

 pismavavilov.ru

DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-24

Обзор

Генетические основы детерминации срока цветения у подсолнечника *Helianthus annuus* L.

А.Б. Щербань  

Аннотация: Необходимость уборки урожая до наступления неблагоприятных погодных условий определяет оптимальные сроки цветения и созревания культурных растений для каждой географической зоны. Продолжительность вегетационного периода у подсолнечника *Helianthus annuus* L. зависит от генотипа сорта, природно-климатических условий выращивания и контролируется сложной регуляторной системой, включающей множество генов. Важную роль в этой системе играют гены-интеграторы, которые объединяют различные сигналы и в зависимости от уровня своей экспрессии влияют на активность генов-мишеней, детерминирующих процессы дифференцировки тех или иных органов и тканей. Один из таких генов-интеграторов – флориген *FT*, или активатор цветения. Ортологи гена *FT* обнаружены у многих культурных растений, в том числе у подсолнечника. Кроме этого гена в геноме подсолнечника идентифицирован ряд генов фотопериодической регуляции, включая *CONSTANS*, а также другие гены и QTL, влияющие на время цветения. Данный обзор посвящен обсуждению роли различных генетических локусов в детерминации указанного признака у подсолнечника, а также поиску генов-мишеней для маркер-ориентированной селекции сортов этой культуры, приспособленных к различным климатическим условиям.

Ключевые слова: подсолнечник; вегетационный период; время цветения; фотопериод; флориген; QTL-локус количественного признака.

Благодарности: Работа выполнена при финансовой поддержке бюджетного проекта FWNR № 2022-0017.

Для цитирования: Щербань А.Б. Генетические основы детерминации срока цветения у подсолнечника *Helianthus annuus* L. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;9(4):209-217. DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-24

Review

Genetic basis for determining the flowering period in sunflower *Helianthus annuus* L.

А.В. Shcherban  


Abstract: The need to harvest before the onset of adverse weather conditions determines the optimal timing of flowering and maturation of cultivated plants for each geographical area. The duration of the growing season in sunflower *Helianthus annuus* L. depends on the variety genotype, natural and climatic growing conditions and is controlled by a complex regulatory system that includes many genes. An important role in this system is played by integrator genes that integrate various signals and, depending on the level of their expression, affect the activity of target genes that determine the processes of differentiation of certain organs and tissues. One such integrator gene is florigen *FT*, or flowering activator. Orthologs of the *FT* gene have been found in many cultivated plants, including sunflower. In addition to this gene, a number of photoperiodic regulation genes have been identified in the sunflower genome, including *CONSTANS*, as well as other genes and QTLs that affect flowering time. This review is devoted to a discussion of the role of various genetic loci in the determination of this trait in sunflower, as well as the search for target genes for marker-associated breeding of varieties of this crop adapted to different climatic conditions.


Key words: sunflower; growing season; timing of flowering; photoperiod; florigen; quantitative trait locus.

Acknowledgements: This work was supported by budget project No. FWNR-2022-0017.

For citation: Shcherban A.B. Genetic basis for determining the flowering period in sunflower *Helianthus annuus* L. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;9(4):209-217. DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-24 (in Russian)

Курчатовский геномный центр ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия
Kurchatov Genomic Center of ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia

 atos@bionet.nsc.ru

 Щербань А.Б., 2023

Введение

Подсолнечник масличный, или однолетний (*Helianthus annuus* L.), – вид травянистых растений из рода *Helianthus* семейства Asteraceae (Сложноцветные) и одна из важнейших масличных культур. Родиной подсолнечника является южная часть Северной Америки, где широко распространены дикие представители рода *Helianthus*. В ходе domestikации, которая насчитывает более 3 тыс. лет, подсолнечник приобрел целый ряд новых черт, таких как неветвистость побегов, крупные семена и наличие только одного большого соцветия на растении (Blackman, 2013). Исходные дикие популяции *H. annuus* отличаются большим разнообразием по сроку цветения (Heiser, 1954). Природные американские ландрасы в основном характеризуются поздним цветением (Heiser, 1951), тогда как большинство современных элитных сортов подсолнечника имеют укороченный срок цветения (Goynes, Schreiner 1988; Goynes et al., 1989). Вариативность данного признака обеспечила приспособление этой культуры к различным условиям как южного, так и северного полушария, к тропическому, субтропическому и умеренному климату.

После открытия Колумбом Америки в XVI в. растение попало в Европу, где его поначалу выращивали как декоративное. В Россию подсолнечник завезен из Голландии в XVIII в. и также использовался в декоративных целях и для получения съедобных семян. В начале XIX в. крепостной крестьянин Воронежской губернии Д.С. Бокарев с помощью ручного пресса впервые получил масло из семян подсолнечника. Впоследствии, после появления первых маслобойных предприятий, посевы подсолнечника быстро распространились в России, на Северном Кавказе, Украине и в Сибири. Первые работы по селекции масличных сортов в России были начаты еще в 1860-х гг. Благодаря столь длительной селекционной работе создано самое большое в мире биоразнообразие форм, сортов и гибридов культурного подсолнечника. Возделываемые до революции 1917 г. местные сорта имели сравнительно низкую масличность (30 %) и высокую лузжистость или процентное содержание оболочек семян – лузги (44 %). Современные сорта содержат до 50 % масла, а их лузжистость не превышает 25 %. В советское время огромную роль в селекции культурного подсолнечника сыграли выдающиеся отечественные селекционеры, среди которых академики Л.А. Жданов и В.С. Пустовойт, Е.М. Плачек, В.И. Щербина, К.И. Прохоров. Центральным учреждением по селекции подсолнечника являлся Всесоюзный (ныне Всероссийский) НИИ масличных культур имени В.С. Пустовойта (ВНИИМК, Краснодар). В нем были получены сорта, устойчивые к подсолнечниковой моли и паразитическому растению – заразихе, ряд высокоурожайных и скороспелых сортов, пригодных для возделывания в условиях РФ. На Сибирской опытной станции ВНИИМК (Омск) был создан сорт Иртыш, являющийся мировым рекордсменом по содержанию масла (60 %).

Со второй половины XX в. в мире наблюдается устойчивое повышение интереса к подсолнечнику как масличному растению. За последние 10 лет мировое производство этой культуры выросло на 80 %, составив 55 млн тонн. Среди стран производителей на первом месте находится Украина (26 % мирового валового производства), доля России со-

ставляет 23 %, стран ЕС – 17 %, Аргентины – 6 % (Векленко, 2022).

В России по объему производства подсолнечник превосходит другие масличные культуры, такие как соя и рапс. Так, в 2021 г. его валовой сбор составил 15.5 млн тонн, что на 16.8 % больше, чем в 2020 г.¹ Увеличение объема производства в первую очередь обеспечено за счет расширения посевных площадей и вовлечения в ареал возделывания новых географических регионов, включая Сибирь, Урал, Дальний Восток (Лукомец и др., 2015). Однако основными проблемами возделывания подсолнечника в этих регионах являются холодный климат и в связи с этим необходимость создания скороспелых холодоустойчивых сортов. Продолжительность периода вегетации у подсолнечника составляет 70–140 сут. Если в южных регионах РФ оптимальным является срок 90–110 дней (среднеранние сорта), то для Нечерноземной зоны, Сибири и других регионов с умеренным и континентальным климатом более востребованы раннеспелые сорта (70–90 дней). В различных научных центрах ведутся активная интродукция и селекция сортов и гибридов подсолнечника, подходящих для самых северных зон возделывания (Пузиков, Суворова, 2001; Лошкомойников, 2013). В настоящее время все более распространенным становится метод маркер-ориентированной селекции, который позволяет значительно ускорить селекционный процесс и сделать его более эффективным. Однако для использования этого метода, в частности с целью отбора растений по сроку цветения, от которого зависит период вегетации, требуются идентификация и структурный анализ генов-мишеней, контролирующих данный количественный признак.

Генетическая система, контролирующая время цветения

В соответствии с общим законом гомологических рядов наследственной изменчивости Н.И. Вавилова, генетические механизмы, лежащие в основе детерминации фаз жизненного цикла у различных групп высших растений эволюционно консервативны и содержат гомологичные компоненты. Механизм регуляции цветения был подробно изучен на модельном растительном объекте *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Лебедева и др., 2020). При изучении других видов растений установлено, что в основе данного механизма лежат общие пути регуляции, которые по-разному проявляют себя в зависимости от генотипа и факторов внешней (фотопериод и температура) и внутренней (гормоны) среды организма. Так, большинство генов регуляции цветения арабидопсиса имеют своих ортологов у подсолнечника, включая гены восприятия света, реакции на фотопериод, гиббереллинового сигнального пути и др. (Blackman et al., 2011) (рис. 1). Некоторые гены, присутствующие у арабидопсиса в единичной копии, выявлены у подсолнечника в более чем одной копии, как результат дупликаций в ходе древних событий полиплоидизации (Barker et al., 2008).

Влияние фотопериода на время цветения реализуется через гены циркадных часов и восприятия света; сигнала

¹ В каких регионах собрали самый высокий урожай масличных в 2021 году? Доступно: <https://www.oilworld.ru/analytics/localmarket/327345>

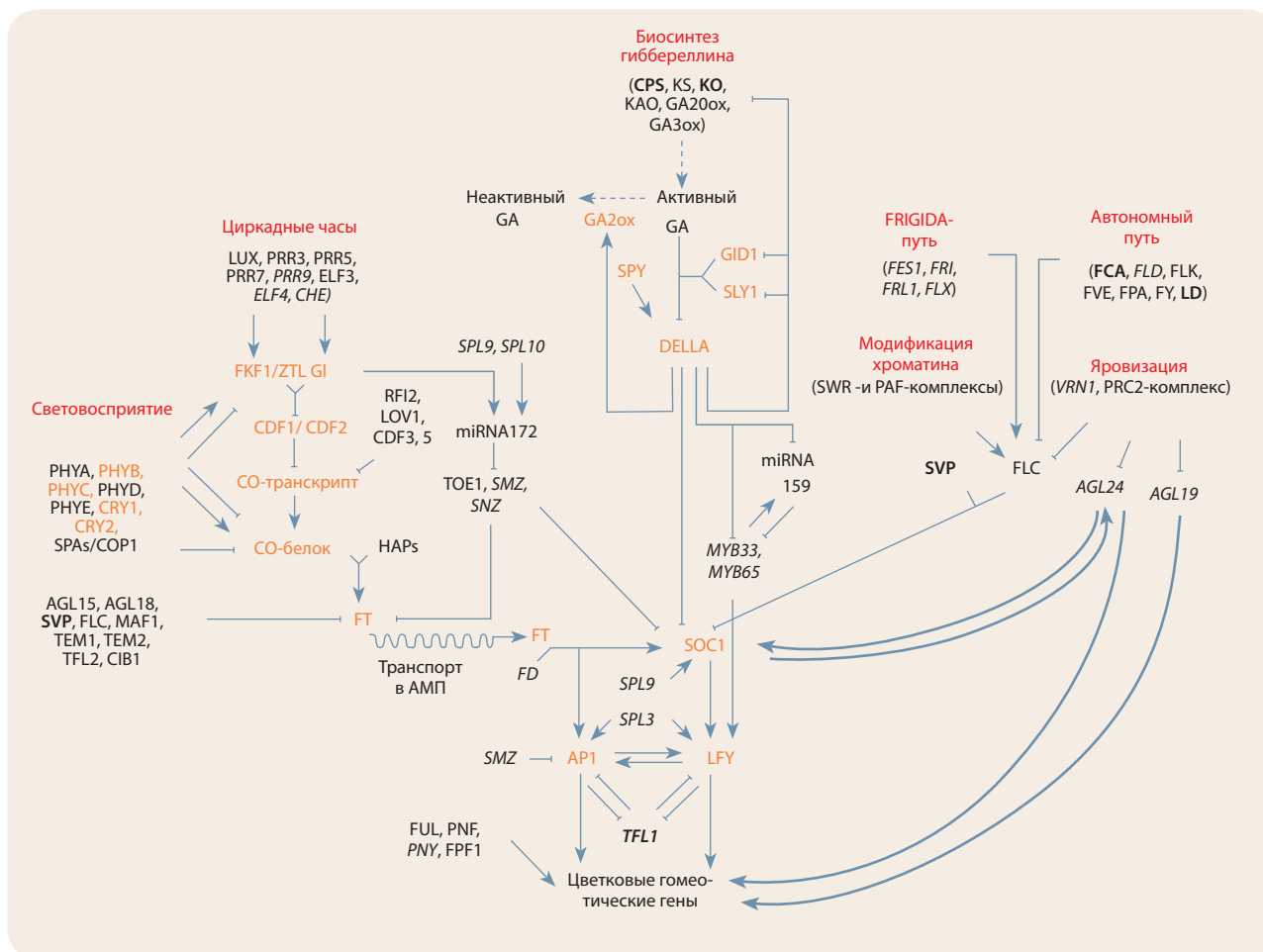


Рис. 1. Схема регуляции цветения арабидопсиса. Выявленные гомологичные гены подсолнечника, колокализирующиеся с QTL, выделены оранжевым (Blackman et al., 2011). Отношения активации и репрессии между генами обозначены стрелками и T-образными линиями соответственно

Fig. 1. Scheme of regulation of flowering in Arabidopsis. Identified homologous sunflower genes that colocalize with QTL are highlighted in orange (from Blackman et al., 2011). Activation and repression relationships between genes are indicated by arrows and T-shaped lines, respectively

лы передаются на ген-интегратор *CONSTANS* (*CO*). Данный ген выявлен у большинства покрытосеменных растений (Putterill et al., 1995; Imaizumi et al., 2005). Он кодирует транскрипционный фактор, который в индуктивных условиях (определенная длина светового дня) активирует транскрипцию гена *FT* (*FLOWERING LOCUS T*) (Valverde, 2011). Последний является центральным геном-интегратором, объединяющим CO-зависимый и CO-независимый каскады. Белок FT, экспрессирующийся в листьях, через флоэму поступает в клетки апикальной меристемы побега, где в составе флориген-активирующего комплекса (Florigen Activation Complex, FAC) совместно с транскрипционным фактором *FLOWERING LOCUS D* (*FD*) активирует экспрессию генов-интеграторов меристемы: *SOC1* (*Suppressor of Overexpression of Constans 1*) и *AP1* (*APETALA1*) (Collani et al., 2019). Последние в свою очередь активируют ген идентичности меристемы *LFY* (*LEAFY*) и инициируют сигнальный каскад гомеотических генов, контролирующих закладку органов цветка (Putterill, Varkonyi-Gasic, 2016). Помимо внешнего сигнала фотопериода в регуляции генов идентичности цветковых меристем

принимает участие внутренняя сигнальная система на основе восприятия гормона – гиббереллиновой кислоты. Данный гормон индуцирует деградацию белков семейства DELLA-репрессоров *SOC1* и *LFY* (Schwechheimer, Willige, 2009) (см. рис. 1).

Также в этой системе существуют гены регуляции экспрессии репрессора цветения *FLC* (*Flowering Locus C*), оказывающего супрессирующий эффект на *SOC1*. К ним относятся усиливающие экспрессию *FLC* гены модификаторов хроматина и сигнального пути *FRI* (*FRIGIDA*), а также подавляющие *FLC* гены автономного пути и яровизации – реакции на низкую температуру (Michaels, Amasino 1999; Levy et al., 2002; Yu et al., 2004; Farrona et al., 2008; Li et al., 2008; Michaels, 2008). Однако у подсолнечника ортологи этих генов, включая *FLC*, пока не найдены (см. рис. 1).

По результатам картирования 30 генов, гомологичных известным генам цветения арабидопсиса, 18 колокализовались с ранее установленными QTL подсолнечника, контролирующими этот признак (Blackman et al., 2011). В популяции, полученной от скрещивания контрастных по реакции

P-значения генов-кандидатов, контролирующих время цветения у подсолнечника, по результатам MLHKA-тестирования (Blackman et al., 2011)

P-values of candidate genes that control flowering time in sunflower, according to the results of MLHKA test (Blackman et al., 2011)

Ген	Хромосома	Элита	Ландрасы	Диかり	Время отбора ^а
<i>HaFT1</i>	6	0.014*	0.045*	0.468	Доместикация
<i>HaFT2</i>	6	0.001***	0.123	0.895	Улучшение
<i>HaFT3</i>	6	0.001***	0.086	0.475	Улучшение
<i>HaFT4</i>	14	0.001**	0.122	0.728	Улучшение
<i>HaCOL1</i>	9	0.906	0.839	0.961	Улучшение
<i>HaCOL2</i>	14	0.330	0.533	0.944	–
<i>HaCDFL1</i>	7	0.909	0.922	0.616	–
<i>HaPHYB</i>	1	0.075	0.876	0.764	–
<i>HaTFL1</i>	7	0.001***	0.103	0.914	–
<i>HaSOC1</i>	6	0.841	0.914	0.931	Улучшение
<i>HAM75 (AP1)</i>	8	0.813	0.548	0.737	–
<i>HaLFY</i>	9	0.495	0.480	0.758	–
<i>HaDELLA2</i>	17	0.909	0.968	0.859	–
7 референсных локусов ^б		0.517	0.600	0.207	–

^а Определено на основе интерпретации значений *p*, полученных в MLHKA-тесте. Доместикация – начальный этап селекции; улучшение – последующие этапы. ^б *P*-значения для референсных, нейтральных локусов

* *p* < 0.05, ** *p* < 0.01; *** *p* < 0.001

на фотопериод образцов, теми же авторами проведен анализ ковариации уровня экспрессии генов-кандидатов и полиморфизма белковых последовательностей. В результате число генов-кандидатов было сокращено до 13. Проведенный далее тест MLHKA (Maximum Likelihood ratio Hudson–Kreitman–Aguade) позволил оценить вероятность модели нейтральной эволюции генов относительно селективной модели. Пять из 13 тестированных генов, относящиеся к семейству *FT-TFL1*, продемонстрировали значения, подтверждающие селективную модель (табл. 1). Таким образом, указанные гены являются наиболее перспективными для селекции по признаку времени цветения у подсолнечника.

Роль *FT-TFL1*-генов в регуляции времени цветения у подсолнечника

Основной, контролирующей время цветения ген *FT* представлен у подсолнечника в виде четырех паралога, возникших в результате относительно недавних дупликаций (Blackman et al., 2010). Паралоги *HaFT1-3* находятся в одном QTL на 6-й хромосоме, который отвечает за 36 % вариации данного количественного признака (Burke et al., 2002; Wills, Burke 2007; Vaasck et al., 2008). Ген *HaFT4* картирован на хромосоме 14. Только два паралога, *HaFT2* и *HaFT4*, экспрессируются в листьях и активируют цветение, тогда как *HaFT3* является псевдогеном, а *HaFT1* экспрессируется в апикальную меристему побега и у культурного подсолнечника выполняет роль репрессора цветения или антифлоригена. Эта роль возникла в результате мутации сдвига рамки считывания в 3-м экзоне, что привело к увеличению длины кодируемого белка на 17 аминокислот (аллель *HaFT1-D*). В исследованиях показано, что данный аллель, по-видимому, появился еще у дикого подсолнечника и в ходе ранней доместикации был отобран в определенных географических зонах Северной Америки,

где он обуславливал более позднее цветение по сравнению с дикими формами, содержащими нативный аллель *HaFT1*. Между *HaFT1-D* и другими активными паралогами существуют сложные взаимоотношения, которые установлены с помощью теста на комплементацию. Для этого скрещивали трансгенные растения арабидопсиса, содержащие высоко экспрессирующиеся паралоги *HaFT*, с мутантными по *FT* растениями того же вида. В результате показано, что сверхэкспрессия *HaFT4* комплементирует мутантный фенотип и ускоряет цветение, а совместная сверхэкспрессия аллеля *HaFT1-D* и *HaFT4* обуславливает более позднее цветение у мутантов *ft*, то есть аллель *HaFT1-D* подавляет действие *HaFT4* (Blackman et al., 2010). Интересно, что в аналогичном эксперименте влияния *HaFT1-D* на другой активный ген, *HaFT2*, не обнаружено, хотя последний имеет сходную с *HaFT4* функцию. Следует также отметить, что эпистатическое влияние *HaFT1-D* на *HaFT4* проявляется только в индуктивных для *HaFT2*/*HaFT4* условиях, то есть при длинном световом дне. Аллель *HaFT1-D* функционально близка гомологу гена *FT* арабидопсиса – *TFL1* (*TERMINAL FLOWER 1*), также выполняющему функцию антифлоригена (Hanzawa et al., 2005; Wigge et al., 2005; Ahn et al., 2006). *FT-TFL1*-подобные белки описаны у разных покрытосеменных растений, при этом их противоположные роли обусловлены заменами аминокислот в определенных консервативных позициях белка (Pin et al., 2010; Harig et al., 2012; Wickland, Hanzawa, 2015). В основе механизма действия *TFL1* лежит возможность замещения им *FT*-белка в составе FAC, в результате чего ослабляется действие этого комплекса на гены, необходимые для закладки флоральных меристем (Zhu et al., 2020). Возникающие в ходе эволюции мутации в генах *FT-TFL1* закреплялись отбором, что обеспечивало их скоординированное действие при адаптации к конкретным условиям внешней среды и отразилось на разнообразии сроков цветения.

На хромосоме 7 генома подсолнечника в качестве минорного QTL была картирована последовательность антифлоригена *TFL1* арабидопсиса (Burke et al., 2002; Wills, Burke 2007). В составе данного локуса идентифицирован ген, принадлежащий семейству *INDETERMINATE1/EARLY HEADING DATE2 (ID1/Ehd2)*. Представители этого семейства кодируют содержащий «цинковый палец» транскрипционный фактор и являются специфичными для однодольных регуляторами гена *FT* (Matsubara et al., 2008). По-видимому, семейство *ID1/Ehd2* развивалось независимо у дву- и однодольных, поскольку прямых ортологов этого гена у двудольного арабидопсиса не обнаружено (Colasanti et al., 2006). Таким образом, пока нельзя утверждать, что указанный ген действительно является антифлоригеном *TFL1* у *H. annuus*.

Гены *CONSTANS*

Функция *CO* заключается в передаче сигнала от генов циркадного ритма и восприятия света гену-интегратору *FT* (см. выше). Этот блок генов консервативен для всех высших растений, но результаты их взаимодействия различаются. У таких растений, как подсолнечник и арабидопсис, ген *CO* активирует экспрессию *FT* в условиях длинного дня, тогда как у растений короткого дня, например у риса, *CO* является репрессором *FT* в тех же условиях (Valverde, 2011). Ген *CO* экспрессируется в тканях листа в зависимости от циркадного ритма, при этом уровень экспрессии колеблется в течение суток: в начале дня он минимален, затем растет, достигая максимума к вечеру, после чего вновь снижается. На рисунке 2 представлены белковые продукты генов, оказывающие влияние на экспрессию *CO*. Регуляция транскрипции *CO* происходит с участием белков *GI* (*Gigantea*) и *FKF1* (*Flavin-binding Kelch repeat F-box 1*). Белок *FKF1* содержит домен, который активируется под воздействием синего света, что стимулирует образование комплекса *FKF1-GI*. При длинном дне регулируемая циркадным ритмом экспрессия *FKF1* и *GI* синхронно достигает пика и взаимодействие этих белков способствует накоплению комплекса *FKF1-GI* в дневное время. Указанный комплекс связывается с промотором *CO*, с которым также связан репрессор транскрипции – белок *CDF1* (*Cycling Dof Factor 1*). При этом под действием *FKF1* происходит деградация *CDF1*, что приводит к индукции транскрипции *CO*, пик которой наблюдается ближе к концу дня. При коротком дне экспрессия *FKF1* достигает пика в темноте, несинхронно с *GI*, таким образом что количества образующегося комплекса недостаточно для деградации *CDF1* и деблокирования транскрипции *CO* (Imaizumi et al., 2005; Sawa et al., 2007). На накопление продукта гена *CO* также влияет скорость его протеолитического гидролиза с участием белка *COP1* (*Constitutive Photomorphogenic 1*); на свету имеет место опосредованное криптохромами подавление активности *COP1*, что значительно снижает скорость гидролиза. Таким образом, накопление белка *CO* наблюдается при длинном фотопериоде, когда пик суточного колебания экспрессии *CO* приходится на светлое время суток (см. рис. 2).

Гены семейства *CO* впервые обнаружены у арабидопсиса с помощью индуцированного мутагенеза, который позволил получить множество мутантов, отличающихся по

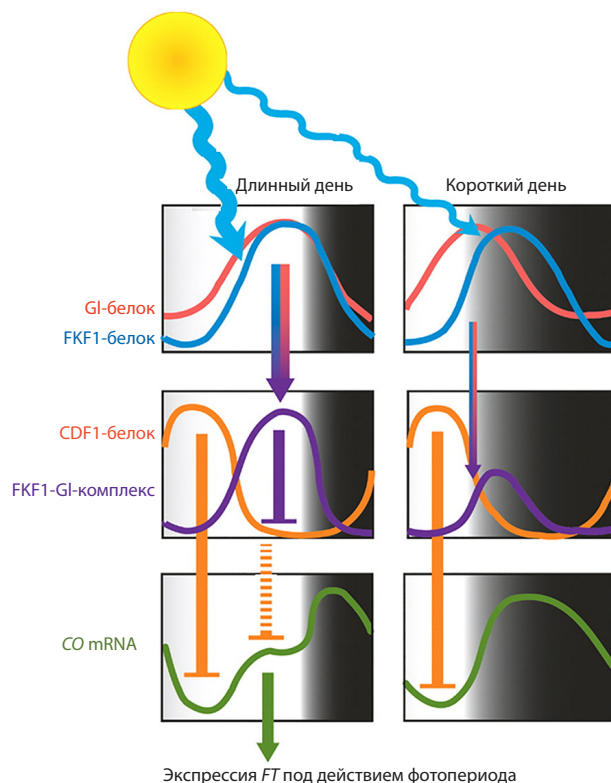


Рис. 2. Регуляция транскрипции гена *CO* в зависимости от фотопериода (Sawa et al., 2007)

Fig. 2. Regulation of *CO* gene transcription depending on photoperiod (Sawa et al., 2007)

реакции на фотопериод (Redei, 1962). Среди них были мутанты, названные *constans* (от лат. постоянный), поскольку они поздно зацветали при длинном дне и не реагировали на короткий, демонстрируя независимость цветения от фотопериода. В дальнейшем из такого мутанта выделен соответствующий ген и изучена его структура. Ген *CO* кодирует транскрипционный фактор, который встречается только у растений и содержит три домена: домен В, отвечающий за взаимодействие с другими белками, ССТ-домен (сигнал ядерной локализации) и ДНК-связывающий домен «цинковые пальцы» (Putterill et al., 1995). Последний отвечает за связывание с промотором гена *FT*. В отличие от растений дикого типа у мутантов *co* экспрессия гена *FT* не усиливается с увеличением фотопериода, что с большой вероятностью связано с мутациями в составе ДНК-связывающего или В-доменов *CO* (Kardailsky et al., 1999).

CO-подобные (*COL*) последовательности были обнаружены в большом числе копий в геномах большинства высших растений (Griffiths et al., 2003). Двадцать два *COL*-гена недавно идентифицированы в составе 10 хромосом подсолнечника (Niu et al., 2022). Филогенетический анализ этих генов показал, что в процессе эволюции они дивергировали на три группы, различающиеся по представленности у одно- и двудольных растений. Эти и другие данные указывают на интенсивный процесс неофункционализации, затрагивающий данное семейство, и, по-видимому, только небольшая часть этих генов сохранила исходную функцию, связанную

с реакцией на фотопериод, а преобладающая часть приобрела новые, в частности обеспечивающие защиту от абиотического стресса (Niu et al., 2022).

Ранее продемонстрировано, что гены *HaCOL1-2* могут быть выбраны в качестве кандидатов для селекции подсолнечника по признаку «время цветения», поскольку они демонстрировали полиморфизм белковых последовательностей в геномах линий, различающихся реакцией на фотопериод (Blackman et al., 2011). Однако требуются дальнейшие исследования для доказательства участия этих генов в определении данного признака. Такие доказательства для генов *COL* уже получены у большого числа видов, включая рис (Tan et al., 2016), ячмень (Kikuchi et al., 2012), томат (Yang et al., 2020) и сою (Wu et al., 2014).

Другие генетические локусы, контролирующие время цветения

В одной из первых работ по картированию рассматриваемого признака у подсолнечника сообщалось о 10 QTL, включая 5 аддитивных (на хромосомах 1, 6, 8 и два QTL на хромосоме 9), три доминантных (на хромосомах 8 и 17) и 2 частично рецессивных (хромосомы 4 и 7) (Burke et al., 2002). Z. Lai и коллеги (2005) картировали на хромосоме 8 локус HT160, в составе которого выявлен ген, кодирующий APETALA2-подобный белок. В работе 2007 г. по двуродительскому картированию установлены QTL на хромосомах 6, 7 и 15, причем последний локус не был идентифицирован в других работах и отвечал за 46.9 % вариации по сроку цветения (Wills, Burke, 2007). Наиболее близок к этому локусу SSR-маркер ORS687. Чуть позже идентифицированы 5 генов-кандидатов в ранее установленном интервале на хромосоме 7 (Charman et al., 2008). Два из них, *c1921* и *c2588*, были гомологичны Dof-подобному и ID1/Ehd2 (TFL1) белкам соответственно, каждый из которых вовлечен в регуляцию процесса цветения у других видов (Imaizumi et al., 2005; Colasanti et al., 2006). E.J. Vaasck и коллеги (2008) картировали QTL на хромосомах 6, 9 и 14 по результатам возделывания двуродительской картирующей популяции в двух различных регионах США. При этом локус на хромосоме 9 совпал с ранее выявленным в работе под руководством J.M. Burke (2002). J.M. Dechaine с коллегами (2009) добавили в генетическую карту подсолнечника новые QTL на хромосомах 1, 6, 7, 8, 14, которые отвечают за 6–22 % изменчивости по данному признаку.

В основополагающей работе исследовательской группы во главе с В.К. Blackman (2011) идентифицирован ряд генов, которые могут контролировать длину вегетации у подсолнечника в зависимости от фотопериода (см. табл. 1). Так, уровень экспрессии генов *HaCDF1*, *HaPHYB* и *HaDELLA2* был выше в индуктивных условиях у линии CMSHA89, чувствительной к длинному фотопериоду, по сравнению с нечувствительным образцом дикого подсолнечника Ann1238. Ген *HaLFY* также демонстрировал раннюю экспрессию у CMSHA89 на длинном дне, хотя более ранняя его экспрессия наблюдалась и у Ann1238 на коротком дне. Экспрессия гена *HaSOC1* различается в листьях и апикальной меристеме побега. При этом были установлены противоположные паттерны экспрессии в обоих образцах подсолнечника на

коротком и длинном дне. Экспрессия *HaSOC1* в апикальной меристеме побега линии CMSHA89 наблюдалась раньше, чем у Ann1238, при этом в функциональном К-домене гена первой линии обнаружена несинонимичная замена. Противоположные паттерны экспрессии у указанных образцов были характерны и для генов *HaFT1*, *HaFT2* и *HaFT4*, которые служат наилучшими кандидатами для маркерной селекции по времени цветения (см. выше). Следует еще раз отметить, что установленная В.К. Blackman с коллегами (2011) локализация генов *HaFT1-3* совпадает с мажорным QTL на 6-й хромосоме, выявленным в других работах (Burke et al., 2002; Wills, Burke, 2007; Corbi et al., 2018).

С появлением ассоциативного картирования (Genome-Wide Association Study; GWAS) значительно расширились возможности для локализации QTL, отвечающих за те или иные количественные признаки. Так, J.R. Mandel и коллеги (2013) с использованием 10K SNP-чипа (10,000 SNP) нашли достоверную ассоциацию времени цветения с 10 локусами, расположенными на 8 хромосомах, в том числе новые QTL на хромосомах 1, 3, 4, 10, 12, 13. Годом позже те же авторы (Mandel et al., 2014) с применением MLNKA-теста для поиска генов-кандидатов выявили ряд генов с наибольшим индексом селективной эволюции, в том числе ранее обсуждаемый в работе В.К. Blackman с коллегами (2011) ген фитохрома В (*HaPHYB*). Данный ген играет важную роль в восприятии света и фотопериодическом контроле перехода вегетативной стадии развития в генеративную (Filiault et al., 2008; Neff, 2012) (см. рис. 1). Позже команда G.J. Baute (2015) идентифицировала два гена на хромосомах 1 и 10, один из которых гомологичен репрессору транскрипции гена *CO* (см. выше) – *HaCDF1*, также ранее упомянутому группой авторов во главе с В.К. Blackman (2011) в качестве гена-кандидата.

E. Cadic и коллеги (2013) с помощью GWAS идентифицировали 11 локусов на 10 хромосомах, контролирующих время цветения подсолнечника. Из них было выбрано несколько генов-кандидатов, функциональная связь которых с изучаемым признаком установлена ранее. Один из этих кандидатов, локализованный на хромосоме 5, ортологичен гену *B5H* арабидопсиса, который вместе с *SWI3B* принимает участие в эпигенетической регуляции репрессора цветения *FLC* (Sarnowski et al., 2002). Другой ген-кандидат на 10-й хромосоме гомологичен гену *GID1B*, кодирующему рецептор гиббереллина у арабидопсиса. Этот рецептор связывается с белками DELLA, что приводит к конформационным изменениям последних и делает их доступными для протеасом, осуществляющих деградацию белков. Гиббереллиновый каскад регулирует время цветения арабидопсиса, как было описано выше (см. рис. 1). Показано, что генетическая вариация в составе данного пути объясняет различия сроков цветения у кукурузы (Andersen et al., 2005) и предположительно у рапса (Raman et al., 2012).

В работе F. Vonnafous и коллег (2018) проведено сравнение пяти моделей GWAS для выявления геномных областей, контролирующих сроки цветения гибридов подсолнечника. С помощью 4 моделей из 5 выявлен наиболее интересный QTL на хромосоме 9, в котором сконцентрированы 5 SNP, влияющие на время цветения. Этот локус находится вблизи

гена *GAI*, который участвует в гиббереллиновом пути регуляции цветения (Wilson, Somerville, 1995). Однако связь указанных SNP с геном *GAI* пока не установлена.

Наконец, в ходе секвенирования 72 образцов подсолнечника, различающихся по сроку цветения, было идентифицировано 270 генов, в разной степени контролирующей этот признак (Badouin et al., 2018). Продемонстрированный в этой работе интегративный подход, включающий полногеномное секвенирование, GWAS и анализ генных сетей, позволил обнаружить новые гены-кандидаты, в том числе *AGL24* (*AGAMOUS-LIKE 24*), принимающий участие в регуляции генов идентичности меристем (Yu et al., 2004). Полученные авторами данные показывают многофакторность детерминации времени цветения у подсолнечника, при этом сложность этой системыкратно увеличивается за счет наличия большого числа дублированных копий генов. Последнее обстоятельство необходимо учитывать при разработке молекулярных маркеров для селекции указанной культуры.

Заключение

Время цветения подсолнечника контролируется большим числом генов, преобладающая часть которых ранее охарактеризована у модельного объекта – арабидопсиса. Это в первую очередь гены реакции на фотопериод, включая интегратор *CO*, гены гиббереллинового сигнального пути, идентичности цветковых меристем. Отдельно стоит отметить центральный ген-интегратор *FT*, представленный у подсолнечника в виде четырех паралогов, три из которых находятся в одном локусе QTL, отвечающем за значительную часть вариации по сроку цветения. За контроль этой вариации у доместичированных форм отвечает пара паралогов – *HaFT1* и *HaFT4*, при этом последний ген является активатором цветения (флоригеном), а первый – репрессором (антифлоригеном), возникшим в результате мутации *FT*-белка у дикого подсолнечника и отобранным при доместикации. Помимо этих генов картировано большое количество других генов и QTL, контролирующих указанный признак. Однако использованию этих генов в качестве мишеней для маркер-ориентированной селекции препятствуют наличие множества копий, возникших в ходе древних событий полиплоидизации, а также недостаточная изученность ассоциации генетических полиморфизмов со временем цветения в различных географических регионах. Последнее особенно актуально для РФ, в которой требуется создание более приспособленных к холодному климату сортов этой важной сельскохозяйственной культуры.

Список литературы / References

Векленко В.И. Мировые тенденции и прогноз производства семян подсолнечника. *Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии*. 2022;1:121-128 [Veklenko V.I. Global trends and forecast of seed production sunflower seeds. *Bulletin of the Kursk State Agricultural Academy*. 2022;1:121-128 (in Russian)]

Лебедева М.А., Додуева И.Е., Ганчева М.С., Творогова В.Е., Кузнецова К.А., Лутова Л.А. Эволюционные аспекты регуляции цветения: «флоригены» и «антифлоригены». *Генетика*. 2020;56(11):1279-1303. DOI 10.31857/S0016675820110065

[Lebedeva M.A., Dodueva I.E., Gancheva M.S., Tvorogova V.E., Kuznetsova K.A., Lutova L.A. The evolutionary aspects of flowering control: florigens and anti-florigens. *Rus. J. Genet.* 2020;56(11):1323-1344. DOI 10.1134/S102279542011006X]

Лошкормойников В.И. Исходный материал для селекции гибридов подсолнечника в Западно-Сибирском регионе. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Тюмень, 2013 [Loskomoinikov V.I. Source material for the selection of sunflower hybrids in the West Siberian region. Cand. Sci. (Biol.) Dissertation. Tyumen, 2013 (in Russian)]

Лукомец В.М., Зеленцов С.В., Кривошлыков К.М. Перспективы и резервы расширения производства масличных культур в Российской Федерации. *Масличные культуры*. 2015;4(164):81-102 [Lukomets V.M., Zelentsov S.V., Krivoshlykov K.M. Prospects and reserves for expanding the production of oilseeds in the Russian Federation. *Maslichnyye Kultury = Oilseeds*. 2015;4(164):81-102 (in Russian)]

Пузиков А.Н., Суворова Ю.Н. Перспективы селекции подсолнечника на Сибирской опытной станции ВНИИМК. *Земледелие*. 2001;6:11-12 [Puzikov A.N., Suvorova Yu.N. Prospects for sunflower breeding at the Siberian Experimental Station VNIIMK. *Zemledelie = Agriculture*. 2001;6:11-12 (in Russian)]

Andersen J.R., Schrag T., Melchinger A.E., Zein I., Lubberstedt T. Validation of Dwarf8 polymorphisms associated with flowering time in elite European inbred lines of maize (*Zea mays* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2005;111(2):206-217. DOI 10.1007/s00122-005-1996-6

Ahn J., Miller D., Winter V.J., Banfield M.J., Lee J.H., Yoo S.Y., Henz S., Brady R.L., Weigel D. A divergent external loop confers antagonistic activity on floral regulators FT and TFL1. *EMBO J.* 2006;25(3):605-614. DOI 10.1038/sj.emboj.7600950

Baack E.J., Sapir Y., Chapman M.A., Burke J.M., Rieseberg L.H. Selection on domestication traits and quantitative trait loci in crop-wild sunflower hybrids. *Mol. Ecol.* 2008;17(2):666-677. DOI 10.1111/j.1365-294X.2007.03596.x

Badouin H., Gouzy J., Grassa C.J., Murat F., Staton S.E., Cottret L., Lelandais-Brière C., ... Mangin B., Burke J.M., Salse J., Muñoz S., Vincourt P., Rieseberg L.H., Langlade N.B. The sunflower genome provides insights into oil metabolism, flowering and Asterid evolution. *Nature*. 2017;546(7656):148-152. DOI 10.1038/nature22380

Barker M.S., Kane N.C., Matvienko M., Kozik A., Michelmore R.W., Knapp S.J., Rieseberg L.H. Multiple paleopolyploidizations during the evolution of the Compositae reveal parallel patterns of duplicate gene retention after millions of years. *Mol. Biol. Evol.* 2008;25(11):2445-2455. DOI 10.1093/molbev/msn187

Baute G.J., Kane N.C., Grassa C.J., Lai Z., Rieseberg L.H. Genome scans reveal candidate domestication and improvement genes in cultivated sunflower, as well as post-domestication introgression with wild relatives. *New Phytol.* 2015;206(2):830-838. DOI 10.1111/nph.13255

Blackman B.K. Interacting duplications, fluctuating selection, and convergence: The complex dynamics of flowering time evolution during sunflower domestication. *J. Exp. Botany*. 2013;64(2):421-431. DOI 10.1093/jxb/ers359

Blackman B.K., Strasburg J.L., Raduski A.R., Michaels S.D., Rieseberg L.H. The role of recently derived *FT* paralogs in sunflower domestication. *Curr. Biol.* 2010;20(7):629-635. DOI 10.1016/j.cub.2010.01.059

Blackman B.K., Rasmussen D.A., Strasburg J.L., Raduski A.R., Burke J.M., Knapp S.J., Michaels S.D., Rieseberg L.H. Contributions of flowering time genes to sunflower domestication and improvement. *Genetics*. 2011;187(1):271-287. DOI 10.1534/genetics.110.121327

Bonnafous F., Fievet G., Blanchet N., Boniface M.C., Carrère S., Gouzy J., Legrand L., Marage G., Bret-Mestries E., Munos S., Pouilly N., Vincourt P., Langlade N., Mangin B. Comparison of GWAS models to identify non-additive genetic control of flowering time in sunflower hybrids. *Theor. Appl. Genet.* 2018;131(2):319-332. DOI 10.1007/s00122-017-3003-4

Burke J.M., Tang S., Knapp S.J., Rieseberg L.H. Genetic analysis of sunflower domestication. *Genetics*. 2002;161(3):1257-1267. DOI 10.1093/genetics/161.3.1257

Cadic E., Coque M., Vear F., Grezes-Besset B., Pauquet J., Piquemal J., Lippi Y., Blanchard P., Romestant M., Pouilly N., Rengel D., Gouzy J., Langlade N., Mangin B., Vincourt P. Combined linkage and associa-

- tion mapping of flowering time in Sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2013;126(5):1337-56. DOI 10.1007/s00122-013-2056-2
- Chapman M.A., Pashley C.H., Wenzler J., Hvala J., Tang S., Knapp S.J., Burke J.M. A genomic scan for selection reveals candidates for genes involved in the evolution of cultivated sunflower (*Helianthus annuus*). *Plant Cell.* 2008;20(11):2931-2945. DOI 10.1105/tpc.108.059808
- Corbi J., Baack E.J., Dechaine J.M., Seiler G., Burke J.M. Genome-wide analysis of allele frequency change in sunflower crop-wild hybrid populations evolving under natural conditions. *Mol. Ecol.* 2018;27(1):233-247. DOI 10.1111/mec.14202
- Colasanti J., Tremblay R., Wong A.Y., Coneva V., Kozaki A., Mable B.K. The maize *INDETERMINATE1* flowering time regulator defines a highly conserved zinc finger protein family in higher plants. *BMC Genomics.* 2006;7:158. DOI 10.1186/1471-2164-7-158
- Collani S., Neumann M., Yant L., Schmid M. *FT* modulates genome-wide DNA-binding of the bZIP transcription factor FD. *Plant Physiol.* 2019;180(1):367-380. DOI 10.1104/pp.18.01505
- Dechaine J.M., Burger J.C., Chapman M.A., Seiler G.J., Brunick R., Knapp S.J., Burke J.M. Fitness effects and genetic architecture of plant-herbivore interactions in sunflower crop-wild hybrids. *New Phytol.* 2009;184(4):828-841. DOI 10.1111/j.1469-8137.2009.02964.x
- Farrona S., Coupland G., Turck F. The impact of chromatin regulation on the floral transition. *Semin. Cell Dev. Biol.* 2008;19(6):560-573. DOI 10.1016/j.semcdb.2008.07.015
- Filiault D.L., Wessinger C.A., Dinneny J.R., Maloof J.N. Amino acid polymorphisms in *Arabidopsis* phytochrome B cause differential responses to light. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2008;105(8):3157-3162. DOI 10.1073/pnas.0712174105
- Goyne P.J., Schneiter A.A. Temperature and photoperiod interactions with the phenological development of sunflower. *Agron. J.* 1988;80(5):777-784. DOI 10.2134/agronj1988.00021962008000050017x
- Goyne P.J., Schneiter A.A., Cleary K.C., Creelman R.A., Stegmeier W.D., Wooding F.J. Sunflower genotype response to photoperiod and temperature in field environments. *Agron. J.* 1989;81(5):826-831. DOI 10.2134/agronj1989.00021962008100050025x
- Griffiths S., Dunford R.P., Coupland G., Laurie D.A. The evolution of *CONSTANS*-like gene families in barley, rice, and *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 2003;131(4):1855-1867. DOI 10.1104/pp.102.016188
- Hanzawa Y., Money T., Bradley D. A single amino acid converts a repressor to an activator of flowering. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2005;102(21):7748-7753. DOI 10.1073/pnas.0500932102
- Hariig L., Beinecke F.A., Oltmanns J., Muth J., Müller O., Rüping B., Twyman R.M., Fischer R., Prüfer D., Noll G.A. Proteins from the *FLOWERING LOCUS T*-like subclade of the PEBP family act antagonistically to regulate floral initiation in tobacco. *Plant J.* 2012;72(6):908-921. DOI 10.1111/j.1365-3113.2012.05125.x
- Heiser C.B. The sunflower among the North American Indians. *Proc. Am. Philos. Soc.* 1951;95(4):432-448
- Heiser C.B. Variation and subspeciation in the common sunflower, *Helianthus annuus*. *Am. Midl. Nat.* 1954;51(1):287-305. DOI 10.2307/2422222
- Imaizumi T., Schultz T.F., Harmon F.G., Ho L.A., Kay S.A. FKF1 F-box protein mediates cyclic degradation of a repressor of *CONSTANS* in *Arabidopsis*. *Science.* 2005;309(5732):293-297. DOI 10.1126/science.1110586
- Kardailsky I., Shukla V.K., Ahn J.H., Dagenais N., Christensen S.K., Nguyen J.T., Chory J., Harrison M.J., Weigel D. Activation tagging of the floral inducer *FT*. *Science.* 1999;286(5446):1962-1965. DOI 10.1126/science.286.5446.1962
- Kikuchi R., Kawahigashi H., Oshima M., Ando T., Handa H. The differential expression of *HvCO9*, a member of the *CONSTANS*-like gene family, contributes to the control of flowering under short-day conditions in barley. *J. Exp. Bot.* 2012;63(2):773-784. DOI 10.1093/jxb/err299
- Lai Z., Livingstone K., Zou Y., Church S.A., Knapp S.J., Andrews J., Riesberg L.H. Identification and mapping of SNPs from ESTs in sunflower. *Theor. Appl. Genet.* 2005;111(8):1532-1544. DOI 10.1007/s00122-005-0082-4
- Levy Y.Y., Mesnage S., Mylne J.S., Gendall A.R., Dean C. Multiple roles of *Arabidopsis VRN1* in vernalization and flowering time control. *Science.* 2002;297(5579):243-246. DOI 10.1126/science.1072147
- Li D., Liu C., Shen L., Wu Y., Chen H., Robertson M., Helliwell C.A., Ito T., Meyerowitz E., Yu H. A repressor complex governs the integration of flowering signals in *Arabidopsis*. *Dev. Cell.* 2008;15(1):110-120. DOI 10.1016/j.devcel.2008.05.002
- Mandel J.R., Nambeesan S., Bowers J.E., Marek L.F., Ebert D., Riesberg L.H., Knapp S.J., Burke J.M. Association mapping and the genomic consequences of selection in sunflower. *PLoS Genet.* 2013;9(3):e1003378. DOI 10.1371/journal.pgen.1003378
- Mandel J.R., McAssey E.V., Nambeesan S., Garcia-Navarro E., Burke J.M. Molecular evolution of candidate genes for crop-related traits in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *PLoS One.* 2014;9(6):e99620. DOI 10.1371/journal.pone.0099620
- Matsubara K., Yamanouchi U., Wang Z.X., Minobe Y., Izawa T., Yano M. *Ehd2*, a rice ortholog of the maize *INDETERMINATE1* gene, promotes flowering by up-regulating *Ehd1*. *Plant Physiol.* 2008;148(3):1425-1435. DOI 10.1104/pp.108.125542
- Michaels S.D. Flowering time regulation produces much fruit. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2008;12(1):75-80. DOI 10.1016/j.pbi.2008.09.005
- Michaels S.D., Amasino R.M. *FLOWERING LOCUS C* encodes a novel MADS domain protein that acts as a repressor of flowering. *Plant Cell.* 1999;11(5):949-956. DOI 10.1105/tpc.11.5.949
- Neff M.M. Light-mediated seed germination: connecting phytochrome B to gibberellic acid. *Dev. Cell.* 2012;22(4):687-688. DOI 10.1016/j.devcel.2012.04.003
- Niu T., Wang X., Abbas M., Shen J., Liu R., Wang Z., Liu A. Expansion of *CONSTANS*-like genes in sunflower confers putative neofunctionalization in the adaptation to abiotic stresses. *Ind. Crops Prod.* 2022;176:114400. DOI 10.1016/j.indcrop.2021.114400
- Pin P.A., Benlloch R., Bonnet D., Wremeth-Weich E., Kraft T., Gielen J.J.L., Nilsson O. An antagonistic pair of *FT* homologs mediates the control of flowering time in sugar beet. *Science.* 2010;330(6009):1397-1400. DOI 10.1126/science.1197004
- Putterill J., Varkonyi-Gasic E. *FT* and florigen long-distance flowering control in plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2016;33:77-82. DOI 10.1016/j.pbi.2016.06.008
- Putterill J., Robson F., Lee K., Simon R., Coupland G. The *CONSTANS* gene of *Arabidopsis* promotes flowering and encodes a protein showing similarities to zinc finger transcription factors. *Cell.* 1995;80(6):847-857. DOI 10.1016/0092-8674(95)90288-0
- Raman H., Raman R., Eckermann P., Coombes N., Manoli S., Zou X., Edwards D., Meng J., Prangnell R., Stiller J., Batley J., Luckett D., Wratten N., Dennis E. Genetic and physical mapping of flowering time loci in canola (*Brassica napus* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2012;126(1):119132. DOI 10.1007/s00122-012-1966-8
- Redei G.P. Supervital mutants of *Arabidopsis*. *Genetics.* 1962;47(4):443-460. DOI 10.1093/genetics/47.4.443
- Sarnowski T.J., Swiez S., Pawlikowska K., Kaczanowski S., Jerzmanowski A. AtSWI3B, an *Arabidopsis* homolog of SWI3, a core subunit of yeast Swi/Snf chromatin remodeling complex, interacts with FCA, a regulator of flowering time. *Nucl. Acids. Res.* 2002;30(15):3412-3421. DOI 10.1093/nar/gkf458
- Sawa M., Nusinow D.A., Kay S.A., Imaizumi T. FKF1 and GIGANTEA complex formation is required for daylength measurement in *Arabidopsis*. *Science.* 2007;318(5848):261-265. DOI 10.1126/science.1146994
- Schwechheimer C., Willige B.C. Shedding light on gibberellic acid signalling. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2009;12(1):57-62. DOI 10.1016/j.pbi.2008.09.004
- Tan J., Jin M., Wang J., Wu F., Sheng P., Cheng Z., Wang J., Zheng X., Chen L., Wang M., Zhu S., Guo X., Zhang X., Liu X., Wang C., Wang H., Wu C., Wan J. *OsCOL10*, a *CONSTANS*-like gene, functions as a flowering time repressor downstream of *Ghd7* in rice. *Plant Cell Physiol.* 2016;57(4):798-812. DOI 10.1093/pcp/pcw025
- Valverde F. *CONSTANS* and the evolutionary origin of photoperiodic timing of flowering. *J. Exp. Bot.* 2011;62(8):453-463. DOI 10.1093/jxb/erq449
- Wickland D.P., Hanzawa Y. The *FLOWERING LOCUS T/TERMINAL FLOWER 1* gene family: Functional evolution and molecular mechanisms. *Mol. Plant.* 2015;8(7):983-997. DOI 10.1016/j.molp.2015.01.007

- Wigge P.A., Kim M.C., Jaeger K.E., Busch W., Schmid M., Lohmann J.U., Weigel D. Integration of spatial and temporal information during floral induction in *Arabidopsis*. *Science*. 2005;309(5737):1056-1059. DOI 10.1126/science.1114358
- Wills D.M., Burke J.M. Quantitative trait locus analysis of the early domestication of sunflower. *Genetics*. 2007;176(4):2589-2599. DOI 10.1534/genetics.107.075333
- Wilson R.N., Somerville C.R. Phenotypic suppression of the gibberellin-insensitive mutant (gai) of *Arabidopsis*. *Plant Physiol*. 1995;108(2):495-502. DOI 10.1104/pp.108.2.495
- Wu F., Price B.W., Haider W., Seufferheld G., Nelson R., Hanzawa Y. Functional and evolutionary characterization of the *CONSTANS* gene family in short-day photoperiodic flowering in soybean. *PLoS One*. 2014;9(1):e85754. DOI 10.1371/journal.pone.0085754
- Yang T., He Y., Niu S., Yan S., Zhang Y. Identification and characterization of the *CONSTANS* (*CO*)/*CONSTANS*-like (*COL*) genes related to photoperiodic signaling and flowering in tomato. *Plant Sci*. 2020;301:110653. DOI 10.1016/j.plantsci.2020.110653
- Yu H., Ito T., Wellmer F., Meyerowitz E.M. Repression of *AGAMOUS-LIKE 24* is a crucial step in promoting flower development. *Nat. Genet*. 2004;36(2):157-161. DOI 10.1038/ng1286
- Zhu Y., Klasfeld S., Jeong C.W., Jin R., Goto K., Yamaguchi N., Wagner D. TERMINAL FLOWER 1-FD complex target genes and competition with FLOWERING LOCUS T. *Nat. Commun*. 2020;11(1):5118. DOI 10.1038/s41467-020-18782-1

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 02.08.2023. После доработки 09.11.2023. Принята к публикации 10.11.2023.