



MOLECULAR GENETIC MECHANISMS OF FLOWERING REGULATION IN SPECIES OF THE GENUS TULIPA L.

R. Sh. Shukrullozoda

Samarkand State University Named After Sharof Rashidov,
Samarkand 140104, Uzbekistan.

roza_shukrullozoda@mail.ru

ORCID ID: R.SH.Shukrullozoda 0000-0001-6839-506X

Abstract

Regulation of the transition from vegetative to generative development in representatives of the genus *Tulipa* L. is a complex process controlled by the interaction of endogenous genetic programs and seasonal temperature signals. Modern transcriptomic and functional studies have made it possible to identify a number of genes in the tulip associated with the induction of flowering, the determination of the identity of the flower meristem and the subsequent formation of flower organs. are members of the families PEBP/FT, SOC1, TFL1, SVP, SQUAMOSA/AP1, as well as numerous MADS-box transcription factors. In *Tulipa gesneriana* it has been shown that temperature increase is associated with the transition of the apical meristem to the reproductive state and is accompanied by a change in the expression of TgTFL1, TgSOC1-like1, TgSOC1-like2. Functional analysis of representatives of the PEBP family showed a pronounced florigenic activity of TgFT2 in the heterologous system *Arabidopsis thaliana*, while the latest transcriptomic data also indicate an important role for TgFT4. MADS-box genes of classes A, B and E are involved in the regulation of the formation of flower organs; the expression patterns of TGDEFA, TGDEFB and TGGLO are involved in the regulation of the formation of flower organs. confirms the modified ABC-model of perianth formation in the tulip. The article systematizes modern data on the molecular genetic network of *Tulipa* flowering, analyzes the limitations of existing studies and substantiates the need to move from the cultivated *T. gesneriana* to a comparative study of wild species of Central Asia.

Keywords: *Tulipa*, tulip, flowering, genetic regulation, FT, PEBP, SOC1, TFL1, MADS-box, apical meristem, transcriptomics.

Introduction

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ЦВЕТЕНИЯ У ВИДОВ РОДА TULIPA L.

Р. Ш. Шукруллозода.

Самаркандский государственный университет имени
Шароф Рашидова, г.Самарканд 140104, Узбекистан.

roza_shukrullozoda@mail.ru

ORCID ID: Р.Ш.Шукруллозода 0000-0001-6839-506X

Аннотация

Регуляция перехода от вегетативного к генеративному развитию у представителей рода *Tulipa* L. представляет собой сложный процесс, контролируемый взаимодействием эндогенных генетических программ и сезонных температурных сигналов. Современные транскриптомные и функциональные исследования позволили идентифицировать у тюльпана ряд генов, связанных с индукцией цветения, определением идентичности цветочной меристемы и последующим формированием органов цветка. Наиболее изученными являются представители семейств **PEBP/FT**, **SOC1**, **TFL1**, **SVP**, **SQUAMOSA/AP1**, а также многочисленные **MADS-box**-транскрипционные факторы. У *Tulipa gesneriana* показано, что повышение температуры связано с переходом апикальной меристемы к репродуктивному состоянию и сопровождается изменением экспрессии **TgTFL1**, **TgSOC1-like1**, **TgSOC1-like2** и **TGSQA**. Функциональный анализ представителей семейства PEBP показал выраженную флоригенную активность TgFT2 в гетерологичной системе *Arabidopsis thaliana*, тогда как новейшие транскриптомные данные указывают также на важную роль TgFT4. В регуляции формирования цветочных органов участвуют MADS-box-гены классов A, B и E; характер экспрессии **TGDEFA**, **TGDEFB** и **TGGLO** подтверждает модифицированную ABC-модель формирования околоцветника у тюльпана. В статье систематизированы современные данные о молекулярно-генетической сети цветения *Tulipa*, проанализированы ограничения существующих исследований и обоснована необходимость перехода от культурного *T. gesneriana* к сравнительному изучению дикорастущих видов Центральной Азии.

Ключевые слова: *Tulipa*, тюльпан, цветение, генетическая регуляция, FT, PEBP, SOC1, TFL1, MADS-box, апикальная меристема, транскриптомика.

Введение

Цветение является одним из ключевых этапов онтогенеза покрытосеменных растений и определяется интеграцией возрастных, гормональных и экологических сигналов. Для многолетних геофитов сезонная координация развития приобретает особое значение, поскольку формирование генеративных органов, состояние покоя подземных органов и последующий выход побега происходят на разных этапах годового цикла. Представители рода *Tulipa* L. демонстрируют ярко выраженную температурную зависимость генеративного развития, однако молекулярная организация этого процесса существенно отличается от классических моделей, установленных для *Arabidopsis thaliana* и некоторых злаков [1–3].

Важной особенностью тюльпана является то, что переход апикальной меристемы от вегетативного состояния к формированию цветка у наиболее подробно исследованного *T. gesneriana* стимулируется не зимним охлаждением, а повышением температуры в конце весны и начале лета. Холодный период необходим на другой стадии жизненного цикла — для полноценного развития уже заложенного генеративного побега и последующего весеннего роста. Поэтому молекулярно-генетическая регуляция цветения *Tulipa* должна рассматриваться как система последовательных температурно-зависимых процессов, а не как прямой аналог FLC-зависимой вернализации *Arabidopsis* [4, 5].

До сравнительно недавнего времени молекулярные исследования тюльпана были ограничены чрезвычайно крупным и сложным ядерным геномом. Для *Tulipa* приводилась оценка порядка 25 Gb, что значительно затрудняло получение полноценной референсной последовательности. Поэтому ключевую роль в изучении генов развития сыграли EST- и RNA-seq-технологии. В работе Shahin и соавт. были получены 81 791 контиг для тюльпана, а последующие исследования Moreno-Pachon и соавт. создали значительно расширенный референсный транскриптом на основе RNA-seq различных тканей, включая цветок, стебель, листья, луковичные чешуи и дочерние луковицы [6, 7].

Создание этих транскриптомных ресурсов сделало возможным поиск ортологов известных регуляторов цветения и последующую оценку их экспрессии. На сегодняшний день наиболее детально изучены гены семейств **PEBP/FT**, **TFL1**, **SOC1**, **SQUAMOSA/AP1**, **LFY**, **SVP** и **MADS-box**. Вместе с тем подавляющее большинство прямых экспериментальных данных относится к культурному *T. gesneriana*. Молекулярно-генетическая регуляция цветения дикорастущих видов *Tulipa*, включая эндемичные и редкие виды Центральной Азии, остаётся значительно менее изученной.

Цель настоящей статьи — систематизировать существующие данные о молекулярно-генетических механизмах регуляции цветения у представителей рода *Tulipa*, охарактеризовать основные группы генов, контролирующих репродуктивный переход и дифференциацию органов цветка, и определить перспективные направления исследований дикорастущих видов.

Транскриптомные ресурсы как основа изучения генетики цветения тюльпана

Первые масштабные молекулярно-генетические ресурсы для рода *Tulipa* были сформированы с использованием секвенирования транскриптома. Shahin и соавт. применили 454-пиросеквенирование для нескольких генотипов *Tulipa* и *Lilium*. Для тюльпана было получено 81 791 контиг; авторы также разработали SNP- и EST-SSR-маркеры и идентифицировали ортологические группы между тюльпаном, лилией и рисом [6]. Эти данные стали основой для последующего поиска генов развития.

Значительное расширение генетических ресурсов было достигнуто Moreno-Pachon и соавт. В отличие от более ранних исследований, RNA выделяли из широкого набора тканей — цветков, стеблей, листьев, луковиц и дочерних луковиц. После секвенирования на платформе Illumina HiSeq 2000 для тюльпана было получено около 170 млн качественных парных чтений. Новый транскриптом содержал последовательности, соответствующие 87–95 % ранее опубликованных контигов тюльпана, и одновременно существенно расширял набор потенциальных генов, имеющих ортологи у модельных растений [7].

Принципиальное значение транскриптомных ресурсов заключается в возможности выявлять даже низкоэкспрессируемые регуляторные гены. Это особенно важно для транскрипционных факторов, которые могут присутствовать в клетке в относительно небольшом количестве, но определять судьбу меристемы. Именно использование созданной базы позволило в дальнейшем идентифицировать у *T. gesneriana* ортологи **FT**, **TFL1**, **SOC1**, **AP1/SQUAMOSA**, **SVP**, **LFY** и многочисленные **MADS-box**-гены [4, 5, 7].

Температурно-зависимый переход апикальной меристемы к цветению

Наиболее целостная молекулярная модель репродуктивного перехода *T. gesneriana* была предложена Leeggangers и соавт. на основе RNA-seq меристематических тканей растений,

находившихся в контрастных температурных условиях. Исследование показало, что повышение температуры вызывает существенную перестройку транскрипционного профиля апикальной меристемы и сопровождается её переходом к генеративному состоянию [4].

Морфологически начало репродуктивного развития проявлялось округлением апикальной меристемы. Одновременно возрастала экспрессия **TGSQA** — гена тюльпана, сходного с **APETALA1/SQUAMOSA**-подобными регуляторами цветочной меристемы. Таким образом, **TGSQA** может рассматриваться как один из молекулярных маркеров начала генеративной дифференциации у *T. gesneriana* [4].

Особый интерес представляют два гена семейства **SOC1**. У *T. gesneriana* были выявлены **TgSOC1-like1** и **TgSOC1-like2**, однако характер их экспрессии оказался противоположным. На основании транскрипционного профиля и функциональных экспериментов авторы предположили, что **TgSOC1-like1** выполняет преимущественно репрессорную функцию, тогда как **TgSOC1-like2** способствует генеративному переходу. Это отличается от упрощённого представления о **SOC1** исключительно как активаторе цветения и свидетельствует о функциональной дивергенции паралогов у тюльпана [4].

Ещё одним важным компонентом является **TgTFL1** — ортолог **TERMINAL FLOWER1**. Характер его экспрессии соответствует функции отрицательного регулятора цветения: при переходе к генеративному развитию активность **TgTFL1** снижается. Таким образом, начальный этап цветочной индукции у тюльпана можно представить как результат изменения баланса между репрессорами **TgTFL1/TgSOC1-like1** и активаторами, включая **TgSOC1-like2** и последующие гены идентичности цветочной меристемы [4].

Однако данную модель нельзя считать окончательной. Для части генов функция установлена на основании корреляции экспрессии или гетерологичной экспрессии в *Arabidopsis*, а не на основе нокаутов непосредственно у *Tulipa*. Поэтому корректнее говорить о наиболее вероятной регуляторной сети, требующей дальнейшего функционального подтверждения.

Семейство **PEBP/FT** — центральный компонент регуляции цветения

Одним из наиболее важных достижений молекулярной биологии тюльпана стало изучение семейства **PHOSPHATIDYLETHANOLAMINE-BINDING PROTEIN (PEBP)**. У различных растений оно включает белки с противоположными функциями: **FT**-подобные белки могут способствовать цветению, тогда как **TFL1**-подобные представители способны поддерживать вегетативное состояние меристемы.

В исследовании Leeggangers и соавт. 2018 года первоначально были идентифицированы три **FT**-подобных гена тюльпана — **TgFT1**, **TgFT2** и **TgFT3** [5]. Функциональный анализ был проведён преимущественно путём гетерологичной экспрессии в *Arabidopsis thaliana*, поскольку стабильная трансформация тюльпана остаётся технически крайне затруднительной.

Результаты показали принципиальные функциональные различия между близкородственными белками. Эктопическая экспрессия **TgFT2** приводила к выраженному раннему цветению *Arabidopsis*, сопровождавшемуся уменьшением числа листьев и числа дней до цветения. Напротив, сверхэкспрессия **TgFT1** и **TgFT3** вызывала небольшую, но



статистически значимую задержку цветения. На основании этих результатов TgFT2 был предложен в качестве положительного регулятора и потенциального флоригена тюльпана [5].

Особенно интересным оказалось сравнение TgFT2 и TgFT3. Оба гена частично перекрываются по характеру экспрессии в тканях тюльпана, но их белковые продукты демонстрируют противоположную активность при экспрессии в *Arabidopsis*. Замена нескольких аминокислотных остатков в функционально значимых участках TgFT2 и TgFT3 приводила к изменению соответствующих фенотипов. Это показало, что небольшие изменения аминокислотной последовательности РЕВР-белков способны определять переход между активаторной и репрессорной функцией [5].

Первоначально TgFT2 рассматривался как наиболее вероятный флориген *T. gesneriana*. Однако исследование Bellinazzo и соавт. 2025 года существенно расширило представления о семействе РЕВР. Анализ доступных транскриптомных данных позволил идентифицировать уже **шесть FT-подобных копий** — **TgFT1–TgFT6**, а также **TgTFL1** и **TgMFT** [8].

В этом исследовании особое внимание было уделено **TgFT4**. Его экспрессия в меристематических тканях дочерних луковиц возрастала в периоды, связанные с переходом к цветению, и была в среднем выше у луковиц, способных сформировать цветок. На основании совокупности транскрипционных данных авторы предложили TgFT4 в качестве возможного основного флоригенного фактора, непосредственно продуцируемого в дочерней луковице. При этом роль TgFT2 не исключается [8].

Поэтому современную модель РЕВР-регуляции тюльпана уже нельзя ограничивать одним TgFT2. Более вероятно существование комплекса функционально дивергировавших FT-подобных белков, некоторые из которых активируют генеративный переход, другие могут тормозить его или участвовать в росте и формировании луковицы.

Размер дочерней луковицы и приобретение способности к цветению

Одной из специфических особенностей многолетних луковичных растений является зависимость генеративного развития от состояния и размера дочерней луковицы. В одном кластере *T. gesneriana* часть дочерних луковиц достигает размеров, достаточных для формирования цветочной почки, тогда как более мелкие остаются в вегетативном состоянии.

Транскриптомное сравнение этих двух типов луковиц показало, что общий профиль экспрессии на ранних этапах относительно сходен. Однако уже примерно через 10 недель после посадки у будущих цветущих луковиц сильнее представлены гены, связанные с клеточным циклом, организацией хромосом и делением клеток. У нецветущих луковиц, напротив, повышалась экспрессия генов, связанных со стрессовыми реакциями, метаболизмом активных форм кислорода и другими процессами, способными ограничивать интенсивное клеточное деление [8].

На стадии, когда в генеративно компетентных дочерних луковицах уже морфологически определялись примордии цветка, наблюдалась выраженная активация гомологов известных генов цветочной меристемы и идентичности органов: **TgFUL**, **TgLFY**, **TgPI**, **TgSEP2** и **TgSEP3**. Авторы описали транскрипционный переход между 24-й и 32-й неделями после



посадки, соответствующий формированию цветка [8].

Интересно, что различия между цветущими и нецветущими луковицами не сводились к абсолютному наличию или отсутствию основных генов цветения. Они носили преимущественно количественный характер. В нецветущих луковицах дольше или сильнее экспрессировались предполагаемые репрессоры **TgSVP** и **TgSOC1-like1**, тогда как **TgFD**, **TgFT4**, **TgSPL1** и **TgLFY** проявляли более раннюю либо повышенную экспрессию в луковицах, переходящих к генеративному развитию [8].

Эти результаты позволяют предположить, что способность тюльпана к цветению определяется не переключением единственного «гена цветения», а достижением определённого состояния меристемы и метаболического ресурса, на фоне которого изменяется баланс между активаторами и репрессорами генеративного развития.

MADS-box-гены в регуляции идентичности цветочных органов

После перехода апикальной меристемы к генеративному состоянию следующей задачей генетической программы является спецификация отдельных органов цветка. В этой системе центральное место занимают MADS-box-транскрипционные факторы.

Цветок тюльпана представляет особый интерес с точки зрения эволюционной генетики. В отличие от типичной организации цветка многих эвдикот, наружный и внутренний круги околоцветника тюльпана образованы морфологически сходными лепестковидными листочками околоцветника — тепалиями. Для объяснения этой особенности была предложена модифицированная ABC-модель.

Kanno и соавт. выделили у *T. gesneriana* три гена В-класса: два DEFICIENS-подобных гена **TGDEFA** и **TGDEFB** и GLOBOSA-подобный **TGGLO**. Все три экспрессировались не только во внутреннем круге околоцветника и тычинках, как ожидалось бы согласно классической ABC-модели, но также во внешнем круге тепалий. Этот результат обеспечил молекулярное подтверждение модифицированной ABC-модели тюльпана [9].

Согласно данной модели, распространение В-функции на первый круг цветка обуславливает лепестковидную идентичность как наружных, так и внутренних тепалий. Таким образом, необычная организация околоцветника тюльпана связана не с формированием совершенно новой генетической программы, а с расширением пространственной области активности консервативных MADS-box-регуляторов [9].

Дополнительное подтверждение роли В-класса было получено при исследовании группы сортов *viridiflora*. Hirai, Ochiai и Kanno сравнили обычные сорта с формами, имеющими зеленоватые, частично листовидные тепалии. В *viridiflora*-тюльпанах уровень экспрессии **TGDEFA** и **TGDEFB** оказался ниже, чем у нормальных сортов, тогда как экспрессия **TGGLO**, **TGSQA** и **TGSQB** существенно не изменялась [10].

Следовательно, снижение активности DEF-подобных генов коррелирует с частичной потерей лепестковидной идентичности тепалий. Авторы также обнаружили аминокислотные различия между вариантами **TGDEFA**/**TGDEFB** нормального и *viridiflora*-типа, однако причинная связь конкретных замен с фенотипом требует дополнительного функционального подтверждения [10].



Расширение семейства MADS-box и его участие в температурном ответе

С развитием транскриптомных технологий стало возможным перейти от анализа отдельных гомеотических генов к систематическому исследованию семейства MADS-box. Lu и соавт. идентифицировали в транскриптомных ресурсах *T. gesneriana* **32 MADS-box-гена**, обозначенных TgMADS1–TgMADS32 [11].

Филогенетический анализ позволил отнести их к различным функциональным группам, включая гены, связанные с развитием цветочных органов и регуляцией репродуктивного перехода. Экспрессионные исследования также показали реакцию части TgMADS на низкотемпературную обработку. В частности, изменения экспрессии были выявлены для нескольких представителей семейства, включая **TgMADS3, TgMADS15, TgMADS16 и TgMADS19**, что указывает на возможное пересечение температурно-зависимых и внутренних программ генеративного развития [11].

Однако данный результат необходимо интерпретировать осторожно. Изменение количества транскрипта в ответ на холод ещё не означает, что соответствующий ген непосредственно регулирует цветение. Для доказательства регуляторной функции необходимы нокаут, сверхэкспрессия, комплементационные эксперименты либо непосредственное установление мишеней транскрипционного фактора.

Современная модель молекулярной регуляции цветения *Tulipa*

Обобщение имеющихся данных позволяет представить регуляцию цветения тюльпана в виде нескольких взаимосвязанных уровней.

На первом уровне происходит интеграция температурного сигнала. Для *T. gesneriana* повышение температуры в конце весны способствует переходу апикальной меристемы к генеративному развитию. При этом изменяется соотношение активности предполагаемых репрессоров **TgTFL1** и **TgSOC1-like1** и активаторов, включая **TgSOC1-like2** [4].

На втором уровне в процесс включаются РЕБР-белки. **TgFT2** обладает выраженной способностью стимулировать цветение в гетерологичной системе, а последние исследования указывают на **TgFT4** как ещё одного сильного кандидата на роль флоригенного регулятора непосредственно в луковице. Одновременно TgFT1, TgFT3 и, вероятно, некоторые другие РЕБР-белки могут выполнять антагонистические либо связанные с развитием луковицы функции [5, 8].

Третий уровень связан с приобретением апикальной меристемой цветочной идентичности. В этот момент активируются **TGSQA, TgLfy, TgFUL** и другие регуляторы, после чего запускается программа формирования отдельных органов.

Четвёртый уровень представлен MADS-box-комплексами, определяющими идентичность tepalov, тычинок и плодolistиков. Расширенная экспрессия В-класса **TGDEFA/TGDEFB/TGGLO** в первом и втором кругах цветка лежит в основе формирования двух морфологически сходных кругов лепестковидных tepalov [9, 10].

Таким образом, генетическая программа цветения тюльпана может быть условно представлена последовательностью:

температурный сигнал → изменение баланса TgTFL1/TgSOC1-like → РЕБР/FT-сигнализация → активация TgLfy/TGSQA/TgFUL → MADS-box-комплексы → формирование органов цветка.



При этом такая схема является рабочей моделью. Между её компонентами пока не для всех генов доказаны прямые физические или транскрипционные взаимодействия.

Ограниченность данных по дикорастущим видам рода *Tulipa*

Несмотря на название рода *Tulipa*, современная молекулярная модель фактически построена преимущественно на исследованиях культурного *T. gesneriana*. Это принципиальное ограничение существующей литературы. Полученные закономерности нельзя автоматически считать универсальными для всех дикорастущих видов.

В последние годы генетические ресурсы рода расширяются за счёт секвенирования пластов дикорастущих видов. В частности, для центральноазиатских *T. alberti*, *T. kaufmanniana*, *T. greigii*, *T. dubia* и ряда других таксонов уже получены полные последовательности хлоропластных геномов, позволяющие уточнять филогенетические отношения внутри рода. Однако пластовые данные сами по себе практически не раскрывают ядерные регуляторные сети, контролирующие цветение.

Для понимания эволюции цветения необходимо сравнить экспрессию ортологов **FT/PEBP**, **TFL1**, **SOC1**, **SVP**, **LFY**, **SQUAMOSA/AP1**, **SEP**, **DEF** и **GLO** у видов из различных экологических групп. Особенно перспективны представители Центральной Азии, природные популяции которых существуют в существенно различающихся температурных, высотных и гидротермических условиях.

Такой подход позволит выяснить, определяется ли различие сроков цветения видов количественными изменениями активности консервативных генов или у отдельных эволюционных линий *Tulipa* возникли специфические регуляторные механизмы.

Перспективы молекулярно-генетических исследований

Следующий этап исследований рода *Tulipa* должен быть связан с переходом от описательной транскриптомики к функциональной генетике. RNA-seq позволил сформировать список кандидатов, однако причинная роль большинства генов ещё требует доказательства.

В первую очередь необходимы высококачественные ядерные геномные сборки для культурных и дикорастущих представителей рода. Крупный размер генома тюльпана долгое время являлся серьёзным ограничением, однако современные технологии длинных чтений и хромосомного скэффолдинга создают принципиально новые возможности для исследования структуры генов, промоторных областей, дупликаций и регуляторных последовательностей.

Не менее актуально развитие методов стабильной трансформации и редактирования генома. Именно получение линий с нарушенной функцией **TgFT2**, **TgFT4**, **TgTFL1**, **TgSOC1-like1/2**, **TgSVP** и отдельных MADS-box-генов позволит перейти от корреляции экспрессии к доказательству причинных функций. Авторы исследования PEBP-семейства 2025 года прямо подчёркивают, что окончательно подтвердить предложенные функции ряда белков смогут именно мутантные линии тюльпана [8].

Особое направление представляет изучение эпигенетического контроля. В настоящее время нет достаточных экспериментальных оснований утверждать, что у тюльпана действует механизм температурной памяти, аналогичный хорошо изученной эпигенетической



вернализации *Arabidopsis*. Поэтому анализ метилирования ДНК, модификаций гистонов и доступности хроматина у генов **TgFT**, **TgTFL1**, **TgSOC1**, **TgSVP** и **MADS-box** необходимо рассматривать как перспективную задачу, а не как уже установленный механизм.

Для дикорастущих видов оптимальным является комплексный подход, объединяющий фенологию природных популяций, контролируемые температурные эксперименты, RNA-seq, количественную PCR, сравнительную геномику и эпигеномику. Особенно информативным может стать сравнение близкородственных видов и популяций вдоль высотного градиента.

Заключение

Современные исследования показывают, что молекулярно-генетическая регуляция цветения *Tulipa* представляет собой многоуровневую систему, включающую восприятие температурных сигналов, изменение активности репрессоров и активаторов репродуктивного перехода, РЕБР/FT-сигнализацию, формирование идентичности цветочной меристемы и последующую активацию **MADS-box**-комплексов.

Одним из центральных регуляторных узлов является система **TgTFL1–TgSOC1-like1/TgSOC1-like2**, активность которой изменяется при температурно-индуцированном генеративном переходе. Семейство РЕБР оказалось функционально диверсифицированным: **TgFT2** обладает флоригенной активностью в гетерологичной системе, а **TgFT4** в современных исследованиях рассматривается как ещё один вероятный ключевой индуктор цветения непосредственно в дочерних луковицах.

После перехода меристемы к генеративному состоянию важную роль играют **TGSQA**, **TgLFY**, **TgFUL** и **MADS-box**-гены. Экспрессия **TGDEFA**, **TGDEFB** и **TGGLO** подтверждает модифицированную ABC-модель, объясняющую формирование двух кругов сходных петалоидных tepalов у тюльпана. Снижение активности DEF-подобных генов у *viridiflora*-сортотипов дополнительно подтверждает их участие в определении идентичности околоцветника.

Вместе с тем современная картина остаётся фрагментарной. Основные экспериментальные результаты получены на *T. gesneriana*, а функции значительной части генов определены по профилям экспрессии и исследованиям в гетерологичных системах. Молекулярная регуляция цветения дикорастущих видов Центральной Азии остаётся практически не раскрытой. Именно сравнительное исследование природных видов с использованием транскриптомики, функциональной генетики, геномики и эпигеномики может стать следующим принципиально важным этапом в изучении эволюции и адаптации рода *Tulipa*.

Литература

1. Kanno A., Saeki H., Kameya T., Saedler H., Theissen G. Heterotopic expression of class B floral homeotic genes supports a modified ABC model for tulip (*Tulipa gesneriana*) // *Plant Molecular Biology*. 2003. Vol. 52. P. 831–841. DOI: 10.1023/A:1025070827979.
2. Hirai M., Ochiai T., Kanno A. The expression of two DEFICIENS-like genes was reduced in the sepaloid tepals of *viridiflora* tulips // *Breeding Science*. 2010. Vol. 60, No. 2. P. 110–120. DOI: 10.1270/jsbbs.60.110.



3. Shahin A., van Kaauwen M.P.W., Esselink D., Bargsten J.W., van Tuyl J.M., Visser R.G.F., Arens P. Generation and analysis of expressed sequence tags in the extreme large genomes *Lilium* and *Tulipa* // *BMC Genomics*. 2012. Vol. 13. Article 640. DOI: 10.1186/1471-2164-13-640.
4. Moreno-Pachon N.M., Leeggangers H.A.C.F., Nijveen H., Severing E., Hilhorst H.W.M., Immink R.G.H. Elucidating and mining the *Tulipa* and *Lilium* transcriptomes // *Plant Molecular Biology*. 2016. Vol. 92. P. 249–261. DOI: 10.1007/s11103-016-0508-1.
5. Leeggangers H.A.C.F., Nijveen H., Bigas J.N., Hilhorst H.W.M., Immink R.G.H. Molecular regulation of temperature-dependent floral induction in *Tulipa gesneriana* // *Plant Physiology*. 2017. Vol. 173, No. 3. P. 1904–1919. DOI: 10.1104/pp.16.01758.
6. Leeggangers H.A.C.F., Rosilio-Brami T., Bigas-Nadal J., Rubin N., van Dijk A.D.J., Nunez de Caceres Gonzalez F.F., Saadon-Shitrit S., Nijveen H., Hilhorst H.W.M., Immink R.G.H., Zaccai M. *Tulipa gesneriana* and *Lilium longiflorum* PEBP genes and their putative roles in flowering time control // *Plant and Cell Physiology*. 2018. Vol. 59, No. 1. P. 90–106. DOI: 10.1093/pcp/pcx164.
7. Lu J., Qu L., Xing G., Liu Z., Lu X., Han X. Genome-Wide Identification and Expression Analysis of the MADS Gene Family in Tulips (*Tulipa gesneriana*) // *Genes*. 2023. Vol. 14, No. 10. Article 1974. DOI: 10.3390/genes14101974.
8. Bellinazzo F., Manders I., Heidemann B., Bolanos M.A., Stouten E., Busscher J., Abarca D., van der Wal F., Dornelas M.C., Angenent G.C., Proveniers M., Nijveen H., Immink R.G.H. Differential growth and flowering capacity of tulip bulbs and the potential involvement of PHOSPHATIDYLETHANOLAMINE-BINDING PROTEINS (PEBPs) // *Biology Direct*. 2025. Vol. 20. Article 29. DOI: 10.1186/s13062-025-00625-y.