

УДК 575.174: 581.145.1

ПОЛИМОРФИЗМ ПО ВРЕМЕНИ НАЧАЛА ЦВЕТЕНИЯ У *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH. НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ ЕГО АРЕАЛА

О. М. Федоренко, М. В. Грицких, Т. С. Николаевская

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Изучены сроки зацветания растений шести природных популяций (двух островных и четырех континентальных) *Arabidopsis thaliana* (L.), расположенных на северной периферии ареала вида (Карелия), и дана сравнительная оценка приспособленности этих популяций. Установлено, что карельские популяции представлены в основном поздноцветущими формами растений. Тем не менее выявленное разнообразие по срокам зацветания и неодинаковая реакция на яровизацию *A. thaliana* свидетельствуют о полиморфизме генов, контролирующего проявление данного признака, что может быть своеобразной адаптивной стратегией вида в нестабильных условиях на северной периферии его ареала. Показано, что приспособленность карельских популяций *A. thaliana* к условиям окружающей среды обеспечивается высокой всхожестью семян и значительным уровнем варьирования их плодovitости, при этом островные популяции лучше адаптированы по сравнению с континентальными. По-видимому, для высокосамофертильного вида *A. thaliana* усиление инбридинга как следствие изоляции островных популяций не является существенным фактором снижения их приспособленности.

Ключевые слова: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., природные популяции, время начала цветения, яровизация, приспособленность.

O. M. Fedorenko, M. V. Gritskikh, T. S. Nikolaevskaya. POLYMORPHISM BASED ON THE ONSET OF FLOWERING IN *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH. AT THE NORTHERN LIMIT OF THE DISTRIBUTION RANGE

Timing of flowering in six natural populations (two insular and four continental) of *Arabidopsis thaliana* (L.), occupying northern limits of the species range (Karelia), was studied. Average fitness of these populations was estimated as well. It was revealed that Karelian populations are mainly represented by late-flowering forms. However, diversity in the timing of flowering and different reaction to vernalization indicates that there is polymorphism of genes which control this trait in Karelian populations. Perhaps it is the original adaptive strategy of *A. thaliana* in the unstable environment at the northern limits of the species range. It was demonstrated that adaptation of Karelian populations is facilitated by the high viability potential and high level of fertility variation. In addition to that, insular populations turned out to be better adapted than continental ones. Evidently, intensification of inbreeding, as a result of insular populations isolation, does not lead to any significant fitness decrease in the highly selfing species *A. thaliana*.

Key words: *Arabidopsis thaliana* (L.), natural populations, flowering time, vernalization, fitness.

Введение

Проблема адаптации живых организмов к условиям окружающей среды является одной из актуальных в современной биологии. Эволюция идет путем отбора адаптивных фенотипов и основывается на генетических различиях в приспособленности между индивидуумами популяций. Для понимания эволюционного процесса важно знать, какова природа генетической изменчивости, контролирующей эти различия [Левонтин, 1978; Алтухов, 2003].

В пределах зоны распространения вида климатические условия варьируют. Многие абиотические факторы среды, такие как световые и температурные условия, изменяются постепенно вдоль географической широты и долготы. В связи с этим адаптивные признаки нередко проявляют клинальную изменчивость вдоль средовых градиентов, особенно у широко распространенных видов [Endler, 1977]. Так, высоко вариабельный признак «время начала цветения» является одной из важнейших физиологических характеристик растений и четко связан с приспособленностью. В популяциях *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. – одного из наиболее изученных объектов генетики растений и молекулярной биологии – отмечена высокая вариабельность по времени зацветания [Pigliucci, 1998]. В последнее время среди исследователей сложилось представление, что этот признак является определяющим в адаптации арабидопсиса к условиям окружающей среды [Koorneef et al., 1991; Coupland, 1995; Kuittinen, 1997; Koorneef et al., 1998], к тому же он проявляет широтную клинальную изменчивость [Stinchcombe et al., 2004]. Вместе с прорастанием семян эта характеристика синхронизирует рост и репродукцию растений с наиболее благоприятным периодом вегетации [Symonides, 1987] и таким образом обеспечивает сохранение вида в череде поколений. Наличие клинальной изменчивости часто служит прямым доказательством действия естественного отбора [Левонтин, 1978] и участия в адаптации генов, контролирующих эту изменчивость.

Как показали генетические исследования, признак «время начала цветения» характеризуется полигенным наследованием [Cetl, 1990; Coupland, 1995], однако два гена являются определяющими в естественной изменчивости растений по темпам зацветания – *FRIGIDA* (*FRI*) и *FLOWERING LOCUS C* (*FLC*) [Napp-Zinn, 1987; Lee et al., 1993]. Причем примерно 70 % изменчивости по этому признаку является результатом аллельной изменчивости локуса *FRI*, а сам

локус находится под жестким селективным давлением [Clarke, Dean, 1994; Simpson, Dean, 2002; Gazzani et al., 2003; Shindo et al., 2005]. В природе растения *A. thaliana* представлены озимыми и яровыми формами, различия между которыми определяются аллелями генов *FRI* и *FLC*. Для озимых растений характерны доминантные аллели *FRI* и *FLC*, в то время как у яровых форм присутствуют нефункциональный аллель *fri* или слабый *flc* аллель. Локус *FRI* предотвращает раннее цветение арабидопсиса без яровизации, поддерживая высокую экспрессию гена *FLC*, который, в свою очередь, кодирует белок MADS-домен, репрессирующий цветение [Sheldon et al., 1999]. Показано, что в природных образцах арабидопсиса, собранных со всего мира, распространены 20 различных нефункциональных *FRI*-гаплотипов [Shindo et al., 2005]. При этом предполагается, что мутации потери функции локуса *FRI*, приводящие к раннему цветению без яровизации, могут иметь значительное селективное преимущество.

Для *A. thaliana* территория Карелии является северной периферией ареала вида. Известно, что самые поздние по срокам зацветания экотипы арабидопсиса часто произрастают в северных широтах [Kranz, Kirchheim, 1987]. Повидимому, это связано с особенностями световых и температурных условий Севера. Гены, контролирующие время зацветания, находятся в общих путях с генами фитохромов, способными оценивать световую ситуацию в красной области света и детерминировать многие процессы фотоморфогенеза, в том числе и время начала цветения растений [Медведев, 2004]. Гены, отвечающие за функционирование фитохромов и темпы зацветания, оказывают влияние и на приспособленность растений к конкретным условиям окружающей среды. Жизнеспособность и плодовитость растений являются основными компонентами, из которых складывается общая приспособленность популяции [Алтухов, 2003; Хедрик, 2003].

Изолированные популяции арабидопсиса, произрастающего на островах Онежского озера, представляют собой удобную модель для изучения микроэволюционных процессов и возможных путей адаптивной эволюции. Особенности этих процессов в островных популяциях (уменьшение скорости миграции генов, усиление роли дрейфа генов и др.) способствуют снижению уровня панмиксии, что не всегда благоприятно сказывается на средней приспособленности этих популяций, которая основывается на плодовитости и жизнеспособности особей и представляет собой сумму отно-

сительных вкладов каждого из возможных генотипов популяции [Хедрик, 2003].

В настоящей работе мы сообщаем результаты изучения разнообразия карельских популяций арабидопсиса по срокам начала цветения (с яровизацией и без нее) и даем сравнительную оценку средней приспособленности этих популяций.

Материал и методы

A. thaliana – самоопыляющееся, диплоидное ($2n = 10$), однолетнее растение, имеющее небольшой размер генома (125 млн пар нуклеотидов) с низкой долей высокоповторяющейся ДНК [The Arabidopsis Genome Initiative, 2000].

Анализировали шесть природных популяций, находящихся на северной периферии ареала вида, в Карелии. Популяции расположены вдоль широтного градиента на протяжении примерно 200 км. Географическое положение их и характеристика мест произрастания арабидопсиса приведены в табл. 1. Две популяции расположены на островах Онежского озера Радколье и Большой Климецкий; остальные на континенте. Названия континентальных популяций даны в соответствии с близлежащими населенными пунктами, а островных – по географическим названиям островов.

Таблица 1. Характеристика мест произрастания карельских популяций *A. thaliana*

Популяции	Географическое положение	Место произрастания
Островные		
Радколье	62 05' с. ш. 35 15' в. д.	На скале, рядом с берегом озера
Б. Климецкий	61 49' с. ш. 35 10' в. д.	На скале, рядом с берегом озера
Континентальные		
Шуйская	62 00' с. ш. 34 07' в. д.	Вдоль автодороги, на скале
Царевичи	62 01' с. ш. 34 07' в. д.	Вдоль автодороги, на скале у озера
Косалма	62 01' с. ш. 34 07' в. д.	Вдоль автодороги, на скале
Кончезеро	62 08' с. ш. 34 01' в. д.	В деревне, вдоль тропы на скальное возвышение

Собранные во время экспедиции 2008 г. семена проращивали в чашках Петри на агаризованной питательной среде по Гихнеру-Велеминскому [Иванов и др., 1966] под люминесцентными лампами. Десятидневные проростки пересаживали в почву (смесь земли и песка, 2 : 1) и выращивали при температуре 22 С в люминестате при постоянном освещении. Условия лабораторного эксперимента представлены тремя вариантами: в одном из них время начала цветения растений определяли без хо-

лодовой обработки, во втором и третьем – семена после посева в чашки Петри выдерживали 24 часа при комнатной температуре и затем яровизировали в течение 14 и 30 дней при температуре 2–4 С, согласно данным литературы [Kuittinen et al., 1997; Michaels, Amasino, 1999; Lempe et al., 2005]. Во всех вариантах анализировали по 30 растений, случайно выбранных из каждой популяции. Количество дней от посева семян до появления первого распутившегося цветка составило срок зацветания растения.

Оценку приспособленности популяций производили по формуле: $W = \kappa \cdot v$, где κ и v – стандартизованные величины плодовитости и жизнеспособности растений отдельной популяции, соответственно [Алтухов, 2003]. Количество стручков на одно растение составило плодовитость, которую определяли у 30 индивидумов популяции. Поскольку в одинаковых лабораторных условиях выживаемость растений была примерно одинаковой, в качестве жизнеспособности использовали показатель «всхожесть семян». Для оценки всхожести семена каждого из 30 материнских растений популяции проращивали в чашках Петри в четырех повторностях по 50 штук в каждой. Достоверность различий популяций по показателям плодовитости и всхожести семян определяли с помощью критерия Стьюдента [Зайцев, 1984].

Результаты и обсуждение

Изучение полиморфизма *A. thaliana* по времени начала цветения показало, что карельские популяции представлены в основном поздноцветущими формами. Это подтверждает вывод А. R. Kranz, В. Kirchheim [1987] о том, что самые поздние экотипы арабидопсиса часто произрастают в северных регионах. Вероятно, они имеют селективное преимущество в условиях короткого и холодного лета по сравнению с раннецветущими формами.

По литературным данным, самые раннецветущие линии арабидопсиса зацветают через 21 день [Coupland, 1995]. Однако для естественных популяций такими считаются растения, зацветающие в течение 28 дней от прорастания семян [Cetl, 1990]. По мнению других авторов, к раннецветущим растениям относятся те, которые зацветают через 30–60 дней [Jalas, Suominen, 1994] или не более чем через 75 дней от прорастания семян [Johanson et al., 2000].

По нашим данным, растения четырех популяций (Б. Климецкий, Кончезеро, Косалма, Шуйская) без предварительной холодовой обработки семян зацвели через 90–180 дней

(рис. 1). В популяции Радколье только 7 % растений зацвели через 76–90 дней, а остальные были поздноцветущими (зацвели через 90–180 дней). Популяция Царевичи оказалась полиморфной по времени начала цветения и представлена как поздноцветущими, так и от-

носительно раннецветущими формами. Так, 16 % растений зацвели на 36–45-й день, 70,5 % (большая часть растений этой популяции) зацвели через 46–75 дней, на долю поздноцветущих (через 90 дней и более) приходилось 13,5 %.

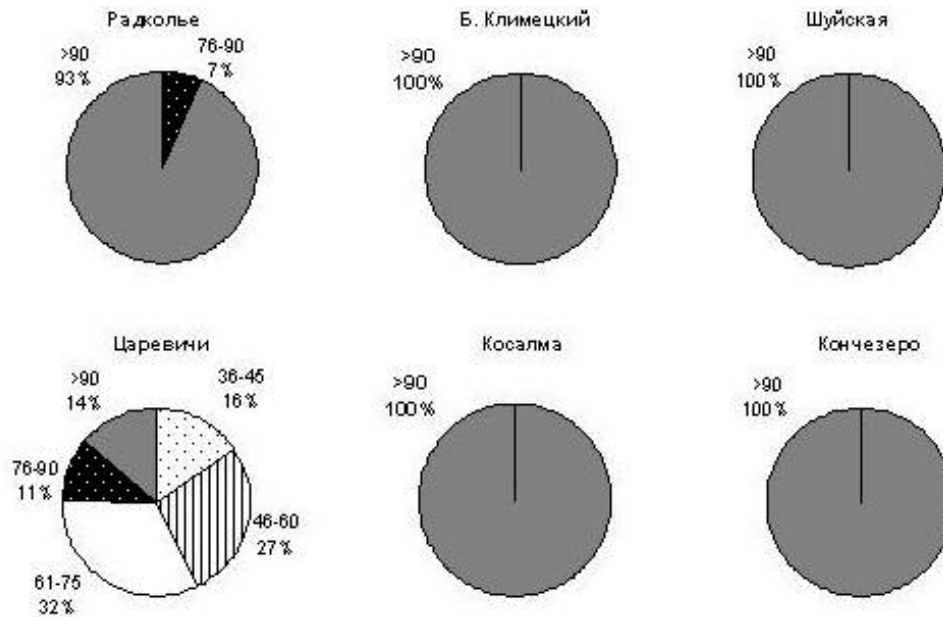


Рис. 1. Полиморфизм карельских популяций *A. thaliana* по времени начала цветения растений (без предварительной холодной обработки). Напротив секторов указана доля растений (в %), имеющих определенную продолжительность периода (дни) до начала цветения

Успешное воспроизведение популяций *A. thaliana*, расположенных в северных широтах на северной границе его ареала, в значительной степени определяется генетически обусловленной способностью растений реагировать на низкие положительные температуры, поскольку естественная яровизация способствует ускорению развития и зацветания растений. Мы исследовали влияние яровизации на изменение сроков до начала цветения *A. thaliana*. Поскольку большая часть растений арабидопсиса северных широт являются озимыми, учет времени начала цветения растений был проведен после холодной обработки семян. Известно, что продолжительность периода яровизации для *A. thaliana* обычно составляет 1–5 недель [Kuittinen et al., 1997; Michaels, Amasino, 1999; Lempe, 2005]. В наших экспериментах после 30-дневной яровизации выявилось значительное, но неодинаковое сокращение периода времени до начала цветения во всех исследованных популяциях (рис. 2). Так, в двух островных (Радколье и Б. Климецкий) и одной континентальной (Кончезеро) влияние яровизации можно считать значительным, так как существенно сократилось время до начала цветения у большинства растений. В популяции Кончезеро в группе поздноцветущих (более 90

дней) осталось менее 6 % растений. В островных популяциях доля поздноцветущих снизилась до 21 % на о. Радколье и 34 % на о. Б. Климецком. Особым образом на яровизацию отозвались растения популяции Царевичи, где доля растений, зацветающих через 46–60 дней, увеличилась в 2 раза. В то же время растения популяций Шуйская и Косалма оказались нечувствительными к яровизации, и у 70–75 % растений не произошло сокращения периода до начала цветения. Таким образом, северные природные популяции арабидопсиса представлены, в основном, поздноцветущими формами растений. Однако неодинаковый ответ на яровизацию в отдельных популяциях свидетельствует о полиморфизме по генам, контролирующим темпы зацветания.

Анализ влияния длительности яровизации на время до начала цветения был выполнен на трех континентальных популяциях: Шуйская, Царевичи, Кончезеро (рис. 3). На диаграммах видно, что увеличение длительности яровизации приводит к сокращению доли поздноцветущих растений. Причем увеличение периода холодной обработки в 2 раза, по сравнению с двухнедельной, вызвало неодинаковые изменения в отдельных популяциях. В популяциях

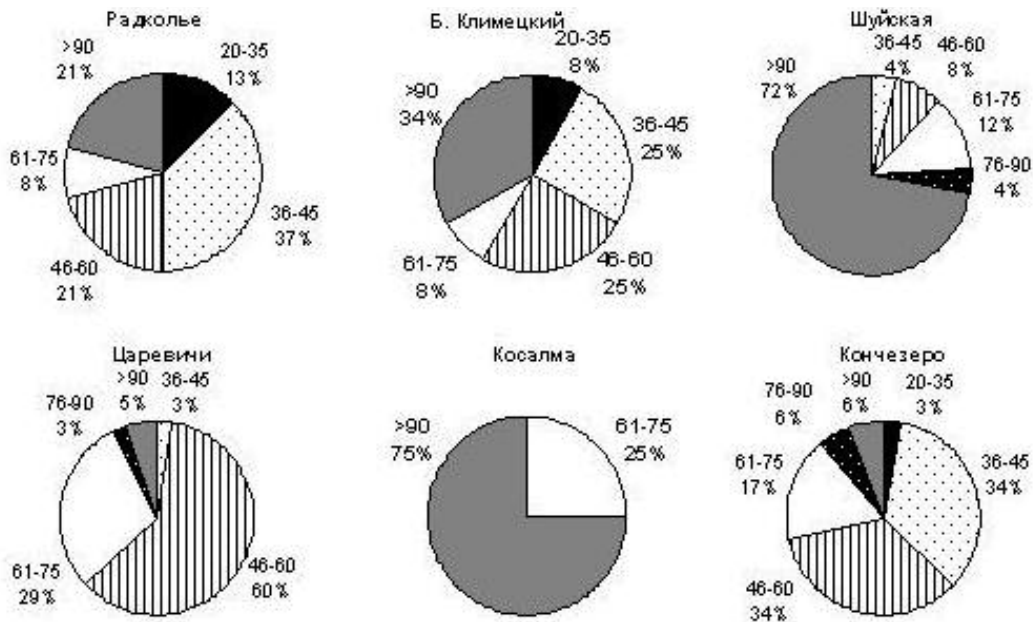


Рис. 2. Влияние яровизации (30 сут при 2–4 С) на продолжительность периода до начала цветения у растений *A. thaliana* в карельских популяциях. Напротив секторов указана доля растений (в %), имеющих определенную продолжительность периода (дни) до начала цветения

Кончезеро и Царевичи оно способствовало сокращению доли позднецветущих растений соответственно в 3 и 7 раз. В отличие от них популяция Шуйская проявила намного более слабый ответ на увеличение сроков яровизации.

Известно, что различия между озимыми и яровыми формами *A. thaliana* контролируются всего лишь несколькими локусами, при этом наибольший эффект имеют 2 гена – *FRI* и *FLC* [Shindo et al., 2005]. Установлено, что локус *FRI* наиболее часто отвечает за потребность в яровизации среди поздних экотипов Центральной Европы и Скандинавии и является доминантным [Napp-Zinn, 1987; Clarke, Dean, 1994]. Поскольку в островных популяциях (Радколье и Климецкий) и в популяции Кончезеро наблюдается существенное увеличение доли раннецветущих растений после яровизации, то можно предположить, что в них высока частота доминантного *FRI*-аллеля. В популяциях Шуйская и Косалма, где эффект от яровизации ниже, вероятно, существенный вклад в контроль за временем цветения вносит ряд других генов (*LD*, *PHYs*, *CO*, *GI*, *GA*, *COP1* и др.). Высокая частота относительно ранних форм арабидопсиса в популяции Царевичи может быть следствием накопления мутантных аллелей по локусу *FRI* и, возможно, по *FLC*. Таким образом, разнообразие по срокам зацветания растений в карельских популяциях и неодинаковая реакция их на яровизацию, по-видимому, представляет собой адапционный фонд вида в нестабильных условиях произрастания на северной периферии ареала вида.

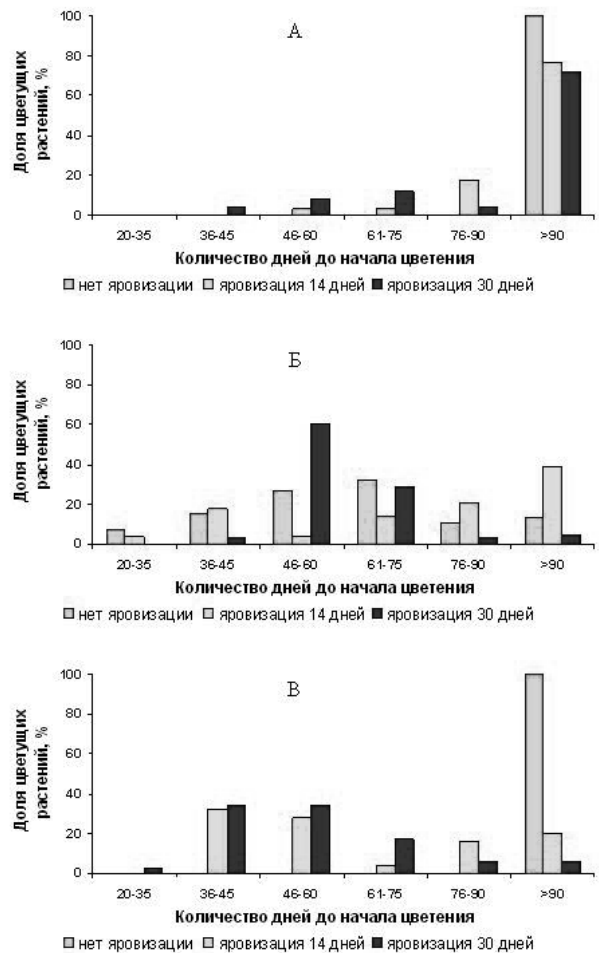


Рис. 3. Влияние длительности яровизации на время цветения растений *A. thaliana*:

А – популяция Шуйская, Б – популяция Царевичи, В – популяция Кончезеро

В целом исследованные популяции арабидопсиса характеризовались довольно высокой для природных популяций всхожестью семян – одного из компонентов общей жизнеспособности растений (табл. 2). Среди континентальных популяций обнаружилось межпопуляционные различия: высокой жизнеспособностью семян отличалась популяция Кончезеро, а наиболее низкой – Царевичи. У островных популяций эти различия отсутствовали. Активное и одновременное прорастание семян островных популяций, по-видимому, связано с микроклиматическими особенностями – более поздний сход снежного покрова в результате влияния Онежского озера, в отличие от материка [Семенов, 1993]. Характеризуя плодовитость, необходимо отметить отсутствие различий между отдельными популяциями, за исключением популяции Шуйская, где количество стручков на растение было минимальным и более чем в 2 раза ниже по сравнению с другими популяциями (табл. 2).

Таблица 2. Компоненты приспособленности северных природных популяций *A. thaliana*

Популяции	Жизнеспособность	V	Плодовитость	V
Островные				
Радколье	96,1 ± 0,9	9,7	12,1 ± 0,9	50,9
Б. Климецкий	95,8 ± 0,6	6,8	11,7 ± 0,8	44,6
Среднее	96,0 ± 0,7***	8,3	11,9 ± 0,9	47,7
Континентальные				
Царевичи	74,6 ± 2,8	40,5	10,9 ± 0,7***	41,7
Шуйская	87,6 ± 1,3**	15,2	4,6 ± 0,8	74,1
Косалма	89,1 ± 1,3***	12,7	11,2 ± 1,2***	89,9
Кончезеро	92,2 ± 0,8***	8,0	10,5 ± 0,7***	42,8
Среднее	80,4 ± 1,8	19,4	9,8 ± 0,9	61,3

Примечание. Жизнеспособность – всхожесть семян в %; плодовитость – количество стручков на растение. *** – различия между средними значениями жизнеспособности островных и континентальных популяций достоверны при $p \leq 0,001$; ** и *** – отличия континентальных популяций от популяции с наименьшим значением признака достоверны при $p \leq 0,01$ и $p \leq 0,001$, соответственно; V – коэффициент вариации.

Сравнение континентальных и островных популяций в целом показало, что последние отличаются более высокой жизнеспособностью (табл. 2). Плодовитость тех и других оказалась на одном уровне. Островные и континентальные популяции различались между собой по варьированию признаков: у островных популяций размах изменчивости показателей всхожести и плодовитости был более низким по сравнению с континентальными. Показатель плодовитости варьировал значительно, чем жизнеспособность растений.

На основе стандартизованных величин плодовитости и жизнеспособности вычислены значения приспособленности популяций *A. thaliana*, представленные в табл. 3. Островные популяции, отличающиеся высокой плодовитостью и жизнеспособностью растений, проявили более высокую приспособленность по сравнению с континентальными популяциями. Возможно, это связано с особенностями микроэволюционных процессов в островных популяциях – со снижением уровня панмиксии и усилением инбридинга из-за ослабления миграционного потока генов, увеличением роли дрейфа генов при изоляции. Эти процессы должны оказывать влияние на среднюю приспособленность популяции, которая основывается на плодовитости и жизнеспособности особей и представляет собой сумму относительных вкладов каждого из возможных генотипов популяции [Алтухов, 2003; Хедрик, 2003]. По-видимому, для высокосамофертильного вида *A. thaliana* усиление инбридинга как следствие изоляции островных популяций не является существенным фактором снижения их приспособленности.

Таблица 3. Приспособленность популяций *A. thaliana* на северной периферии ареала вида

Популяции	v	κ	W
Островные			
Радколье	1,000	1,000	1,000
Б. Климецкий	0,997	0,967	0,964
Континентальные			
Царевичи	0,777	0,901	0,700
Шуйская	0,912	0,380	0,347
Косалма	0,927	0,926	0,858
Кончезеро	0,960	0,868	0,831

Примечание. v и κ – стандартизованные величины жизнеспособности и плодовитости растений; W – средняя приспособленность популяции.

Выявленные особенности жизнеспособности и плодовитости растений островных и континентальных популяций характеризуют, прежде всего, уровень их приспособленности к конкретным условиям произрастания. Так, низкий уровень плодовитости Шуйской популяции компенсируется довольно высокой выживаемостью. Невысокий показатель всхожести семян в популяции Царевичи, возможно, является следствием наличия у растений большой частоты мутаций по морфо-физиологическим признакам, таким как карликовость, многорозеточность, положительный геотропизм, этиолированность проростков, пигментные мутации. Однако уровень плодовитости достаточен для воспроизводства популяции, которая возобновляется, как показали наши наблюдения, в течение многих лет.

В целом приспособленность *A. thaliana* к условиям произрастания на северной периферии ареала вида осуществляется за счет адаптивной стратегии, которая заключается в поддержании полиморфизма по генам, контролирующим время начала цветения, и характеризуется сочетанием высокой жизнеспособности организмов со значительным внутривидовым уровнем варьирования их плодовитости.

Выводы

1. Карельские природные популяции *A. thaliana* представлены в основном поздноцветущими формами растений. Однако гетерогенность по срокам начала цветения растений одной из изученных популяций (Царевичи) и различия в реакции на яровизацию отдельных популяций свидетельствуют о полиморфизме генов, контролирующих время зацветания и потребность в яровизации. Это может служить основой адаптивных изменений в генетической структуре популяций при тех или иных условиях вегетации растений за счет изменения приспособленности генотипов.

2. Приспособленность карельских популяций *A. thaliana* к условиям окружающей среды на северной периферии его ареала обеспечивается хорошей всхожестью семян – одного из компонентов общей жизнеспособности растений – и значительным уровнем варьирования их плодовитости, при этом островные популяции отличаются лучшей приспособленностью по сравнению с континентальными.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 11-04-01306-а).

Литература

- Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.
- Иванов В. И., Касьяненко А. Г., Санина А. В., Тимофеева-Ресовская Е. А. Опыты по радиационной генетике *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Сообщ. I // Генетика. 1966. № 8. С. 55–70.
- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
- Левонтин Р. С. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.
- Медведев С. С. Физиология растений. СПб.: СПбГУ, 2004. 334 с.
- Семенов В. Н. Климат и гидрология поверхностных вод // Кижский вестник. № 2. Петрозаводск, 1993. С. 53–59.
- Хедрик Ф. Генетика популяций. М.: Техносфера, 2003. 588 с.
- Cetl I. Genetic polymorphism for alleles of flowering time in natural populations of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // AIS. 1990. N 27. P. 27–42.
- Clarke J. H., Dean C. Mapping *FRI*, a locus controlling flowering time and vernalization response in *Arabidopsis thaliana* // Molecular and General Genetics. 1994. Vol. 242. P. 81–89.
- Coupland G. Genetic and environmental control of flowering time in *Arabidopsis* // Trends Genet. 1995. Vol. 11. P. 393–397.
- Endler J. A. Geographic variation, speciation, and clines. Princeton University Press, Princeton, NJ. 1977.
- Gazzani S., Gendall A. R., Lister C., Dean C. Analysis of the molecular basis of flowering time variation in *Arabidopsis* accessions // Plant Physiology. 2003. Vol. 132. P. 1107–1114.
- Jalas J., Suominen J. Atlas Florae Europaea. Distribution of vascular plants in Europe. Cruciferae (Sisymbrium to Aubrieta). Helsinki: Helsinki University Printing House, 1994. Vol. 10. 224 p.
- Johanson U., West J., Lister C. et al. Molecular analysis of *FRIGIDA*, major determinant of natural variation in *Arabidopsis* flowering time // Science. 2000. Vol. 290. P. 344–347.
- Koornneef M., Hanhart C. J., van der Veen J. H. A genetic and physiological analysis of late flowering mutants in *Arabidopsis thaliana* // Mol. Gen. Genet. 1991. N 229. P. 57–66.
- Koornneef M., Alonso-Blanco C., Peeters A. J. M., Soppe W. Genetic control of flowering time in *Arabidopsis* // Annual Review in Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 1998. Vol. 49. P. 345–370.
- Kranz A. R., Kirchheim B. Genetic resources in *Arabidopsis* // AIS. 1987. N 24.
- Kuittinen H., Sillanpaa M. J., Savolainen O. Genetic basis of adaptation: flowering time in *Arabidopsis thaliana* // Theor. Appl. Genet. 1997. Vol. 95. P. 573–583.
- Lee I., Bleecker A., Amasino R. Analysis of naturally occurring late flowering in *Arabidopsis thaliana* // Molecular and General Genetics. 1993. Vol. 237. P. 171–176.
- Lempe J., Balasubramanian S., Sureshkumar S. et al. Diversity of flowering responses in wild *Arabidopsis thaliana* strains // PLoS Genetics. 2005. Vol. 1 (1). P. 109–118.
- 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.
- Napp-Zinn K. Vernalization – environmental and genetic regulation // J. G. Atherton. Manipulation of flowering. Butterworths, 1987. P. 123–304.
- Pigliucci M. Ecological and evolutionary genetics of *Arabidopsis* // TREE. 1998. N 3. P. 485–489.
- Sheldon C. C., Burn J. E., Perez P. P. et al. The *FLC* MADS box gene. A repressor of flowering in *Arabidopsis* by vernalization and methylation // Plant Cell. 1999. Vol. 11. P. 445–458.
- Shindo Ch., Aranzana M. J., Lister C. et al. Role of *FRIGIDA* and *FLOWERING LOCUS C* in determining variation in flowering time of *Arabidopsis* // Plant Physiology. 2005. Vol. 138. P. 1163–1173.
- Simpson G. G., Dean C. *Arabidopsis*, the Rosetta stone of flowering time? // Science. 2002. Vol. 296. P. 285–289.

Stinchcombe J. R., Weinig C., Ungerer M. et al. A latitudinal cline in flowering time in *Arabidopsis thaliana* modulated by the flowering time gene *FRIGIDA* // PNAS. 2004. Vol. 101. N 13. P. 4712–4717.

Symonides E. Population dynamics of annual plants // Davy A. J., Hutchings M. J., Watkinson A. R. (Eds.).

28th Symposium of the British Ecological Society, Sussex. Blackwell, 1987. P. 221–248.

The Arabidopsis Genome Initiative. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana* // Nature. 2000. Vol. 408. P. 796–815.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Федоренко Ольга Михайловна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: fedorenko_om@mail.ru
тел.: (8142) 573107

Грицких Марина Витальевна

младший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: genmg@mail.ru
тел.: (8142) 573107

Николаевская Татьяна Сергеевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: nicoltn@mail.ru
тел.: (8142) 573107

Fedorenko, Olga

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: fedorenko_om@mail.ru
tel.: (8142) 573107

Gritskikh, Marina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: genmg@mail.ru
tel.: (8142) 573107

Nikolaevskaya, Tatiana

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: nicoltn@mail.ru
tel.: (8142) 573107