

УДК 575.826:577.21:582.683.2

РОЛЬ *LFY* В ИНИЦИАЦИИ ЦВЕТЕНИЯ У РАСТЕНИЙ *ARABIDOPSIS THALIANA* В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕННОГО СВЕТОВОГО РЕЖИМА

М. В. Зарецкая*, О. М. Федоренко

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
*genmg@mail.ru

Среди факторов окружающей среды фотопериод является решающим для растений в определении времени начала цветения – одного из основных адаптивно значимых признаков. В лабораторных условиях изучали влияние измененного светового режима на динамику транскрипционной активности гена *LEAFY* (*LFY*), играющего ведущую роль в инициации цветения растений. Экспрессия *LFY* оценивалась у *Arabidopsis thaliana* северной природной популяции (Карелия). Тестировали растения различного возраста (от 5 до 35 дней) в двух группах: одна группа выращивалась в условиях естественного светового фотопериода длинного дня (16L : 8D), а другая – при искусственном световом режиме, когда свет предоставлялся в необычное (ночное) время суток (8D : 16L). Динамика экспрессии *LFY* оказалась сходной в двух группах: уровень транскрипционной активности гена увеличивался с возрастом растений. Однако при искусственных световых условиях транскрипционная активность *LFY* была выше почти во всех возрастных группах. Тестирование растений по времени начала цветения в условиях измененного светового режима в сравнении с естественными условиями показало, что подобное изменение светового режима приводит к увеличению доли раннецветущих растений. Таким образом, сделан вывод об усилении экспрессии гена *LFY* в условиях предоставления света в необычное, ночное время суток. Установлено, что такие световые условия при сохранении фотопериода длинного дня влияют на ускорение начала цветения растений. Предполагается, что усиление экспрессии *LFY* и ускорение зацветания может быть свидетельством адаптивного ответа на изменение световых условий.

Ключевые слова: *Arabidopsis thaliana*; северная популяция; естественные и искусственные световые условия; транскрипционная активность *LFY*; время начала цветения

Для цитирования: Зарецкая М. В., Федоренко О. М. Роль *LFY* в инициации цветения у растений *Arabidopsis thaliana* в условиях измененного светового режима // Труды Карельского научного центра РАН. 2025. № 8. С. 189–195. doi: 10.17076/eco2121

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-0009).

M. V. Zaretskaya*, O. M. Fedorenko. THE ROLE OF *LFY* IN INITIATION OF FLOWERING IN *ARABIDOPSIS THALIANA* PLANTS UNDER ALTERED LIGHT CONDITIONS

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya, St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *genmg@mail.ru

Among environmental factors, photoperiod or light plays a decisive role in the timing of flowering in plants – one of the main adaptively significant traits. The effect of altered light conditions on the dynamics of transcriptional activity of the *LFY* gene, which plays a leading role in the initiation of plant flowering, was studied in laboratory settings. *LFY* expression was assessed in *Arabidopsis thaliana* from a northern natural population (Karelia). Plants of different ages (from 5 to 35 days) were tested in two groups: one group was grown under a natural long-day photoperiod (16L : 8D), and the other one was exposed to an artificial light regime, when light was provided at an unusual (night) time (8D : 16L). The dynamics of *LFY* expression were similar in the two groups: the level of transcriptional activity of the gene increased with plant age. However, under artificial light conditions, the transcriptional activity of *LFY* was higher in almost all age groups. Testing of flowering onset in plants under the altered light regime versus the natural conditions showed that such a change in the light regime leads to an increase in the proportion of early-flowering plants. It was thus concluded that light provision at unusual (nighttime) hours promoted the expression of the *LFY* gene. It was found that such a light schedule, while maintaining a long-day photoperiod, shifts the onset of flowering in plants to earlier timing. The *LFY* overexpression and earlier flowering are supposed to be evidence of an adaptive response to the altered light conditions.

Keywords: *Arabidopsis thaliana*; northern population; natural and artificial light conditions; *LFY* transcriptional activity; flowering onset timing

For citation: Zaretskaya M. V., Fedorenko O. M. The role of *LFY* in initiation of flowering in *Arabidopsis thaliana* plants under altered light conditions. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2025. No. 8. P. 189–195. doi: 10.17076/eco2121

Funding. The study was funded from the Russian federal budget through state assignment to KarRC RAS (FMEN-2022-0009).

Введение

Время начала цветения является одним из основных адаптивно значимых признаков для растений наряду со сроками прорастания семян и потребностью в яровизации. Переход к цветению должен происходить строго в определенное время, чтобы обеспечить максимальный репродуктивный успех и выживание растений. Одним из ключевых генов перехода от вегетативной фазы развития растения к генеративной является ген *LEAFY* (*LFY*). На *Arabidopsis thaliana* Heynh. (L.), классическом модельном объекте, показано, что *LFY* является гомеотическим геном, кодирующим регулятор транскрипции для дифференцировки цветочной меристемы и перехода к цветению [Schultz, Haughn, 1991]. Этот ген заставляет недифференцированные клетки меристемы образовывать цветок вместо обычных листьев и побегов. При этом время перехода к цветению зависит от уровня экспрессии *LFY* [Weigel et al., 1992; Blázquez et al., 1997]. Незначительная экспрессия *LFY* отмечается

в зачатках листовых примордиев в ходе вегетативной фазы развития растения; при переходе к репродуктивной фазе наблюдается усиление экспрессии [Weigel et al., 1992; Крылова, 2020]. Кроме того, *LFY* рассматривается как интегратор информации различных сигналов инициации цветения. Во время вегетативной фазы регуляторная область гена *LFY* координирует эндогенные сигналы развития (такие как возраст, фитогормоны, углеводный статус) и сигналы окружающей среды, чтобы определить время начала усиления экспрессии [Blázquez et al., 1997; Blázquez, Weigel, 2000; Waheed, Zeng, 2020].

Среди факторов окружающей среды фотопериод или свет является решающим для растений в определении времени цветения [Michaels, Amasino, 1999; Waheed, Zeng, 2020]. Главную роль в фотопериодической активации цветения играют гены *FKF1* (*FLAVIN BINDING, KELCH REPEAT, F-BOX PROTEIN 1*), *GIGANTEA* (*GI*), *CONSTANS* (*CO*) и *FLOWERING LOCUS T* (*FT*). Специфический для растений белок *GI* и убиквитин-лигаза *FKF1*, являющаяся рецептором

голубого света, входят в число компонентов циркадных часов, то есть обладают суточной периодичностью экспрессии [de Montaigu et al., 2010; Klepikova et al., 2015]. У *A. thaliana* ключевые гены циркадной сети – *CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1* (*CCA1*) и *LATE ELONGATED HYPOCOTYL* (*LHY*) взаимосвязаны через гены нисходящего пути с генами цветения *CO* и *GI* в условиях длинного дня [Suárez-López et al., 2001; Rees et al., 2021]. Это может свидетельствовать о том, что циркадные ритмы являются важным механизмом в адаптации растений, способным влиять на время начала цветения в зависимости от геофизических световых условий, связанных с вращением Земли. Известны исследования, в которых растения помещались в условия измененного фотопериода для изучения их адаптационных возможностей [Sugiyama et al., 2014; Nitschke et al., 2016; Попов, Дерябин, 2023]. В частности, показано, что значительные изменения в режиме свет-темнота вызывают стрессовые реакции, снижая эффективность фотосинтеза. Этот ответ, называемый циркадным стрессом, приводил к снижению экспрессии *CCA1* и *LHY* [Sugiyama et al., 2014; Nitschke et al., 2016].

Ранее нами проанализирована в сравнительном аспекте транскрипционная активность одного из ключевых генов циркадных часов – *CCA1* у *A. thaliana* северных популяций при световом режиме, приближенном к естественным условиям длинного дня (16L : 8D) и при искусственном изменении его, когда свет предоставлялся в вечернее и ночное время суток (8D : 16L), но продолжительность фотопериода сохранялась [Зарецкая, Федоренко, 2024]. Обнаружен значительный подъем (почти в два раза) экспрессии этого гена в условиях измененного светового режима со сдвигом фазы в циркадном ритме на два часа. Эндогенный ритм гена сохранялся, но с меньшей амплитудой. Полученные результаты позволили заключить, что, вероятно, циркадные ритмы *A. thaliana* северных природных популяций выполняют важную роль в адаптации к изменению световых условий и что один из ключевых генов часов – *CCA1* имеет в этом процессе существенное значение.

В связи с этим с целью изучения генетических механизмов адаптации растений *A. thaliana* карельских популяций предпринято данное исследование. Здесь мы сообщаем: 1) о динамике транскрипционной активности гена *LFY* при выращивании растений в условиях измененного светового режима в сравнении с естественным фотопериодом длинного дня; 2) об изменении времени начала цветения растений в этих условиях. Таким образом, цель

настоящей работы – изучение влияния измененного суточного светового режима на транскрипционную активность гена *LFY* и время начала цветения растений.

Материалы и методы

В работе использовали растения *A. thaliana*, выращенные из собранных в природе семян северной природной популяции (Шуйская), находящейся в Карелии. Популяция названа в соответствии с близлежащим населенным пунктом – станция Шуйская (61° 94' с. ш. 34° 25' в. д.).

Выращивание растений в лабораторных условиях проводили по общепринятым методикам культивирования *A. thaliana* [Иванов и др., 1966]. Семена растений из популяции Шуйская высевали в чашки Петри на простую среду по Гихнеру – Велеминскому, которая готовилась на основе 0,8%-го агар-агара с добавлением растворов макро- и микроэлементов. *A. thaliana* популяций Карелии представлен поздноцветущими формами, и для их перехода к цветению необходимо воздействие положительных низких температур. Яровизацию на стадии семян проводили при 2–4 °C в течение 63 дней (9 недель).

Растения выращивали в условиях естественного светового фотопериода длинного дня (16L : 8D) и при инвертированном смещении его. В первом случае свет включался в 6 ч, а выключался в 22 ч; во втором – свет предоставлялся в вечернее и ночное время (с 17 до 9 ч), а темный период был в дневное время (с 9 до 17 ч). При этом длина дня оставалась прежней (8D : 16L). Условия роста на свету: освещение – 10 000 лк, температура 22 °C; в темноте – 22 °C. Для определения времени начала цветения 60 14-дневных растений каждой группы пересаживали в почву (смесь земли и песка 1:1) и выращивали в тех же условиях.

Выделение суммарной РНК из верхних частей 5–7 побегов (в зависимости от возраста растений) осуществлялось с использованием набора ExtractRNA («Евроген», Россия) по протоколу производителя. Качество и количество РНК определяли на спектрофотометре Smart Spec (Bio-Rad, США). Первую цепь кДНК синтезировали с помощью набора для обратной транскрипции MMLV RT kit («Евроген»). Содержание мРНК оценивали методом ПЦР в режиме реального времени с интеркалирующим красителем SYBR Green на приборе Light Cycler 96 (Roche, Германия) с набором для ПЦР-РВ («Евроген»). Для определения уровня экспрессии РНК каждую ПЦР проводили три раза на четырех независимых образцах кДНК. Последовательности праймеров для анализа экспрессии

LFY – f: 5'-ATGGATAACGGCAACGGAGGTAG-3',
r: 5'-CTGAAGAAGGAAGTACCGGCATTG-3'.

Анализ относительного содержания транскриптов проводился с помощью метода $2^{-\Delta\Delta C_t}$ [Livak, Schmittgen, 2001], основанного на нормализации данных по экспрессии относительно двух референсных генов. Рассчитывалась разница значений C_t (ΔC_t) между целевым и референсными генами, затем сравнивались значения ΔC_t контрольного и опытного образцов. В качестве референсных использованы гены *18sRNA* и *ACTIN8*, которые характеризуются конститутивной экспрессией. Последовательности праймеров референсных генов: *ACTIN8* f: 5'-GCAGACCGTATGAGCAAAGAG-3', r: 5'-TGAGGGAAGCAAGGATAGAACC-3'. О специфичности фрагментов судили по кривым плавления; *UBQ10* f: 5'-TCTTCTTTATCATCGCTTCG-3', r: 5'-GCTCAACACTTTCGCTACAT-3'.

Экспериментальные данные обрабатывали с использованием статистических программ Microsoft Excel и Statgraphics 2.1 (ANOVA). Достоверность различий содержания мРНК гена *LFY* между отдельными группами растений

оценивали с помощью непараметрического критерия Манна – Уитни.

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты и обсуждение

Изучение динамики транскрипционной активности гена *LFY* проводилось на растениях различного возраста, от 5 до 35 дней, в двух группах: одна группа выращивалась в условиях естественного светового фотопериода длинного дня (16L : 8D), а другая – при измененном световом режиме (8D : 16L). Результаты представлены на диаграмме (рис. 1). Динамика экспрессии *LFY* оказалась сходной в двух группах: уровень транскрипционной активности гена увеличивается с возрастом растений. Однако при экспериментальных световых условиях транскрипционная активность *LFY* в основном выше. Некоторое снижение экспрессии у 14- и 15-дневных растений обеих групп, вероятно, связано с влиянием других генов цветения на *LFY*.

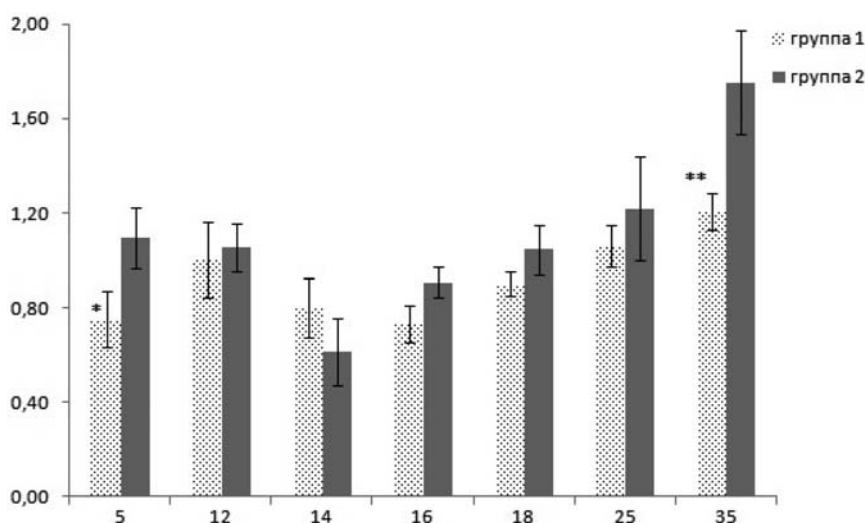


Рис. 1. Динамика транскрипционной активности *LFY* у растений *A. thaliana* популяции Шуйская:

группа 1 – растения выращивались при освещении, приближенном к естественным условиям длинного дня (16L : 8D); группа 2 – растения выращивались в измененных световых условиях (8D : 16L). По оси X – возраст растений (дн.); по оси Y – относительный уровень транскриптов *LFY*.

Звездочками отмечена значимость различий в экспрессии гена двух групп растений: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$

Fig. 1. Dynamics of *LFY* transcriptional activity in *Arabidopsis thaliana* plants from the Shuyskaya population:

Group 1 – plants were grown in light conditions close to natural long-day conditions (16L : 8D); Group 2 – plants were grown under altered light conditions (8D : 16L). The X-axis represents plant age (days), and the Y-axis shows the relative *LFY* transcript levels.

The asterisks indicate the significance of differences in gene expression between the two groups of plants: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$

В частности, известно, что инициация формирования флоральной меристемы находится под контролем трех основных генов – *LFY*, *AP1* (*APETALA1*) и *TFL1* (*TERMINAL FLOWER1*), и *TFL1* является негативным регулятором экспрессии *LFY* [Benlloch et al., 2007; Perilleux et al., 2019; Крылова, 2020]. Подобное снижение экспрессии *LFY* отмечено также в других работах на лабораторной линии *Col-0* [Klepikova et al., 2015]. Считается, что экспрессия *LFY* должна подавляться до определенного времени, поскольку показано, что мутация сверхэкспрессии гена приводит к преждевременному цветению и резкому снижению плодовитости растения [Weigel et al., 1992; Klepikova et al., 2015].

Тестирование растений по времени начала цветения в условиях измененного светового режима в сравнении с условиями, приближенными к естественным, проводили у 60 растений в каждой группе. *A. thaliana* карельских популяций в основном представлены поздноцветущими формами растений, и им необходима длительная яровизация. Результаты показали, что подобное изменение светового режима приводит к увеличению доли раннецветущих растений (рис. 2). Так, в естественных световых условиях только 11 % растений зацветает рано, на 20–25-й день, а в экспериментальных условиях – 21 %. На позднее цветение (46–60 дней) в естественных условиях приходится 32 % растений, тогда как в экспериментальных условиях поздноцветущими остаются всего 21 % растений. Таким образом, можно заключить, что растения *A. thaliana* северной

популяции способны адаптироваться к таким необычным световым условиям.

Исследования, подобные нашему, когда светлый и темный период меняются местами в суточном ритме, в литературе не встречаются. В отличие от работ других авторов, в которых использовано существенное изменение длительности светлого и темного периодов [Sugiyama et al., 2014; Nitschke et al., 2016], у нас естественный фотопериод длинного дня, свойственный для *A. thaliana*, сохранен. Так, Н. Sugiyama с коллегами [2014] изучали влияние ультракоротких фотопериодов (3L : 3D; 2L : 2D; 1L : 1D) на растения *A. thaliana*, а S. Nitschke с соавт. [2016] подвергали этот вид продолжительному световому воздействию (32 ч) с последующим длительным периодом темноты (16 ч). Оказалось, что такое изменение фотопериода в обоих случаях приводило к циркадному стрессу и влияло на физиологические показатели растений и экспрессию генов. В работе [Sugiyama et al., 2014] показано, что значительное сокращение фотопериода приводит к снижению экспрессии флоригена *FT* и задержке цветения растений. В исследовании [Nitschke et al., 2016] циркадный стресс вызвал подавление интенсивности фотосинтеза, гибель клеток листьев и снижение транскрипционной активности *CCA1* и *LHY*. Также выращивание длиннопдневного растения *A. thaliana* на коротком дне приводит к задержке цветения [Fujiwara et al., 2008], а на постоянном свете – применяется как стрессовый фактор [Millar et al., 2015].

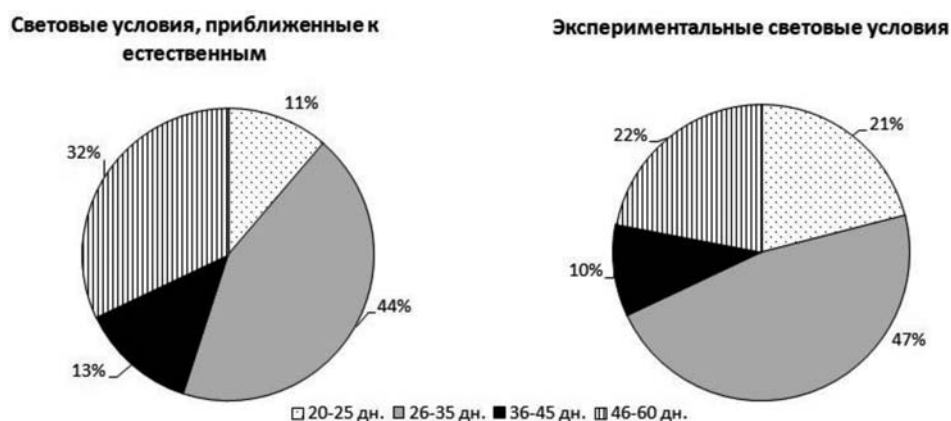


Рис. 2. Влияние световых условий на время начала цветения растений *A. thaliana* карельской популяции. В легенде указана продолжительность периода от посева до начала цветения (без учета времени яровизации); напротив секторов – доля растений (%) с этим сроком зацветания

Fig. 2. Effect of light conditions on flowering time of *Arabidopsis thaliana* plants from the Karelian population. The legend indicates the duration of the period from sowing to the beginning of flowering (excluding the time of vernalization); the proportion of plants (%) with this flowering period is given opposite the sectors

Заключение

В данном исследовании изучено влияние измененного суточного светового режима на транскрипционную активность гена *LFY* и время начала цветения растений *A. thaliana* из карельской популяции. В нашей работе природный фотопериод длинного дня, свойственный растениям *A. thaliana*, сохранялся. Однако предоставление света в необычное ночное время суток привело к усилению транскрипционной активности *LFY* и такой физиологической реакции, как ускорение зацветания. Полученные данные, с одной стороны, могут служить доказательством адаптивного ответа, укладывающегося в норму реакции, поскольку в северных популяциях встречаются раноцветущие растения *A. thaliana* и увеличивается только процент таких растений в экспериментальных световых условиях. С другой стороны, это может быть некоторая стрессовая реакция, способствующая скорейшему оставлению потомства и выживанию вида. Результаты исследования позволяют заключить, что, вероятно, усиление экспрессии *LFY* и ускорение зацветания может служить доказательством адаптивного ответа на изменение световых условий.

Литература

- Зарецкая М. В., Федоренко О. М. Транскрипционная активность *CCA1* у растений *Arabidopsis thaliana* северной популяции в условиях измененного светового режима // Генетика. 2024. Т. 60, № 12. С. 36–42. doi: 10.31857/S0016675824120046
- Иванов В. И., Касьяненко А. Г., Санина А. В., Тимофеева-Ресовская Е. А. Краткая характеристика *A. thaliana* и некоторые сведения о его культивировании, технике скрещиваний и учете изменчивости // Генетика. 1966. Т. 8. С. 115–120.
- Крылова Е. А. Роль ортологов гена *TFL1* в определении архитектуры растений // Генетика. Т. 56, № 11. С. 1262–1278. doi: 10.31857/S0016675820110053
- Попов В. Н., Дерябин А. Н. Влияние продолжительности фотопериода на эффективность низкотемпературного закаливания *Arabidopsis thaliana* Heynh. (L.) // Физиология растений. 2023. Т. 70, № 3. С. 311–318. doi: 10.31857/S0015330322600619
- Benlloch R., Berbel A., Serrano-Mislata A., Madaueño F. Floral initiation and inflorescence architecture: a comparative view // Ann. Bot. 2007. Vol. 100, no. 3. P. 659–676. doi: 10.1093/aob/mcm146
- Blázquez M. A., Soowal L. N., Lee I., Weigel D. *LEAFY* expression and flower initiation in *Arabidopsis* // Development. 1997. Vol. 124, no. 19. P. 3835–3844. doi: 10.1242/dev.124.19.3835
- Blázquez M. A., Weigel D. Integration of floral inductive signals in *Arabidopsis* // Nature. 2000. Vol. 404, no. 6780. P. 889–892. doi: 10.1038/35009125
- Fujiwara S., Oda A., Yoshida R., Yoshida R., Niinuma K., Miyata K., Tomozoe Y., Tajima T., Nakagawa M., Hayashi K., Coupland G., Mizoguchi T. Circadian clock proteins LHY and CCA1 regulate SVP protein accumulation to control flowering in *Arabidopsis* // Plant Cell. 2008. Vol. 20, no. 11. P. 2960–2971. doi: 10.1105/tpc.108.061531
- Klepikova A. V., Logacheva M. D., Dmitriev S. E., Penin A. A. RNA-seq analysis of an apical meristem time series reveals a critical point in *Arabidopsis thaliana* flower initiation // BMC Genomics. 2015. Vol. 16. P. 466. doi: 10.1186/s12864-015-1688-9
- Livak K. J., Schmittgen T. D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta Ct}$ method // Methods. 2001. Vol. 25. P. 402–408. doi: 10.1006/meth.2001.1262
- Michaels S. D., Amasino R. M. *FLOWERING LOCUS C* encodes a novel MADS domain protein that acts as a repressor of flowering // The Plant Cell. 1999. Vol. 11. P. 949–956. doi: 10.1105/tpc.11.5.949
- Millar J., Carrington J. T., Tee W., Hodge S. K. Changing planetary rotation rescues the biological clock mutant *lhy cca1* of *Arabidopsis thaliana* // bioRxiv. 2015. doi: 10.1101/034629
- de Montaigu A., Toth R., Coupland G. Plant development goes like clockwork // Trends Genet. 2010. Vol. 26, no. 7. P. 296–306. doi: 10.1016/j.tig.2010.04.003
- Nitschke S., Cortleven A., Iven T., Feussner I., Nitschke S., Havaux M., Riefler M., Schmölling T. Circadian stress regimes affect the circadian clock and cause jasmonic acid-dependent cell death in cytokinin-deficient *Arabidopsis* plants // Plant Cell. 2016. Vol. 28, no. 7. P. 1616–1639. doi: 10.1105/tpc.16.00016
- Périlleux C., Bouché F., Randoux M., Orman-Ligeza B. Turning meristems into fortresses // Trends Plant Sci. 2019. Vol. 24, no. 5. P. 431–442. doi: 10.1016/j.tplants.2019.02.004
- Rees H., Joynton R., Brown J. K. M., Hall A. Naturally occurring circadian rhythm variation associated with clock gene loci in Swedish *Arabidopsis* accessions // Plant Cell Environ. 2021. Vol. 44. P. 807–820. doi: 10.1111/pce.13941
- Schultz E. A., Haughn G. W. *LEAFY*, a homeotic gene that regulates inflorescence development in *Arabidopsis* // Plant Cell. 1991. Vol. 3, no. 8. P. 771–781. doi: 10.1105/tpc.3.8.771
- Suárez-López P., Wheatley K., Robson F., Onouchi H., Valverde F., Coupland G. *CONSTANS* mediates between the circadian clock and the control of flowering in *Arabidopsis* // Nature. 2001. Vol. 410, no. 6832. P. 1116–1120. doi: 10.1038/35074138
- Sugiyama H., Natsui Y., Hara M., Miyato K., Nefisi R., Mizoguchi T. Late flowering phenotype under ultra-short photoperiod (USP) in *Arabidopsis thaliana* // Plant Biotechnol. 2014. Vol. 31, no. 1. P. 29–34. doi: 10.5511/plantbiotechnology.13.1104a
- Waheed S., Zeng L. The critical role of miRNAs in regulation of flowering time and flower development // Genes. 2020. Vol. 11, no. 3. P. 319. doi: 10.3390/genes11030319
- Weigel D., Alvarez J., David R., Smyth D. R., Yanofsky M. F., Meyerowitz E. M. *LEAFY* controls floral meristem identity in *Arabidopsis* // Cell. 1992. Vol. 69. P. 643–659.

References

- Benlloch R., Berbel A., Serrano-Mislata A., Madueño F. Floral initiation and inflorescence architecture: a comparative view. *Ann. Bot.* 2007;100(3):659–676. doi: 10.1093/aob/mcm146
- Blázquez M. A., Soowal L. N., Lee I., Weigel D. *LEAFY* expression and flower initiation in *Arabidopsis*. *Development*. 1997;124(19):3835–3844. doi: 10.1242/dev.124.19.3835
- Blázquez M. A., Weigel D. Integration of floral inductive signals in *Arabidopsis*. *Nature*. 2000;404(6780):889–892. doi: 10.1038/35009125
- Fujiwara S., Oda A., Yoshida R., Yoshida R., Niinuma K., Miyata K., Tomozoe Y., Tajima T., Nakagawa M., Hayashi K., Coupland G., Mizoguchi T. Circadian clock proteins LHY and CCA1 regulate SVP protein accumulation to control flowering in *Arabidopsis*. *Plant Cell*. 2008;20(11):2960–2971. doi: 10.1105/tpc.108.061531
- Ivanov V. I., Kas'yanenko A. G., Sanina A. V., Timofeeva-Resovskaya E. A. Brief description of *A. thaliana* and some information on its cultivation, crossing techniques, and variability accounting. *Genetika = Rus. J. Genetics*. 1966;8:115–120. (In Russ.)
- Klepikova A. V., Logacheva M. D., Dmitriev S. E., Penin A. A. RNA-seq analysis of an apical meristem time series reveals a critical point in *Arabidopsis thaliana* flower initiation. *BMC Genomics*. 2015;16:466. doi: 10.1186/s12864-015-1688-9
- Krylova E. A. The role of *TFL1* gene orthologs in determining plant architecture. *Genetika = Rus. J. Genetics*. 2020;56(11):1262–1278. (In Russ.). doi: 10.31857/S0016675820110053
- Livak K. J., Schmittgen T. D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2- $\Delta\Delta C_t$ method. *Methods*. 2001;25:402–408. doi: 10.1006/meth.2001.1262
- Michaels S. D., Amasino R. M. *FLOWERING LOCUS C* encodes a novel MADS domain protein that acts as a repressor of flowering. *The Plant Cell*. 1999;11:949–956. doi: 10.1105/tpc.11.5.949
- Millar J., Carrington J. T., Tee W., Hodge S. K. Changing planetary rotation rescues the biological clock mutant *lhy cca1* of *Arabidopsis thaliana*. *bioRxiv*. 2015. doi: 10.1101/034629
- de Montaigu A., Toth R., Coupland G. Plant development goes like clockwork. *Trends Genet.* 2010;26(7):296–306. doi: 10.1016/j.tig.2010.04.003
- Nitschke S., Cortleven A., Iven T., Feussner I., Nitschke S., Havaux M., Riefler M., Schmölling T. Circadian stress regimes affect the circadian clock and cause jasmonic acid-dependent cell death in cytokinin-deficient *Arabidopsis* plants. *Plant Cell*. 2016;28(7):1616–1639. doi: 10.1105/tpc.16.00016
- Périlleux C., Bouché F., Randoux M., Orman-Ligeza B. Turning meristems into fortresses. *Trends Plant Sci.* 2019;24(5):431–442. doi: 10.1016/j.tplants.2019.02.004
- Popov V. N., Deryabin A. N. Influence of photoperiod duration on the efficiency of cold acclimation of *Arabidopsis thaliana* Heynh. (L.). *Fiziologiya rastenii = Plant Physiology*. 2023;70(3):311–318. (In Russ.). doi: 10.31857/S0015330322600619
- Rees H., Joynton R., Brown J. K. M., Hall A. Naturally occurring circadian rhythm variation associated with clock gene loci in Swedish *Arabidopsis* accessions. *Plant Cell Environ.* 2021;44:807–820. doi: 10.1111/pce.13941
- Schultz E. A., Haughn G. W. *LEAFY*, a homeotic gene that regulates inflorescence development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*. 1991;3(8):771–781. doi: 10.1105/tpc.3.8.771
- Suárez-López P., Wheatley K., Robson F., Onouchi H., Valverde F., Coupland G. *CONSTANS* mediates between the circadian clock and the control of flowering in *Arabidopsis*. *Nature*. 2001;410(6832):1116–1120. doi: 10.1038/35074138
- Sugiyama H., Natsui Y., Hara M., Miyato K., Nefissi R., Mizoguchi T. Late flowering phenotype under ultra-short photoperiod (USP) in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Biotechnol.* 2014;31(1):29–34. doi: 10.5511/plantbiotechnology.13.1104a
- Waheed S., Zeng L. The critical role of miRNAs in regulation of flowering time and flower development. *Genes*. 2020;11(3):319. doi: 10.3390/genes11030319
- Weigel D., Alvarez J., David R., Smyth D. R., Yanofsky M. F., Meyerowitz E. M. *LEAFY* controls floral meristem identity in *Arabidopsis*. *Cell*. 1992;69:643–659.
- Zaretskaya M. V., Fedorenko O. M. Transcriptional activity of *CCA1* in *Arabidopsis thaliana* northern population under altered light conditions. *Genetika = Rus. J. Genetics*. 2024;60(12):36–42. (In Russ.). doi: 10.31857/S0016675824120046

Поступила в редакцию / received: 10.06.2025; принята к публикации / accepted: 23.07.2025.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Зарецкая Марина Витальевна

канд. биол. наук, научный сотрудник

e-mail: genmg@mail.ru

Федоренко Ольга Михайловна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: fedorenko_om@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Zaretskaya, Marina

Cand. Sci. (Biol.), Researcher

Fedorenko, Olga

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher