

ОСОБЕННОСТИ ТРАНСКРИПЦИОННОЙ АКТИВНОСТИ ДЛИННЫХ НЕКОДИРУЮЩИХ РНК (*COOLAIR*, *COLDAIR* и *COLDWRAP*) ПРИ ЯРОВИЗАЦИИ РАСТЕНИЙ *Arabidopsis thaliana* СЕВЕРНЫХ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

© 2023 г. М. В. Зарецкая¹, *, О. Н. Лебедева¹, О. М. Федоренко¹, **

¹Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук, Петрозаводск, 185910 Россия

*e-mail: genmg@mail.ru

**e-mail: fedorenko_om@mail.ru

Поступила в редакцию 27.02.2023 г.

После доработки 16.03.2023 г.

Принята к публикации 28.03.2023 г.

Выявлены особенности экспрессии lncРНК – *COOLAIR*, *COLDAIR* и *COLDWRAP*, выполняющие важную функцию в яровизационно-опосредованном эпигенетическом механизме перехода к цветению растений *A. thaliana* северных природных популяций (Карелия). Полученные результаты частично отличаются от данных других авторов, выполняющих исследования на чистых линиях и других экотипах этого вида. Предполагается, что генетические и эпигенетические механизмы, участвующие в процессе яровизации и контроле темпов зацветания, могут различаться у растений популяций разных географических регионов.

Ключевые слова: *Arabidopsis thaliana*, северные природные популяции, яровизация, экспрессия *FLC*, экспрессия lncРНК, *COOLAIR*, *COLDAIR*, *COLDWRAP*.

DOI: 10.31857/S0016675823080118, **EDN:** XUADPR

В последнее время наблюдается огромный прогресс в изучении генетических и эпигенетических механизмов, участвующих в процессах адаптации. Именно эпигенетические механизмы позволяют организму адаптироваться к флуктуациям климатических условий быстрее, чем изменение генотипа в результате отбора и эволюции. Поэтому изучение генетического контроля адаптивно-значимых признаков и эпигенетических механизмов регуляции активности генов, отвечающих за процессы адаптации, представляет большой научный интерес.

Использование модельных организмов с коротким жизненным циклом и хорошо изученным геномом, каким является *Arabidopsis thaliana*, позволяет быстрее и успешнее решать поставленные задачи. Выводы, полученные с их помощью, могут иметь общебиологическое значение. Примером эпигенетического механизма адаптации *A. thaliana* к нестабильным условиям на северной периферии ареала вида является репрессия гена *FLOWERING LOCUS C (FLC)*, который кодирует ингибирующий цветение фактор транскрипции FLC [1]. Время начала цветения является адаптивно-значимым признаком для растений, способствуя максимальному репродуктивному успеху. Репрес-

сия *FLC* происходит под воздействием низких температур – яровизации, которая необходима многим растениям умеренных широт для индукции цветения. В рамках описанной проблемы большое внимание уделяется исследователями длинным некодирующим РНК (lncРНК – long noncoding RNA): *COOLAIR*, *COLDAIR* и *COLDWRAP*, которые, при участии репрессирующего комплекса PRC2, подавляют транскрипцию *FLC* путем метилирования гистонов H3 по Lys²⁷ с образованием репрессирующих меток H3K27me3.

COOLAIR – антисмысловая РНК, транскрибируется у *A. thaliana* в ранней фазе яровизации из промотора, локализованного в 3'-фланкирующей некодирующей области *FLC* в ответ на низкие температуры [2–5]. *COLDAIR* – транскрипт, закодированный на смысловой цепи в составе 5'-концевого района первого интрона *FLC*. Он транскрибируется при продолжительном воздействии низких температур (20 дней и более) и выполняет свою роль, физически связываясь с PRC2, и перемещает этот комплекс вместе с репрессирующими метками H3K27me3 в *FLC*-хроматин [6]. *COLDWRAP* – еще одна lncРНК, которая была идентифицирована D. Kim и S. Sung сравнительно недавно [7]. Она участвует в эпиге-

нетическом контроле экспрессии *FLC* совместно с *COLD AIR* и транскрибируется с репрессированного промотора в смысловом направлении относительно *FLC*. Эти две lncРНК необходимы для удерживания комплекса PRC2 на промоторе *FLC* путем формирования репрессивной внутригенной петли, которая способствует установлению стабильно репрессированного хроматина. Петля формируется между областью промотора, откуда происходит *COLDWRAP*, и первым интроном, где начинается *COLD AIR*. Авторы [7] также полагают, что “внутригенное” образование петель может быть общим механизмом репрессии генов. Однако, что касается механизма, посредством которого происходит активация наборов lncРНК, до сих пор нет ясного понимания. St. Rosa с соавт., используя одномолекулярную флуоресцентную гибридизацию *in situ* (smFISH) показали, что транскрипция *COOLAIR* антикоррелирует с транскрипцией *FLC*, т.е. транскрипция *COOLAIR* и *FLC* является взаимоисключающей [3].

В предыдущих наших исследованиях были выявлены особенности экспрессии гена *FLC* в процессе яровизации растений *A. thaliana* северных природных популяций (Карелия) [8], отчасти несовпадающие с литературными данными [3, 5, 6, 9]. Установлен низкий уровень экспрессии *FLC* до холодого воздействия в популяциях, представленных в основном поздноцветущими формами растений. В процессе яровизации происходило увеличение уровня транскриптов мРНК *FLC* на 10-й и 20-й день с последующим снижением ее к 30-му дню. Особенным образом представлена динамика экспрессии *FLC* в процессе яровизации у S1-потомства одного раннецветущего растения, при этом экспрессия *FLC* у них изменялась согласно классическим представлениям: первоначально высокий уровень транскриптов *FLC* в процессе яровизации снижался. Предполагается, что генетические и эпигенетические механизмы, участвующие в контроле темпов зацветания, могут различаться у растений популяций разных географических регионов.

В связи с этим, с целью выявления причины особенности экспрессии *FLC* в процессе яровизации карельских популяций *A. thaliana*, мы проанализировали транскрипционную активность lncРНК – *COOLAIR*, *COLD AIR* и *COLDWRAP*, у растений до холодого воздействия и в процессе яровизации от 20 до 63 дней. В качестве дополнительных были поставлены следующие задачи: 1) определение длительности яровизации растений северных природных популяций, необходимой для инициации цветения; 2) изучение влияния разных способов яровизации (на стадии семян или на стадии проростков) на динамику транскрипционной активности *FLC*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовали растения *A. thaliana*, выращенные из собранных в природе семян северных природных популяций, в Карелии. Анализ экспрессии lncРНК и гена *FLC* проводили на молодых листьях растений из трех карельских популяций: Царевичи, Шуйская, Кончезеро. Названия популяций даны в соответствии с близлежащими населенными пунктами. Популяции Шуйская и Кончезеро представлены поздноцветущими формами растений, а Царевичи – смешанная по времени начала цветения популяция (присутствуют как ранние, так и поздние формы растений). В качестве контроля использована раннецветущая линия – *Ler* (*Landsberg erecta*).

Выращивание растений в лабораторных условиях

Выращивание растений в лабораторных условиях проводили по общепринятым методикам культивирования арабидопсиса [10]. Семена высеивали в чашки Петри на простую среду по Гихнеру–Велеминскому, которая готовилась на основе 8%-ного агар-агара с добавлением растворов макро- и микроэлементов. Яровизацию проводили на намоченных семенах и проростках (стадия розетки). Для яровизации чашки Петри с семенами или 14-дневными проростками переносили на холод (2–4°C) на 10, 20, 30, 40 или 63 (9 недель) дней. Яровизированные семена в чашках Петри проращивали под люминесцентными лампами при температуре 22–24°C и круглосуточном освещении (10000 лк). Для определения времени начала цветения молодые растения пересаживали из чашек Петри в почву (смесь земли и песка 1 : 1) и выращивали в тех же условиях.

Анализ уровня транскриптов lncРНК и гена *FLC*

Выделение суммарной РНК из листьев растений осуществлялось с использованием набора Extract RNA (Евроген, Россия) по протоколу производителя. Качество и количество РНК определяли на спектрофотометре SmartSpec (Bio-Rad, США). Первую цепь кДНК синтезировали с помощью набора для обратной транскрипции MMLV RT kit (Евроген). Содержание мРНК оценивали методом ПЦР в режиме реального времени с интеркалирующим красителем SYBR Green на приборе iCycler iQ5 (Bio-Rad) с набором для ПЦР-РВ (Евроген). Для определения уровня экспрессии lncРНК каждую ПЦР проводили три раза, на четырех независимых образцах кДНК. Последовательности праймеров для анализа экспрессии: *FLC* f: 5'-GCCAAGAAGACCGAACTCATGTTGA-3', r: 5'-CAACCGCCGATTAAAGGTGGCTA-3'; *COOLAIR* f: 5'-CAACCCTCCAATATAATAACC-3', r: 5'-TGCATCAAGTGAGAATCG-3'; *COLD AIR* f: 5'-ACCCTCCAATATAATAACCAATG-3', r:

5'-AGTTCTAGTCAGGTGTCTCG-3'; *COLDWRAP* f: 5'-GCATCACTCTCGTTTACCCC-3', r: 5'-CAG-GTTTGGGTTCAAGTCGC-3' [7].

Анализ относительного содержания транскриптов проводился с помощью метода $2^{-\Delta\Delta C_t}$ [11], основанного на нормализации данных по экспрессии относительно двух референсных генов. Рассчитывалась разница значений C_t (ΔC_t) между целевым и референсными генами, затем сравнивались значения ΔC_t контрольного и опытного образцов. В качестве референсных использованы гены *18sRNA*, *ACTIN8* и *UBQ1*, которые характеризуются конститутивной экспрессией. Последовательности праймеров референсных генов: *18sRNA* f: 5'-TGCCCGTTGCTCTGATGA-3', r: 5'-GGATGTGGTAGCCGTTTCT-3'; *ACTIN8* f: 5'-GCAGACCGTATGAGCAAAGAG-3', r: 5'-TGAGGGAAGCAAGGATAGAACC-3'; *UBQ10* f: 5'-TCTTCTTTATCATCGCTTTCG-3', r: 5'-GCTCAACACTTTCGCTACAT-3'. О специфичности фрагментов судили по кривым плавления.

Статистическая обработка данных

Экспериментальные данные обрабатывали с использованием статистических программ Microsoft Excel и Statgraphics 2.1 (ANOVA). Достоверность различий содержания мРНК *IncRNK* и *FLC* в листьях растений разных популяций и между отдельными группами растений по длительности яровизации оценивали с помощью непараметрического критерия Манна–Уитни (*U*-тест).

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

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние длительности яровизации на сокращение времени до начала цветения растений карельских популяций *A. thaliana*

Известно, что самые поздние по срокам зацветания экотипы *A. thaliana* часто произрастают в северных широтах [12]. Вероятно они имеют селективное преимущество в условиях короткого и холодного лета по сравнению с раннецветущими формами. Карелия является северной границей ареала вида. Предыдущие наши исследования показали, что карельские популяции *A. thaliana* представлены в основном позднецветущими формами растений (это популяции Кончезеро и Шуйская), которым для цветения требуется продолжительная яровизация. Однако одна из изученных популяций (Царевичи) оказалась гетерогенной по срокам зацветания: в ее состав входят как раннецветущие, так и позднецветущие формы растений. При этом увеличение длительности холодо-

вого воздействия приводило к сокращению доли поздно зацветающих растений. Выявлена также неодинаковая реакция растений отдельных популяций на яровизацию различной продолжительности [13, 14].

Растения *A. thaliana* популяций северных широт как правило требуют очень длительную яровизацию [15, 16]. Ранее было показано, что эффект позднего цветения растений этого вида полностью элиминируется 40-дневной холодной обработкой [17]. Однако для некоторых северных экотипов эпигенетическое замолкание экспрессии *FLC* (с помощью накопления триметилированных гистонов H3K27me3 в *FLC* хроматине) идет более медленно, и 40-дневная яровизация не приводит к стабильной репрессии *FLC*. Для них требуется более длительная, до 12 нед., яровизация [18, 19].

В связи с этим, мы увеличили время яровизации растений карельских популяций *A. thaliana* до девяти нед. (63 дня), при этом яровизировали 14-дневные проростки на стадии розетки. Результаты показали, что девятидневная яровизация привела к более синхронному зацветанию всех растений в короткие сроки – 20–45 дней по сравнению с 40-дневной яровизацией (рис. 1).

Анализ транскрипционной активности *FLC* при разных способах яровизации растений

Ранее нами были выявлены особенности транскрипционной активности гена *FLC* в процессе яровизации *A. thaliana* карельских популяций [8]. В отличие от предыдущих исследований, в данной работе применили разные способы яровизации: яровизировали не только намоченные семена, но и 14-дневные растения. Яровизация на стадии розетки наилучшим образом соответствует природным условиям. В случае яровизации семян требуется дополнительный период выращивания растений – примерно 14 дней при 22°C, которые затем используются для анализа.

В настоящем исследовании уровень транскриптов мРНК *FLC* определяли у неяровизированных растений и растений после холодного воздействия разной продолжительности: 10, 20, 30, 40 и 63 дней. Анализ показал низкий уровень экспрессии *FLC* у неяровизированных растений, что отличается от данных других исследователей [6, 20–22]. Предполагается, что это может быть связано с чрезмерной активностью генов-регуляторов автономного пути, оказывающих супрессирующий эффект на экспрессию *FLC* – *FCA*; *FLD*, *FVE* [23]. Далее, как видно на графиках (рис. 2), при увеличении длительности яровизации идет усиление транскрипционной активности гена. При яровизации семян увеличение экспрессии происходит быстрее, уже на десятый день яровизации. Тогда как при яровизации растений увеличение тран-

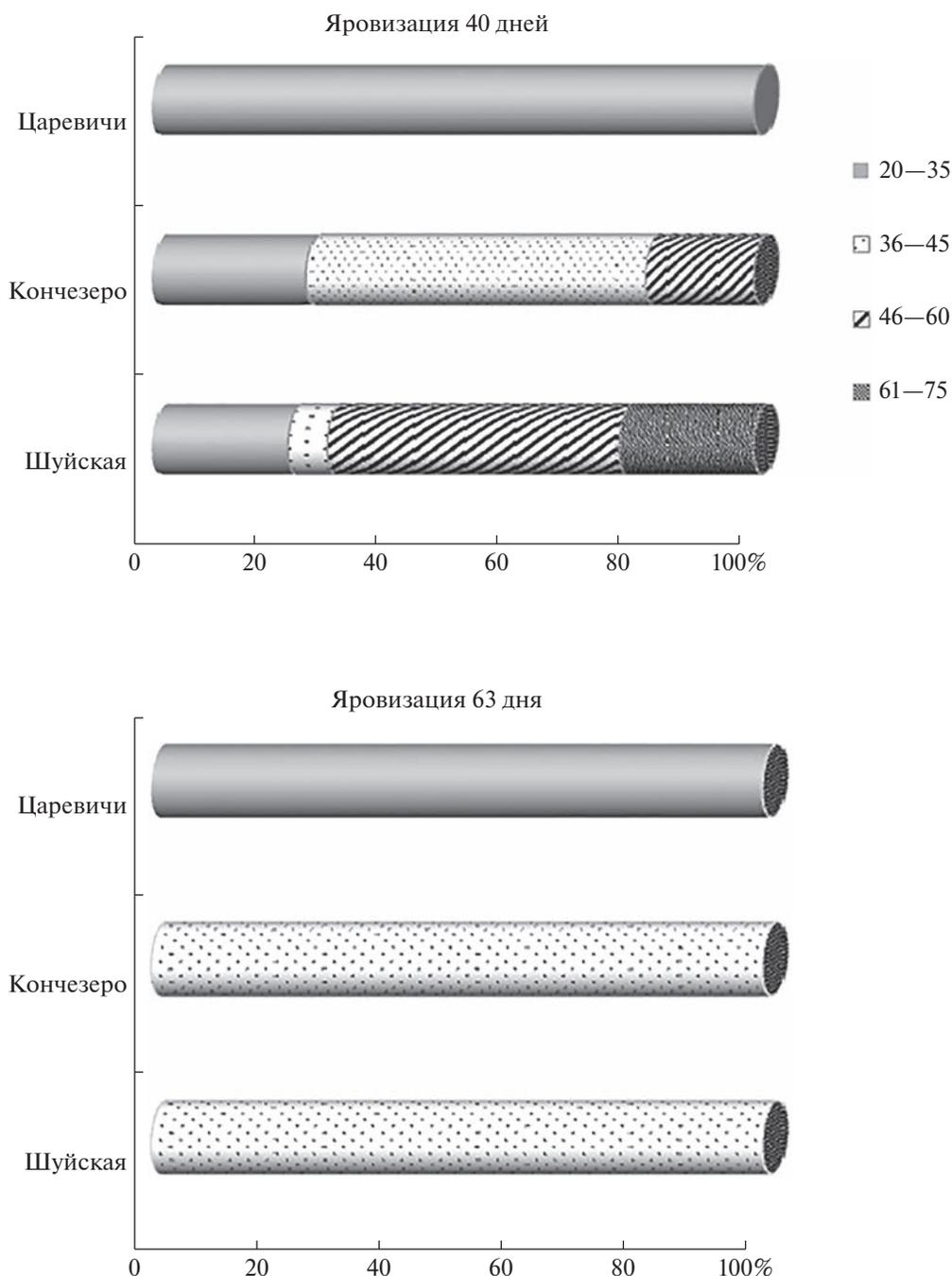


Рис. 1. Влияние длительности яровизации на время начала цветения растений *A. thaliana* северных природных популяций.

скриптов мРНК *FLC* наблюдается на более позднем сроке: на 20-й день в популяции Царевичи и на 30-й день в популяциях Шуйская и Кончезеро. Интересно, что у растений смешанной по времени цветения популяции — Царевичи, отмечен более значительный подъем по сравнению с растениями из популяций поздно зацветающих растений. Такой неожиданный подъем может объясняться ге-

нетическими особенностями позднецветущих растений *A. thaliana* карельских популяций, а также возможно связан с активностью гистоновых деметилаз.

Известно, что пять белков, содержащих домен Jumonji-C (JMJ) — JMJ11, JMJ12, JMJ13, JMJ30 и JMJ32, обладают активностью по удалению гистоновых репрессивных меток H3K27me3 и, таким

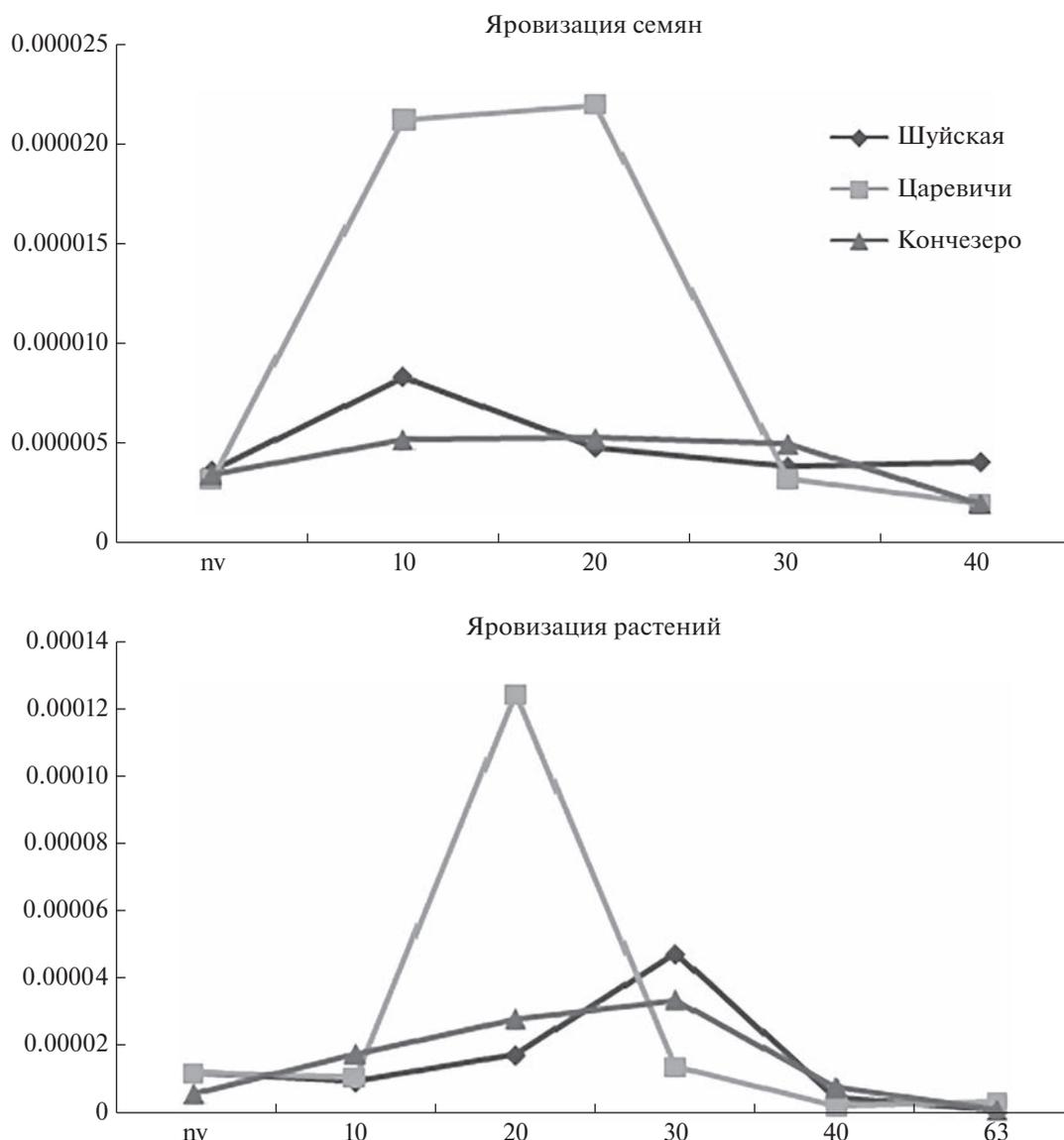


Рис. 2. Изменение уровня транскриптов гена *FLC* в процессе яровизации семян и растений *A. thaliana* северных природных популяций. По оси *X* – условия выращивания растений: nv – без яровизации; 10, 20...63 – длительность яровизации в сутках; по оси *Y* – относительный уровень транскриптов *FLC*.

образом, могут модулировать скорость яровизации [24]. Также установлено, что двойные мутанты *jmj30jmj32* характеризуются ранним цветением после двухнедельной яровизации при активном *FLC*. Далее, к 40-му дню яровизации происходит постепенное снижение экспрессии *FLC*, что согласуется с результатами других исследователей [6, 20, 21]. Таким образом, выявленные нами ранее особенности транскрипционной активности гена *FLC* в процессе холодого воздействия у растений *A. thaliana* карельских популяций, сохраняются независимо от способа яровизации растений.

Изучение динамики транскрипционной активности COOLAIR, COLDAIR и COLDWRAP в процессе яровизации растений A. thaliana северных природных популяций

Анализ уровня транскриптов *COOLAIR*, *COLDAIR*, *COLDWRAP* карельских популяций проводился нами на неяровизированных растениях и растениях после холодого воздействия различной продолжительности: 20, 30 и 63 дня. Результаты представлены на диаграммах (рис. 3). Динамика экспрессии всех трех лncРНК оказалась сходной: относительно высокий уровень транскриптов у неяровизированных растений в начале холодого-

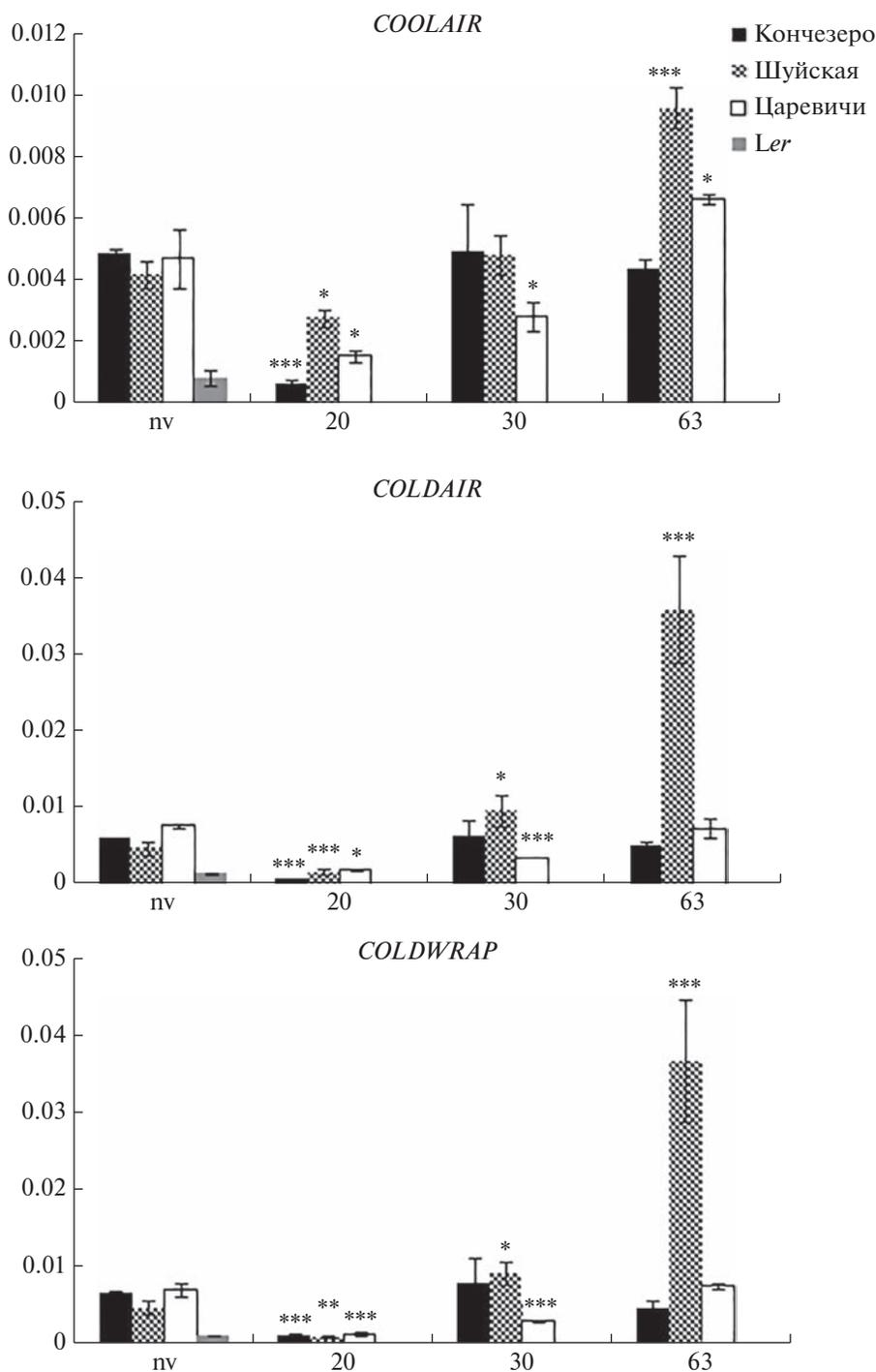


Рис. 3. Относительный уровень экспрессии lncРНК в процессе яровизации растений *A. thaliana* северных природных популяций. По оси X – продолжительность яровизации: nv – без яровизации; 20, 30, 63 – длительность яровизации в сутках; по оси Y – уровень транскриптов lncРНК в отн. ед. Значимость различий неярвизированных растений с ярвизированными: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

го воздействия (20 дней) снижались, а затем, либо имел тенденцию к постепенному повышению (в популяции Кончезеро), либо достоверно повышался (популяции Шуйская и Царевичи) к 30-му или 63-му дню яровизации. При этом все три про-

анализированные популяции, как представленные только позднецветущими растениями (Кончезеро и Шуйская), так и смешанная по времени начала цветения (Царевичи), проявили сходную картину изменения транскрипционной актив-

сти lncРНК. Раннецветущая линия *Ler* служила контролем экспрессии lncРНК для неярковизированных растений. Транскрипционная активность каждой из трех lncРНК у растений карельских популяций оказалась значительно выше, чем у раннецветущей линии *Ler*, которой не требуется яровизация.

Результаты зарубежных исследований [3, 5–7], полученные на других линиях и экотипах *A. thaliana*, показывают, что низкий уровень экспрессии *COOLAIR*, *COLDAIR* и *COLDWRAP* до холодового воздействия повышался и достигал пика к 20-му дню яровизации, а затем падал к 40-му дню. Однако, в целом, наши результаты находятся в соответствии с выводами, сделанными St. Rosa с коллегами [3]: транскрипция *COOLAIR* обратно коррелирует с транскрипцией *FLC*.

Таким образом, проведенное исследование показало, что для *A. thaliana* карельских популяций требуется длительная яровизация: холодовое воздействие в течение девяти недель приводит к более синхронному зацветанию всех растений в короткие сроки (20–45 дней) по сравнению с 40-дневной яровизацией. Выявленные нами ранее особенности транскрипционной активности *FLC* у *A. thaliana* карельских популяций, подтвердились в данной работе, при этом они сохраняются независимо от способа яровизации растений. Полученные результаты позволяют судить о своеобразии генетических процессов и эпигенетических механизмов, участвующих в регуляции транскрипционной активности генов и lncРНК, контролирующей адаптивно-значимый признак растений *A. thaliana* – время начала цветения – в популяциях, расположенных на северной периферии ареала вида в нестабильных условиях произрастания.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (№ темы FMEN-2022-0009).

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Dennis E.S., Peacock W.J. Epigenetic regulation of flowering // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2007. V. 10(5). P. 520–527. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2007.06.009>
2. Marquardt S., Raitskin O., Wu Z. et al. Functional consequences of splicing of the antisense transcript *COOLAIR* on *FLC* transcription // *Mol. Cell.* 2014. V. 54(1). P. 156–165. <https://doi.org/10.1016/j.molcel.2014.03.026>
3. Rosa St., Duncan S., Dean C. Mutually exclusive sense-antisense transcription at *FLC* facilitates environmentally induced gene repression // *Nat. Commun.* 2016. V. 7. <https://doi.org/10.1038/ncomms13031>
4. Chen M., Penfield St. Feedback regulation of *COOLAIR* expression controls seed dormancy and flowering time // *Science.* 2018. V. 360. P. 1014–1017. <https://doi.org/10.1126/science.aar7361>
5. Zhao Y., Zhu P., Hepworth J. et al. Natural temperature fluctuations promote *COOLAIR* regulation of *FLC* // *Genes Dev.* 2021. V. 35(11, 12). P. 888–898. <https://doi.org/10.1101/gad.348362.121>
6. Heo J.B., Sung S. Vernalization-mediated epigenetic silencing by a long intronic noncoding RNA // *Science.* 2011. V. 331. P. 76–79. <https://doi.org/10.1126/science.1197349>
7. Kim D.H., Sung S. Vernalization-triggered intragenic chromatin loop formation by long noncoding RNAs // *Developmental Cell.* 2017. V. 40. P. 302–312. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2016.12.021>
8. Федоренко О.М., Топчиева Л.В., Зарецкая М.В., Лебедева О.Н. Динамика экспрессии *FLC* и *VIN3* в процессе яровизации растений *Arabidopsis thaliana* северных природных популяций // *Генетика.* 2019. Т. 55. № 7. С. 811–818. <https://doi.org/10.1134/S0016675819060031>
9. Choi J., Hyun Y., Kang M.J. et al. Resetting and regulation of *Flowering Locus C* expression during *Arabidopsis* reproductive development // *Plant J.* 2009. V. 57. P. 918–931. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03776.x>
10. Иванов В.И., Касьяненко А.Г., Санина А.В. и др. Краткая характеристика *A. thaliana* и некоторые сведения о его культивировании, технике скрещиваний и учете изменчивости // *Генетика.* 1966. Т. 8. С. 115–120.
11. Livak K.J., Schmittgen T.D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta C_t}$ method // *Methods.* 2001. V. 25. P. 402–408. <https://doi.org/10.1006/meth.2001.1262>
12. Kranz A.R., Kircheim B. Genetic resources in *Arabidopsis* // *AIS.* 1987. № 24. P. 20.
13. Федоренко О.М., Грицких М.В., Николаевская Т.С. Полиморфизм по времени начала цветения у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. на северной границе его ареала // *Тр. КарНЦ РАН. Серия эксперим. биология.* 2012. № 2. С. 139–146.
14. Курбидова А.С., Зарецкая М.В., Солтабаева А.Д. и др. Генетические механизмы адаптации растений *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. к экстремальным условиям северной границы ареала // *Генетика.* 2013. Т. 49. № 8. С. 943–953. <https://doi.org/10.7868/S0016675813080092>
15. Kuitinen H., Sillanpaa M.J., Savolainen O. Genetic basis of adaptation: Flowering time in *Arabidopsis thaliana* // *Theor. Appl. Genet.* 1997. V. 95. P. 573–583.
16. Shindo C., Lister C., Crevillen P. et al. Variation in the epigenetic silencing of *FLC* contributes to natural variation in *Arabidopsis* vernalization response // *Genes and Development.* 2006. V. 20. P. 3079–3083. <https://doi.org/10.1101/gad.405306>

17. Lee I., Amasino R.M. Effect of vernalization, photoperiod and light quality on the flowering phenotype of *Arabidopsis* plants containing the *FRIGIDA* gene // *Plant Physiol.* 1995. V. 108. P. 157–162.
18. Coustham V., Li P., Strange A. et al. Quantitative modulation of polycomb silencing underlines natural variation in vernalization // *Science.* 2012. V. 337. P. 584–587.
<https://doi.org/10.1126/science.1221881>
19. Duncan S., Holm S., Questa J. et al. Seasonal shift in timing of vernalization as an adaptation to extreme winter // *ELIFE.* 2015. V. 23. № 4.
<https://doi.org/10.7554/eLife.06620>
20. Saleh A., Alvarez-Venegas R., Avramova Z. Dynamic and stable histone H3 methylation patterns at the *Arabidopsis FLC* and *API* loci // *Gene.* 2008. V. 423. P. 43–47.
<https://doi.org/10.1016/j.gene.2008.06.022>
21. Sheldon C.C., Hills M.J., Lister C. et al. Resetting of *FLOWERING LOCUS C* expression after epigenetic repression by vernalization // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2008. V. 105. P. 2214–2219.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0711453105>
22. Chiang G.C.K., Barua D., Kramer E.M. et al. Major flowering time gene, *Flowering Locus C*, regulates seed germination in *Arabidopsis thaliana* // *PNAS.* 2009. V. 106. № 28. P. 11661–1666.
<https://doi.org/10.1073/pnas.090367106>
23. Ausin L., Alonso-Blanco C., Martinez-Zapater J.M. Regulation of flowering time by FVE, a retinoblastoma-associated protein // *Nat. Genet.* 2004. V. 36. P. 162–166.
24. Maruoka T., Gan E.S., Otsuka N. et al. Histone demethylases *JMJ30* and *JMJ32* modulate the speed of vernalization through the activation of *FLOWERING LOCUS C* in *Arabidopsis thaliana* // *Front. Plant Sci.* 2022 V. 13. P. 837831–837839.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.837831>

Peculiarities of Transcriptional Activity of Long Non-Coding RNAs (*COOLAIR*, *COLDAIR*, and *COLDWRAP*) during the Vernalization of the Plant *Arabidopsis thaliana* of Northern Natural Populations

M. V. Zaretskaya^{a, *}, O. N. Lebedeva^a, and O. M. Fedorenko^{a, **}

^a*Institute of Biology of Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185910 Russia*

^{*}*e-mail: genmg@mail.ru*

^{**}*e-mail: fedorenko_om@mail.ru*

Peculiarities of the lncRNA expression – *COOLAIR*, *COLDAIR*, and *COLDWRAP*, which perform an important function in the vernalization-mediated epigenetic mechanism of the transition to flowering in *A. thaliana* plants of northern natural populations (Karelia), were revealed. The results obtained are partly differ from the data of other authors performing studies on pure lines and other ecotypes of this species. It is suggested that the genetic and epigenetic mechanisms involved in the process of vernalization and control of flowering times may differ in plant populations from different geographic regions.

Keywords: *Arabidopsis thaliana*, northern natural populations, vernalization, *FLC* expression, lncRNA expression, *COOLAIR*, *COLDAIR*, *COLDWRAP*.