signal in plants/ A. Seluzicki, Y. Burko, J. Chory // Plant Cell Environ. – 2017. – V. 40. – P. 2487-2502.
11. Alabadí D. Integration of light and hormone signals / D. Alabadí, M.A. Blázquez // Plant Signaling Behav. – 2008. – V. 3. – P. 448-462.
12. Jaillais Y. Brassinosteroids, gibberellins and light-mediated signalling are the three-way controls of plant sprouting / Y.Jaillais, G.Vert // Nat. Cell Biol. – 2012. – V. 14. – P. 788-796.
13. Millar A.H. Organization and Regulation of Mitochondrial Respiration in Plants / A Harvey Millar, James Whelan, Kathleen L Soole, David A Day // Annu. Rev. Plant Biol. – 2011. – V. 62, № 1. – P. 79-10426.
14. Федорин Д.Н. Светорегуляция изоферментов цикла трикарбонных кислот в растениях/ Д.Н. Федорин, А.Т. Епринцев, А.У. Игамбердиев // Физиология растений. – 2022. – Т. 69. – № 6. – С. 589-596.
15. O.Wang Phytochromes and phytohormones: The shrinking degree of separation Wang O., Zhu Z., Ozkardesh K., Lin C. // Mol. Plant. – 2013. – V. 6. – P. 5-31.
16. Josse E.-M. Skotomorphogenesis: The dark side of light signalling / E.-M. Josse, K.J. Halliday // Curr. Biol. – 2008. – V. 18. – № 24. – P.1144.
17. Popov V.N. Succinate dehydrogenase in Arabidopsis thaliana is regulated by light via phytochrome A / V. N. Popov, A. T. Eprintsev, D. N. Fedorin, A. U. Igamberdiev // FEBS Letters. – 2010. – V. 584. – P. 199-202.
18. Garmash E. V. Mitochondrial'noe dyhanie fotosintezirujushhej kletki/ E. V. Garmash // Физиология растений. – 2016. – Т. 63. – №. 1. – С. 17.
19. Войцеховская О.В. Фитохромы и другие (фото) рецепторы информации у растений / О.В. Войцеховская // Физиология растений. – 2019. – Т. 66. – С. 163.
20. Sineshchekov V. Phytochrome A in plants comprises two structurally and functionally distinct populations - water-soluble phyA' and amphiphilic phyA'' / V. Sineshchekov, L. Koppel // Biophys Rev. – 2022. – Т. 14. – №. 4. – С. 905-921.
21. Kuznecov V. V. Роль фитогормонов и света в процессе деэтиоляции/ V. V. Kuznecov, A. S. Doroshenko, N. V. Kudryakova, M. N. Danilova // Физиология растений. – 2020. – Т. 67. – № 6. – С. 563-577