

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

УДК 577.29+58.01/.07

doi: 10.26907/2542-064X.2024.2.297-311

ВЛИЯНИЕ ГИПЕРТЕРМИИ НА ИЗМЕНЕНИЕ ДЛИНЫ ТЕЛОМЕР РАСТЕНИЙ *Arabidopsis thaliana*

И.А. Агабекян, Д.Ю. Сабаева, Л.Р. Абдулкина

Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, 420008, Россия

Аннотация

Теломеры – это высококонсервативные нуклеопротеиновые структуры, которые участвуют в защитных процессах эукариотических организмов. Различные биотические и абиотические факторы могут влиять на изменение длины теломер, в том числе и стрессоры окружающей среды. Растения из-за прикрепленного образа жизни чаще всего подвергаются различным экологическим стрессам. В литературе практически отсутствуют данные о влиянии абиотических факторов на изменение длины теломер растений. Поэтому в работе оценено влияние теплового стресса на длину теломер растений *Arabidopsis thaliana*. Измерение длины теломер растений на отдельных хромосомных плечах показало, что гипертермия при 42 °С влияет на длину теломер некоторых хромосомных плеч растений дикого типа *A. thaliana*, а также на некоторые длинные теломеры нокаут-мутанта по гену *OL15/RPL5A*. Показано, что при воздействии высокой температуры на растения происходит укорачивание длины теломер, причем чем длиннее теломеры, тем больше влияние стресса на изменение их длины. Это позволяет предполагать, что сложная регуляция длины теломер может быть связана с воздействием стрессоров окружающей среды.

Ключевые слова: теломеры, *Arabidopsis thaliana*, тепловой шок, гипертермия, *OL15/RPL5A*.

Введение

Теломеры представляют собой эволюционно консервативные нуклеопротеиновые комплексы на физических концах линейных хромосом эукариот и защищают ДНК от ошибочных процессов репарации и рекомбинации, помогают организовывать хромосомы и регулировать экспрессию генов [1]. Теломерная ДНК состоит из множества копий коротких G-богатых повторов: ТТАGGG у позвоночных и ТТТАGGG у большинства растений. Надлежащее исполнение функций зависит от динамического равновесия специализированных белковых структур, собранных вокруг теломерных повторов ДНК (шелтерины) [2]. Важно отметить, что специфичная для теломер структура хроматина зависит от количества единиц тандемных повторов, так что длина теломерной ДНК является решающим фактором, определяющим поддержание и функцию генома [3].

Длина теломер регулируется балансом между удлинением и эрозией теломерной ДНК. Элонгация обычно опосредуется активацией работы специальной обратной транскриптазы, называемой теломеразой, или реже за счет процессов

гомологичной рекомбинации. Между тем эрозия теломер вызывается репликацией концов ДНК, нуклеазами и рекомбиназами.

В соматических клетках некоторых позвоночных экспрессия теломеразы подавляется в конце эмбриогенеза, что приводит к прогрессирующему укорочению длины теломер [4]. Для других организмов характерна экспрессия теломеразы на протяжении всей жизни [5], а длина теломер не снижается с возрастом [6]. У многих беспозвоночных и водных позвоночных постоянная активность теломеразы в соматических тканях может быть связана с их высоким регенеративным потенциалом.

Регуляция длины теломер – это сложный процесс. Ряд исследований показывает, что различные виды стрессовых условий, например, повышенная температура, приводят к укорочению длины теломер животных [7, 8]. В целом регуляция поддержания длины теломер определяется комбинацией генетических, биотических и абиотических факторов, которые влияют на процессы, ответственные за удлинение и укорочение теломер.

Допустимый диапазон длины теломер для каждого вида – строго генетически детерминированный признак. Интересно, что естественная длина теломер сильно различается между видами и внутри них, включая растения [9]. Изучение значений этих вариаций находится на стадии интенсивного исследования, в том числе оценка влияния на особенности жизненного цикла, а также адаптацию, позволяющую справляться с физиологическими и экологическими ограничениями [10–15]. Причинно-следственная связь между короткой длиной теломер, здоровьем и долголетием показана на генетических моделях растений, дрожжей, нематод, рыб-киллифишей, рыбок данио и мышей [16–21].

Экология теломер, исследование динамики длины теломер в экологическом контексте, является новой областью, которая стремится выявить эволюцию в длине теломер как части приспособленности к окружающей среде. Некоторые ранние работы, выполненные на птицах, показали, что выживаемость птиц *Tachycineta bicolor* выше у особей с более длинными теломерами по сравнению с особями с более короткими теломерами [22]. У *Sterna hirundo* длина теломер служит биомаркером репродуктивного успеха [23], а у *Acrocephalus arundinaceus* заражение малярийной инфекцией коррелирует с постепенной деградацией длины теломер, сокращением продолжительности жизни и снижением репродуктивного успеха [24]. Кроме того, в 2021 г. опубликована статья, в которой выявлена обратная зависимость между естественной изначально установленной длиной теломер у генотипов риса, кукурузы и *A. thaliana* и временем цветения, рассматриваемого в качестве ключевого аспекта стратегии жизненного цикла [25]. Несмотря на эти наблюдения, практически отсутствуют данные о взаимодействии между поддержанием длины теломер и приспособленностью организма к изменениям окружающей среды.

Ввиду своего прикрепленного образа жизни растения наиболее часто подвергаются различным экологическим стрессам. Абиотические стрессоры, например, нарушения водного режима, засоленность почв, аноксия, экстремально низкие и высокие температуры, оказывают значительное влияние как на рост и метаболизм растений, так и на биотический стресс, провоцируемый живыми организмами, в том числе бактериями [26].

Согласно данным, абиотический стресс приводит к изменению окислительно-восстановительного статуса клеток, что, в свою очередь, по данным экспериментов, проведенных на животных, способствует уменьшению длины теломер [27]. В литературе практически отсутствуют данные о влиянии абиотических факторов на изменение длины теломер растений. Известно, что такие факторы, как засуха и фосфорное голодание, не изменяют длину теломер растений дикого типа [28]. Однако, согласно результатам исследования [29], температурный стресс способствует изменению экспрессии генов растений, связанных с теломеразной активностью, что может приводить и к уменьшению длины теломер.

В ходе предыдущих исследований установлено, что мутация в гене *OLI5/RPL5A* приводит к уменьшению длины теломер в *A. thaliana* [30]. Этот ген кодирует рибосомный белок L5A, который связывается с 5S рРНК и участвует в его экспорте из ядра в цитоплазму [31]. Кроме того, он играет важную роль в пролиферации клеток органов растений и регуляции их размеров [32]. В настоящей работе проведена оценка влияния теплового шока на растения *Arabidopsis thaliana* дикого типа и мутанта по рибосомному гену *OLI5/RPL5A*, в частности влияния гипертермии на длину теломер растений *A. thaliana* дикого типа с длинными теломерами и мутантных растений с короткими теломерами.

1. Материалы и методы

1.1. Объект исследования, условия роста и культивирования, ПЦР-генотипирование. Семена *A. thaliana* мутантов по гену *OLI5/RPL5A*, обозначенные как *oli5-2* [32], и экотип Columbia дикого типа (Col-0; CS6673) получены из сток-центра коллекции семян ABRC. Семена вернализовали в течение нескольких дней при температуре 4 °С и стерилизовали в 50%-ном растворе гипохлорита натрия с добавлением 0.5% Triton X-100, затем высевали на среду Мурашиге-Скуга (МС), содержащую 50% среды Murashige and Skoog Basal Medium (Sigma-Aldrich, США), 0.5% агара и 1% сахарозы. Растения выращивали в климатической камере Sanyo (Япония) при 22 °С с фотопериодом 16 ч света и 8 ч темноты. Генотипирование проводили с использованием ДНК листьев, как это было описано ранее в работе [33]. Праймеры, используемые для генотипирования и других анализов, представлены в табл. 1.

1.2. Обработка растений тепловым шоком. Растения подвергали гипертермии в термостате Biosan (Латвия) при 37 °С и 42 °С в течение 1 ч на пятый день роста в стерильных условиях на среде МС. Затем чашку возвращали в стандартные условия роста при 22 °С 16/8 ч света/темноты для восстановления. Материал для выделения ДНК и измерения длины теломер отбирали на 3-ий, 18-ый ч роста после обработки теплом и на 7-ой день.

1.3. Анализ длины теломер с помощью амплификации теломерных повторов ПЦР-методом (PETRA). Наличие уникальных субтеломерных последовательностей у *Arabidopsis* позволило измерить длину теломер на отдельных хромосомных плечах. Метод основан на полимеразной цепной реакции, называемой амплификацией повторов теломер с удлинением праймера (PETRA), который требует наличия G-выступа, и позволяет точно определить длину теломер на нескольких концах хромосом из одного растения [34]. Геномную ДНК из от-

дельных растений выделяли стандартным методом с использованием цетилтри-метиламмония бромида [35]. PETRA-анализ включал два этапа: 1) добавление специфической нуклеотидной последовательности PETRA T, комплементарной 3'концу теломер (PETRA T реакция); 2) амплификация теломерной последовательности с использованием олигонуклеотида к субтеломерной области ДНК хромосомы (PETRA A реакция).

Табл. 1

Список олигонуклеотидов для генотипирования

Название исследуемого мутанта	Название олигонуклеотида	Последовательность олигонуклеотида
<i>oli5-2</i>	25520-LP	TGATCTAGTTCATCTTGTAGCAATG
	25520-RP	AGTCACACAATGAATCAGGCC
SALK T-DNA	LB1.3	ATTTTGCCGATTCGGAAC
Праймеры для анализа PETRA	PETRA T	CTCTAGACTGTGAGACTTGGACTACCCTAAACCCT
	PETRA A	CTCTAGACTGTGAGACTTGGACTAC
Специфичные праймеры к субтеломерным хромосомным плечам <i>Arabidopsis</i>	3L	CATAATTCTCACAGCAGCACCGTAGA
	4R	TGGGTGATTGTCATGCTACATGGTA
	5L	AGGTAGAGTGAACCTAACACTTGGGA

PETRA T реакция. Реакционная смесь объемом 20 мкл состояла из 2000 нг ДНК, 10 мМ дезоксирибонуклеотида трифосфата, 10 мМ PETRA-T олигонуклеотида, ExTaq полимеразы (Takara, Япония). Программа амплификации: (65 °C – 5 мин, 55 °C – 1 мин, 72 °C – 10 мин) 1 цикл, 4 °C – ∞.

PETRA A реакция. Реакционная смесь объемом 20 мкл содержала 1 мкл продукта реакции PETRA T, 10 мМ дезоксирибонуклеотида трифосфата, 10 мМ олигонуклеотида PETRA A, 10 мМ олигонуклеотида к определенному плечу хромосомы, полимеразу Dream Taq (ThermoFisher, США).

Для ПЦР-амплификации использовали праймеры к хромосомным плечам 4R, 3L, 5L. Выбор определенных хромосомных плеч обоснован разнородностью в средней длине теломер на этих плечах [34]. Программа амплификации: 96 °C – 4 мин, (94 °C – 30 с, 60 °C – 30 с, 72 °C – 3.5 мин) 16 циклов, 72 °C – 7 мин, 4 °C – ∞.

Далее проводили анализ амплифицированной теломерной ДНК методом Саузерн-блоттинга, как это было описано ранее в работе [36]. Электрофорез полученных ПЦР-продуктов проводили в 1%-ном агарозном геле, которые переносили на нейлоновую мембрану (Amersham™Hybond® GE Healthcare, США) и гибридизовали с зондом, меченным на 5'-конце дигоксигенином: 5'-Digoxigenin-[TTTAGGG]4-3'. Теломерные сигналы сканировали с использованием молекулярного транслюминатора Chemidocs XRS+ (Bio-Rad, США) с программным обеспечением Image Lab™ (Bio-Rad, США). Данные анализировали с помощью программного обеспечения Quantity One v.4.6.5 (Bio-Rad, США).

2. Результаты

2.1. Оценка изменения длины теломер растений при гипертермии 37 °С.

По данным литературы, температура выше 30 °С негативно влияет на физиологию растений *A. thaliana*. Растения не погибают, однако высокая температура оказывает на них существенный стресс [37]. Для исследования влияния теплового стресса на длину теломер пятидневные проростки растений подвергли гипертермии в течение 1 ч при 37 °С. Семена мутантов *oli5-2*, заказанные в сток-центре семян, изначально содержали аллель Т-ДНК в гомозиготном состоянии. С помощью генотипирования подтверждена гомозиготная аллель во всех исследуемых мутантных растениях. Измерение длины теломер отдельных хромосомных плеч дикого типа и гомозиготных мутантов по Т-ДНК вставке рибосомного гена *OLI5/RPL5A* с помощью анализа РЕТРА проведено через 7 дней после возврата на 22 °С для восстановления от теплового шока.

В результате проведенного анализа установлено, что на хромосомных плечах 3L (рис. 1, а), 5L (рис. 1, б) и 4R (рис. 1, в) длина теломер дикого типа через неделю после гипертермии при 37 °С не изменяется. Подобные результаты наблюдаются у растений *oli5-2*, имеющих меньшую длину теломер, чем у дикого типа [30]. Длина теломер на тех же самых хромосомных плечах у мутантов по гену *OLI5/RPL5A* (рис. 1) через 7 дней после восстановления от гипертермии при 37 °С и без воздействия теплового стресса находится на одном уровне.

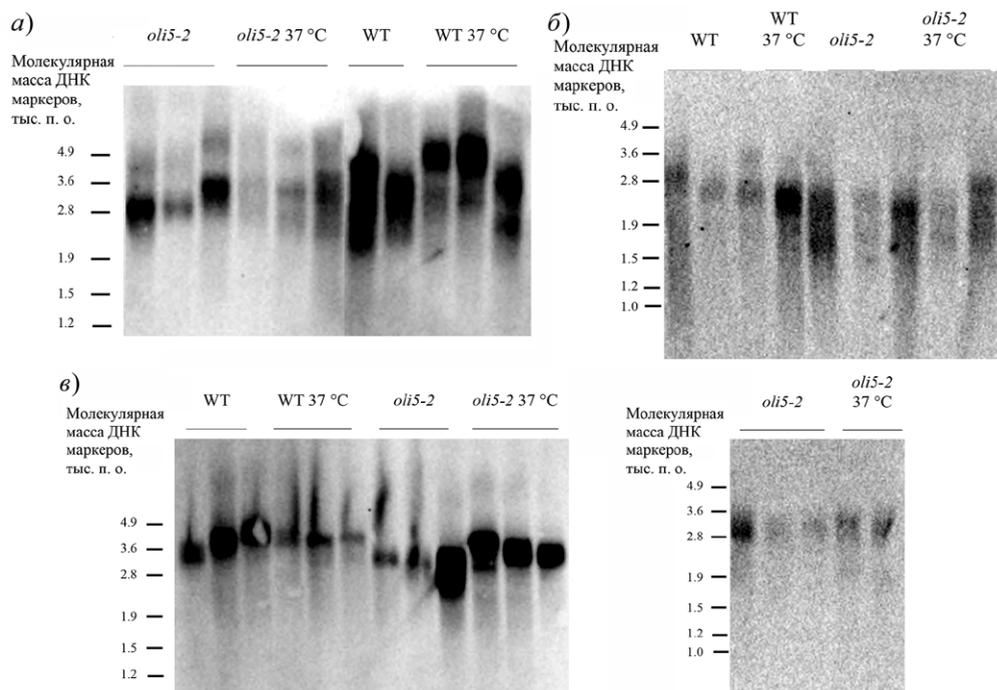


Рис. 1. Саузерн-блот длины теломер растений дикого типа (WT) и гомозиготных мутантов по гену *OLI5/RPL5A* в отсутствие теплового шока и после гипертермии в течение 1 ч при 37 °С. Анализ проводили через 7 дней после гипертермии (WT 37 °С, *oli5-2* 37 °С). Длина теломер левого плеча третьей хромосомы (3L) (а), левого плеча пятой хромосомы (5L) (б) и правого плеча четвертой хромосомы (4R) (в)

2.2. Оценка изменения длины теломер растений при гипертермии 42 °С.

Аналогичные исследования проведены при более высокой температуре окружающей среды, так как, по данным Lee с соавторами [29], эффект изменения длины теломер наблюдается у мутантов по гену *TEN1* через 3 и 18 ч после гипертермии при 42 °С в течение 1 ч. Такое тепловое воздействие рассмотрено на пятидневных проростках растений *A.thaliana* дикого типа (экотипа Columbia) и мутанта по гену *OL15/RPL5A*. Измерение длины теломер хромосомных плеч 5L и 4R через 3 и 18 ч после возврата растений в нормальные условия роста показывает, что длина теломер на левом плече хромосомы 5 (5L) у дикого типа опускается ниже, чем у растения, которое росло при принятых как контрольные условиях (22 °С) (рис. 2, а). У мутанта по гену *OL15/RPL5A* длина теломер через 18 ч после восстановления не меняется по сравнению с мутантом *oli5-2*, на который не воздействовали тепловым шоком (рис. 2, а). Вероятно, это связано с тем, что изначально у мутанта *oli5-2* [30] были короткие теломеры и длина на левом плече хромосомы 5 не могла опуститься ниже порогового значения.

Длина теломер на правом плече хромосомы 4 (4R) у дикого типа через 3 ч после восстановления немного уменьшается, но не остается на определенном уровне. Через 18 ч после восстановления длина теломер стабилизируется и становится ниже, чем длина теломер дикого типа растений, не подвергшихся влиянию теплового шока (рис. 2, б). У мутантов по гену *OL15/RPL5A* на правом плече 4-ой хромосомы (4R) также наблюдается некоторое уменьшение длины теломер при воздействии теплового шока по сравнению с мутантами, которые росли при обычных условиях. Причем через 3 ч происходит едва заметное изменение длины теломер, тогда как через 18 ч наблюдается неоднородное распределение теломер по размерам, половина из которых была ниже длины контрольного мутанта (рис. 2, б).

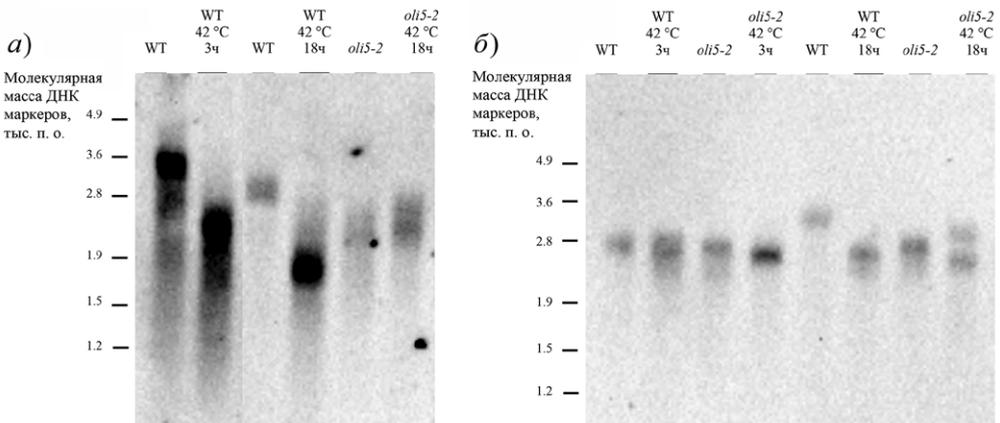


Рис. 2. Саузерн-блот длины теломер растений дикого типа (WT) и гомозиготных мутантов по гену *OL15/RPL5A* в отсутствие теплового шока и после гипертермии в течение 1 ч при 42 °С. Анализ проводили через 3 и 18 ч после гипертермии (WT 42, *oli5-2* 42). Длина теломер левого плеча пятой хромосомы (5L) (а) и правого плеча четвертой хромосомы (4R) (б)

3. Обсуждение результатов

Теломеры представляют собой довольно динамичную область генома, которая в каждом клеточном цикле колеблется от закрытой конформации до полностью открытой, доступной для репликации [38]. В отличие от исследований на животных [39, 40], у различных экотипов *Arabidopsis* с короткой и средней длиной теломер обнаружено мало доказательств пластичности длины теломер в ответ на условия окружающей среды. Исключением является мутант *ku70* с длинными теломерами, демонстрирующий некоторые доказательства укорочения теломер в ответ на сухую среду при температуре 22 °С [28]. Белок Ku 70/80 участвует как в восстановлении повреждений ДНК, так и в защите теломер [41, 42]. Аномально длинные теломеры у мутантов *Arabidopsis ku70* по своей природе нестабильны и склонны к усечению посредством механизма, подобного быстрой делеции теломер [28, 43]. Резкое укорочение теломер у *Arabidopsis* также зарегистрировано у мутанта по гену *DDM1*, кодирующему фактор ремоделирования нуклеосом, и у мутанта по гену *TEN1*, кодирующему белок теломерного комплекса CST, защищающего концы хромосомы в ответ на воздействие факторов окружающей среды и геномные стрессоры [29, 44].

В настоящем исследовании установлено, что воздействие на растения высокой температурой, равной 37 °С, не приводит к изменению длины теломер растений как дикого типа, так и мутантных по гену *OLI5/RPL5A*. Этот ген кодирует высококонсервативный рибосомный белок L5 [31], участвует в пролиферации клеток и в детерминации формы листьев растений [32], а также является компонентом теломерного пути растений *A. thaliana* [30]. При повышении температуры до 42 °С растения испытывают больший стресс, что заметно сказывается на длине теломер исследуемых линий. Так, длина теломер дикого типа на различных хромосомных плечах заметно уменьшается. Это, вероятно, связано с тем, что дикий тип обладает довольно длинными теломерами – от 2.5 до 5 тыс. п.о. [45] и при воздействии сильного стресса на такие нестабильные структуры, как теломеры, происходит их резекция. Для мутантов *oli5-2* изначально характерна короткая длина теломер (1.8 тыс. п.о.), и при воздействии на них высокой температуры никаких видимых изменений на левом плече 5 хромосомы (5L) не наблюдается. Вероятно, это связано с тем, что отсутствие экспрессии гена *OLI5/RPL5A* негативно сказывается на физиологии растения [32], в том числе и на длине теломер [30], поэтому при гипертермии не наблюдается дополнительный фенотип изменения длины теломер. Тем не менее при исследовании длины теломер правого плеча хромосомы 4 (4R), которое изначально обладает более короткими теломерами по сравнению с 5L [34], обнаружен фенотип изменения их длины у дикого типа (экотип Columbia) и у мутанта по гену *OLI5/RPL5A*, но только через 18 ч после обработки тепловым шоком. Изначально растения дикого типа обладают более длинными теломерами на левом плече пятой хромосомы (5L) по сравнению с другими хромосомными плечами [34]. Можно предположить, что быстрое укорочение длины теломер дикого типа (через 3 ч) связано именно с длинными теломерами. Однако уменьшение длины теломер у мутантов по гену *OLI5/RPL5A* только на хромосоме 4R, вероятно, связано с характерной особенностью мутанта, в частности с тем, что длина теломер 4R плеча без воздействия гипертермии больше, чем 5L плеча. Более длинные теломеры на 4R плече также обнаружены у некоторых

других теломерных мутантов (например, *tert*) [34]. Это позволяет считать, что тепловой шок при 42 °С оказывает влияние на длину теломер растений и способствует быстрому удалению длинных теломер (уже через 3 ч).

Таким образом, укорочение относительно длинных теломер осуществляется намного легче, чем коротких, так как поддержание гомеостаза длины теломер – это энергозатратный процесс [9]. Поскольку геномы растений чувствительны к воздействию окружающей среды, а различные абиотические стрессоры, включая радиацию [46], тяжелые металлы [47] и повышенную температуру [48], и биотические стрессы в виде атаки патогенов [49] увеличивают частоту гомологичной рекомбинации, то можно предполагать, что воздействие высокой температуры оказывает влияние и на теломеры как важнейшие структуры генома эукариот, которые участвуют в защите хромосом.

Заключение

Полученные на растениях *Arabidopsis thaliana* данные показывают, что влияние высокой температуры оказывает значительный эффект на стабильность генома, в частности на длину теломер. Установлено, что гипертермия при 42 °С приводит к резкому уменьшению длины теломер дикого типа и правого плеча четвертой хромосомы (4R) мутанта по рибосомному гену *OLI5/RPL5A*. Для более коротких теломер, вероятно, существуют механизмы, не позволяющие теломерам укорачиваться ниже определенного для этого организма критического порогового значения. Так как поддержание необходимой длины теломер – фундаментальный и эволюционно-консервативный клеточный процесс, напрямую влияющий на пролиферацию клеток и стабильность генома, проведенные исследования подтверждают влияние высокой температуры на этот процесс.

Благодарности. Исследование выполнено за счет средств гранта Российского научного фонда (проект № 21-14-00147).

Работа выполнена в рамках Программы стратегического академического лидерства Казанского (Приволжского) федерального университета «Приоритет-2030».

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература

1. Blackburn E.H., Epel E.S., Lin J. Human telomere biology: A contributory and interactive factor in aging, disease risks, and protection // *Science*. 2015. V. 350, No 6265. P. 1193–1198. <https://doi.org/10.1126/science.aab3389>.
2. Giraud-Panis M.-J., Pisano S., Poulet A., Le Du M.-H., Gilson E. Structural identity of telomeric complexes // *FEBS Lett*. 2010. V. 584, No 17. P. 3785–3799. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2010.08.004>.
3. Maciejowski J., de Lange T. Telomeres in cancer: Tumour suppression and genome instability // *Nat. Rev. Mol. Cell Biol*. 2017. V. 18, No 3. P. 175–186. <https://doi.org/10.1038/nrm.2016.171>.
4. Bonnell E., Pasquier E., Wellinger R.J. Telomere replication: Solving multiple end replication problems // *Front. Cell Dev. Biol*. 2021. V. 9. Art. 668171. <https://doi.org/10.3389/fcell.2021.668171>.

5. *Gomes N.M., Shay J.W., Wright W.E.* Telomere biology in Metazoa // *FEBS Lett.* 2010. V. 584, No 17. P. 3741–3751. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2010.07.031>.
6. *Remot F., Ronget V., Froy H., Rey B., Gaillard J.-M., Nussey D.H., Lemaitre J.-F.* Decline in telomere length with increasing age across nonhuman vertebrates: A meta-analysis // *Mol. Ecol.* 2021. V. 31, No 23. P. 5917–5932. <https://doi.org/10.1111/mec.16145>.
7. *Chatelain M., Drobnjak S.M., Szulkin M.* The association between stressors and telomeres in non-human vertebrates: A meta-analysis // *Ecol. Lett.* 2020. V. 23, No 2. P. 381–398. <https://doi.org/10.1111/ele.13426>.
8. *Friesen C.R., Wapstra E., Olsson M.* Of telomeres and temperature: Measuring thermal effects on telomeres in ectothermic animals // *Mol. Ecol.* 2022. V. 31, No 23. P. 6069–6086. <https://doi.org/10.1111/mec.16154>.
9. *Shakirov E.V., Chen J.J.-L., Shippen D.E.* Plant telomere biology: The green solution to the end-replication problem // *Plant Cell.* 2022. V. 34, No 7. P. 2492–2504. <https://doi.org/10.1093/plcell/koac122>.
10. *Monaghan P.* Telomeres and life histories: The long and the short of it // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 2010. V. 1206, No 1. P. 130–142. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05705.x>.
11. *Morgan C.C., Mc Cartney A.M., Donoghue M.T.A., Loughran N.B., Spillane C., Teeling E.C., O'Connell M.J.* Molecular adaptation of telomere associated genes in mammals // *BMC Evol. Biol.* 2013. V. 13, No 1. Art. 251. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-251>.
12. *Young A.J.* The role of telomeres in the mechanisms and evolution of life-history trade-offs and ageing // *Philos. Trans. R. Soc., B.* 2018. V. 373, No 1741. Art. 20160452. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0452>.
13. *Saint-Leandre B., Christopher C., Levine M.T.* Adaptive evolution of an essential telomere protein restricts telomeric retrotransposons // *eLife.* 2020. V. 9. Art. e60987. <https://doi.org/10.7554/eLife.60987>.
14. *Augereau A., Mariotti M., Pousse M., Filipponi D., Libert F., Beck B., Gorbunova V., Gilson E., Gladyshev V.N.* Naked mole rat TRF1 safeguards glycolytic capacity and telomere replication under low oxygen // *Sci. Adv.* 2021. V. 7, No 8. Art. eabe0174. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abe0174>.
15. *Reichard M., Giannetti K., Ferreira T., Maouche A., Vrtilek M., Polačik M., Blažek R., Ferreira M.G.* Lifespan and telomere length variation across populations of wild-derived African killifish // *Mol. Ecol.* 2021. V. 31, No 23. P. 5979–5992. <https://doi.org/10.1111/mec.16287>.
16. *Ahmed S., Hodgkin J.* MRT-2 checkpoint protein is required for germline immortality and telomere replication in *C. elegans* // *Nature.* 2000. V. 403, No 6766. P. 159–164. <https://doi.org/10.1038/35003120>.
17. *Watson J.M., Riha K.* Telomeres, aging, and plants: From weeds to Methuselah – a mini-review // *Gerontology.* 2011. V. 57, No 2. P. 129–136. <https://doi.org/10.1159/000310174>.
18. *Kupiec M.* Biology of telomeres: Lessons from budding yeast // *FEMS Microbiol. Rev.* 2014. V. 38, No 2. P. 144–171. <https://doi.org/10.1111/1574-6976.12054>.
19. *Harel I., Benayoun B.A., Machado B., Singh P.P., Hu C.-K., Pech M.F., Valenzano D.R., Zhang E., Sharp S.C., Artandi S.E., Brunet A.* A platform for rapid exploration of aging and diseases in a naturally short-lived vertebrate // *Cell.* 2015. V. 160, No 5. P. 1013–1026. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2015.01.038>.
20. *Carneiro M.C., de Castro I.P., Ferreira M.G.* Telomeres in aging and disease: Lessons from zebrafish // *Dis. Models Mech.* 2016. V. 9, No 7. P. 737–748. <https://doi.org/10.1242/dmm.025130>.

21. Folgueras A.R., Freitas-Rodríguez S., Velasco G., López-Otín C. Mouse models to disentangle the hallmarks of human aging // *Circ. Res.* 2018. V. 123, No 7. P. 905–924. <https://doi.org/10.1161/CIRCRESAHA.118.312204>.
22. Haussmann M.F., Winkler D.W., Vleck C.M. Longer telomeres associated with higher survival in birds // *Biol. Lett.* 2005. V. 1, No 2. P. 212–214. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0301>.
23. Bauch C., Becker P.H., Verhulst S. Within the genome, long telomeres are more informative than short telomeres with respect to fitness components in a long-lived seabird // *Mol. Ecol.* 2014. V. 23, No 2. P. 300–310. <https://doi.org/10.1111/mec.12602>.
24. Asghar M., Hasselquist D., Hansson D., Zehntindjiev P., Westerdahl H., Bensch S. Hidden costs of infection: Chronic malaria accelerates telomere degradation and senescence in wild birds // *Science.* 2015. V. 347, No 6220. P. 436–438. <https://doi.org/10.1126/science.126112>.
25. Choi J.Y., Abdulkina L.R., Yin J., Chastukhina I.B., Lovell J.T., Agabekian I.A., Young P.G., Razzaque S., Shippen D.E., Juenger T.E., Shakirov E.V., Purugganan M.D. Natural variation in plant telomere length is associated with flowering time // *Plant Cell.* 2021. V. 33, No 4. P. 1118–1134. <https://doi.org/10.1093/plcell/koab022>.
26. Ghosh D., Xu J. Abiotic stress responses in plant roots: A proteomics perspective // *Front. Plant Sci.* 2014. V. 5. Art. 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00006>.
27. Lin J., Epel E. Stress and telomere shortening: Insights from cellular mechanisms // *Ageing Res Rev.* 2022. V. 73. Art. 101507. <https://doi.org/10.1016/j.arr.2021.101507>.
28. Campitelli B.E., Razzaque S., Barbero B., Abdulkina L.R., Hall M.H., Shippen D.E., Juenger T.E., Shakirov E.V. Plasticity, pleiotropy and fitness trade-offs in Arabidopsis genotypes with different telomere lengths // *New Phytol.* 2022. V. 233, No 4. P. 1939–1952. <https://doi.org/10.1111/nph.17880>.
29. Lee J.R., Xie X., Yang K., Zhang J., Lee S.Y., Shippen D.E. Dynamic interactions of Arabidopsis TEN1: Stabilizing telomeres in response to heat stress // *Plant Cell.* 2016. V. 28, No 9, P. 2212–2224. <https://doi.org/10.1105/tpc.16.00408>.
30. Abdulkina L.R., Kobayashi C., Lovell J.T., Chastukhina I.B., Aklilu B., Agabekian I.A., Suescún A.V., Valeeva L.R., Nyamsuren C., Aglyamova G.V., Sharipova M.R., Shippen D.E., Juenger T.J., Shakirov E.V. Components of the ribosome biogenesis pathway underlie establishment of telomere length set point in Arabidopsis // *Nature Commun.* 2019. V. 10, No 1. Art. 5479. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13448-z>.
31. Pinon V., Etchells J.P., Rossignol P., Collier S.A., Arroyo J.M., Martienssen R.A., Byrne M.E. Three PIGGYBACK genes that specifically influence leaf patterning encode ribosomal proteins // *Development.* 2008. V. 135, No 7. P. 1315–1324. <https://doi.org/10.1242/dev.016469>.
32. Fujikura U., Horiguchi G., Ponce M.R., Micol J.L., Tsukaya H. Coordination of cell proliferation and cell expansion mediated by ribosome-related processes in the leaves of *Arabidopsis thaliana* // *Plant J.* 2009. V. 59, No 3. P. 499–508. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2009.03886.x>.
33. Chastukhina I.B., Nigmatullina L.R., Valeeva L.R., Shakirov E.V. Selection of efficient Taq DNA polymerase to optimize T-DNA genotyping method for rapid detection of mutant *Arabidopsis thaliana* plants // *BioNanoSci.* 2016. V. 6, No 4. P. 407–410. <https://doi.org/10.1007/s12668-016-0253-6>.
34. Heacock M., Spangler E., Riha K., Puizina J., Shippen D.E. Molecular analysis of telomere fusions in *Arabidopsis*: Multiple pathways for chromosome end-joining // *EMBO J.* 2004. V. 23, No 11. P. 2304–2313. <https://doi.org/10.1038/sj.emboj.7600236>.

35. Doyle J.J., Doyle J.L. Isolation of plant DNA from fresh tissue // Focus. 1990. V. 12, No 1. P. 13–15.
36. Nigmatullina L.R., Sharipova M.R., Shakirov E.V. Non-radioactive TRF assay modifications to improve telomeric DNA detection efficiency in plants // BioNanoScience. 2016. V. 6, No 4. P. 325–328. <https://doi.org/10.1007/s12668-016-0223-z>.
37. Chen J., Burke J.J., Velten J., Xin Z. FtsH11 protease plays a critical role in *Arabidopsis* thermotolerance // Plant J. 2006. V. 48, No 1. P. 73–84. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2006.02855.x>.
38. Alberts B., Johnson A., Lewis J., Raff M., Roberts K., Walter P. Molecular Biology of the Cell. 4th ed. New York, NY: Garland Sci., 2002. 1616 p.
39. Haussmann M.F., Marchetto N.M. Telomeres: Linking stress and survival, ecology and evolution // Curr. Zool. 2010. V. 56, No 6. P. 714–727. <https://doi.org/10.1093/czoolo/56.6.714>.
40. Horn T., Robertson B.C., Gemmell N.J. The use of telomere length in ecology and evolutionary biology // Heredity. 2010. V. 105, No 6. P. 497–506. <https://doi.org/10.1038/hdy.2010.113>.
41. Boulton S.J., Jackson S.P. Identification of a *Saccharomyces cerevisiae* Ku80 homologue: Roles in DNA double strand break rejoining and in telomeric maintenance // Nucleic Acids Res. 1996. V. 24, No 23. P. 4639–4648. <https://doi.org/10.1093/nar/24.23.4639>.
42. Kazda A., Zellinger B., Rössler M., Derboven E., Kusenda B., Riha K. Chromosome end protection by blunt-ended telomeres // Genes Dev. 2012. V. 26, No 15. P. 1703–1713. <https://doi.org/10.1101/gad.194944.112>.
43. Watson J.M., Shippen D.E. Telomere rapid deletion regulates telomere length in *Arabidopsis thaliana* // Mol. Cell. Biol. 2007. V. 27, No 5. P. 1706–1715. <https://doi.org/10.1128/MCB.02059-06>.
44. Xie X., Shippen D.E. DDM1 guards against telomere truncation in *Arabidopsis* // Plant Cell Rep. 2018. V. 37, No 3. P. 501–513. <https://doi.org/10.1007/s00299-017-2245-6>.
45. Shakirov E.V., Shippen D.E. Length regulation and dynamics of individual telomere tracts in wild-type *Arabidopsis* // Plant Cell. 2004. V. 16, No 8. P. 1959–1967. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.023093>.
46. Lebel E.G., Masson J., Bogucki A., Paszkowski J. Stress-induced intrachromosomal recombination in plant somatic cells // Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 1993. V. 90, No 2. P. 422–426. <https://doi.org/10.1073/pnas.90.2.42>.
47. Rahavi M.R., Migicovsky Z., Titov V., Kovalchuk I. Transgenerational adaptation to heavy metal salts in *Arabidopsis* // Front. Plant Sci. 2011. V. 2. Art. 91. <https://doi.org/10.3389/fpls.2011.00091>.
48. Boyko A., Blevins T., Yao Y., Golubov A., Bilichak A., Ilnytskyi Y., Hollunder J., Meins F., Jr., Kovalchuk I. Transgenerational adaptation of *Arabidopsis* to stress requires DNA methylation and the function of Dicer-like proteins // PLoS One. 2010. V. 5, No 3. Art. e9514. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009514>.
49. Kovalchuk I., Kovalchuk O., Kalck V., Boyko V., Filkowski J., Heinlein M., Hohn B. Pathogen-induced systemic plant signal triggers DNA rearrangements // Nature. 2003. V. 423, No 6941. P. 760–762. <https://doi.org/10.1038/nature01683>.

Поступила в редакцию 18.10.2023

Принята к публикации 04.12.2023

Агабекян Инна Андрониковна, младший научный сотрудник НИЛ «Агробиоинженерия», Институт фундаментальной медицины и биологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: agabekian.inna@gmail.com

Сабаева Диана Юрьевна, лаборант НИЛ «Агробиоинженерия», Институт фундаментальной медицины и биологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: diana.sabayeva@yandex.ru

Абдулкина Лилия Ринатовна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник НИЛ «Агробиоинженерия», Институт фундаментальной медицины и биологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: nigmatullinalili@mail.ru

ISSN 2542-064X (Print)

ISSN 2500-218X (Online)

UCHENYE ZAPISKI KAZANSKOGO UNIVERSITETA. SERIYA ESTESTVENNYE NAUKI
(Proceedings of Kazan University. Natural Sciences Series)

2024, vol. 166, no. 2, pp. 297–311

ORIGINAL ARTICLE

doi: 10.26907/2542-064X.2024.2.297-311

Effects of Hyperthermia on Telomere Length Changes in *Arabidopsis thaliana* Plants

I.A. Agabekian*, D.Y. Sabaeva**, L.R. Abdulkina***

Kazan Federal University, Kazan, 420008 Russia

E-mail: *agabekian.inna@gmail.com, **diana.sabayeva@yandex.ru, ***nigmatullinalili@mail.ru

Received October 18, 2023; Accepted December 4, 2023

Abstract

Telomeres are highly conserved nucleoprotein structures involved in the defense mechanisms of eukaryotic organisms. Their length depends on a variety of biotic and abiotic factors, such as environmental stressors. Being stationary, plants are particularly susceptible to environmental stresses. This article explores the effects of heat stress on telomere length in *Arabidopsis thaliana*. Telomere length was measured for individual chromosome arms. It was shown that hyperthermia at 42 °C altered telomere length in some chromosome arms of the wild-type *A. thaliana* plants, as well as in the long telomeres of the knockout mutants for the gene *OLI5/RPL5A*. The high temperatures caused the telomeres to become shorter, with the longer telomeres showing a stronger response to the stress. This suggests that the complex regulation of telomere length may be associated with exposure to environmental stressors.

Keywords: telomeres, *Arabidopsis thaliana*, heat shock, hyperthermia, *OLI5/RPL5A*

Acknowledgments: This study was supported by the Russian Science Foundation (project no. 21-14-00147) and the Kazan Federal University Strategic Academic Leadership Program (PRIORITY-2030).

Conflicts of Interest. The authors declare no conflicts of interest.

Figure Captions

Fig. 1. Southern blot of telomere length in the wild-type (WT) plants and homozygous mutants for the gene *OLI5/RPL5A* without heat stress and after hyperthermia for 1 h at 37 °C. The analysis was performed 7 days after the heat exposure (WT 37 °C, *oli5-2* 37 °C). Telomere length for the left arm of chromosome 3 (3L) (a), the left arm of chromosome 5 (5L) (b), and the right arm of chromosome 4 (4R) (c).

Fig. 2. Southern blot of telomere length in the wild-type (WT) plants and homozygous mutants for the gene *OLI5/RPL5A* without heat stress and after hyperthermia for 1 h at 42 °C. The analysis was performed 3 and 18 h after the heat exposure (WT 42 °C, *oli5-2* 42 °C). Telomere length for the left arm of chromosome 5 (5L) (a) and the right arm of chromosome 4 (4R) (b).

References

1. Blackburn E.H., Epel E.S., Lin J. Human telomere biology: A contributory and interactive factor in aging, disease risks, and protection. *Science*, 2015, vol. 350, no. 6265, pp. 1193–1198. <https://doi.org/10.1126/science.aab3389>.
2. Giraud-Panis M.-J., Pisano S., Poulet A., Le Du M.-H., Gilson E. Structural identity of telomeric complexes. *FEBS Lett.*, 2010, vol. 584, no. 17, pp. 3785–3799. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2010.08.004>.
3. Maciejowski J., de Lange T. Telomeres in cancer: Tumour suppression and genome instability. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.*, 2017, vol. 18, no. 3, pp. 175–186. <https://doi.org/10.1038/nrm.2016.171>.
4. Bonnell E., Pasquier E., Wellinger R.J. Telomere replication: Solving multiple end replication problems. *Front. Cell Dev. Biol.*, 2021, vol. 9, art. 668171. <https://doi.org/10.3389/fcell.2021.668171>.
5. Gomes N.M., Shay J.W., Wright W.E. Telomere biology in Metazoa. *FEBS Lett.*, 2010, vol. 584, no. 17, pp. 3741–3751. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2010.07.031>.
6. Remot F., Ronget V., Froy H., Rey B., Gaillard J.-M., Nussey D.H., Lemaître J.-F. Decline in telomere length with increasing age across nonhuman vertebrates: A meta-analysis. *Mol. Ecol.*, 2021, vol. 31, no. 23, pp. 5917–5932. <https://doi.org/10.1111/mec.16145>.
7. Chatelain M., Drobniak S.M., Szulkin M. The association between stressors and telomeres in non-human vertebrates: A meta-analysis. *Ecol. Lett.*, 2020, vol. 23, no. 2, pp. 381–398. <https://doi.org/10.1111/ele.13426>.
8. Friesen C.R., Wapstra E., Olsson M. Of telomeres and temperature: Measuring thermal effects on telomeres in ectothermic animals. *Mol. Ecol.*, 2022, vol. 31, no. 23, pp. 6069–6086. <https://doi.org/10.1111/mec.16154>.
9. Shakirov E.V., Chen J.J.-L., Shippen D.E. Plant telomere biology: The green solution to the end-replication problem. *Plant Cell*, 2022, vol. 34, no. 7, pp. 2492–2504. <https://doi.org/10.1093/plcell/koac122>.
10. Monaghan P. Telomeres and life histories: The long and the short of it. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 2010, vol. 1206, no. 1, pp. 130–142. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05705.x>.
11. Morgan C.C., Mc Cartney A.M., Donoghue M.T.A., Loughran N.B., Spillane C., Teeling E.C., O’Connell M.J. Molecular adaptation of telomere associated genes in mammals. *BMC Evol. Biol.*, 2013, vol. 13, no. 1, art. 251. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-251>.
12. Young A.J. The role of telomeres in the mechanisms and evolution of life-history trade-offs and ageing. *Philos. Trans. R. Soc., B.*, 2018, vol. 373, no. 1741, art. 20160452. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0452>.
13. Saint-Leandre B., Christopher C., Levine M.T. Adaptive evolution of an essential telomere protein restricts telomeric retrotransposons. *eLife*, 2020, vol. 9, art. e60987. <https://doi.org/10.7554/eLife.60987>.
14. Augereau A., Mariotti M., Pousse M., Filipponi D., Libert F., Beck B., Gorbunova V., Gilson E., Gladyshev V.N. Naked mole rat TRF1 safeguards glycolytic capacity and telomere replication under low oxygen. *Sci. Adv.*, 2021, vol. 7, no. 8, art. eabe0174. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abe0174>.
15. Reichard M., Giannetti K., Ferreira T., Maouche A., Vrtillek M., Polačik M., Blažek R., Ferreira M.G. Lifespan and telomere length variation across populations of wild-derived African killifish. *Mol. Ecol.*, 2021, vol. 31, no. 23, pp. 5979–5992. <https://doi.org/10.1111/mec.16287>.
16. Ahmed S., Hodgkin J. MRT-2 checkpoint protein is required for germline immortality and telomere replication in *C. elegans*. *Nature*, 2000, vol. 403, no. 6766, pp. 159–164. <https://doi.org/10.1038/35003120>.
17. Watson J.M., Riha K. Telomeres, aging, and plants: From weeds to Methuselah – a mini-review. *Gerontology*, 2011, vol. 57, no. 2, pp. 129–136. <https://doi.org/10.1159/000310174>.

18. Kupiec M. Biology of telomeres: Lessons from budding yeast. *FEMS Microbiol. Rev.*, 2014, vol. 38, no. 2, pp. 144–171. <https://doi.org/10.1111/1574-6976.12054>.
19. Harel I., Benayoun B.A., Machado B., Singh P.P., Hu C.-K., Pech M.F., Valenzano D.R., Zhang E., Sharp S.C., Artandi S.E., Brunet A. A platform for rapid exploration of aging and diseases in a naturally short-lived vertebrate. *Cell*, 2015, vol. 160, no. 5, pp. 1013–1026. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2015.01.038>.
20. Carneiro M.C., de Castro I.P., Ferreira M.G. Telomeres in aging and disease: Lessons from zebrafish. *Dis. Models Mech.*, 2016, vol. 9, no. 7, pp. 737–748. <https://doi.org/10.1242/dmm.025130>.
21. Folgueras A.R., Freitas-Rodríguez S., Velasco G., López-Otín C. Mouse models to disentangle the hallmarks of human aging. *Circ. Res.*, 2018, vol. 123, no. 7, pp. 905–924. <https://doi.org/10.1161/CIRCRESAHA.118.312204>.
22. Haussmann M.F., Winkler D.W., Vleck C.M. Longer telomeres associated with higher survival in birds. *Biol. Lett.*, 2005, vol. 1, no. 2, pp. 212–214. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0301>.
23. Bauch C., Becker P.H., Verhulst S. Within the genome, long telomeres are more informative than short telomeres with respect to fitness components in a long-lived seabird. *Mol. Ecol.*, 2014, vol. 23, no. 2, pp. 300–310. <https://doi.org/10.1111/mec.12602>.
24. Asghar M., Hasselquist D., Hansson D., Zehindjiev P., Westerdahl H., Bensch S. Hidden costs of infection: Chronic malaria accelerates telomere degradation and senescence in wild birds. *Science*, 2015, vol. 347, no. 6220, pp. 436–438. <https://doi.org/10.1126/science.126112>.
25. Choi J.Y., Abdulkina L.R., Yin J., Chastukhina I.B., Lovell J.T., Agabekian I.A., Young P.G., Razzaque S., Shippen D.E., Juenger T.E., Shakirov E.V., Purugganan M.D. Natural variation in plant telomere length is associated with flowering time. *Plant Cell*, 2021, vol. 33, no. 4, pp. 1118–1134. <https://doi.org/10.1093/plcell/koab022>.
26. Ghosh D., Xu J. Abiotic stress responses in plant roots: A proteomics perspective. *Front. Plant Sci.*, 2014, vol. 5, art. 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00006>.
27. Lin J., Epel E. Stress and telomere shortening: Insights from cellular mechanisms. *Ageing Res Rev.*, 2022, vol. 73, art. 101507. <https://doi.org/10.1016/j.arr.2021.101507>.
28. Campitelli B.E., Razzaque S., Barbero B., Abdulkina L.R., Hall M.H., Shippen D.E., Juenger T.E., Shakirov E.V. Plasticity, pleiotropy and fitness trade-offs in Arabidopsis genotypes with different telomere lengths. *New Phytol.*, 2022, vol. 233, no. 4, pp. 1939–1952. <https://doi.org/10.1111/nph.17880>.
29. Lee J.R., Xie X., Yang K., Zhang J., Lee S.Y., Shippen D.E. Dynamic interactions of Arabidopsis TEN1: Stabilizing telomeres in response to heat stress. *Plant Cell*, 2016, vol. 28, no. 9, pp. 2212–2224. <https://doi.org/10.1105/tpc.16.00408>.
30. Abdulkina L.R., Kobayashi C., Lovell J.T., Chastukhina I.B., Aklilu B., Agabekian I.A., Suescún A.V., Valeeva L.R., Nyamsuren C., Aglyamova G.V., Sharipova M.R., Shippen D.E., Juenger T.J., Shakirov E.V. Components of the ribosome biogenesis pathway underlie establishment of telomere length set point in Arabidopsis. *Nat. Commun.*, 2019, vol. 10, no. 1, art. 5479. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13448-z>.
31. Pinon V., Etchells J.P., Rossignol P., Collier S.A., Arroyo J.M., Martienssen R.A., Byrne M.E. Three *PIGGYBACK* genes that specifically influence leaf patterning encode ribosomal proteins. *Development*, 2008, vol. 135, no. 7, pp. 1315–1324. <https://doi.org/10.1242/dev.016469>.
32. Fujikura U., Horiguchi G., Ponce M.R., Micol J.L., Tsukaya H. Coordination of cell proliferation and cell expansion mediated by ribosome-related processes in the leaves of *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.*, 2009, vol. 59, no. 3, pp. 499–508. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2009.03886.x>.
33. Chastukhina I.B., Nigmatullina L.R., Valeeva L.R., Shakirov E.V. Selection of efficient Taq DNA polymerase to optimize T-DNA genotyping method for rapid detection of mutant *Arabidopsis thaliana* plants. *BioNanoScience*, 2016, vol. 6, no. 4, pp. 407–410. <https://doi.org/10.1007/s12668-016-0253-6>.
34. Heacock M., Spangler E., Riha K., Puizina J., Shippen D.E. Molecular analysis of telomere fusions in *Arabidopsis*: Multiple pathways for chromosome end-joining. *EMBO J.*, 2004, vol. 23, no. 11, pp. 2304–2313. <https://doi.org/10.1038/sj.emboj.7600236>.
35. Doyle J.J., Doyle J.L. Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus*, 1990, vol. 12, no. 1, pp. 13–15.

36. Nigmatullina L.R., Sharipova M.R., Shakirov E.V. Non-radioactive TRF assay modifications to improve telomeric DNA detection efficiency in plants. *BioNanoScience*, 2016, vol. 6, no. 4, pp. 325–328. <https://doi.org/10.1007/s12668-016-0223-z>.
37. Chen J., Burke J.J., Velten J., Xin Z. FtsH11 protease plays a critical role in Arabidopsis thermotolerance. *Plant J.*, 2006, vol. 48, no. 1, pp. 73–84. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2006.02855.x>.
38. Alberts B., Johnson A., Lewis J., Raff M., Roberts K., Walter P. *Molecular Biology of the Cell*. 4th ed. New York, NY, Garland Sci., 2002. 1616 p.
39. Haussmann M.F., Marchetto N.M. Telomeres: Linking stress and survival, ecology and evolution. *Curr. Zool.*, 2010, vol. 56, no. 6, pp. 714–727. <https://doi.org/10.1093/czoolo/56.6.714>.
40. Horn T., Robertson B.C., Gemmell N.J. The use of telomere length in ecology and evolutionary biology. *Heredity*, 2010, vol. 105, no. 6, pp. 497–506. <https://doi.org/10.1038/hdy.2010.113>.
41. Boulton S.J., Jackson S.P. Identification of a *Saccharomyces cerevisiae* Ku80 homologue: Roles in DNA double strand break rejoining and in telomeric maintenance. *Nucleic Acids Res.*, 1996, vol. 24, no. 23, pp. 4639–4648. <https://doi.org/10.1093/nar/24.23.4639>.
42. Kazda A., Zellinger B., Rössler M., Derboven E., Kusenda B., Riha K. Chromosome end protection by blunt-ended telomeres. *Genes Dev.*, 2012, vol. 26, no. 15, pp. 1703–1713. <https://doi.org/10.1101/gad.194944.112>.
43. Watson J.M., Shippen D.E. Telomere rapid deletion regulates telomere length in *Arabidopsis thaliana*. *Mol. Cell. Biol.*, 2007, vol. 27, no. 5, pp. 1706–1715. <https://doi.org/10.1128/MCB.02059-06>.
44. Xie X., Shippen D.E. DDM1 guards against telomere truncation in Arabidopsis. *Plant Cell Rep.*, 2018, vol. 37, no. 3, pp. 501–513. <https://doi.org/10.1007/s00299-017-2245-6>.
45. Shakirov E.V., Shippen D.E. Length regulation and dynamics of individual telomere tracts in wild-type Arabidopsis. *Plant Cell*, 2004, vol. 16, no. 8, pp. 1959–1967. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.023093>.
46. Lebel E.G., Masson J., Bogucki A., Paszkowski J. Stress-induced intrachromosomal recombination in plant somatic cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 1993, vol. 90, no. 2, pp. 422–426. <https://doi.org/10.1073/pnas.90.2.42>.
47. Rahavi M.R., Migicovs Z., Titov V., Kovalchuk I. Transgenerational adaptation to heavy metal salts in Arabidopsis. *Front. Plant Sci.*, 2011, vol. 2, art. 91. <https://doi.org/10.3389/fpls.2011.00091>.
48. Boyko A., Blevins T., Yao Y., Golubov A., Bilchak A., Ilnytskyy Y., Hollunder J., Meins F., Jr., Kovalchuk I. Transgenerational adaptation of *Arabidopsis* to stress requires DNA methylation and the function of Dicer-like proteins. *PLoS One*, 2010, vol. 5, no. 3, art. e9514. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009514>.
49. Kovalchuk I., Kovalchuk O., Kalck V., Boyko V., Filkowski J., Heinlein M., Hohn B. Pathogen-induced systemic plant signal triggers DNA rearrangements. *Nature*, 2003, vol. 423, no. 6941, pp. 760–762. <https://doi.org/10.1038/nature01683>.

Для цитирования: Агабекян И.А., Сабаяева Д.Ю., Абдулкина Л.Р. Влияние гипертермии на изменение длины теломер растений *Arabidopsis thaliana* // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2024. Т. 166, кн. 2. С. 297–311. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2024.2.297-311>.

For citation: Agabekyan I.A., Sabaeva D.Y., Abdulkina L.R. Effects of hyperthermia on telomere length changes in *Arabidopsis thaliana* plants. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennyye Nauki*, 2024, vol. 166, no. 2, pp. 297–311. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2024.2.297-311>. (In Russian)