

doi 10.18699/vjgb-26-86

Холодовая акклиматизация растений томата связана с дифференциальной экспрессией генов семейства *SILHC*, метаболизма каротиноидов и накопления/деградации хлорофиллов

М.А. Филюшин , А.В. Щенникова , Е.З. Кочиева 

Федеральный исследовательский центр «Фундаментальные основы биотехнологии» Российской академии наук, Москва, Россия

 michel7753@mail.ru

Аннотация. Растения томата (*Solanum lycopersicum* L.) чувствительны к воздействию холодового стресса, адаптационный ответ на который связан с клеточной осморегуляцией и снижением скорости фотосинтеза за счет нарушения работы антенн фотосистем I и II, включающих белки семейства Light-Harvesting Complex (LHC), связывающие хлорофиллы *a/b* и каротиноиды. В настоящей работе впервые проведен транскриптомный анализ дифференциальной экспрессии генов семейства *SILHC*, генов биосинтеза каротиноидов и абсцизовой кислоты (АБК), а также генов *ORANGE* и *STAY-GREEN*, связанных с синтезом и деградацией хлорофиллов, в динамике двух циклов (I и II) «холодовой стресс (12 ч) – восстановление (60 ч)». Для анализа использован сорт томата Отрадный. Показано, что за 12 ч до завершения периода восстановления второго цикла (II-48) в листьях растения значительно уменьшается количество хлорофиллов *a/b* и каротиноидов. Выявлено, что 12 ч холодового воздействия в обоих циклах (I-12, II-12) подавляют экспрессию большинства генов семейства *LHC*. В тех же точках обнаружено значимое повышение уровня транскриптов генов *NSY*, *CCD-like*, *LeNCED1* и *NCED6*, связанных с синтезом АБК. Определены гены, профиль экспрессии которых различается между первичным и повторным циклами холодового воздействия. На основании этих данных составлен список генов-кандидатов в маркеры памяти растений о холодовом стрессе: десять генов семейства *SILHC* (*Cab-1A*, *Cab-1D*, *CAB12*, *CAB5-LOC101257186*, *SEP2*, *OHP2-LOC101259223*, *OHP1* и *LIL3-2-LOC101247899*) и пять генов, ассоциированных с синтезом АБК (*VDE*, *CCD4*, *CCD-like*, *LeNCED1* и *NCED6*). Полученные результаты важны для определения и осмысления участия генов, связанных с фотосинтезом, в ответе на холодовой стресс и определении холодостойкости растений томата, и могут быть использованы в селекции холодостойких сортов.

Ключевые слова: *Solanum lycopersicum* L.; холодовой стресс; семейство белков LHC; хлорофилл *a/b*-связывающие белки; биосинтез каротиноидов; АБК; экспрессия генов

Для цитирования: Филюшин М.А., Щенникова А.В., Кочиева Е.З. Холодовая акклиматизация растений томата связана с дифференциальной экспрессией генов семейства *SILHC*, метаболизма каротиноидов и накопления/деградации хлорофиллов. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2026;30(6):843-853. doi 10.18699/vjgb-26-86

Финансирование. Работа выполнена при поддержке РНФ (грант № 24-16-00043, транскриптомный анализ) и Министерства науки и высшего образования РФ (получение и подготовка растений, биохимический анализ).

Cold acclimation of tomato plants is associated with differential expression of genes of the *SILHC* family, carotenoid metabolism, and chlorophyll accumulation/degradation

М.А. Filyushin , A.V. Shchennikova , E.Z. Kochieva 

Institute of Bioengineering, Research Center of Biotechnology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

 michel7753@mail.ru

Abstract. Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) is sensitive to cold stress. The plant's adaptive response to low temperatures is accompanied by cellular osmoregulation and a decrease in the rate of photosynthesis due to disruption of the antennae of photosystems I and II, including proteins of the light-harvesting complex (LHC) family that bind chlorophylls *a/b* and carotenoids. In this study, a transcriptome analysis of differential expression of *SILHC* family genes, carotenoid and abscisic acid (ABA) biosynthesis genes, as well as *ORANGE* and *STAY-GREEN* genes associated with chlorophyll accumulation and degradation, was performed for the first time during two cycles (I and II) of "cold stress (12 h) – recovery (60 h)". The tomato cultivar Otradnyi was used for the analysis. 12 h before the end of the recovery period of the second cycle (II-48), the content of chlorophylls *a/b* and carotenoids in plant leaves was shown to be significantly decreased. It was revealed that 12 h of cold exposure in both cycles (I-12, II-12) suppressed the expression

of most *LHC* family genes. At the same time points, a significant increase in the transcript levels of the *NSY*, *CCD-like*, *LeNCED1* and *NCED6* genes associated with ABA synthesis was detected. Genes, expression profile of which differed between the primary and repeated cycles of cold exposure, were identified. Based on these data, a list of candidate genes for cold stress memory markers in plants was compiled: 10 *SILHC* family genes (*Cab-1A*, *Cab-1D*, *CAB12*, *CAB5-LOC101257186*, *SEP2*, *OHP2-LOC101259223*, *OHP1* and *LIL3-2-LOC101247899*) and five genes associated with ABA synthesis (*VDE*, *CCD4*, *CCD-like*, *LeNCED1* and *NCED6*). The obtained results are important for identifying and understanding the involvement of photosynthesis-related genes in the response to cold stress and determining cold tolerance of tomato plants, and can be used in breeding cold-resistant varieties.

Key words: *Solanum lycopersicum* L.; cold stress; LHC protein family; chlorophyll *a/b*-binding proteins; carotenoid biosynthesis; ABA; gene expression

For citation: Filyushin M.A., Shchennikova A.V., Kochieva E.Z. Cold acclimation of tomato plants is associated with differential expression of genes of the *SILHC* family, carotenoid metabolism, and chlorophyll accumulation/degradation. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = *Vavilov J Genet Breed*. 2026;30(6):843-853. doi 10.18699/vjgb-26-86

Введение

Развитие растений зависит от окружающих факторов, экстремальные значения которых ограничивают выживание, продуктивность и географическое распространение растений. К числу таких факторов относится холодное воздействие, которое может принимать менее (охлаждение) и более (замерзание) неблагоприятные формы (Kidokoro et al., 2022). Не имея возможности избежать стресса, растения вынужденно адаптируются к стрессовым условиям, в том числе к низким температурам (Browse, Xin, 2001), что сопровождается физиологическими и молекулярно-генетическими изменениями (Ding et al., 2024). Первичный стресс может индуцировать эпигенетические модификации для более эффективной адаптации к его повторению, формируя стрессовую память (Villagómez-Aranda et al., 2022). Гены, по-разному экспрессирующиеся при первом и повторном стрессах, а также в восстановительные периоды между стрессовыми событиями, считаются маркерами стрессовой памяти (Friedrich et al., 2019; Bäurle, Trindade, 2020; Jacques et al., 2021; Aina et al., 2024).

Одна из значимых групп генов ответа на холодовой стресс связана с фотосинтезом, снижение скорости которого стимулирует клеточную осморегуляцию (Yamori et al., 2014). Последнее достигается закрытием устьиц под действием абсцизовой кислоты (АБК) (Sreenivasulu et al., 2012; Agurla et al., 2018), синтезируемой путем окислительного расщепления каротиноида 9'-*цис*-неоксантина (Nakashima, Yamaguchi-Shinozaki, 2013; Chen et al., 2020; Xu et al., 2023).

Замедление фотосинтеза под действием холодового стресса характеризуется нарушением захвата световой энергии светособирающими комплексами (антеннами) фотосистем I и II и переноса электронов в тилакоидах (Ashraf, Harris, 2013). В состав антенн входят белки семейства Light-Harvesting Complex (LHC), которые встраиваются в тилакоидную мембрану и нековалентно связываются с хлорофиллами *a* и/или *b*, изменяя их оптические свойства (Klimmek et al., 2006). Полученный набор разных форм хлорофиллов обеспечивает перенос энергии поглощенных квантов к реакционным центрам фотосистем (Li et al., 2025). Также белки LHC принимают участие в деградации хлорофиллов, взаимодействуя с белком STAY-GREEN (SGR) и ферментами катаболизма хлорофилла (CCE) (Pietrzykowska et al., 2014). В семейство LHC входят: хло-

рофилл *a/b*-связывающие белки (chlorophyll *a/b*-binding proteins, CAB или Lhca/b); белок psbS фотосистемы II; белки, подобные светособирающим (Light-Harvesting-like, LIL, включают также светоиндуцируемые белки (Light-Inducible proteins, ELIP), односпиральные белки (One-Helix proteins, OHP), стресс-усиленные белки (Stress-Enhanced proteins, SEP)); феррохелатазы (FC или FeCh) (Jansson, 1999; Klimmek et al., 2006).

Помимо белков LHC и хлорофиллов *a/b*, антенные комплексы включают каротиноиды (β -каротин, ксантофиллы лютеинового и виолаксантинового циклов), которые участвуют в захвате квантов света в спектральных диапазонах, слабо поглощаемых хлорофиллами, с последующей передачей энергии возбуждения на молекулы хлорофиллов (Li et al., 2025). Кроме того, каротиноиды (преимущественно виолаксантин, антероксантин и зеаксантин) защищают фотосинтетический аппарат от излишков энергии возбуждения и предотвращают его разрушение с помощью нейтрализации синглетного кислорода и триплетного хлорофилла (Li et al., 2025).

Важная роль в регуляции содержания хлорофиллов и каротиноидов в зеленых тканях растения принадлежит белку ORANGE (OR). К примеру, уровень экспрессии генов *SIOR* и *SIOR-like* в стеблях и листьях томата *Solanum lycopersicum* L. положительно связывают с количеством хлорофиллов и каротиноидов в клетках листьев (Gao et al., 2025). Однако сверхэкспрессия гена *OR* у модельного вида *Arabidopsis thaliana* L. подавляет биосинтез хлорофиллов и развитие тилакоидных мембран (Тее, 2019).

Семейство генов *LHC* идентифицировано у разных видов растений, включая *A. thaliana* (30, 32 или 34 гена), тополь *Populus* spp. (36 или 39), хлопчатник *Gossypium hirsutum* L. (86), яблоню *Malus* $\times$ *domestica* Borkh. (27 или 42) (Klimmek et al., 2006; Zhao et al., 2020; Zhang et al., 2021; Lan et al., 2022).

Растения важной овощной культуры – томата *S. lycopersicum* – очень чувствительны к температурам ниже 12 °C (Mesa et al., 2022), и в Российской Федерации на большей территории выращиваются преимущественно в закрытом грунте из-за риска резких перепадов температур, весенних возвратных холодов или заморозков. В ходе формирования стрессоустойчивости существенным изменениям подвергаются различные фотосинтетические параметры, в том числе экспрессия фотосинтетических

белков (Neilson et al., 2011; Soualiou et al., 2023), поэтому изучение генов *LHC* томата имеет перспективу для использования получаемых данных в селекции новых сортов.

Число генов *S. lycopersicum* семейства *LHC*, как и в случае других видов растений, точно не определено и зависит от конкретного исследования – 40 (Lan et al., 2022) или 39 (Meng et al., 2025). Большинство *LHC* генов содержат в промоторах стресс-ассоциированные *цис*-регуляторные элементы; данные гены дифференциально экспрессируются в ответ на засуху, холодовой и солевой стрессы и могут играть важную роль во многих биологических процессах. Показано, что они регулируются циркадными ритмами (Piechulla et al., 1998; Lan et al., 2022; Meng et al., 2025). Уровень транскриптов генов *SILHC* повышается при адаптации растений к солевому стрессу (Ikuyinminu et al., 2023) и положительно связан со скоростью фотосинтеза (Yan et al., 2023).

Целью настоящей работы стал транскриптомный анализ изменения экспрессии генов *LHC*, генов пути биосинтеза каротиноидов, а также генов, связанных с синтезом в хлоропластах каротиноидов и хлорофиллов, образованием АБК и деградацией хлорофиллов, в листьях растений томата холодостойкого сорта Отрадный в ответ на два цикла «холодовой стресс – послестрессовое восстановление». Полученные результаты важны для определения и осмысления участия генов, связанных с фотосинтезом, в ответе на холодовой стресс и определении холодостойкости растений томата, с возможной идентификацией среди этих генов маркеров памяти о холодовом стрессе.

Материалы и методы

Для исследования использовали растения томата *S. lycopersicum* холодостойкого сорта Отрадный (код 8006741, <https://gossortrf.ru/registry/>) селекции Федерального науч-

ного центра овощеводства (ФНЦО, Московская область). Сорт раннеспелый и устойчивый к солевому стрессу (Филюшин и др., 2025; данные оригинаторов).

Из семян томата сорта Отрадный урожая 2024 г. были получены проростки в стадии 5–7-го листа (день/ночь – 16 ч/8 ч, 23 °C/18 °C; темновая фаза 23:00–7:00; поток ФАР 190 мкМ/(м²·с)). Проростки были подвергнуты двум циклам воздействия холодового стресса (контрольные проростки росли в нормальных условиях, 23 °C). Каждый цикл включал 12 ч инкубации при 3 °C (20:00–8:00) (I-12 и II-12) с последующим послестрессовым восстановительным периодом (фаза памяти) в течение 60 ч в нормальных условиях (рис. 1). Циклы следовали непрерывно друг за другом и вместе заняли 144 ч (12+60+12+60).

Применение двухциклового воздействия было обусловлено тем, что признаком генов-маркеров стрессовой памяти считается разное изменение их экспрессии между первым и повторным циклами стрессового воздействия (Friedrich et al., 2019; Bäurle, Trindade, 2020; Jacques et al., 2021; Aina et al., 2024). То есть если динамика экспрессии анализируемых нами генов в двухциклового стрессе покажет существенные межцикловые различия, такие гены могут стать кандидатами в маркеры стрессовой памяти. Мы применили длительный период восстановления (60 ч), так как одной из особенностей генов-маркеров стрессовой памяти считается то, что их экспрессия в восстановительный период долгое время (больше суток) не возвращается к норме (Friedrich et al., 2019; Bäurle, Trindade, 2020; Jacques et al., 2021; Aina et al., 2024).

На протяжении двух циклов эксперимента (в сумме 144 ч) не наблюдалось видимых отличий опытных растений от контрольных. Не зафиксировано каких-либо признаков увядания листьев опытных растений в ответ на холодовой стресс обоих циклов (видимо, в связи с

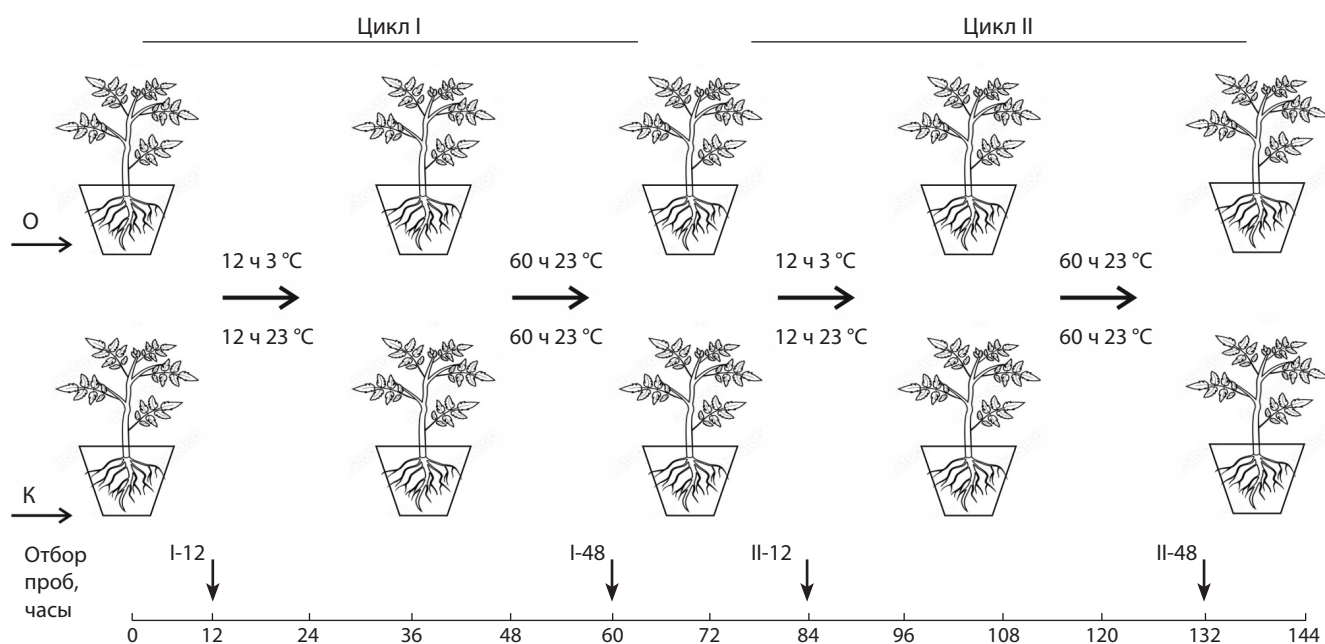


Рис. 1. Схема двухциклового (I, II) эксперимента по воздействию холодового стресса и послестрессового восстановления на растения томата сорта Отрадный.

холодостойкостью сорта Отрадный). Также не отмечено значимых различий в высоте растений и количестве и размере листьев как между контролем и опытом, так и внутри контроля/опыта между двумя циклами.

В конце холодового воздействия (12 ч, 8:00) и через 48 ч восстановления (8:00) первого (I) и второго (II) циклов с опытных и контрольных растений были собраны пробы листьев. В восстановительном периоде (60 ч) была выбрана точка 48 ч (I-48 и II-48), за 12 ч до завершения восстановительного периода после стресса, для того чтобы отбор проб в случае и стресса, и восстановления проходил в одно и то же время суток (8:00). Это связано с тем, что экспрессия целевых генов фотосинтеза находится под влиянием циркадных ритмов (Piechulla et al., 1998; Meng et al., 2025). Такое согласование по времени суток в сочетании с использованием для нормализации контроля, параллельно инкубируемого в нормальных условиях, позволило наиболее корректно интерпретировать получаемые биохимические и транскриптомные данные.

В пробах было определено содержание хлорофиллов *a/b* и каротиноидов (два биологических и три аналитических повтора); один биологический повтор – пул листьев двух независимых растений для каждой точки измерения. Концентрацию хлорофиллов *a* и *b* (мг/г сырой массы (СМ)) и каротиноидов (сумма) определяли в хлороформ-метанольных (3:1, v/v) экстрактах согласно (Efremov et al., 2020), с регистрацией спектров поглощения на спектрофотометре Eppendorf BioSpectrometer® basic (Eppendorf, Германия). Для вычисления концентраций пигментов (мкг/мл) использовали нижеприведенные формулы:

$$\begin{aligned} \text{Хлорофилл } a \text{ (Chla)} &= 11.47 \times (A_{666} - A_{750}) - 2 \times (A_{648} - A_{750}), \\ \text{Хлорофилл } b \text{ (Chlb)} &= 21.85 \times (A_{648} - A_{750}) - 4.53 \times (A_{666} - A_{750}), \end{aligned}$$

$$\text{Сумма каротиноидов} = [1000 \times (A_{480} - A_{750}) - 1.33 \times \text{Chla} - 23.93 \times \text{Chlb}] / 202,$$

где A_{666} , A_{648} , A_{750} и A_{480} – значения поглощения на указанных длинах волн.

Значимость ($p < 0.05$) различий между значениями определяли с помощью Two-way ANOVA (“multiple comparisons, corrected with Bonferroni test”) в GraphPad Prism v. 8 (GraphPad Software Inc., США; <https://www.graphpad.com/scientific-software/prism/>).

Из тех же проб листьев для транскриптомного анализа были выделены препараты суммарной РНК (RNeasy Plant Mini Kit, Qiagen, США), на основе которых получены библиотеки мРНК (NEBNext® mRNA Library Prep Reagent Set for Illumina; New England BioLabs, США) с последующим их секвенированием на платформе Illumina HiSeq2500 (Illumina Inc., США). Кодирующие последовательности собирали на основе полученных прочтений с использованием Trinity v3.5.13 (<https://github.com/trinityrnaseq/trinityrnaseq/wiki>) и TransDecoder v5.1.0 (<https://github.com/TransDecoder/TransDecoder>) и затем аннотировали с помощью NCBI-Blast (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). Относительные уровни транскриптов оценивали как RPKM (количество прочтений на 1 кб транскриптов на миллион картированных прочтений).

Гены, дифференциально экспрессирующиеся (ДЭГ) в контроле и опыте в двух циклах в конце стресса (I-12, II-12) и периода восстановления (I-48, II-48), определяли с использованием метода DESeq2 (Love et al., 2014). Различия в уровне транскриптов считались достоверными, если изменение экспрессии было ≥ 2 (абсолютное значение $\log_2\text{FoldChange [FC]} \geq 1$; p_{adj} (P-value adjusted, или false discovery rate) < 0.05). Далее по аннотации проводили поиск генов суперсемейства *LHC* томата, генов пути метаболизма каротиноидов, а также генов *OR*, *OR-like* и *SGR* как среди первичного списка генов, так и среди списка ДЭГ. Изменения профилей экспрессии генов в процессе эксперимента визуализировали с помощью тепловых карт (Excel).

Результаты

В данной работе на примере холодостойкого сорта томата Отрадный было изучено влияние двух циклов (I, II) «холодовой стресс – восстановление» на содержание метаболитов и экспрессию генов, связанных с фотосинтезом, в листьях. В двух точках каждого цикла с опытных растений были отобраны пробы листьев (параллельно с контролем): конец 12-часового стресса (I-12, II-12); за 12 ч до завершения 60-часового восстановления (I-48, II-48).

В пробах листьев было измерено содержание хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов (сумма). В точке I-48 и в контроле, и в опыте полученные значения оказались значительно ниже, чем в трех остальных точках (II-48, I-12 и II-12). Некоторое исключение составили каротиноиды, содержание которых в точке I-48 отличалось от I-12, но не от II-12, однако было сходно между контролем и опытом (рис. 2). В конце восстановительного периода второго цикла (II-48) в опыте наблюдалось значимое снижение количества всех анализируемых пигментов (см. рис. 2).

Те же листовые пробы были использованы для получения транскриптомов с последующим анализом динамики экспрессии генов, связанных с фотосинтезом. Для этого был составлен список генов интереса с учетом аннотации транскриптомов, данных SolGenomics, включая исследования (Lan et al., 2022; Meng et al., 2025), и NCBI (см. таблицу). В первом исследовании у томата выявлено 24 гена *Lhca/b*, 10 генов *Lil*, один *Psbs* и пять *FCII* (Lan et al., 2022). Во второй публикации говорится о 29 генах *Lhca/b*, семи *Lil*, одном *Psbs* и двух *FCII* (Meng et al., 2025). В дальнейшем мы опирались на данные NCBI, где текущая версия генома томата датируется 03.09.2024, в отличие от SolGenomics (09.2019).

По данным NCBI, семейство *LHC* томата включает 43 гена (29 – *Lhca/b*, 10 – *Lil*, 1 – *psbS*, 3 – *FCII*) (см. таблицу). Также из генома томата извлечены идентификационные сведения о 18 генах пути биосинтеза каротиноидов, 8 генах деоксигеназ, катализирующих переработку каротиноидов в фитогормоны стриголактоны (СГЛ) и АБК, 2 гомологичных генах *OR* (синтез хлорофиллов и каротиноидов в хлоропластах) и 3 гомологичных генах *SGR* (деградация хлорофиллов) (см. таблицу).

Полученные транскриптомные данные были использованы для оценки изменения экспрессии выбранных нами

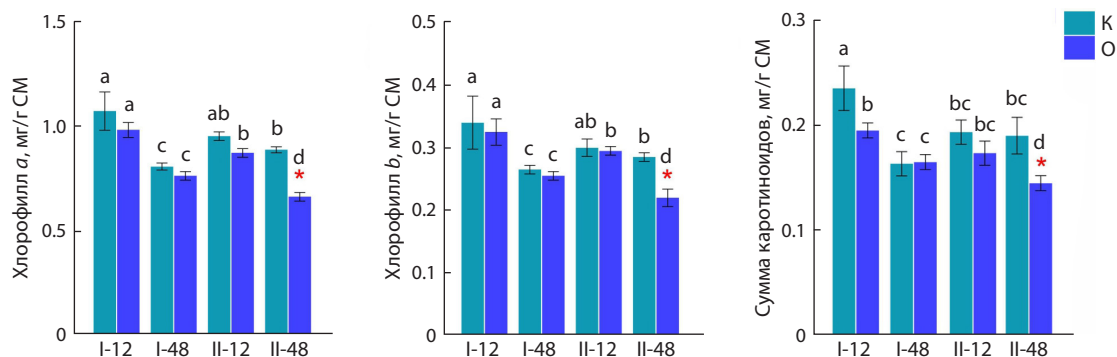


Рис. 2. Динамика содержания хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов в листьях растений томата сорта Отрадный в ответ на холодовой стресс и восстановление.

В каждом из двух циклов воздействия (I, II) измерения проведены в конце стрессового воздействия (I-12, II-12) и через 48 ч восстановительного периода (I-48, II-48). Значение ^{a-d} $p < 0.05$ – для статистически значимых различий между опытом (O) и контролем (K) в каждой из точек; красной звездочкой дополнительно указано существенное различие между опытом и контролем в точке II-48.

генов (см. таблицу) в листьях томата в процессе двух циклов воздействия холодового стресса (рис. 3 и 4).

В обоих циклах стресса после 12 ч холодового воздействия (I-12, II-12) статистически значимо снизилась (≥ 2 раз) экспрессия генов *Lhca/b*. Исключение составили гены *CAB7-LOC101246628* (I-12, II-12) и *CAB5-LOC101257186* (II-12), уровень транскриптов которых тоже снижался в обеих точках, однако не так значительно (< 2 раз). К завершению восстановительного периода обоих циклов (I-48, II-48) экспрессия генов *Lhca/b* вернулась к контрольным значениям, за исключением повышенного уровня транскриптов *Cab-1D*, *CAB12* и *CAB5-LOC101257186* (I-48) (см. рис. 3).

В случае остальных групп генов семейства *LHC* было показано значительное увеличение экспрессии обоих генов *ELIP* и одной из феррохелатаз (*LOC101263738*) к концу стресса (I-12, II-12). При восстановлении повышенное значение сохраняется (I-48) или возвращается к контролю (II-48). Экспрессия двух генов *LIL3* (*LOC101260362*, *LOC101248227*) и генов *psbS* и *OHPI*, напротив, снижается в ответ на стресс (I-12, II-12) и при восстановлении возвращается к контролю (I-48, II-48; кроме индукции *OHPI* в I-48). Оставшиеся гены не показали значимых изменений экспрессии на протяжении двух циклов стресса-восстановления, за исключением *SEP2* (активация, II-12) и одного из *LIL3-2-LOC101247899* (активация, II-48) (см. рис. 3).

Ранее были сформулированы признаки маркера стрессовой памяти, а именно: маркерами памяти считаются гены, экспрессия которых по-разному изменяется в ответ на первое и повторное стрессовые воздействия, сопровождаемые восстановительным периодом (Friedrich et al., 2019; Bäurle, Trindade, 2020; Jacques et al., 2021). Исходя из этого к таким маркерам можно отнести гены *Cab-1A*, *Cab-1D*, *CAB12*, *CAB5-LOC101257186*, *ELIP*, *SEP2*, *OHPI-2-LOC101259223*, *OHPI* и *LIL3-2-LOC101247899*, динамика экспрессии каждого из которых имела межцикловые различия (см. рис. 3).

Помимо генов семейства *LHC*, был проведен транскриптомный анализ генов биосинтеза каротиноидов. Анализ

динамики экспрессии генов биосинтеза каротиноидов показал отсутствие значимой реакции на оба цикла «холод – восстановление» генов всех трех фитоинсинтаз (*PSY1–3*), одного из двух *PDS-LOC544073*, *CRTISO*, *Z-ISO*, *ZDS* и *LCY1* (см. рис. 4). Второй *PDS-LOC101244544*, *CrtL-e-1*, *LcyB*, *D27*, *CrtR-b1* и один из двух генов *ZEP* показали одинаковую динамику экспрессии: снижение (I-12, II-12) и возврат к контролю (I-48, II-48). Экспрессия второго гена *ZEP* имела похожую динамику, кроме менее значимого снижения в точке I-12. Уровень транскриптов гена *CrtR-b2*, напротив, снижался после восстановительных периодов (I-48, II-48). Отдельно отметим два гена: неоксантинсинтазы (*NSY*), экспрессия которого значительно повысилась в ответ на холод (I-12, II-12) и вернулась к контролю после восстановительного периода (I-48, II-48), и виолаксантиндеэпоксидазы (*VDE*), уровень транскриптов которого в первом цикле стресса снизился (I-12) и затем поднялся (I-48), а во втором цикле не отличался от контроля (см. рис. 4).

Среди генов, кодирующих ферменты (диоксигеназы) пути преобразования каротиноидов в фитогормоны (СТЛ, АБК), *CCD7* и *LeCCD1A* не показали значимой реакции на два цикла «холод – восстановление». Гены *CCD4* и *NCED6* отличались от контроля только снижением уровня транскриптов в точках II-12 и II-48 соответственно. Экспрессия генов *LeCCD1B* и *NCED2* демонстрировала соответственно значительное уменьшение и повышение после стресса (I-12, II-12). Гены *CCD-like* и *LeNCED1* имели уровень транскриптов существенно выше контрольного, кроме точек I-48 и II-48 соответственно (см. рис. 4).

Из генов, связанных с синтезом и деградацией хлорофиллов, два (*OR-like*, *SGR-like*) не показали отличий от контроля, два (*OR*, *SGR*) имели значимо пониженный уровень транскриптов после стресса (I-12, II-12) и один (*SGR1*) – повышенный уровень в тех же точках (I-12, II-12) (см. рис. 4).

С учетом признаков маркера памяти о стрессе (Friedrich et al., 2019; Bäurle, Trindade, 2020; Jacques et al., 2021) можно выделить гены *VDE*, *CCD4*, *CCD-like*, *LeNCED1* и *NCED6* (см. рис. 4).

Список анализируемых в работе генов

Суперсемейство <i>LHC</i>		
Solyc gene ID ¹	NCBI gene ID ²	Аннотация белкового продукта гена (NCBI)
02g070940	LOC101264784	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> Cab-1B (CAB1B)
02g070950		
02g070970		
02g071010		
02g071030		
02g070990	LOC101266182	CAB1B гомолог, 100 % покрытие, идентичность 99.25 %
02g070980	LOC104645884	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> Cab-1A (Cab-1A)
02g071000	LOC104645883	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> 1D (Cab-1D)
03g005760	LOC101267774	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> 1-подобный
03g005770	LOC101245729	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i>
03g005780	LOC108491835	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> Cab-3C (Cab-3C)
12g006140	LOC543976	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> 5, хлоропластный (CAB5)
07g063600	LOC101268123	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> 13, хлоропластный
12g011450	LOC101243766	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> 13, хлоропластный (CAB13)
09g014520	LOC101249002	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> CP29.1, хлоропластный
06g063370	LOC101266527	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> Cab9 (CAB9)
01g105030	LOC101256629	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> CP24 10A, хлоропластный (CAB-10A)
04g082930	LOC101246628	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> 7, хлоропластный
04g082920		
01g105050	LOC101256131	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> CP24 10B, хлоропластный (LHCP)
05g056050	LOC101253380	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> 6A, хлоропластный
05g056070	LOC544310	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> , предшественник (CAB6A)
10g006230	LOC101264376	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> 7, хлоропластный (CAB7)
10g007690	LOC101253628	Тип III. Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> (CAB-8)
12g011280	LOC101265617	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> 8, хлоропластный
03g115900	LOC101268669	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> CAB11 (CAB11)
06g069730	LOC101256006	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> Cab12 (CAB12)
–	LOC101265886	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> 1C, хлоропластный
–	LOC101263969	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i>
–	LOC101268491	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> 3C, хлоропластный
–	LOC543975	Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> , предшественник (CAB4)
11g042640	LOC101267576	Не охарактеризован (CAB-like)
07g022900	LOC101257186	Фотосистема I. Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> 5, хлоропластный
12g009200	LOC101252151	Фотосистема I. Белок, связывающий хлорофилл <i>a/b</i> 6, хлоропластный
09g082690	LOC101257109	Ранний светоиндуцируемый белок (ELIP)
09g082700	LOC138337022	ELIP гомолог, 97 % покрытие, идентичность 84.74 %
01g107660	LOC101252927	Стресс-индуцируемый белок 1
04g053130	LOC101250395	Стресс-индуцируемый белок 2, хлоропластный
12g056620	LOC101259223	Белок ОНР2, подобный светособирающему комплексу, хлоропластный
04g071930	LOC101253996	Белок ОНР2, подобный светособирающему комплексу, хлоропластный
03g094000	LOC101247899	Белок 3 изотип 2, подобный светособирающему комплексу, хлоропластный
08g007180	LOC101260362	Белок 3 изотип 1, подобный светособирающему комплексу, хлоропластный
08g077880	LOC101248227	Белок 3 изотип 2, подобный светособирающему комплексу, хлоропластный
09g011010	LOC101262449	Белок ОНР1, подобный светособирающему комплексу, хлоропластный
05g018650	LOC101247019	Феррохелатаза-2, хлоропластный белок
10g084140	LOC101248153	Феррохелатаза-2, хлоропластный белок
08g065480	LOC101263738	Феррохелатаза-2, хлоропластный белок
06g060340	LOC101260830	Субъединица S фотосистемы II (psbS)

Таблица (окончание)

Метаболизм каротиноидов		
Аннотация белкового продукта гена (NCBI)	NCBI gene ID	Функциональная активность белкового продукта
Фитоинсинтаза 1, хлоропластная (Psy1)	LOC543988	Синтез каротиноидов (ElShamey et al., 2025)
Фитоинсинтаза 2, хлоропластная (PSY2)	LOC543964	
Фитоинсинтаза 3	LOC101267734	
Фитоиндесатураза (pds)	LOC544073	
15- <i>cis</i> -фитоиндесатураза, хлоропластная /хромопластная	LOC101244544	
Проликопинизомераза, хлоропластная (CRTISO)	LOC101267857	
15- <i>cis</i> -ζ-каротинизомераза (Z-ISO)	LOC101253762	
ζ-каротиндесатураза (zds)	LOC543629	
Ликопин-ε-циклаза (CrtL-e-1)	LOC544129	
Ликопин-β-циклаза, хлоропластная	LOC101267662	
Ликопин-β-циклаза (LCY1)	LOC544104	
Ликопин-β-циклаза, хромопластная (NSY) = неоксантинсинтаза, хлоропластная	LOC543649	
В-каротинизомераза D27, хлоропластная	LOC101266539	
В-каротингидроксилаза (CrtR-b1)	LOC544133	
В-каротингидроксилаза (CrtR-b2)	LOC544297	
Зеаксантинэпоксидаза, хлоропластная	LOC101252420	
Зеаксантинэпоксидаза, хлоропластная (ZEP)	LOC544162	
Виолаксантиндеэпоксидаза (VDE)	LOC543696	
Каротиноид-расщепляющая диоксигеназа 7 (CCD7)	LOC100313501	Синтез СГЛ и АБК (ElShamey et al., 2025)
Каротиноид-расщепляющая диоксигеназа 4, хлоропластная	LOC101250535	
Каротиноид-расщепляющая диоксигеназа 1A (LeCCD1A)	LOC543935	
Каротиноид-расщепляющая диоксигеназа 1B (LeCCD1B)	LOC544269	
Каротиноид-9,10(9',10')-расщепляющая диоксигеназа	LOC101255364	
NCED1 9- <i>cis</i> -эпоксикаротиноид-диоксигеназа (LeNCED1)	LOC544163	
NCED2 9- <i>cis</i> -эпоксикаротиноид-диоксигеназа 2	LOC100316877	
9- <i>cis</i> -эпоксикаротиноид-диоксигеназа NCED6, хлоропластная	LOC101246826	
Синтез хлорофиллов и каротиноидов в хлоропластах		
Аннотация белкового продукта гена (NCBI)	NCBI gene ID	Функциональная активность белкового продукта
Белок, подобный ORANGE	LOC101244466	Негативно регулируют биосинтез хлорофиллов, развитие тилакоидных мембран и экспрессию генов <i>ELIP</i> у <i>A. thaliana</i> (Tee, 2019). Позитивно влияют на рост и стрессоустойчивость растений томата (Gao et al., 2025)
Белок ORANGE-LIKE, хлоропластный	LOC101247247	
Деградация хлорофиллов		
Аннотация белкового продукта гена (NCBI)	NCBI gene ID	Функциональная активность белкового продукта
G белок STAY-GREEN	LOC101260158	Взаимодействуют с белками LHC и ферментами катаболизма хлорофилла (Pietrzykowska et al., 2014)
STAY-GREEN гомолог, хлоропластный	LOC101258237	
Индуклируемый старением хлоропластов белок stay-green 1 (SGR1)	LOC778212	

¹ Current Tomato Genome version SL4.0 and Annotation ITAG4.0 от 09.2019 (https://www.solgenomics.net/organism/Solanum_lycopersicum/genome), с использованием данных исследований (Lan et al., 2022; Meng et al., 2025).
² SLM_r2.1 (GCF_036512215.1), сборка и аннотация генома томата от 03.09.2024 (обновления 10.2024–09.2025; https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCF_036512215.1/).

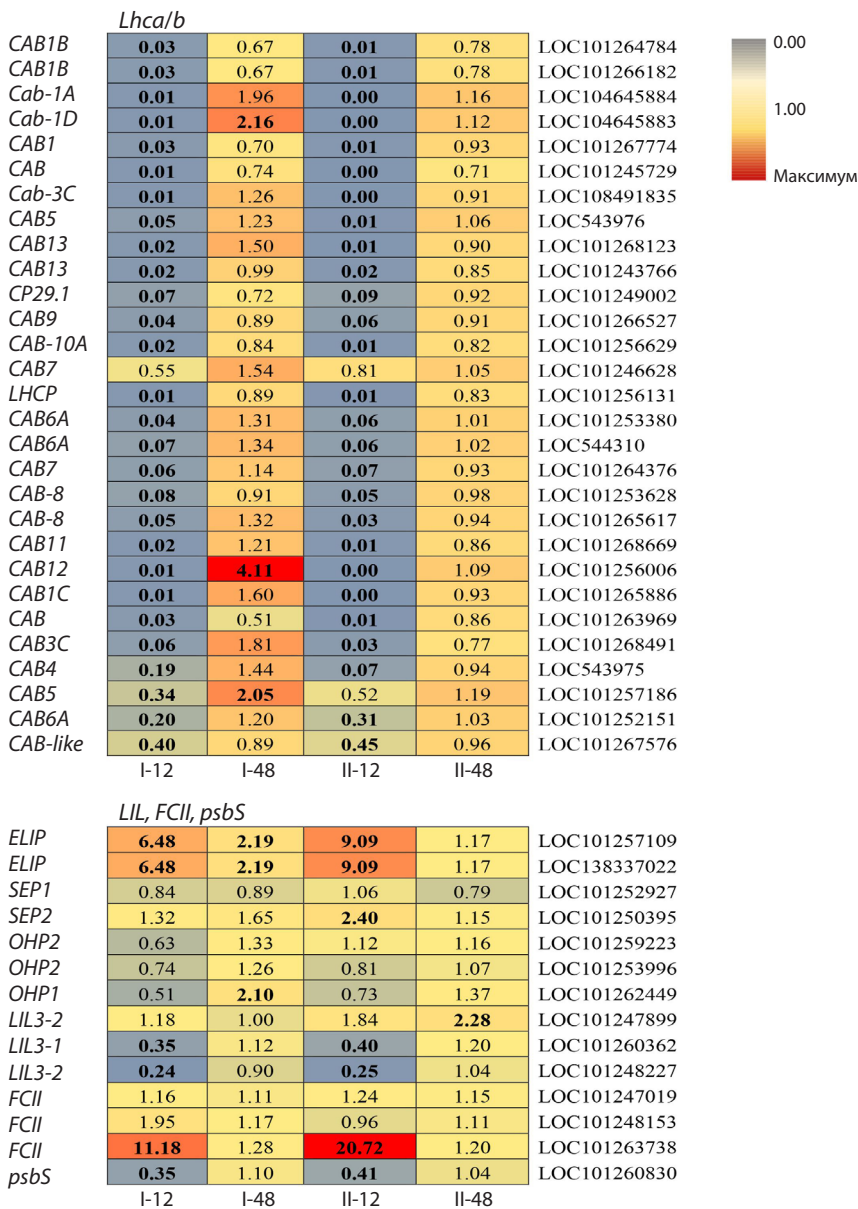


Рис. 3. Тепловая карта изменения экспрессии генов суперсемейства *LHC* в листьях растения томата сорта Отрадный (*S. lycopersicum*) в ответ на два цикла (I, II) «холодовое воздействие – восстановление», построенная по полученным нами транскриптомным данным для точек I-12, II-12 (конец стресса) и I-48, II-48 (восстановительный период).

Здесь и на рис. 4: в ячейках приведены значения RPKM, округленные до второго знака после запятой; статистически значимые отличия от контроля (принятого за 1.00) выделены полужирным шрифтом. Градиент окраски ячеек соответствует снижению (оттенки серого) или повышению (оттенки красного) уровня экспрессии генов в сравнении с контролем (1.00, желтая окраска).

Обсуждение

Адаптационная реакция растения на воздействие холода тесно связана с клеточной осморегуляцией, осуществляемой путем закрытия устьиц под действием АБК (Sreenivasulu et al., 2012; Agurla et al., 2018). Предшественником АБК служит 9'-цис-неоксантин, и ее повышенный синтез в ответ на стресс может сопровождаться снижением содержания важных для фотосинтеза ксантофиллов виолаксантинового цикла, что приводит к снижению скорости фотосинтеза (Nakashima, Yamaguchi-Shinozaki, 2013; Yamori et al., 2014; Chen et al., 2020; Xu et al., 2023). При

этом нарушается работа антенн фотосистем I и II (Ashraf, Harris, 2013), которые включают белки семейства LHC, связывающие хлорофиллы *a/b* и каротиноиды (Klimmek et al., 2006; Li et al., 2025). Изучение генов *LHC*, таким образом, важно для осмысления их роли в ответе на холододовый стресс и определения холодостойкости растений. Поскольку имеющиеся сведения о генах *S. lycopersicum LHC* разнятся (Lan et al., 2022; Meng et al., 2025), первым этапом работы стала идентификация генов этого семейства с использованием упомянутых публикаций и сведений генбанков (SolGenomics и NCBI). Полученные нами ре-

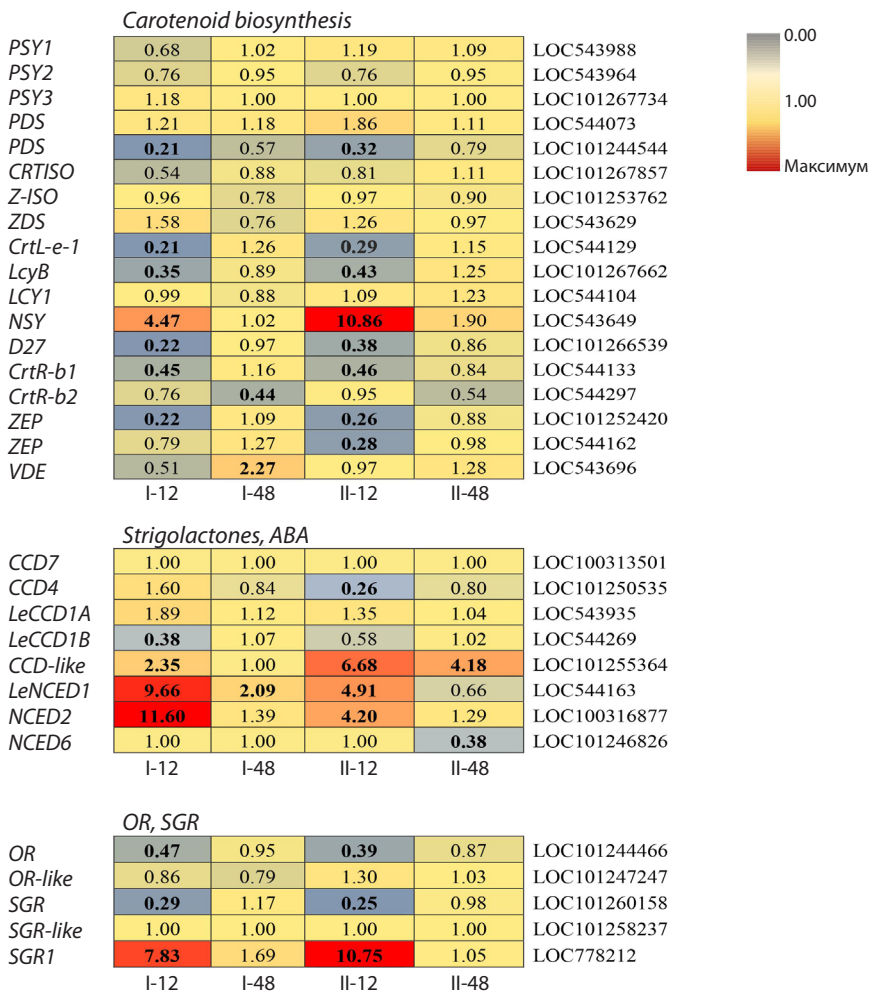


Рис. 4. Тепловая карта изменения экспрессии генов биосинтеза каротиноидов, СГЛ и АБК, а также генов *OR* и *SGR* в листьях растения томата сорта Отрадный в ответ на два цикла (I, II) «холодовое воздействие – восстановление». Построено по полученным нами транскриптомным данным для точек I-12, II-12 (конец стресса) и I-48, II-48 (восстановительный период).

зультаты отличаются как по количеству, так и по составу семейства *LHC* (см. таблицу) от исследований (Lan et al., 2022; Meng et al., 2025), задействовавших только базу SolGenomics. Наши данные представляются нам наиболее достоверными, поскольку верифицированы в базе NCBI, где представлена самая последняя на сегодня версия генома *S. lycopersicum* (от 2024 г. vs. 2019 г. в SolGenomics). С учетом участия в фотосинтезе каротиноидов, в список целевых генов были также включены известные гены пути метаболизма каротиноидов (ElShamey et al., 2025) и гены *SGR* и *OR*, связанные с деградацией хлорофиллов (Pietrzykowska et al., 2014) и синтезом хлорофиллов/каротиноидов (Tee, 2019; Gao et al., 2025) соответственно (см. таблицу).

Выбрав для исследования холодостойкий сорт Отрадный, мы провели два последовательных цикла «холод – восстановление» (I, II), каждый из которых включал 12-часовое охлаждение (3 °C) с последующей 60-часовой инкубацией в нормальных условиях (см. рис. 1). Поскольку уровень транскриптов генов *LHC* регулируется

циркадными ритмами (Piechulla et al., 1998; Meng et al., 2025), мы использовали параллельно выращиваемые при нормальной температуре (23 °C) контрольные растения, снимая показания в аналогичных опыту точках.

Измерение содержания хлорофиллов *a/b* и каротиноидов в листьях, собранных в конце 12-часового стресса (I-12, II-12) и в период восстановления (I-48, II-48), показало, что количество всех анализируемых пигментов значительно уменьшилось, но только при завершении второго цикла (II-48) (см. рис. 2). Это позволяет предполагать более эффективный ответ растения на повторный холодовой стресс за счет возможного снижения скорости фотосинтеза и усиления осморегуляции в соответствии с исследованиями (Sreenivasulu et al., 2012; Agurla et al., 2018). То есть в первом цикле в растениях могло произойти запоминание стресса, которое прослеживается в транскриптомных данных.

Из тех же листьев томата были получены транскриптомные, а затем проведен анализ изменения экспрессии целевых генов (см. таблицу): семейства *LHC*, метаболизма

каротиноидов, а также *SGR* и *OR*. Обнаруженное снижение уровня транскриптов большинства генов *LHC* и половины генов биосинтеза каротиноидов в конце стрессового воздействия (I-12, II-12) (см. рис. 3 и 4) предполагает снижение скорости фотосинтеза в листьях томата в ответ на холод, так как скорость фотосинтеза положительно связана с экспрессией генов *LHC* (Yan et al., 2023). С ослаблением фотосинтеза может быть ассоциировано и резкое повышение в тех же точках экспрессии гена *SGR1* (см. рис. 4), участвующего в деградации хлорофиллов (Pietrzykowska et al., 2014), и снижение экспрессии гена *OR* (см. рис. 4), положительно связанного с биогенезом хлорофиллов и развитием тилакоидных мембран (Tee, 2019). В то же время значительное повышение в листьях I-12 и II-12 экспрессии генов *NSY*, *CCD-like*, *LeNCED1* и *NCED6* (см. рис. 4) допускает возможность усиления наработки АБК (ElShamey et al., 2025), связанной с закрытием устьиц в ответ на холодостресс (Sreenivasulu et al., 2012; Agurla et al., 2018).

Ранее было показано, что уровень транскриптов генов *S. lycopersicum LHC* растет в процессе адаптации растений томата к солевому стрессу (Ikuyinminu et al., 2023). Несовпадение с нашими результатами (см. рис. 3) может объясняться как использованием другого стрессового фактора, так и применением авторами исследования биостимулянта PSI-475 перед поливом растений солевым раствором (Ikuyinminu et al., 2023).

В работе (Meng et al., 2025) также приведены значения экспрессии генов *S. lycopersicum LHC* в ответ на однократный 24-часовой холодостресс. В частности, показано, что уровень транскриптов гена *SILhcb1.11* (LOC108491835) понижается, а *SIELIP1* (LOC101257109) повышается, что полностью совпадает с результатами нашего анализа (см. рис. 3). Замалчивание *SILhcb1.11* или *SIELIP1* в растении томата приводит к снижению содержания хлорофиллов, нарушению фотосинтеза и холодостойкости (Meng et al., 2025), что свидетельствует о важной роли этих генов в адаптивном ответе *S. lycopersicum*. По нашим данным, ген *SIELIP1* может быть кандидатом в маркеры стрессовой памяти, так как профиль его экспрессии различается между первым и вторым восстановительными периодами (см. рис. 3). Помимо *SIELIP1*, признакам маркеров памяти о стрессе (Friedrich et al., 2019; Bäurle, Trindade, 2020; Jacques et al., 2021) соответствует еще ряд генов: *Cab-1A*, *Cab-1D*, *CAB12*, *CAB5*-LOC101257186, *SEP2*, *OHP2*-LOC101259223, *OHP1* и *LIL3-2*-LOC101247899, *VDE*, *CCD4*, *CCD-like*, *LeNCED1* и *NCED6* (см. рис. 3 и 4).

Заключение

В настоящей работе впервые проведен транскриптомный анализ дифференциальной экспрессии генов *SILHC*, генов метаболизма каротиноидов и генов, связанных с синтезом и деградацией хлорофиллов, в листьях растений холодостойкого генотипа томата в процессе двух последовательных циклов («холод – восстановление») воздействия холодостресса. Получены свидетельства возможного снижения скорости фотосинтеза: уменьшение содержания хлорофиллов и каротиноидов в конце вос-

становления второго цикла (II-48) и снижение уровня транскриптов большинства генов семейства *LHC* в конце каждой стадии охлаждения (I-12, II-12). В точках I-12 и II-12 выявлено также повышение экспрессии генов *NSY*, *CCD-like*, *LeNCED1* и *NCED6*, что может говорить о возможном усилении синтеза АБК в ответ на понижение температуры. На основании полученной динамики экспрессии анализируемых генов выделен список генов-кандидатов в маркеры памяти растений томата о холодострессе: десять генов семейства *SILHC* и пять генов, ассоциированных с синтезом АБК.

Список литературы / References

- Филиушин М.А., Щенникова А.В., Кочиева Е.З. Дифференциальные профили экспрессии генов транскрипционных факторов подсемейства DREB2 в динамике солевого стресса и послестрессового восстановления растений томата. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;29(8):1213-1220. doi 10.18699/vjgb-25-128
- [Filyushin M.A., Shchennikova A.V., Kochieva E.Z. Differential expression profile of DREB2 subfamily transcription factor genes in the dynamics of salt stress and post-stress recovery in tomato plants. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov J Genet Breed*. 2025;29(8):1213-1220. doi 10.18699/vjgb-25-128]
- Agurla S., Gahir S., Munemasa S., Murata Y., Raghavendra A.S. Mechanism of stomatal closure in plants exposed to drought and cold stress. In: Iwaya-Inoue M., Sakurai M., Uemura M. (Eds) *Survival Strategies in Extreme Cold and Desiccation*. *Advances in Experimental Medicine and Biology*. Vol. 1081. Springer, 2018;215-232. doi 10.1007/978-981-13-1244-1_12
- Aina O., Bakare O.O., Fadaka A.O., Keyster M., Klein A. Plant biomarkers as early detection tools in stress management in food crops: a review. *Planta*. 2024;259(3):60. doi 10.1007/s00425-024-04333-1
- Ashraf M., Harris P.J.C. Photosynthesis under stressful environments: an overview. *Photosynthetica*. 2013;51:163-190. doi 10.1007/s11099-013-0021-6
- Bäurle I., Trindade I. Chromatin regulation of somatic abiotic stress memory. *J Exp Bot*. 2020;71(17):5269-5279. doi 10.1093/jxb/eraa098
- Browse J., Xin Z. Temperature sensing and cold acclimation. *Curr Opin Plant Biol*. 2001;4:241-246. doi 10.1016/s1369-5266(00)00167-9
- Chen K., Li G.J., Bressan R.A., Song C.P., Zhu J.K., Zhao Y. Abscisic acid dynamics, signaling, and functions in plants. *J Integr Plant Biol*. 2020;62(1):25-54. doi 10.1111/jipb.12899
- Ding Y., Shi Y., Yang S. Regulatory networks underlying plant responses and adaptation to cold stress. *Annu Rev Genet*. 2024;58(1):43-65. doi 10.1146/annurev-genet-111523-102226
- Efremov G.I., Slugina M.A., Shchennikova A.V., Kochieva E.Z. Differential regulation of phytoene synthase PSY1 during fruit carotenogenesis in cultivated and wild tomato species (*Solanum section Lycopersicon*). *Plants*. 2020;9(9):1169. doi 10.3390/plants9091169
- ElShamey E., Zeng Y., Ding Y., Yang J. Functional phytochemicals in tomatoes: biosynthesis, gene regulation, and human health implications. *Front Plant Sci*. 2025;16:1662388. doi 10.3389/fpls.2025.1662388
- Friedrich T., Faivre L., Bäurle I., Schubert D. Chromatin-based mechanisms of temperature memory in plants. *Plant Cell Environ*. 2019; 42(3):762-770. doi 10.1111/pce.13373
- Gao Y., Zhou X., Huang H., Wang C., Xiao X., Wen J., Wu J., Zhou S., de Dios V.R., Rodriguez L.G., Yao Y., Liu J., Deng H. ORANGE proteins mediate adaptation to high light and resistance to *Pseudomonas syringae* in tomato by regulating chlorophylls and carotenoids accumulation. *Int J Biol Macromol*. 2025;306(Pt.4):141739. doi 10.1016/j.ijbiomac.2025.141739
- Ikuyinminu E., Goñi O., Łangowski Ł., O'Connell S. Transcriptome, biochemical and phenotypic analysis of the effects of a precision

- engineered biostimulant for inducing salinity stress tolerance in tomato. *Int J Mol Sci.* 2023;24(8):6988. doi 10.3390/ijms24086988
- Jacques C., Salon C., Barnard R.L., Vernoud V., Prudent M. Drought stress memory at the plant cycle level: a review. *Plants (Basel).* 2021;10(9):1873. doi 10.3390/plants10091873
- Jansson S. A guide to the *Lhc* genes and their relatives in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci.* 1999;4(6):236-240. doi 10.1016/s1360-1385(99)01419-3
- Kidokoro S., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. Transcriptional regulatory network of plant cold-stress responses. *Trends Plant Sci.* 2022;27(9):922-935. doi 10.1016/j.tplants.2022.01.008
- Klimmek F., Sjödin A., Noutsos C., Leister D., Jansson S. Abundantly and rarely expressed *Lhc* protein genes exhibit distinct regulation patterns in plants. *Plant Physiol.* 2006;140(3):793-804. doi 10.1104/pp.105.073304
- Lan Y., Song Y., Zhao F., Cao Y., Luo D., Qiao D., Cao Y., Xu H. Phylogenetic, structural and functional evolution of the LHC gene family in plant species. *Int J Mol Sci.* 2022;24(1):488. doi 10.3390/ijms24010488
- Li Y., Cao T., Guo Y., Grimm B., Li X., Duanmu D., Lin R. Regulatory and retrograde signaling networks in the chlorophyll biosynthetic pathway. *J Integr Plant Biol.* 2025;67(4):887-911. doi 10.1111/jipb.13837
- Love M.I., Huber W., Anders S. Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-seq data with DESeq2. *Genome Biol.* 2014; 15(12):550. doi 10.1186/s13059-014-0550-8
- Meng F., Ma M., Li S., Liang P., Liang Y., Shi H., Huang S., Su H., Deng Y., Akram M.A., Shen X., Feng R., Zhan X., Ma F. Genome-wide identification of light-harvesting chlorophyll a/b-binding (LHC) gene family in tomato and functional analysis of *SILhcb1.11* and *SIELIP1* under cold stress. *Genomics.* 2025;117(2):111022. doi 10.1016/j.ygeno.2025.111022
- Mesa T., Polo J., Arabia A., Caselles V., Munné-Bosch S. Differential physiological response to heat and cold stress of tomato plants and its implication on fruit quality. *J Plant Physiol.* 2022;268:153581. doi 10.1016/j.jplph.2021.153581
- Nakashima K., Yamaguchi-Shinozaki K. ABA signaling in stress-response and seed development. *Plant Cell Rep.* 2013;32(7):959-970. doi 10.1007/s00299-013-1418-1
- Neilson K.A., Mariani M., Haynes P.A. Quantitative proteomic analysis of cold-responsive proteins in rice. *Proteomics.* 2011;11(9):1696-1706. doi 10.1002/pmic.201000727
- Piechulla B., Merforth N., Rudolph B. Identification of tomato *Lhc* promoter regions necessary for circadian expression. *Plant Mol Biol.* 1998;38(4):655-662. doi 10.1023/a:1006094015513
- Pietrzykowska M., Suorsa M., Semchonok D.A., Tikkanen M., Boekema E.J., Aro E.-M., Jansson S. The light-harvesting chlorophyll a/b binding proteins Lhcb1 and Lhcb2 play complementary roles during state transitions in *Arabidopsis*. *Plant Cell.* 2014;26(9):3646-3660. doi 10.1105/tpc.114.127373
- Soualiou S., Duan F., Li X., Zhou W. Nitrogen supply alleviates cold stress by increasing photosynthesis and nitrogen assimilation in maize seedlings. *J Exp Bot.* 2023;74(10):3142-3162. doi 10.1093/jxb/erad073
- Sreenivasulu N., Harshavardhan V.T., Govind G., Seiler C., Kohli A. Contrapuntal role of ABA: does it mediate stress tolerance or plant growth retardation under long-term drought stress? *Gene.* 2012; 506(2):265-273. doi 10.1016/j.gene.2012.06.076
- Tee E.E. Orange is the new green: Arabidopsis ORANGE represses chloroplast biogenesis. *Plant Cell.* 2019;31(12):2824-2825. doi 10.1105/tpc.19.00670
- Villagómez-Aranda A.L., Feregrino-Pérez A.A., García-Ortega L.F., González-Chavira M.M., Torres-Pacheco I., Guevara-González R.G. Activating stress memory: eustressors as potential tools for plant breeding. *Plant Cell Rep.* 2022;41(7):1481-1498. doi 10.1007/s00299-022-02858-x
- Xu C., Wang Y., Yang H., Tang Y., Liu B., Hu X., Hu Z. Cold acclimation alleviates photosynthetic inhibition and oxidative damage induced by cold stress in citrus seedlings. *Plant Signal Behav.* 2023; 18(1):2285169. doi 10.1080/15592324.2023.2285169
- Yamori W., Hikosaka K., Way D.A. Temperature response of photosynthesis in C₃, C₄, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynth Res.* 2014;119(1-2):101-117. doi 10.1007/s11120-013-9874-6
- Yan J., Liu J., Yang S., Jiang C., Liu Y., Zhang N., Sun X., ... Liu Y., Sun Z., Qi M., Wang F., Li T. Light quality regulates plant biomass and fruit quality through a photoreceptor-dependent HY5-LHC/CYCB module in tomato. *Hortic Res.* 2023;10(12):uhad219. doi 10.1093/hr/uhad219
- Zhang Q., Ma C., Wang X., Ma Q., Fan S., Zhang C. Genome-wide identification of the light-harvesting chlorophyll a/b binding (Lhc) family in *Gossypium hirsutum* reveals the influence of *GhLhcb2.3* on chlorophyll a synthesis. *Plant Biol (Stuttg).* 2021;23(5):831-842. doi 10.1111/plb.13294
- Zhao S., Gao H., Luo J., Wang H., Dong Q., Wang Y., Yang K., Mao K., Ma F. Genome-wide analysis of the light-harvesting chlorophyll a/b-binding gene family in apple (*Malus domestica*) and functional characterization of *MdLhcb4.3*, which confers tolerance to drought and osmotic stress. *Plant Physiol Biochem.* 2020;154:517-529. doi 10.1016/j.plaphy.2020.06.022

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 11.03.2026. После доработки 12.05.2026. Принята к публикации 13.05.2026.