

**VERNALIZATION IN SPECIES OF THE GENUS TULIPA L.: FROM
PHYSIOLOGICAL MECHANISMS TO MODERN BOTANICAL RESEARCH**

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

Temperature regulation of seasonal development is one of the key mechanisms of adaptation of perennial geophytes of the temperate zone. Representatives of the genus *Tulipa* L. are characterized by a pronounced dependence of successive stages of ontogenesis on seasonal changes in temperature. At the same time, the application of the term "vernalization" to tulips requires a physiologically correct interpretation. In *Tulipa gesneriana* L., floral induction and early differentiation of the generative meristem occur mainly during the warm period, while subsequent prolonged cooling of the bulbs is necessary for normal elongation of the peduncle, development of the formed flower and subsequent flowering. The review summarizes data on morphophysiological, hormonal, metabolic and molecular genetic mechanisms of temperature regulation of tulip development. Changes in carbohydrate metabolism, mitochondrial activity, tissue sensitivity to auxin and gibberellins, vacuolar invertase and γ TIP aquaporin expression, as well as the participation of genes of the PEBP/FT, SOC1, TFL1, SVP and MADS-box families were considered. molecular data were obtained for the cultivated *T. gesneriana*, while the temperature mechanisms of flowering regulation of wild species of the genus, primarily from Central Asia, remain practically unstudied. The study of these mechanisms seems promising for understanding the adaptive evolution of the genus *Tulipa*, predicting the response of natural populations to climate change, and developing the scientific basis for preserving their genetic diversity.

Keywords: Tulipa, tulip, vernalization, low temperature, flowering, bulb, thermoregulation, auxin, gibberellins, FT, PEBP, MADS-box, transcriptomics.

**ВЕРНАЛИЗАЦИЯ У ВИДОВ РОДА TULIPA L.: ОТ
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМОВ К СОВРЕМЕННЫМ
БОТАНИЧЕСКИМ ИССЛЕДОВАНИЯМ**

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

Температурная регуляция сезонного развития является одним из ключевых механизмов адаптации многолетних геофитов умеренной зоны. Представители рода *Tulipa* L. характеризуются выраженной зависимостью последовательных этапов онтогенеза от сезонной смены температур. Вместе с тем применение термина «вернализация» к тюльпанам требует физиологически корректного толкования. В отличие от классической модели вернализации, при которой продолжительное воздействие низких температур непосредственно обеспечивает компетентность апикальной меристемы к переходу в репродуктивное состояние, у *Tulipa gesneriana* L. цветочная индукция и ранняя дифференциация генеративной меристемы происходят преимущественно в тёплый период, тогда как последующее продолжительное охлаждение луковиц необходимо для нормального удлинения цветоноса, развития сформировавшегося цветка и последующего цветения. В обзоре обобщены данные о морфофизиологических, гормональных, метаболических и молекулярно-генетических механизмах температурной регуляции развития тюльпанов. Рассмотрены изменения углеводного обмена, митохондриальной активности, чувствительности тканей к ауксину и гиббереллинам, экспрессии вакуолярной инвертазы и аквапорина γ TIP, а также участие генов семейств PEBP/FT, SOC1, TFL1, SVP и MADS-box. Особое внимание уделено современным транскриптомным исследованиям и выявленной межсортовой вариабельности реакции на охлаждение. Показано, что большинство молекулярных данных получено для культурного *T. gesneriana*, тогда как температурные механизмы регуляции цветения дикорастущих видов рода, прежде всего Центральной Азии, остаются практически неизученными. Исследование этих механизмов представляется перспективным для понимания адаптивной эволюции рода *Tulipa*, прогнозирования реакции природных популяций на изменение климата и разработки научных основ сохранения их генетического разнообразия.

Ключевые слова: *Tulipa*, тюльпан, вернализация, низкая температура, цветение, луковица, терморегуляция, ауксин, гиббереллины, FT, PEBP, MADS-box, транскриптомика.

Введение

Род *Tulipa* L. семейства Liliaceae объединяет многолетние луковичные геофиты, распространённые от Средиземноморья и юго-западной Европы до Центральной и Восточной Азии. Современные молекулярно-филогенетические исследования подтверждают сложность внутривидовой систематики *Tulipa* и особое значение Центральной Азии как одного из основных центров его видового разнообразия [1]. Для дикорастущих тюльпанов региона характерна тесная связь годового цикла с сезонным климатом: короткий период активной весенней вегетации

сочетается с продолжительным периодом покоя, а прохождение зимнего холодного периода является важной частью сезонной адаптации геофитов [2].

Зависимость роста и цветения тюльпанов от температуры известна достаточно давно. Ранние физиологические исследования показали, что продолжительность низкотемпературного воздействия непосредственно влияет на скорость выхода побега, удлинение цветоноса и способность растений формировать полноценный цветок. В восьмилетней серии опытов A.R. Rees были проанализированы 116 сортов тюльпана и выявлены выраженные различия между ними по необходимой продолжительности охлаждения при 9 °C [3]. Эти результаты уже тогда свидетельствовали о наличии генетически обусловленной вариабельности холодной потребности внутри *Tulipa gesneriana*.

Однако традиционное обозначение холодной обработки луковиц тюльпана как «вернализации» требует определённого уточнения. Для озимых форм *Arabidopsis*, пшеницы и ряда других растений вернализация означает приобретение способности к переходу апикальной меристемы от вегетативного к репродуктивному развитию под воздействием продолжительного холода. У тюльпана последовательность процессов иная: переход апикальной меристемы к формированию цветка происходит внутри луковицы в условиях повышения температуры, после чего уже сформированный генеративный побег должен пройти продолжительный период пониженной температуры для нормального роста и последующей антезы [9, 10]. Поэтому применительно к *Tulipa* целесообразно рассматривать вернализацию в более широком физиолого-экологическом смысле — как обязательный компонент сезонной температурной регуляции генеративного развития.

Цель настоящего обзора — систематизировать существующие экспериментальные данные о роли низких температур в регуляции роста и цветения представителей рода *Tulipa*, проследить переход от классических физиологических исследований к современным транскриптомным и молекулярно-генетическим подходам и определить перспективные направления изучения температурной адаптации дикорастущих тюльпанов.

Физиологическая природа холодной потребности тюльпана

Жизненный цикл тюльпана характеризуется чётким разделением последовательных температурно-зависимых фаз. После завершения весенней вегетации и формирования замещающей луковицы растение переходит к летнему покою. Внутри зрелой луковицы расположена апикальная меристема, дальнейшая судьба которой определяется как внутренним состоянием растения, так и температурными условиями. Повышение температуры в конце весны и летом способствует переходу меристемы к генеративному развитию. После формирования зачатков цветочных органов наступает период, когда низкие температуры становятся необходимым условием последующего нормального удлинения цветочного побега и цветения [9, 10].

Классические эксперименты с луковицами показали, что холодовая потребность тюльпана не является простым пороговым явлением. Значение имеют как температура, так и длительность воздействия. Hobson и Davies установили связь интенсивности холодовой обработки с последующим цветением и метаболическим состоянием луковиц. При этом достаточное для получения качественного цветка охлаждение не всегда обеспечивало оптимальное удлинение цветоноса: для последнего требовалось более продолжительное воздействие холода [4, 5]. Это указывает на то, что температурный сигнал действует не на единственный процесс, а на комплекс физиологических систем, обеспечивающих развитие побега.

Одним из важных следствий охлаждения является перестройка углеводного обмена. В охлаждённых луковицах наблюдались изменения запасов сахарозы и других растворимых углеводов, мобилизация резервов и их перераспределение в активно растущий побег. В луковицах, не прошедших необходимый холодовой период, транспорт и использование углеводов происходили менее эффективно, что сопровождалось нарушениями роста цветочного побега и снижением качества цветков [4]. Позднее было показано, что холодовая обработка способствует мобилизации крахмала, фруктанов и сахарозы, создавая метаболическую основу быстрого весеннего роста.

Особый интерес представляют данные о вакуолярной инвертазе. Balk и de Boer установили, что низкотемпературная обработка существенно повышает уровень мРНК гена вакуолярной инвертазы в цветочном стебле *T. gesneriana* cv. *Apeldoorn*. Одновременно изменялась экспрессия тонопластного водного канала γ TP. Авторы предположили, что повышение активности инвертазы увеличивает осмотически активный пул сахаров, а усиление водного транспорта через тонопласт способствует увеличению тургора и растяжению клеток. Таким образом, холодовой сигнал преобразуется в конкретный механизм быстрого удлинения цветоноса через координацию углеводного обмена и водного режима клетки [6].

Фитогормональная регуляция после действия низких температур

Важное место в реализации холодового эффекта занимают фитогормоны. Исследования эндогенных гиббереллинов показали, что их роль нельзя свести к простому накоплению в луковице во время охлаждения. В опытах Rebers и соавт. луковицы *T. gesneriana* cv. *Apeldoorn* выдерживали в течение 12 недель при 5 или 17 °С, после чего выращивали при 20 °С. Быстрое удлинение побега и формирование полноценного цветка наблюдались преимущественно после предварительного охлаждения. Однако непосредственно в момент посадки содержание отдельных гиббереллинов в неохлаждённых луковицах не было ниже, чем в охлаждённых. Через две недели после посадки содержание GA₄ и его метаболита GA₃₄ в цветоносах охлаждённых растений становилось значительно выше. Следовательно, действие холода связано не только с количеством гормона,

но и с последующим изменением физиологической способности тканей реализовывать гиббереллиновый сигнал [7].

Существенное уточнение этого механизма было сделано Rietveld и соавт. Авторы исследовали изолированные междоузлия тюльпана на средах с различными сочетаниями ауксина и гиббереллина. Увеличение продолжительности холодной обработки приводило к усилению максимальной ростовой реакции при более низкой концентрации ауксина. Был сделан вывод, что одним из принципиальных физиологических последствий охлаждения является **повышение чувствительности тканей тюльпана к ауксину**. Гиббереллины дополнительно усиливали ауксиновый ответ [8]. Таким образом, холод не только изменяет содержание отдельных регуляторов роста, но и перестраивает чувствительность клеток к гормональным сигналам.

Совокупность этих результатов позволяет представить холодовую реакцию тюльпана как многоуровневую систему. На первом уровне происходит восприятие продолжительного понижения температуры, на втором — изменение метаболического и гормонального состояния тканей, а на третьем — изменение клеточной чувствительности, активности ферментов углеводного обмена и водного транспорта. Результатом становится быстрое растяжение клеток междоузлий и нормальное развитие ранее заложенного генеративного побега [6–8].

Молекулярная регуляция температурно-зависимого цветения

Развитие методов секвенирования нового поколения существенно изменило представления о регуляции цветения тюльпана. Одной из причин сравнительно позднего перехода к молекулярным исследованиям является чрезвычайно крупный и сложный геном представителей Liliaceae. Создание транскриптомных ресурсов для *Tulipa* и *Lilium* позволило идентифицировать гены, потенциально участвующие в контроле цветения, покоя и вегетативного размножения [9].

Ключевым этапом стало исследование Leeggangers и соавт., в котором RNA-seq применяли для анализа обогащённых меристемой тканей *T. gesneriana* в условиях контрастных температур. При низкой температуре около 8–9 °C транскрипционное состояние меристем оставалось сравнительно стабильным, тогда как при 18 °C происходила выраженная перестройка экспрессии генов, связанная с переходом к генеративному развитию. Морфологическим признаком начала репродуктивной фазы служило округление апикальной меристемы, сопровождавшееся индукцией **TGSQA**, гомологичного генам типа **APETALA1** [10].

В том же исследовании были выявлены потенциальные положительные и отрицательные регуляторы цветения. Характер экспрессии позволил предположить, что **TgTFL1** и **TgSOC1-like1** функционируют преимущественно как отрицательные регуляторы репродуктивного перехода, тогда как **TgSOC1-like2** проявляет признаки положительного регулятора. Гетерологичная

экспрессия некоторых генов тюльпана в *Arabidopsis thaliana* приводила к ожидаемому изменению сроков цветения, что обеспечило функциональную поддержку предложенной модели. При этом принципиально важно, что повышение температуры подавляло активность предполагаемых репрессоров ещё до появления очевидных морфологических признаков цветочной дифференциации [10].

Эти результаты имеют важное методологическое значение. Они показывают, что у тюльпана репродуктивный переход нельзя рассматривать как процесс, непосредственно вызываемый зимним охлаждением. Напротив, цветочная индукция *T. gesneriana* связана с повышением температуры, а последующий холод обеспечивает дальнейшее нормальное развитие уже сформированной генеративной структуры. Следовательно, молекулярные механизмы температурного контроля у тюльпана отличаются от классического FLC-зависимого пути вернализации, детально изученного у *Brassicaceae* [10].

Семейство РЕВР/FT и интеграция температурного сигнала

Одно из наиболее перспективных направлений исследований связано с семейством PHOSPHATIDYLETHANOLAMINE-BINDING PROTEIN (PEBP), включающим известные регуляторы цветения типа FLOWERING LOCUS T (FT) и TERMINAL FLOWER1 (TFL1). В *T. gesneriana* первоначально были охарактеризованы три FT-подобных гена — **TgFT1**, **TgFT2** и **TgFT3** [11].

Функциональные опыты показали, что эктопическая экспрессия **TgFT2** в *Arabidopsis* вызывает выраженное раннее цветение, тогда как экспрессия **TgFT1** и **TgFT3** приводила к более сложным или противоположным эффектам. Белок TgFT2 способен взаимодействовать с FD-подобными bZIP-факторами, что соответствует функции флоригена. На основании совокупности данных TgFT2 был предложен в качестве одного из положительных регуляторов цветения тюльпана [11]. Вместе с тем сами авторы подчёркивали необходимость осторожной интерпретации данных, поскольку стабильная генетическая трансформация тюльпана остаётся технически сложной, а значительная часть функциональных доказательств была получена в гетерологичной системе *Arabidopsis*.

Особенно интересно, что РЕВР-белки у геофитов могут участвовать не только в цветении, но и в регуляции формирования органов вегетативного размножения. Это положение получило дальнейшее развитие в исследовании Bellinazzo и соавт. 2025 года. Авторы сравнивали дочерние луковицы *T. gesneriana*, способные и неспособные перейти к цветению. Были выявлены количественные различия в экспрессии генов, связанных с репродуктивным развитием, метаболической активностью и подавлением цветения. Анализ семейства РЕВР расширил число обнаруженных у тюльпана FT-подобных последовательностей и показал, что **TgFT2** и **TgFT4** являются перспективными кандидатами на роль основных

флоригенных регуляторов, тогда как другие представители семейства могут участвовать в контроле роста дочерних луковиц [15].

Таким образом, современная модель предполагает не линейную цепочку «температура → FT → цветение», а сложную сеть, в которой родственные PEBP-белки потенциально распределяют ресурсы и развитие между половым и вегетативным размножением. Для многолетнего луковичного геофита подобная функциональная диверсификация имеет очевидное адаптивное значение.

MADS-box-факторы и холодовой ответ

Дополнительные сведения о молекулярной реакции тюльпана на низкую температуру были получены при анализе семейства транскрипционных факторов MADS-box. Lu и соавт. на основе полных транскриптомных последовательностей идентифицировали у *T. gesneriana* **32 представителя MADS-box**, получивших обозначения TgMADS1–TgMADS32 [13].

Анализ экспрессии после низкотемпературного воздействия показал, что ряд генов, в частности **TgMADS3, TgMADS15, TgMADS16 и TgMADS19**, значительно изменяет активность в почках и стеблях. Эти результаты свидетельствуют о вовлечении MADS-box-регуляторов одновременно в холодовой ответ и регуляцию генеративного развития [13]. Однако изменение экспрессии само по себе ещё не доказывает непосредственную функцию конкретного гена в вернализации. Для установления причинной роли необходимы функциональные исследования, включая редактирование генома, трансгенные системы либо иные методы направленного изменения экспрессии.

Именно в этом вопросе находится один из главных пробелов современных исследований *Tulipa*: транскриптомные данные уже позволяют выделить широкий круг генов-кандидатов, но экспериментально подтверждённые регуляторные цепи пока значительно уступают по степени изученности моделям, разработанным для *Arabidopsis*, риса или злаков.

Межсортовая изменчивость холодовой потребности

Важным направлением является изучение естественной изменчивости реакции тюльпанов на продолжительность охлаждения. Wang и соавт. сравнили несколько сортов *T. gesneriana* при различной продолжительности хранения при низкой температуре. Три сорта — ‘Dow Jones’, ‘Van Eijk’ и ‘World’s Favourite’ — смогли нормально цвести даже после короткой обработки при **5 °C в течение двух недель**, тогда как у чувствительных генотипов столь короткого воздействия было недостаточно [12].

При сравнении контрастных сортов было установлено, что устойчивый к сокращённому охлаждению ‘Dow Jones’ лучше сохранял репродуктивные органы, характеризовался меньшим накоплением активных форм кислорода, более высокой активностью антиоксидантных ферментов и иным профилем первичных метаболитов. Одновременно различалась экспрессия генов, связанных с

температурной регуляцией цветения [12]. Эти данные подтверждают, что холодовая потребность представляет собой сложный количественный признак, включающий не только собственно восприятие температуры, но и способность тканей поддерживать метаболическую стабильность генеративных органов.

С научной точки зрения межсортовая вариабельность особенно важна для исследований дикорастущих видов. Если значительные различия в потребности в холоде существуют между сортами одного культурного вида, можно ожидать ещё более выраженной дифференциации между природными популяциями и видами, сформировавшимися в различных высотных и климатических условиях. Однако это положение пока следует рассматривать как рабочую гипотезу: сопоставимых экспериментальных данных по большинству дикорастущих видов *Tulipa* нет.

Дикорастущие тюльпаны Центральной Азии: ключевой пробел современных исследований

Центральная Азия является важнейшим центром разнообразия дикорастущих тюльпанов. Горные виды региона существуют в условиях резко выраженной сезонности, сочетая зимнее охлаждение, короткую влажную весну и последующий жаркий и часто засушливый период. Такая экологическая стратегия делает точную синхронизацию покоя, начала роста и цветения критически важным компонентом приспособленности [1, 2].

Моделирование распространения десяти центральноазиатских видов показало, что климатические изменения потенциально способны существенно изменять площадь подходящих местообитаний. Авторы исследования подчёркивают тесную зависимость жизненного цикла тюльпанов от сезонных температурных и осадочных сигналов и рассматривают климатические изменения как дополнительную угрозу природным популяциям наряду с антропогенными воздействиями [2].

При этом возникает существенный дисбаланс между природоохранной значимостью рода и уровнем молекулярно-физиологической изученности его дикорастущих представителей. Практически вся детальная информация о холодовой чувствительности, гормональной регуляции, PEBP/FT-системе, SOC1-подобных генах и MADS-box-факторах получена на культивируемом *T. gesneriana*. Следовательно, распространение этих закономерностей на *T. greigii*, *T. kaufmanniana*, *T. alberti* и другие природные виды без прямой экспериментальной проверки было бы методологически некорректным.

Для Центральной Азии перспективным представляется сравнительное исследование видов и популяций вдоль высотных и климатических градиентов. Экспериментальная схема может включать контролируемые режимы охлаждения различной длительности, морфологический анализ апикальных меристем, оценку сроков отрастания и цветения, определение содержания углеводов и фитогормонов, RNA-seq и количественный анализ экспрессии

ортологов FT/PEBP, SOC1, SVP, TFL1, MADS-box, а в дальнейшем — анализ хроматина и метилирования ДНК. Такая интеграция классической ботаники, физиологии и современной молекулярной биологии позволит установить, являются ли различия в фенологии дикорастущих тюльпанов результатом различной температурной чувствительности одних и тех же консервативных регуляторных систем или связаны с эволюционно возникшими специфическими механизмами.

Современные направления и перспективы исследований

Современное состояние исследований позволяет выделить несколько уровней температурной регуляции развития тюльпанов. Первый уровень связан с восприятием сезонного температурного сигнала. Второй включает изменение чувствительности к фитогормонам и перестройку первичного метаболизма. Третий реализуется через изменения активности генов, контролирующих клеточное растяжение, транспорт воды, состояние меристемы и переход к репродуктивному развитию. Наконец, четвёртый уровень связан с взаимодействием цветения и вегетативного размножения, особенно с развитием дочерних луковиц и функциональной специализацией PEBP-белков [6, 8, 10, 11, 15].

Перспективы дальнейших исследований непосредственно связаны с переходом от анализа отдельных сортов *T. gesneriana* к сравнительной биологии рода *Tulipa*. Особое значение будет иметь изучение дикорастущих видов из разных эколого-географических групп, поскольку именно природное разнообразие способно выявить генетическую основу адаптации к различной продолжительности и интенсивности зимнего охлаждения.

Не менее перспективно исследование эпигенетических механизмов температурной памяти. Для *Tulipa* пока недостаточно экспериментальных данных, чтобы утверждать наличие системы, аналогичной хорошо изученной эпигенетической регуляции классической вернализации у *Arabidopsis*. Поэтому поиск температурно-зависимых изменений метилирования ДНК, модификаций гистонов и доступности хроматина у генов-кандидатов должен рассматриваться именно как **перспективное направление**, а не как уже установленный механизм вернализации тюльпана.

Развитие высокопроизводительного секвенирования, длинночитающих технологий, пространственной транскриптомики и методов анализа хроматина открывает возможность исследовать этот процесс непосредственно на уровне отдельных тканей луковицы и апикальной меристемы. Сопоставление таких данных с фенологическими наблюдениями в природных популяциях может стать основой для прогнозирования реакции дикорастущих тюльпанов на изменение продолжительности зимы и температур весеннего периода.

Заключение

Накопленные исследования показывают, что температурная регуляция развития представителей рода *Tulipa* представляет собой значительно более сложный процесс, чем простая стимуляция цветения холодом. Для наиболее изученного вида *T. gesneriana* репродуктивная индукция происходит преимущественно при повышении температуры, тогда как последующий продолжительный холод необходим для нормального удлинения цветоноса, мобилизации запасных веществ, изменения гормональной чувствительности и полноценного развития цветка.

Физиологические исследования выявили участие углеводного обмена, митохондриальной активности, ауксинов и гиббереллинов в реализации холодового ответа. Молекулярные работы позволили идентифицировать температурно-зависимые регуляторы **TgSOC1-like1/2**, **TgTFL1**, представителей **PEBP/FT** и **MADS-box**, а транскриптомные исследования подтвердили многоуровневый характер температурной регуляции. Вместе с тем функциональная роль значительной части обнаруженных генов остаётся предположительной.

Принципиальным ограничением современного состояния исследований является их сосредоточенность на *T. gesneriana* и отдельных коммерческих сортах. Механизмы температурной адаптации дикорастущих представителей рода, включая виды Центральной Азии, изучены несопоставимо слабее. Поэтому сравнительное исследование холодовой потребности, фенологии, физиологических реакций и молекулярных регуляторных систем природных видов *Tulipa* представляет собой одно из наиболее перспективных направлений современной ботаники. Такие исследования важны не только для понимания эволюции сезонного развития геофитов, но и для оценки устойчивости редких и эндемичных тюльпанов к происходящим климатическим изменениям.

Список литературы

1. Christenhusz M.J.M., Govaerts R., David J.C., Hall T., Borland K., Roberts P.S., Tuomisto A., Buerki S., Chase M.W., Fay M.F. Tiptoe through the tulips – cultural history, molecular phylogenetics and classification of *Tulipa* (Liliaceae) // Botanical Journal of the Linnean Society. 2013. Vol. 172, No. 3. P. 280–328. doi: 10.1111/boj.12061.
2. Wilson B., Dolotbakov A., Burgess B.J. et al. Central Asian wild tulip conservation requires a regional approach, especially in the face of climate change // Biodiversity and Conservation. 2021. Vol. 30. P. 1705–1730. doi: 10.1007/s10531-021-02165-z.
3. Rees A.R. The cold requirement of tulip cultivars // Scientia Horticulturae. 1977. Vol. 7, No. 4. P. 383–389. doi: 10.1016/0304-4238(77)90012-7.
4. Hobson G.E., Davies J.N. Mitochondrial activity and carbohydrate levels in tulip bulbs in relation to cold treatment // Journal of Experimental Botany. 1977. Vol. 28, No. 3. P. 559–568. doi: 10.1093/jxb/28.3.559.

5. Hobson G.E., Davies J.N. Influence of the extent and duration of cold treatment on the flowering behaviour, composition and metabolic activity of tulip bulbs // *Scientia Horticulturae*. 1978. Vol. 8, No. 3. P. 279–287. doi: 10.1016/0304-4238(78)90035-3.
6. Balk P.A., de Boer A.D. Rapid stalk elongation in tulip (*Tulipa gesneriana* L. cv. Apeldoorn) and the combined action of cold-induced invertase and the water-channel protein γ TIP // *Planta*. 1999. Vol. 209. P. 346–354. doi: 10.1007/s004250050642.
7. Rebers M., Vermeer E., Knecht E., Shelton C.J., van der Plas L.H.W. Gibberellin levels and cold-induced floral stalk elongation in tulip // *Physiologia Plantarum*. 1995. Vol. 94. P. 687–691. doi: 10.1111/j.1399-3054.1995.tb00985.x.
8. Rietveld P.L., Wilkinson C., Franssen H.M., Balk P.A., van der Plas L.H.W., Weisbeek P.J., de Boer A.D. Low temperature sensing in tulip (*Tulipa gesneriana* L.) is mediated through an increased response to auxin // *Journal of Experimental Botany*. 2000. Vol. 51, No. 344. P. 587–594. doi: 10.1093/jexbot/51.344.587.
9. 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, No. 3. P. 249–261. doi: 10.1007/s11103-016-0508-1.
10. 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.
11. 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., Zaccari 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.
12. Wang Y., Zhao H., Wang Y., Yu S., Zheng Y., Wang W., Chan Z. Comparative physiological and metabolomic analyses reveal natural variations of tulip in response to storage temperatures // *Planta*. 2019. Vol. 249, No. 5. P. 1379–1390. doi: 10.1007/s00425-018-03072-4.
13. 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.
14. Kamenetsky R., Zemah H., Ranwala A.P., Vergeldt F., Ranwala N.K., Miller W.B., van As H., Bendel P. Water status and carbohydrate pools in tulip bulbs during dormancy release // *New Phytologist*. 2003. Vol. 158. P. 109–118. doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00719.x.
15. Bellinazzo F., Manders I., Heidemann B. et al. 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.