

ВЛИЯНИЕ ЯРОВИЗАЦИИ НА ЭКСПРЕССИЮ ГЕНОВ ЦВЕТЕНИЯ У НУТА

© 2025 г. М.П. Банкин*, М.А. Дук*, **, Я.В. Пухальский***, С.И. Лоскутов***,
Е.А. Семенова****, М.В. Гуркина*****, М.А. Вишнякова*****^{*}, С.Ю. Суркова*, #

*Санкт-Петербургский политехнический университет Петра Великого,
Политехническая ул., 29, Санкт-Петербург, 195251, Россия

**Физико-технический институт им. А.Ф. Иоффе,
Политехническая ул., 26, Санкт-Петербург, 194021, Россия

***Ленинградский государственный университет им. А.С. Пушкина,
Петербургское шоссе, 10, Пушкин, Санкт-Петербург, 196605, Россия

****Дальневосточный государственный аграрный университет,
Политехническая ул., 86, Благовещенск, Амурская область, 675005, Россия

*****Астраханская опытная станция Федерального исследовательского центра «Всероссийский институт
генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова»,
с. Яксатово, Приволжский р-н Астраханской области, 416462, Россия

*****Федеральный исследовательский центр «Всероссийский институт генетических ресурсов растений
им. Н.И. Вавилова», Большая Морская ул., 42–44, Санкт-Петербург, 190000, Россия

#E-mail: surkova_syu@spbstu.ru

Поступила в редакцию 20.10.2024 г.

После доработки 20.10.2024 г.

Принята к публикации 06.12.2024 г.

Яровизация, или длительное воздействие холода, существенно ускоряет зацветание и увеличивает урожай многих культур. Механизмы влияния яровизации на переход к цветению хорошо изучены у модельного организма *Arabidopsis thaliana*, однако до сих пор не раскрыты у бобовых. Мы рассмотрели действие яровизации на экспрессию генов цветения у одной из важнейших зернобобовых культур – нута. Ответ на яровизацию свойственен для диких видов нута, а у культурных сортов это свойство во многом утрачено. Сравнение экспрессии ортологов основных регуляторов цветения *Arabidopsis* у дикого и культурного нута показало, что относительные уровни концентраций продуктов генов *FTa1* и *FTa3* существенно повышались после яровизации независимо от вида. В то же время, ответ на яровизацию генов, активируемых *FT*, различался между культурным и диким нутом, предполагая отличия механизмов регуляции в генной сети.

Ключевые слова: нут, *Cicer arietinum*, *Cicer reticulatum*, цветение, яровизация, экспрессия генов, *FT*, *SOC1*, *LFY*.

DOI: 10.31857/S0006302925020139, **EDN:** KYXVPR

Яровизация (или вернализация) – это свойство многих видов растений ускорять переход к цветению после воздействия низких температур. Дикие виды бобовых умеренного климата чувствительны к яровизации, однако культурные сорта в ходе селекции во многом утратили это свойство [1, 2]. Окультуривание привело к утрате генетического разнообразия, являющегося необходимым инструментом селекции, и сужению климатических зон возделывания культур. В настоящее время активно внедряется расширение генетического разнообразия современных сортов бобовых за счет введения генов и аллелей от диких видов, отвечающих, в частности, за реакцию на яровизацию [3, 4]. Этот процесс требует де-

тального понимания соответствующих молекулярно-генетических механизмов. Однако о молекулярных механизмах ответа на яровизацию у бобовых известно очень мало.

Ответ на яровизацию напрямую связан с важнейшим агрономическим признаком – временем цветения. Этот признак определяет урожайность и используется в селекционном процессе. Гены цветения и их взаимодействия при яровизации хорошо изучены у модельного организма *Arabidopsis thaliana* [5]. Ген *FLOWERING LOCUS C* (*FLC*), кодирующий фактор транскрипции, подавляет зацветание посредством репрессии основного активатора цветения – гена *FLOWERING LOCUS T* (*FT*) [6]. Помимо гена *FT*, мишенью *FLC* является ген *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS1* (*SOC1*) [7]. *FLC* взаимодействует с первым инtronом гена *FT* и промоторной

Сокращение: RT-qPCR – полимеразная цепная реакция в реальном времени.

областью гена *SOC1* [8]. В ответ на яровизацию уровень экспрессии *FLC* снижается, что активирует экспрессию *FT* и *SOC1* и запускает переход растения к цветению за счет активации генов идентичности меристем *APETALA1* (*API*) и *LEAFY* (*LFY*) [5, 8, 9].

Бобовые имеют целый ряд отличий от *A. thaliana*. Во-первых, бобовые имеют несколько ортологов генов *FT* и *SOC1* *Arabidopsis*, которые часто различаются по характеру экспрессии и роли в активации цветения [10]. Во-вторых, в геномах чувствительных к яровизации бобовых отсутствует ген *FLC* [11] и до сих пор не выявлен ген (или гены), выполняющие его функцию.

Однако, несмотря на неопределенность, касающуюся основного регулятора ответа на яровизацию, опубликовано много доказательств того, что гены *FT* бобовых выполняют роль основных мишней действия яровизации [12–17].

В этой работе мы решили изучить действие яровизации на экспрессию основных интеграторов цветения у нута. Нут – это ценная зернобобовая культура, отличающаяся высоким содержанием белка, имеющего сбалансированный аминокислотный состав.

Дикий нут *Cicer reticulatum*, являющийся прямым предком культурного нута, чувствителен к действию яровизации. Селекционные сорта культурного нута *Cicer arietinum* слабо реагируют на яровизацию. Однако было показано, что ответ на яровизацию свойственен для более позднецветущих образцов [1, 2]). В нашей работе мы использовали раннецветущий культурный сорт ICCV 96029, считающийся нечувствительным к фотопериоду и яровизации [18]. Это делает его интересным объектом исследований. В нашей недавней работе по анализу транскриптомов нута мы показали, что у этого сорта при яровизации существенно повышается экспрессия гена *FTa3* [19]. Однако закономерностей по изменению характера экспрессии других генов после холодового воздействия не было выявлено.

Характер экспрессии генов цветения у дикого нута после яровизации ранее не рассматривался. В данной работе мы изучили ответ на яровизацию на уровне генной экспрессии у образца дикого нута *Cicer reticulatum* TR83052, страной происхождения которого является Турция.

В геноме нута пять генов *FT* (*FTa1*, *FTa2*, *FTa3*, *FTb* и *FTc*) и два гена *SOC1* (*SOC1_1* и *SOC1_2*) [10, 11, 20]. По аналогии с результатами, опубликованными ранее для *Medicago truncatula*, мы предположили, что эти гены вовлечены в ответ на яровизацию у нута [14]. Мы сравнили количественную экспрессию двух генов *FT* (*FTa1* и *FTa3*), двух генов *SOC1* (*SOC1_1* и *SOC1_2*) и их предполагаемой мишени *LFY* у дикого и культурного нута до и после яровизации.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Образцы нута. Для эксперимента использовали два образца нута из коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР): быстроцветающий образец культурного нута *Cicer arietinum* ICCV 96029 и образец дикого нута *Cicer reticulatum* TR83052.

Яровизация семян. Для яровизации семена культурного и дикого нута помещали в чашки Петри между слоями фильтровальной бумаги, смоченной стерилизованной дистиллированной водой, и инкубировали 35 суток при температуре 4°C в темноте. Семена без яровизации аналогично инкубировали 5 суток при комнатной температуре для проращивания и синхронизации возраста проростков после яровизации и без нее.

Условия выращивания. Выращивание нута проводили в теплице ЛГУ имени А.С. Пушкина (Пушкин, Санкт-Петербург). Пророщенные семена сажали в горшки объемом 7.5 л по 2–3 растения в горшок. Торфяной питательный субстрат содержал смесь высококачественных верховых сфагновых торфов различной степени разложения. Влагоемкость торфяного субстрата составляла 75–80%, а значения pH находились в интервале от 6 до 7. Полив в среднем осуществляли один раз в 5 суток. Температура в теплице составляла в среднем 30°C в дневное время и 24°C в ночные времена. Выращивание проводили в условиях длинного светового дня. В тепличных условиях в солнечный день приход света в среднем составлял 34 000 лк. Условия полива и освещения были одинаковыми для растений после яровизации и без нее.

Сбор растительного материала. Для анализа экспрессии генов для каждого образца, каждого условия (с яровизацией и без нее) и каждой временной точки материал собирали от трех растений. Были собраны полностью раскрывшиеся верхние листья [18]. Сбор проводили утром примерно в одно и то же время (в 10–11 часов утра), чтобы в дальнейшем свести к минимуму вариабельность генной экспрессии, связанную с регуляцией сигнальными путями фотопериода и циркадных ритмов. Собранный материал помещали в низкотемпературный морозильник при температуре –80°C для выделения РНК и последующего анализа.

Выделение РНК и подготовка кДНК. Замороженный растительный материал гомогенизировали. Тотальную РНК выделяли набором SKYPrep RNA Pure Plant Plus Kit (SkyGen, Россия) для тканей растений, богатых полисахаридами и полифенолами.

Концентрацию РНК измеряли с помощью набора Qubit RNA BR Assay Kit для количественного определения РНК и флуорометра Qubit 4.0 (Thermo Fisher Scientific, США).

Таблица 1. Праймеры для проведения RT-qPCR

№	Ген	Последовательность	Температура плавления, °C	Размер ампликона
1	<i>FTA1</i>	F: TAATGAGGTTGTAGGTTA	48	155
		R: CTAAGTTGTAGAGTTCAG	50	
2	<i>FTa3</i>	F: ATCAACCAAGAGTTAGTG	50	121
		R: ACCAACCAATGAAGATAC	50	
3	<i>SOC1-1 (Ca3)</i>	F: AGTTGCTCTTATCATCTT	48	182
		R: GTTCAATCTTCTTCATCAA	50	
4	<i>SOC1-2 (Ca7)</i>	F: GACTAATAACTTCAACAC	52	199
		R: AATACTGCTTATACTTCTC	50	
5	<i>LFY</i>	F: CACTAGCACTAGAACTTC	52	81
		R: TTGGTCCTAATAACTAAGAG	54	

Примечание. F – прямой праймер, R – обратный праймер.

Чистоту РНК определяли на спектрофотометре по отношению поглощения на длинах волн 260 и 280 нм ($A_{260/280}$), а также, 260 и 230 нм ($A_{260/230}$). Целостность РНК оценивали при помощи электрофореза в 1%-м агарозном геле с красителем GelRed (Biotium, США).

Для синтеза первой цепи кДНК на матрице РНК использовали набор MMLV RT kit («Евроген», Москва).

Количественная полимеразная цепная реакция в реальном времени (RT-qPCR). Праймеры подбирали с помощью коммерческой программы Beacon Designer, версия 7.9.

Последовательности и свойства праймеров приведены в табл. 1. Синтез праймеров заказывали в компании «Евроген» (Москва).

Реакционную смесь подготавливали с использованием набора qPCRmix-HS SYBR+LowROX, содержащего интеркалирующий краситель SYBR Green I («Евроген», Москва). В качестве референсного гена использовали *Elongation factor 1-alpha* (*EF-1α*).

pha (*EF-1α*). ПЦР в реальном времени проводили на амплификаторе QuantStudio 5 (Thermo Fisher Scientific, США).

Для каждой из трех биологических повторностей при постановке RT-qPCR делали три технические повторности. Обработку данных RT-qPCR проводили методом $2^{-(\Delta\Delta CT)}$ [21].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Мы выбрали образцы с сильно различающимися временем цветения и чувствительностью к яровизации и рассмотрели уровни экспрессии генов на временном отрезке, захватывающем появление полностью раскрывшихся цветков у дикого и культурного нута.

Образец культурного нута ICCV 96029 зацветал в одно и то же время без яровизации и после нее. Дикий нут, представленный образцом TR83052, переходил к цветению позже культурного. Во временной точке T1, когда культурный нут зацвел

Таблица 2. Динамика зацветания образцов культурного и дикого нута

Образец	Яровизация	T1 (20-е сутки)	T2 (28-е сутки)	T3 (37-е сутки)
ICCV 96029 (<i>C. arietinum</i>)	–	Цветки		
	+	Цветки		
TR83052 (<i>C. reticulatum</i>)	–		Бутоны	Цветки
	+	Бутоны	Цветки	Цветки

Примечание. Т1–Т3 – временные точки, соответствующие обозначенному количеству дней после посадки семян в почву.

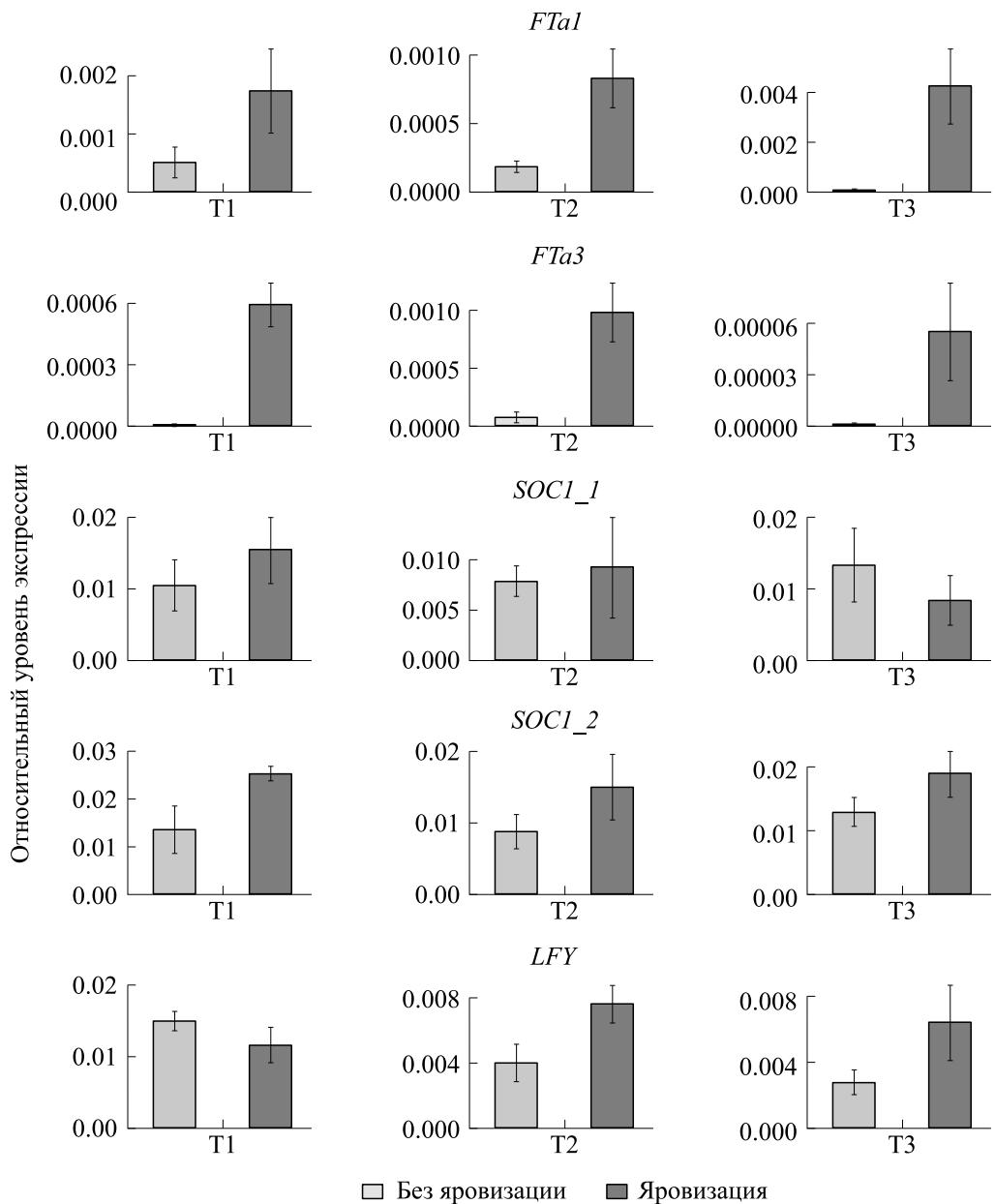


Рис. 1. Экспрессия пяти генов-интеграторов сигнальных путей цветения у образца TR83052 дикого нута *Cicer reticulatum* без яровизации и после яровизации. Данные получены с помощью RT-qPCR и нормированы на экспрессию референсного гена *EF-1 α* . Показаны средние значения относительных уровней экспрессии и стандартные отклонения. Т1, Т2, Т3 – временные точки (см. табл. 2).

при обоих условиях, у дикого образца после яровизации только появились бутоны (табл. 2). Тем не менее, во временной точке Т1 и дикий, и культурный нут показали очень сильное повышение уровней экспрессии гена *FTa3* после яровизации (рис. 1 и 2). Экспрессия *FTa1* также была значительно выше у растений после яровизации, чем у контрольных растений, как у дикого, так и у культурного образца. У дикого нута различия уровней экспрессии *FTa1* между контрольными образцами и образцами после яровизации увеличивались со временем (рис. 1).

Интересно, что экспрессия двух генов *SOC1* продемонстрировала различный ответ на яровизацию. У дикого образца экспрессия гена *SOC1_2* была чувствительна к яровизации и стабильно повышалась после холодового воздействия независимо от временной точки. Однако экспрессия гена *SOC1_1* возрастила под действием яровизации только в момент времени Т1, в начале зацветания. В точке Т2 экспрессии *SOC1_1* после яровизации была лишь незначительно повышена, а в точке Т3 даже снижена относительно контрольных растений (рис. 1, табл. 2). Примечательно,

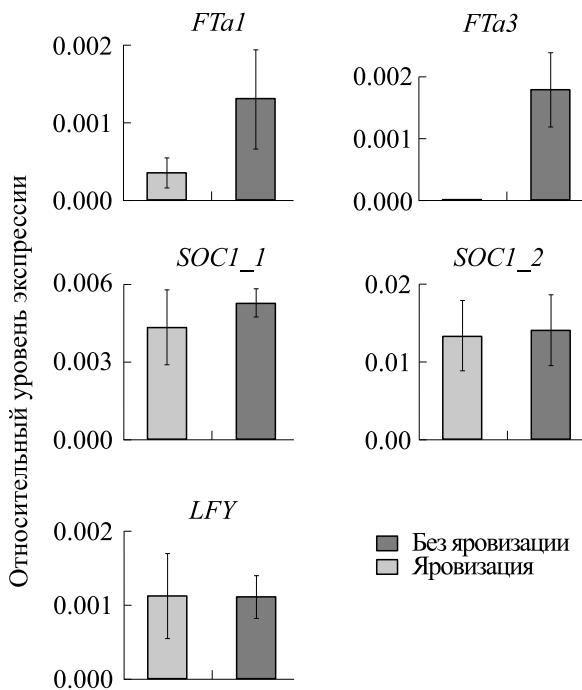


Рис. 2. Экспрессия пяти генов–интеграторов сигнальных путей цветения у раннецветущего образца ICCV 96029 культурного нута *Cicer arietinum* без яровизации и после яровизации. Данные получены с помощью RT-qPCR и нормированы на экспрессию референсного гена *EF-1α*. Показаны средние значения относительных уровней экспрессии и стандартные отклонения. Время сбора материала соответствует временной точке T1 (см. табл. 2).

что у культурного образца, наоборот, от яровизации зависела экспрессия *SOC1_1*, а экспрессия *SOC1_2* почти не менялась по сравнению с контролем (рис. 2).

Ген идентичности меристем *LFY* у нута, предположительно, может являться мишенью действия генов *FT* и *SOC1*. Экспрессия *LFY* у дикого образца во всех временных точках возрастила после яровизации. Однако у культурного образца экспрессия *LFY* практически не реагировала на яровизацию.

На основе полученных результатов можно предположить, что экспрессия генов *FT* у нута повышается после яровизации независимо от того, чувствительно ли растение к яровизации, или нет. Возможно, у культурного нута присутствуют механизмы, подавляющие активирующее действие генов *FT* после яровизации так, что оно не передается генам идентичности меристем. Вследствие этого, ранний переход к цветению не наступает.

Очевидно, что у нута экспрессия гена *FTa3* проявляет особую чувствительность к яровизации. В работе [20] на основе анализа локусов количественных признаков (QTL) у нута было пока-

зано, что кластер генов *FTa1–FTa2–FTc* на хромосоме 3 отвечает за раннее цветение культурного нута *C. arietinum* в сравнении с диким нутом *C. reticulatum*. Возможно, что у нута чувствительность к фотопериоду и яровизации обеспечиваются разными генами *FT*, так же как у *Medicago truncatula* и гороха *Pisum sativum* [12, 22]. Таким образом, ген *FTa3* может быть основной мишенью пути яровизации у нута, но действовать независимо от кластера генов *FTa1–FTa2–FTc*. Предыдущие исследования также выявили, что гены *FT* бобовых могут формировать сети взаимодействий [22, 23], но механизмы передачи сигнала в этих сетях еще не изучены.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Получены экспериментальные данные и впервые проведено сравнение характера экспрессии генов цветения до и после яровизации у дикого и культурного нута. Ранее для нута опубликовано лишь несколько работ, посвященных изменению активности генов цветения при яровизации. Таким образом, представленные результаты могут быть применены как для планирования дальнейших экспериментов, так и предсказания механизмов, определяющих динамику экспрессии генов, с помощью математических моделей.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 23-26-00203).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая работа не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Sharma S. and Upadhyaya H. D. Vernalization and photoperiod response in annual wild cicer species and cultivated chickpea. *Crop Sci.*, **55** (5), 2393–2400 (2015). DOI: 10.2135/cropsci2014.09.0598
- Pinhasi van-Oss R., Sherman A., Zhang H. B., Vandemark G., Coyne C., and Abbo S. Vernalization response of domesticated × wild chickpea progeny is subject to strong genotype by environment interaction. *Plant Breed.*, **135** (1), 102–110 (2016). DOI: 10.1111/pbr.12325

3. Gaur P. M., Jukanti A. K., and Varshney R. K. Impact of genomic technologies on chickpea breeding strategies. *Agronomy*, **2** (3), 199–221 (2012).
4. von Wettberg E., Chang P. L., Başdemir F., Carrasquilla-Garcia N., Korbu L. B., Moenga S. M., Bedada G., Greenlon A., Moriuchi K. S., Singh V., Cordeiro M. A., Noujdina N. V., Dinegde K. N., Shah Sani S., Getahun T., Vance L., Bergmann E., Lindsay D., Mamo B. E., Warschefsky E. J., Dacosta-Calheiros E., Marques E., Yilmaz M. A., Cakmak A., Rose J., Mignault A., Krieg Ch. P., Saylak S., Temel H., Friesen M. L., Siler E., Akhmetov Zh., Ozcelik H., Kholova J., Can C., Gaur P., Yildirim M., Sharma H., Vadez V., Tesfaye K., Woldemedhin A. F., Tar'an B., Aydogan A., Bukun B., Penmetsa R. V., Berger J., Kahraman A., Nuzhdin S. V., and Cook D. R. Ecology and genomics of an important crop wild relative as a prelude to agricultural innovation. *Nature Commun.*, **9** (1), 649 (2018). DOI: 10.1038/s41467-018-02867-z
5. Wigge P. A., Kim M. C., Jaeger K. E., Busch W., Schmid M., Lohmann J. U., and Weigel D. Integration of spatial and temporal information during floral induction in *Arabidopsis*. *Science*, **309** (5737), 1056–1059 (2005). DOI: 10.1126/science.1114358
6. Zeevaart J. A. Leaf-produced floral signals. *Curr. Opin. Plant Biol.*, **11**, 541–547 (2008).
7. Lee J. H., Hong S. M., Yoo S. J., Park O. K., Lee J. S., and Ahn J. H. Integration of floral inductive signals by *flowering locus T* and suppressor of overexpression of *Constans 1*. *Physiol. Plantarum*, **126** (4), 475–483 (2006). DOI: 10.1111/j.1399-3054.2006.00619.x
8. Searle I., He Y., Turck F., Vincent C., Fornara F., Kröber S., Amasino R. A., and Coupland G. The transcription factor FLC confers a flowering response to vernalization by repressing meristem competence and systemic signaling in *Arabidopsis*. *Genes Devel.*, **20** (7), 898–912 (2006). DOI: 10.1101/gad.373506
9. Mateos J. L., Madrigal P., Tsuda K., Rawat V., Richter R., Romera-Branchat M., Fornara F., Schneeberger K., Krajewski P., and Coupland G. Combinatorial activities of SHORT VEGETATIVE PHASE and FLOWERING LOCUS C define distinct modes of flowering regulation in *Arabidopsis*. *Genome Biol.*, **16** (1), 31 (2015). DOI: 10.1186/s13059-015-0597-1
10. Weller J. L. and Ortega R. Genetic control of flowering time in legumes. *Front. Plant Sci.*, **6**, 207 (2015). DOI: 10.3389/fpls.2015.00207
11. Hecht V., Foucher F., Ferrández C., Macknight R., Navarro C., Morin J., Vardy M. E., Ellis N., Beltrán J. P., Raméau C., and Weller J. L. Conservation of *Arabidopsis* flowering genes in model legumes. *Plant Physiol.*, **137** (4), 1420–1434 (2005). DOI: 10.1104/pp.104.057018
12. Laurie R. E., Diwadkar P., Jaudal M., Zhang L., Hecht V., Wen J., Tadege M., Mysore K. S., Putterill J., Weller J. L., and Macknight R. C. The *Medicago FLOWERING LOCUS T* homolog, *MtFTa1*, is a key regulator of flowering time. *Plant physiology*, **156** (4), 2207–2224 (2011). DOI: 10.1104/pp.111.180182
13. Nelson M. N., Książkiewicz M., Rychel S., Besharat N., Taylor C. M., Wyrwa K., Jost R., Erskine W., Cowling W. A., Berger J. D., Batley J., Weller J. L., Naganowska B., and Wolko B. The loss of vernalization requirement in narrow-leaved lupin is associated with a deletion in the promoter and de-repressed expression of a *Flowering Locus T (FT)* homologue. *New Phytol.*, **213** (1), 220–232 (2017). DOI: 10.1111/nph.14094
14. Fudge J. B., Lee R. H., Laurie R. E., Mysore K. S., Wen J., Weller J. L., and Macknight R. C. *Medicago truncatula SOC1* Genes Are Up-regulated by Environmental Cues That Promote Flowering. *Front. Plant Sci.*, **9**, 496 (2018). DOI: 10.3389/fpls.2018.00496
15. Taylor C. M., Kamphuis L. G., Zhang W., Garg G., Berger J. D., Mousavi-Derazmahalleh M., Bayer P. E., Edwards D., Singh K. B., Cowling W. A., and Nelson M. N. INDEL variation in the regulatory region of the major flowering time gene *LanFTc1* is associated with vernalization response and flowering time in narrow-leaved lupin (*Lupinus angustifolius* L.). *Plant Cell Environ.*, **42** (1), 174–187 (2019). DOI: 10.1111/pce.13320
16. Rychel-Bielska S., Plewiński P., Kozak B., Galek R., and Ksiażkiewicz M. Photoperiod and Vernalization Control of Flowering-Related Genes: A Case Study of the Narrow-Leaved Lupin (*Lupinus angustifolius* L.). *Front. Plant Sci.*, **11**, 572135 (2020). DOI: 10.3389/fpls.2020.572135
17. Surkova S. Y. and Samsonova M. G. Mechanisms of vernalization-induced flowering in legumes. *Int. J. Mol. Sci.*, **23** (17), 9889 (2022). DOI: 10.3390/ijms23179889
18. Ridge S., Deokar A., Lee R., Daba K., Macknight R. C., Weller J. L., and Tar'an B. The chickpea *early flowering 1 (Ef1)* locus is an ortholog of *Arabidopsis ELF3*. *Plant Physiol.*, **175**, 802–815 (2017). DOI: 10.1104/pp.17.00082
19. Gretsova M., Surkova S., Kanapin A., Samsonova A., Logacheva M., Shcherbakov A., Logachev A., Bankin M., Nuzhdin S., and Samsonova M. Transcriptomic Analysis of Flowering Time Genes in Cultivated Chickpea and Wild *Cicer*. *Int. J. Mol. Sci.*, **24** (3), 2692. DOI: 10.3390/ijms24032692
20. Ortega R., Hecht V. F. G., Freeman J. S., Rubio J., Carrasquilla-Garcia N., Mir R. R., Penmetsa R. V., Cook D. R., Millan T., and Weller J. L. Altered expression of an *FT* cluster underlies a major locus controlling domestication-related changes to chickpea phenology and growth habit. *Front. Plant Sci.*, **10**, 824 (2019). DOI: 10.3389/fpls.2019.00824.
21. Rao X., Huang X., Zhou Z., and Lin X. An improvement of the $2^{\Delta\Delta CT}$ method for quantitative real-time polymerase chain reaction data analysis. *Biostatistics, Bioinformatics and Biomathematics*, **3** (3), 71–85 (2013).
22. Hecht V., Laurie R. E., Vander Schoor J. K., Ridge S., Knowles C. L., Liew L. C., Sussmilch F. C., Murfet I. C., Macknight R. C., and Weller J. L. The pea *GIGAS* gene is a *FLOWERING LOCUS T* homolog necessary for graft-transmissible specification of flowering but not for responsiveness to photoperiod. *Plant Cell*, **23** (1), 147–161 (2011). DOI: 10.1105/tpc.110.081042
23. Sussmilch F. C., Berbel A., Hecht V., Vander Schoor J. K., Ferrández C., Madueño F., and Weller J. L. Pea *VEGETATIVE2* is an *FD* homolog that is essential for flowering and compound inflorescence development. *Plant Cell*, **27** (4), 1046–1060 (2015). DOI: 10.1105/tpc.115.136150

Effect of Vernalization on the Expression of Flowering Time Genes in Chickpea

M.P. Bankin*, M.A. Duk*, **, J.V. Puhalsky*, S.I. Loskutov***, E.A. Semenova****,
M.V. Gurkina*****, M.A. Vishnyakova*****^{*}, and S.Yu. Surkova***

*Peter the Great St. Petersburg Polytechnic University, Polytekhnicheskaya ul. 29, St. Petersburg, 195251 Russia

**Ioffe Institute, Polytekhnicheskaya ul., 26, Saint Petersburg, 194021 Russia

***Pushkin Leningrad State University, Petersburgskoye shosse 10, Pushkin, St. Petersburg, 196605 Russia

****Far Eastern State Agrarian University, Politehnicheskaya ul., 86, Blagoveshchensk, Amur Region, 675005 Russia

*****Astrakhan Experimental Station of Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Yaksatovo, Privoljsky District, Astrakhan Region, 416462, Russia

*****Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources” (VIR),
Bolshaya Morskaya ul., 42–44, St. Petersburg, 190000 Russia

Vernalization, or prolonged exposure to cold, significantly accelerates flowering and increases yields in many crops. The mechanisms of the effect of vernalization on the transition to flowering are well studied in the model organism *Arabidopsis thaliana*, but have not yet been uncovered in legumes. We examined the effect of vernalization on flowering gene expression in one of the most important legumes, chickpea. The response to vernalization is characteristic of wild chickpea species, while this property is largely lost in the cultivated varieties. We compared expression of orthologs of the main *Arabidopsis* flowering regulators in wild and cultivated chickpea with and without vernalization. The expression levels of *FTa1* and *FTa3* gene products increased significantly after vernalization, regardless of species. At the same time, the response to vernalization of *FT*-activated genes differed between cultivated and wild chickpea, suggesting different regulatory mechanisms in the gene network.

Keywords: chickpea, *Cicer arietinum*, *Cicer reticulatum*, flowering, vernalization, gene expression, *FT*, *SOC1*, *LFY*