

ГЕНЫ ТРАНСКРИПЦИОННЫХ ФАКТОРОВ, ЗАДЕЙСТВОВАННЫХ В ОТВЕТЕ РАСТЕНИЙ НА АБИОТИЧЕСКИЕ СТРЕССОВЫЕ ФАКТОРЫ

© Е.А. Заикина, С.Д. Румянцев, Е.Р. Сарварова, Б.Р. Кулуев

ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр РАН»,
Институт биохимии и генетики, Уфа

Для цитирования: Заикина Е.А., Румянцев С.Д., Сарварова Е.Р., Кулуев Б.Р. Гены транскрипционных факторов, задействованных в ответе растений на абиотические стрессовые факторы // Экологическая генетика. – 2019. – Т. 17. – № 3. – С. 47–58. <https://doi.org/10.17816/ecogen17347-58>.

Поступила: 08.05.2019

Одобрена: 30.07.2019

Принята: 24.09.2019

☼ Гипотермия, засуха, засоление и тяжелые металлы — наиболее распространенные стрессовые факторы, негативно влияющие на рост и развитие растений. Растения на эти стрессовые факторы реагируют на молекулярном, клеточном и физиологическом уровнях через сложную сеть восприятия и передачи сигналов стресса, которая впоследствии инициирует множество защитных механизмов. Важнейшими регуляторами абиотических стрессовых реакций, как и других сигнальных путей, являются транскрипционные факторы, контролирующие экспрессию многочисленных защитных генов. В ответ на действие абиотических стрессовых факторов в растениях активируются транскрипционные факторы, относящиеся прежде всего к семействам AP2/ERF, WRKY, MYB, NAC и bZIP. Многочисленные гены транскрипционных факторов могут быть использованы при создании стрессоустойчивых трансгенных и генетически отредактированных сельскохозяйственных растений. Гены этих транскрипционных факторов также представляют большой интерес в качестве мишеней при маркер-ориентированной селекции культурных растений. Данный обзор посвящен рассмотрению основных групп транскрипционных факторов и их генов, участвующих в ответе растений на гипотермию, засуху, засоление и воздействие тяжелых металлов.

☼ **Ключевые слова:** транскрипционные факторы; абиотический стресс; гипотермия; засуха; засоление; тяжелые металлы; AP2/ERF; WRKY; MYB; NAC; bZIP.

TRANSCRIPTION FACTOR GENES INVOLVED IN PLANT RESPONSE TO ABIOTIC STRESS FACTORS

© E.A. Zaikina, S.D. Rumyantsev, E.R. Sarvarova, B.R. Kuluev

Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences,
Institute of Biochemistry and Genetics, Ufa, Russia

Cite this article as: Zaikina EA, Rumyantsev SD, Sarvarova ER, Kuluev BR.

Transcription factor genes involved in plant response to abiotic stress factors.

Ecological genetics. 2019;17(3):47-58. <https://doi.org/10.17816/ecogen17347-58>.

Received: 08.05.2019

Revised: 30.07.2019

Accepted: 24.09.2019

☼ Hypothermia, drought, salinity and heavy metals are the most widespread stress factors negatively affecting plant growth and development. Plants respond to these stress factors on molecular, cellular, and physiological levels through the complicated mechanisms of signal perception and transduction, subsequently inducing various defense mechanisms. Transcription factors controlling the expression of numerous defense proteins are the most significant abiotic stress reaction regulators. Mainly, the negative environmental influence activates the AP2/ERF, WRKY, MYB, NAC, bZIP transcription factors. The numerous transcription factors genes can be used in genetic engineering of agricultural crops resistant to abiotic stress. These genes are also of great interest in marker assisted selection of cultivated plants. This review is dedicated to description of transcription factors and their genes, involved in plant response to hypothermia, drought, salinity and heavy metals.

☼ **Keywords:** transcription factors; abiotic stresses; hypothermia; drought; salinity; heavy metals; AP2/ERF; WRKY; MYB; NAC; bZIP.

ВВЕДЕНИЕ

На сельскохозяйственные культуры негативно влияет множество стрессовых факторов, основными из которых являются гипотермия, засуха, засоление и тяжелые металлы. В связи с прикрепленным образом жизни растения вынуждены приспосабливаться

к неблагоприятным абиотическим условиям среды. В ответ на стрессовые воздействия в растениях активируется множество регуляторных систем. Одна из первых реакций на стресс у растений — повышение уровня активных форм кислорода, которые могут привести к гибели клетки в результате их негативного

воздействия на белки, липиды и нуклеиновые кислоты [1]. При повышении уровня активных форм кислорода в растениях активируется сложно устроенная антиоксидантная система, которая в норме находится в равновесии с прооксидантной системой. В целом устойчивость растения к тому или иному стрессовому фактору определяется экспрессией множества генов, кодирующих защитные белки. Однако важнейшими регуляторами всех абиотических стрессовых реакций являются транскрипционные факторы (ТФ), которые контролируют транскрипцию генов, кодирующих защитные белки. Можно полагать, что в ответе на стрессовые воздействия участвуют все основные группы ТФ, однако некоторые их семейства все же задействованы в этом в большей степени. В целом ТФ растений в зависимости от гомологии первичной и вторичной структур ДНК-связывающего домена можно разделить на четыре большие группы: первая — с доменами, обогащенными основными аминокислотами, типа «лейциновая застежка-молния» (leucine zipper); вторая — с ДНК-связывающими доменами типа «цинковые пальцы» (zinc finger); третья — с доменами типа спираль — поворот — спираль (Helix-Turn-Helix); четвертая — с доменами типа бета-скаффолд (β -Scaffold) [2]. Однако более удобно пользоваться разделением ТФ на отдельные семейства, которые классифицируют по принципу различия в узнаваемых цис-регуляторных элементах промоторов. Так, при абиотических стрессах одними из первых активируются ТФ, относящиеся к семействам AP2/ERF, WRKY, MYB, NAC и bZIP [3, 4].

Транскрипционные факторы представляют собой ключевые регуляторы экспрессии защитных генов, и именно гены этих факторов в последние годы все чаще рассматривают в качестве целевых для создания стрессоустойчивых трансгенных растений и в качестве мишеней при маркер-ориентированной селекции. Важным этапом при планировании работ по генной инженерии и селекции культурных растений является выбор целевого гена, причем именно гены ТФ подходят для этого наилучшим образом, так как их число должно быть гораздо меньше количества генов защитных белков. Данная статья посвящена рассмотрению ТФ и их генов, которые служат ключевыми регуляторами ответных реакций на такие наиболее актуальные для культурных растений абиотические стрессовые факторы, как гипотермия, засуха, засоление и тяжелые металлы.

ТРАНСКРИПЦИОННЫЕ ФАКТОРЫ, УЧАСТВУЮЩИЕ В РЕГУЛЯЦИИ ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТИ

Температура — один из определяющих факторов распространения растений, что особенно актуально для обширных территорий России с холодным континентальным климатом. По различным сведениям, более

70 % территории России относится к зоне рискованного земледелия, причем основным лимитирующим фактором чаще всего выступает именно холод. В процессе эволюции растения выработали различные способы адаптации к холодовому стрессу, причем большинство растений приобретают холодоустойчивость в результате закалывания [5, 6]. Акклиматизация к холоду часто связана с уменьшением продолжительности светового дня. В результате этого прекращается рост, и растения все силы направляют на устойчивость к гипотермии [7]. Холодоустойчивость растений зависит не только от времени, но и от скорости акклиматизации, а также от стадии развития растения. Механизмы холодо- и морозоустойчивости во многом схожи, однако развитие последнего тесно связано с накоплением сахаров. При температурах, близких к нулю, интенсивность дыхания падает, а интенсивность фотосинтеза увеличивается [8, 9], следовательно, доступные сахара используются для поддержания клеточных функций. Так, озимые злаки могут накапливать сахара и тем самым акклиматизироваться к холоду, а у яровых злаков такая способность не выявлена [10]. Показано, что для акклиматизации важен циркадный ритм. К примеру, растения не могут пройти акклиматизацию при низкой температуре в темноте, даже если активированы защитные гены [11, 12]. На снижение температуры в первую очередь реагирует мембрана. Происходят изменения в структуре ее жесткости [13], приводящие к нарушению процессов проницаемости мембраны для воды и ионов, вследствие этого индуцируются защитные гены, связанные с холодом [14]. В растениях существует два пути регуляции экспрессии генов стрессоустойчивости: это АБК-зависимые и АБК-независимые пути. У АБК-независимых генов в промоторной области обнаружены цис-элементы CRT/DRE (C-repeat/Dehydration-Responsive Element) (A/GCCGAC) [15], с которыми могут взаимодействовать транскрипционные факторы CBF (C-repeated Binding Factor). Таланова и др. [16] показали, что ТФ WRKY, которые повышали устойчивость к низким температурам у *Triticum aestivum*, могут также принадлежать к АБК-независимым путям регуляции. Индуцируемые АБК гены в промоторной области имеют последовательность нуклеотидов ABRE (ABA-Responsive Element) (ACGTGG/T). К АБК-зависимым ТФ относят прежде всего MYB и bZIP. Однако независимо от связи с АБК для повышения холодоустойчивости активируются так называемые COR-гены (от Cold Regulated), кодирующие COR-белки. Регуляция COR-генов всеми вышеперечисленными ТФ тесно связана и включает в себя перекрестное действие, совместную регуляцию и блокировку отдельных путей.

Белки семейства WRKY представляют собой факторы транскрипции, которые характеризуются наличием консервативного ДНК-связывающего домена WRKY, состоящего из 60 аминокислотных остатков на N-кон-

це и нетипичной структуры с цинковыми пальцами на С-конце. Под воздействием холода у мягкой пшеницы повышается экспрессия генов *WRKY16* и *WRKY34*, достигая максимального значения через сутки стрессового воздействия [17]. Повышенная экспрессия *TaWRKY19* мягкой пшеницы у трансгенных растений *Arabidopsis thaliana* приводила к увеличению устойчивости к низким температурам за счет опосредованной активации *COR*-генов [18].

CBF/DREB (от C-repeated Binding Factor/Dehydration Responsive Elements-Binding proteins) относятся к факторам транскрипции семейства APETALA2/ETHYLENE RESPONSIVE FACTOR (AP2/ERF). CBF1, CBF2 и CBF3 (также известные как DREB1b, DREB1c и DREB1a соответственно) [19] и регулируют экспрессию *COR*-генов. Выявлено около 2000 *COR*-генов, 1200 из которых связаны с низкотемпературным стрессом, при этом около 170 из них регулируются ТФ CBF [20]. Гены *CBF* были идентифицированы у ряда видов *Poaceae*, таких как рожь (*Secale cereale*) [21], рис (*Oryza sativa*) [22, 23], ячмень (*Hordeum vulgare*) [23–25] и мягкая пшеница (*T. aestivum*) [21, 23, 26, 27]. Повышение уровня экспрессии генов *CBF* начинается на ранней фазе ответа на низкую температуру. По мере снижения температуры транскрипция генов *CBF* становится все более интенсивной [28]. По другим данным, экспрессия *CBF* возрастает сразу после обработки холодом, достигает максимума через 3 ч, а затем снижается. *COR*-гены активируются позже, их экспрессия достигает своего максимума через 24 ч после начала стрессового воздействия [29]. У *A. thaliana* было идентифицировано шесть генов *CBF*, среди которых *CBF1*, *CBF2* и *CBF3* участвуют в регуляции экспрессии генов, связанных с низкой температурой [6, 30]. Выключение экспрессии генов *CBF1* или *CBF3* приводило к чувствительности растений *A. thaliana* к холоду после закаливания [31]. Однако мутантные растения *cbf2* были устойчивы к замерзанию как в обычных условиях, так и после обработки холодом.

Анализ экспрессии генов показал, что *CBF2* отрицательно влияет на транскрипцию *CBF1* и *CBF3* [32]. Сверхэкспрессия генов *CBF* из *A. thaliana* у других видов растений или сверхэкспрессия генов *CBF* из других видов у *A. thaliana* обеспечивает повышенную морозостойкость. Установлено, что уровень экспрессии генов *CBF* и *COR* у *A. thaliana*, которые растут в теплом климате, после обработки низкими температурами ниже, чем у растений, растущих севернее [33–35]. Повышенная экспрессия генов *CBF* часто приводит к увеличению морозоустойчивости различных видов растений. Так, повышенная экспрессия в ячмене генов пшеницы *TaDREB3*, *TaCBF14* и *TaCBF15* и гена *H. vulgare HvCBF2A* вызывала повышение устойчивости к заморозкам за счет повышения уровня транскриптов нижестоящих генов-мишеней, таких,

к примеру, как *COR14b* и *DHN5* [36–38]. Liu et al. [30] перенесли ген *DREB1A*, регулируемый промоторами 35S CaMV и rd29A, в *A. thaliana*, тем самым улучшив устойчивость трансгенных растений к низкой температуре, соли и щелочи. Данный ген, также из холодостойкого растения *Adonis amurensis* (*AaDREB1*), был клонирован и перенесен в растения риса и *A. thaliana* под контролем конститутивного промотора 35S CaMV. Анализ показал, что трансгенные растения стали более устойчивы не только к низкой температуре, но и к засухе и засолению [39].

Транскрипционные факторы семейства bZIP (от basic leucine ZIPper) участвуют в ответе как на биотические, так и на абиотические стрессовые факторы. Белки bZIP содержат домен bZIP, состоящий из двух структурных компонентов: основной ДНК-связывающей области и области димеризации лейциновой застежки-молнии [40]. Эта группа ТФ оказывает свое регулирующее влияние прежде всего при засухе, экстремальных температурах и засолении. Liu et al. [41] выяснили, что ген *bZIP73* повышает устойчивость к низкотемпературному стрессу у риса, а его экспрессия повышается после акклиматизации к холоду. Предполагают, что *bZIP73* является единственным геном, связанным с устойчивостью к холоду на стадии проростков у растений риса [42].

Транскрипционные факторы семейства MYB (от MYeloBlastosis) включают консервативный ДНК-связывающий домен MYB и подразделяются на четыре подсемейства: 1R, R2R3, R1R2R3, 4R-MYB. ТФ MYB оказывают как положительное, так и отрицательное влияние на толерантность к холоду [43]. Известно, что при низких температурах повышается уровень экспрессии гена *MYB15*. *MYB15* связывается с промоторами генов *CBF1*, 2 и 3. Однако у трансгенных растений со сверхэкспрессией гена *MYB15* выявлены пониженные уровни транскриптов *CBF1*, 2, 3 после обработки холодом, а у растения с удаленным геном *MYB15* — повышенные уровни экспрессии *CBF1*, 2, 3. Следовательно, повышенная экспрессия гена *MYB15* приводит к снижению толерантности к гипотермии, а удаление данного гена способствует повышению толерантности к замерзанию. Получается, что ген *MYB15* отрицательно регулирует экспрессию генов *CBF* [44]. Ген *MdMYB23* из яблони (*Malus domestica*) влияет на устойчивость к холоду путем непосредственного связывания с промоторами генов *MdCBF*. Избыточная экспрессия *MdMYB23* повышает устойчивость растений к холоду [45]. Гены *AtMYB14* и *AtMYB15* играют важную роль в регуляции реакции на холодовой стресс у *A. thaliana* [46]. В рисе ген *OsMYB2* также участвует в ответе на холодовой стресс [47]. Xie et al. [48] показали, что *MYB88* и *MYB124* являются холод-индуцируемыми генами, которые необходимы для обеспечения устойчивости к гипотермии у яблони и *A. thaliana* (табл. 1).

Таблица 1

Некоторые гены транскрипционных факторов, задействованные в ответе на воздействие абиотических стрессовых факторов

Семейство	Ген	Вид растения	Эффект на растения	Номер доступа в GenBank	Ссылка на литературу
WRKY	<i>WRKY16</i>	<i>T. aestivum</i>	Повышение холодоустойчивости	EU665428	[17]
	<i>WRKY34</i>	<i>T. aestivum</i>	Повышение холодоустойчивости	EU669664.1	[17]
	<i>TaWRKY44</i>	<i>T. aestivum</i>	Повышение устойчивости к засухе и засолению	KR827395.1	[95]
	<i>TaWRKY2</i>	<i>T. aestivum</i>	Повышение устойчивости к засухе	EU665425.1	[18]
	<i>TaWRKY19</i>	<i>T. aestivum</i>	Повышение холодоустойчивости и устойчивости к засухе	EU665430.1	[18]
	<i>OsWRKY45</i>	<i>O. sativa</i>	Повышение устойчивости к засухе, холоду и соли	DQ298181	[70]
CBF	<i>TaCBF14</i>	<i>T. aestivum</i>	Повышение холодоустойчивости	AY785901.1	[37]
	<i>TaCBF15</i>	<i>T. aestivum</i>	Повышение холодоустойчивости	MN264449	[37]
	<i>HvCBF2A</i>	<i>H. vulgare</i>	Повышение холодоустойчивости	AY785843.1	[38]
DREB	<i>TaDREB3</i>	<i>T. aestivum</i>	Повышение холодоустойчивости	DQ353853.1	[36]
	<i>TaDREB1A</i>	<i>T. aestivum</i>	Повышение устойчивости к засухе, холоду и соли	AF303376.1	[87]
	<i>TaDREB2B</i>	<i>T. aestivum</i>	Повышение устойчивости к засухе, холоду и соли	AB193608.1	[89]
	<i>AaDREB1</i>	<i>Adonis amurensis</i>	Повышение устойчивости к засухе, холоду и соли	HQ889135.1	[39]
bZIP	<i>ABP9</i>	<i>Z. mays</i>	Повышение устойчивости к засухе и жаре	GU237073	[73]
	<i>ThbZIP1</i>	<i>Tamarix hispida</i>	Повышение устойчивости к засолению и тяжелым металлам	FJ752700.1	[104]
MYB	<i>MdMYB23</i>	<i>M. domestica</i>	Повышение холодоустойчивости	DQ074471.1	[45]
	<i>AtMYB14</i>	<i>A. thaliana</i>	Повышение холодоустойчивости	Z95741.1	[46]
	<i>AtMYB15</i>	<i>A. thaliana</i>	Повышение устойчивости к засухе и засолению	Y14207.1	[78]
	<i>OsMYB2</i>	<i>O. sativa</i>	Повышение холодоустойчивости	D88618.1	[47]
	<i>MYB88</i>	<i>M. domestica</i>	Повышение холодоустойчивости	KY569647.1	[48]
	<i>MYB124</i>	<i>M. domestica</i>	Повышение холодоустойчивости	KY569648.1	[48]
	<i>OsMYB3R-2</i>	<i>O. sativa</i>	Повышение устойчивости к засухе, холоду и соли	BAD81765.1	[93]
NAC	<i>SNAC1</i>	<i>O. sativa</i>	Повышение устойчивости к засухе	DQ394702.1	[61]
	<i>OsNAC6/SNAC2</i>	<i>O. sativa</i>	Повышение устойчивости к засухе, соли и холоду во время прорастания семян	AB028185.1/ EU846994	[62]/ [60]
	<i>TaNAC2a</i>	<i>T. aestivum</i>	Повышение устойчивости к засухе	NM027577.1	[65]
	<i>TaNAC69</i>	<i>T. aestivum</i>	Повышение устойчивости к засухе, холоду и засолению	AY625682.1	[63]
Homeodomain Leu zipper (HD-ZIP)	<i>HDG11</i>	<i>A. thaliana</i>	Повышение устойчивости к засухе	NP_177479.1	[75]

ТРАНСКРИПЦИОННЫЕ ФАКТОРЫ, УЧАСТВУЮЩИЕ В РЕГУЛЯЦИИ ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ

Засуха представляет собой один из абиотических факторов, ограничивающих рост и развитие растений. Данный стрессовый фактор весьма актуален для России, особенно для основных сельскохозяйственных регионов юга страны. Хотя все растения обладают способностью бороться с засухой, они сильно различаются по данному параметру. Для получения сельскохозяйственных растений с повышенной устойчивостью к стрессу, вызванному засухой, необходимо базовое

понимание физиологических, биохимических и генных регуляторных сетей. По мере развития молекулярной биологии генно-инженерный подход по использованию генов стрессоустойчивости все чаще применяют для повышения устойчивости культурных растений к засухе. В целом методы молекулярной биотехнологии, применяемые для увеличения урожайности, станут доминирующими инструментами растениеводства, поэтому очень важно рассмотрение отдельных генов, обеспечивающих засухоустойчивость [49, 50]. Растительные гены, экспрессирующиеся в условиях засухи, можно

разделить на две группы: первая — гены, продуктами которых являются функциональные белки и ферменты, такие как белки позднего эмбриогенеза (LEA), аквапорины (AQP), пролинсинтетазы и др.; и вторая — гены, продукты которых являются факторами транскрипции, регулирующими экспрессию генов, кодирующих такие белки, как bZIP, MYB, DREB и др. [51]. Вначале были изучены гены первой группы и с помощью них получены устойчивые к засухе трансгенные растения [49, 52]. Однако в сети передачи сигналов, которая ведет от восприятия сигналов стресса к экспрессии генов, чувствительных к стрессу, наиболее существенную роль играют факторы транскрипции, поэтому именно эта группа регуляторов должна стать приоритетным направлением в исследованиях в области биотехнологии и генетики засухоустойчивости культурных растений.

Транскрипционные факторы DREB могут активировать до 12 функциональных генов засухоустойчивости, зависящих от так называемой DRE-связанной цис-регуляции в условиях стресса. Повышенная экспрессия этих генов способствует увеличению содержания пролина, что приводит к повышению устойчивости к таким стрессовым факторам, как засуха, холод и засоление [30, 51]. Для многих культур важно сохранять устойчивость к засухе как на начальных стадиях роста (так как при этом закладывается материальная основа будущего урожая), так и на более поздних стадиях. Таким образом, изучение генетики устойчивости к засухе на стадии проростков становится необходимым подходом для первоначального скрининга на засухоустойчивость. Транскрипционные факторы DREB1A и DREB2A у *A. thaliana* в основном регулируют транскрипцию генов *RD17*, *KIN1*, *Cor6.6*, *Cor15a*, *ERD10*, *RD29A* и др., которые ассоциированы с толерантностью к засухе и другим абиотическим стрессовым факторам. Эти гены экспрессируются и в оптимальных условиях, но при действии засухи и низкой температуры их экспрессия существенно повышается [53]. Oh Se-Jun et al. [54] перенесли гены ТФ CBF3/DREB1A *A. thaliana* в рис и таким образом повысили устойчивость этой культуры к засухе, низкой температуре, соли и щелочи, при этом трансгены не оказывали негативного влияния на какие-либо агрономические параметры растений риса. Было также показано, что рассмотренные выше гены *CBF1*, *CBF2* и *CBF3* играют важную роль не только при гипотермии, но и при засухе и высоких концентрациях солей [30, 55] (см. табл. 1). Jun-Wei et al. [56] использовали ген транскрипционного фактора DREB *A. thaliana* в качестве целевого и получили трансгенные растения мягкой пшеницы, которые характеризовались увеличением содержания пролина и, как следствие, повышенной засухоустойчивостью.

Кроме DREB, известны и другие ТФ, участвующие в регуляции устойчивости растений к засухе. К примеру, это семейство ТФ NAC (от названия генов *NAM*,

ATAF, *CUC*), представляющее одно из самых больших семейств факторов транскрипции растений [57]. Более 100 генов этого семейства были идентифицированы как у *A. thaliana*, так и у риса [58, 59]. Однако только некоторые из них были функционально охарактеризованы. Оказалось, что три NAC-гена *A. thaliana* (*ANAC019*, *ANAC055*, *ANAC072*) связываются с промоторной областью *ERD1*, которая охарактеризована как ген, чувствительный к стрессу, и избыточная экспрессия этих трех генов NAC в *A. thaliana* приводит к повышению засухоустойчивости [60]. Описана роль двух генов NAC риса в развитии устойчивости к засухе [61, 62]. Сверхэкспрессия фактора транскрипции, кодируемого геном риса *SNAC1*, повысила всхожесть семян на 22–34 % по сравнению с контрольными растениями в условиях засухи в полевых условиях, поскольку трансгенные растения риса теряли воду медленнее, закрывая большее количество устьиц [61]. Аналогично избыточная экспрессия гена *OsNAC6/SNAC2* в рисе привела к повышению устойчивости к засухе, соли и холоду во время прорастания семян [61, 62]. Сверхэкспрессия различных генов *TaNAC* мягкой пшеницы отвечает за повышенную устойчивость к биотическим и абиотическим стрессовым факторам [63, 64]. Tang et al. [65] показали, что трансгенные растения табака с геном *TaNAC2a T. aestivum* обладают повышенной устойчивостью к засухе. Особая роль в ответ на водный дефицит связана с белками дегидринами, которые помогают клеткам растений справляться с осмотическими изменениями, причем их экспрессия также может регулироваться генами NAC [65].

Факторы транскрипции семейства WRKY имеют большое значение для развития абиотических стрессовых реакций, обусловленных засухой [66, 67]. Сверхэкспрессия *TaWRKY146* увеличивала устойчивость к дегидратационному стрессу у трансгенных растений *A. thaliana* за счет индукции закрытия устьиц, вследствие чего скорость транспирации снижалась [68]. Было также обнаружено, что растения со сверхэкспрессией *TaWRKY2* имеют повышенную экспрессию генов *STZ* и *RD29B*. Что касается трансгенных растений с геном *TaWRKY19*, они имели более высокие уровни экспрессии генов *DREB2A*, *RD29B*, *Cor6.6* и *RD29A* [69]. Qiu et al. [70] установили, что экспрессия гена *OsWRKY45* в рисе была вызвана засухой, а также холодом, жарой и солью, что, в свою очередь, указывает на ключевую роль ТФ *OsWRKY45* в широком диапазоне абиотических стрессов. Они также продемонстрировали, что избыточная экспрессия *OsWRKY45* у *A. thaliana* придает повышенную устойчивость к дефициту воды. Авторы объясняют эту повышенную устойчивость трансгенных растений *A. thaliana* закрытием устьиц и индукцией связанных со стрессом генов *OsWRKY45*. Это также может быть связано с тем, что *OsWRKY45* участвует в регуляции биосинтеза АБК, ко-

торая в конечном счете активирует сигнальный каскад, что приводит к снижению транспирации и повышению устойчивости к засухе [70].

Транскрипционные факторы семейства bZIP задействованы во многих регуляторных процессах растений — АБК-зависимые пути регуляции, передача сигналов о стрессе, созревание семян и развитие цветков [71, 72]. Один из генов ТФ bZIP был клонирован из кукурузы и обозначен как *ABP9* (ABRE-связывающий белок 9), который специфически связывается с мотивом ABRE2. Этот ген был использован в исследовании для изучения его роли в условиях засухи и жары отдельно или в сочетании с эффективностью использования углерода и света вместе с другими факторами, такими как содержание АБК в листьях и их пигментный состав [73]. Было установлено, что трансгенные растения *A. thaliana*, экспрессирующие ген *ABP9*, характеризовались улучшенной фотосинтетической способностью при действии обоих стрессовых факторов (засуха и жара) за счет регулирования фотосинтетического пигментного состава, рассеивания избыточной световой энергии и повышения эффективности использования углерода и увеличения содержания АБК.

Известно, что ген *HDG11*, кодирующий гомеодомен-содержащий ТФ лейциновая застежка-молния (HD-ZIP) класса IV [74], играет значительную роль в устойчивости к засухе, улучшая водный гомеостаз растений. Сверхэкспрессия гена *HDG11* в табаке улучшает некоторые признаки растений, такие как снижение плотности устьиц и улучшение ветвления корневой системы, что в совокупности способствует устойчивости растения к засухе [75]. Точно так же *AtMYB60* и *AtMYB44* участвуют в движениях устьиц, эти гены функционируют как репрессоры транскрипции у *A. thaliana*, и их экспрессия негативно регулируется в защитных клетках во время засухи [76, 77]. Все эти данные подтверждают, что многие гены ТФ эволюционировали именно в качестве регуляторов засухоустойчивости, а часто и стрессоустойчивости в целом, вовлекаясь в обеспечение экспрессии многих неродственных защитных белков.

Трансгенные растения *A. thaliana* со сверхэкспрессией *MYB15* проявляют устойчивость к засухе, засолению и гиперчувствительность к экзогенной АБК на разных стадиях развития [78]. Сообщается, что сверхэкспрессия *MYB15* улучшает засухоустойчивость и солеустойчивость за счет увеличения экспрессии генов, защищающих от стресса, и эффективного закрытия устьиц в условиях дефицита воды. В исследованиях Lee et al. [79] ген *A. thaliana MYB96* под контролем промотора 35S CaMV был сверхэкспрессирован в *Camelina sativa*. Трансгенные растения *C. sativa* имели нормальный рост и показывали повышенную устойчивость к засухе благодаря увеличению выработки кутикулярного воска на поверхности трансгенных листьев. Таким образом, ТФ, участвующие в реакциях на устьицах и листьях, не имеющие вредных плейотропных эффектов, представляют привле-

кательные мишени для планирования работ, направленных на снижение потерь воды в растениях [80].

ТРАНСКРИПЦИОННЫЕ ФАКТОРЫ, УЧАСТВУЮЩИЕ В РЕГУЛЯЦИИ СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ

Большие площади засоленных земель для России также является весьма актуальной проблемой. Такие земли чаще всего встречаются на юго-востоке европейской части России, особенно в Среднем и Южном Поволжье, Северо-Восточном Предкавказье, на юге Западной и Восточной Сибири, то есть на территориях с наиболее хорошо развитым сельским хозяйством. Засоление — один из самых разрушительных абиотических стрессовых факторов, существенно снижающий урожайность сельскохозяйственных растений. Оно негативно влияет на рост растений посредством уменьшения ассимиляции углерода, деления и растяжения клеток [81, 82], а также негативно действует на метаболизм азота [83, 84]. Выявлено множество генов ТФ, индуцирующихся засолением, предположительно участвующих в устойчивости к данному стрессовому фактору. Наиболее хорошо изучены гены семейства AP2/ERF, подсемейства DREB, которые регулируют экспрессию многих генов, индуцирующихся при осмотическом стрессе [85, 86]. У мягкой пшеницы *T. aestivum* ТФ TaDREB1A, TaDREB2B индуцируются при низких температурах, при воздействии АБК, засолении и засухе [87–89]. Транскрипционные факторы DREB влияют на регуляцию экспрессии генов, глутаминсинтетазы (GS) и нитратредуктазы (NR), основных ферментов ассимиляции азота и связанных с метаболизмом углерода. Таким образом, гены *TaDREB* влияют на метаболизм азота путем индукции экспрессии генов, связанных с активностью GS. TaDREB1A и TaDREB2B оказывают положительное воздействие на TaGS1 и TaGS2 в условиях засоления и при дефиците воды [84]. Понимание молекулярных механизмов ответных реакций растений на засоление и засуху и их связи с физиологическими показателями фотосинтеза и азотного обмена может дать важную информацию для скрининга генотипов пшеницы, которые более устойчивы к этим абиотическим стрессовым факторам [84].

Другими ТФ, участвующими в ответе на засоление, являются NAC-факторы. У *A. thaliana* при засолении на высоком уровне экспрессировались 33 гена *NAC* [90], 40 генов *NAC* реагировали на засуху или засоление в растениях риса [91]. Xue et al. [63] изучали ген *T. aestivum TaNAC69*, усиленно экспрессирующийся при засухе, холоде и засолении. Точная регуляция генов *NAC* во время ответных реакций растений на абиотический стресс способствует возникновению сложных сигнальных сетей, а важная роль генов *NAC* в ответах растений на абиотический стресс делает их многообещающими кандидатами для создания устойчивых к стрессу трансгенных растений [63] (см. табл. 1).

Представители большого семейства ТФ MYB участвуют и в реакциях солеустойчивости. В исследовании Yu et al. [92] был функционально охарактеризован индуцированный засолением пшеницы фактор транскрипции MYB, подсемейства R2R3-TaSIM. Было показано, что ген *TaSIM* индуцируется засухой, засолением, низкой температурой и обработкой АБК. В трансгенных растениях со сверхэкспрессией гена *TaSIM* повышалась устойчивость к засолению. Кроме того, содержание транскриптов генов *RD22* (АБК-зависимый) и *RD29A* (АБК-независимый), участвующих в передаче стрессовых сигналов, было выше в трансгенных растениях со сверхэкспрессией гена *TaSIM*, чем в диком типе. Эти результаты свидетельствуют о том, что *TaSIM* оказывает положительное влияние на устойчивость к солевому стрессу и может быть геном-кандидатом для маркер-ориентированной селекции при получении устойчивых к засолению сельскохозяйственных культур. Известно, что сверхэкспрессия гена *OsMYB3R-2* повышает толерантность растений *A. thaliana* к холоду, засухе и засолению [93]. Сверхэкспрессия гена *OsMYB48-1* в рисе улучшила устойчивость к засухе и засолению [94]. Wang et al. [95] также показали, что конститутивная экспрессия *TaWRKY44* в растениях табака повышает устойчивость к засухе и засолению.

ТРАНСКРИПЦИОННЫЕ ФАКТОРЫ, УЧАСТВУЮЩИЕ В РЕГУЛЯЦИИ УСТОЙЧИВОСТИ К ТЯЖЕЛЫМ МЕТАЛЛАМ

Загрязнение почв тяжелыми металлами (ТМ) также является одной из наиболее актуальных проблем в сельском хозяйстве России. Тяжелые металлы — одни из наиболее опасных химических веществ, которые при превышении предельно допустимой концентрации нарушают функционирование растительных систем. Тяжелые металлы обладают высокой устойчивостью, способны накапливаться практически в любых органах и оказывают токсический эффект как на жизнедеятельность растительного организма, так и на потребителей сельскохозяйственной продукции. Группа ТМ содержит около 40 химических элементов, и даже небольшая их концентрация в среде ведет к неблагоприятным последствиям для растения. Воздействие ТМ активирует большое число генов и белков, связывая сигнальные пути, обеспечивающие устойчивость к ТМ [96–100]. Как и в случае с другими стрессовыми факторами, при действии ТМ экспрессию многочисленных защитных генов запускают ТФ.

Важная роль при обеспечении устойчивости растений к ТМ принадлежит ТФ семейства AP2/ERF. В работе Репкиной и др. [101] было изучено влияние кадмия на экспрессию генов, кодирующих ТФ CBF1 и DREB1 в листьях проростков озимой пшеницы (*T. aestivum*) сорта Московская 39. При действии 100 мкМ кадмия содержание транскриптов исследуемых генов увеличилось в листьях уже через 15 мин после начала обработки и сохранялось на высоком уровне на протяжении

семи суток. Такое увеличение уровня экспрессии генов *CBF1* и *DREB1* можно рассматривать как свидетельство их участия в неспецифических защитно-приспособительных реакциях растений пшеницы на действие ионов кадмия. В корнях риса гены ТФ DREB — *OsDREB1A* и *OsDREB1B* — активировались через 3 ч после начала действия 10 мкМ кадмия [102]. Помимо этого установлено, что кадмий, а также цинк повышают экспрессию генов, кодирующих ТФ семейства MYB, — *MYB4*, *MYB10*, *MYB72* у растений *A. thaliana* [103]. При этом увеличение содержания транскриптов гена *MYB72* под влиянием кадмия и цинка отмечено в листьях, но не в корнях *A. thaliana*. При действии кадмия значительно повышалась экспрессия гена *MYB28* у *Thlaspi caerulescens* [103]. Транскрипционные факторы bZIP играют также важную роль в реакции на ТМ. Wang et al. [104] установили, что через 6 ч после воздействия CdCl₂ в корнях, листьях и стеблях трансгенных растений табака накапливаются продукты гена *ThbZIP1* (см. табл. 1).

В последние годы появляются сведения о роли ТФ в регуляции экспрессии генов, индуцируемых действием ТМ, однако эти данные неоднозначны, а иногда и противоречивы. Одна из возможных причин сложности изучения роли ТФ в защитно-приспособительных реакциях растений на действие ТМ связана с их включением в сигнальные пути, индуцируемые действием и других абиотических факторов [105].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Растения развили способность адаптироваться к суровым условиям окружающей среды, причем в природе чаще всего наблюдается комплексное воздействие стрессовых факторов. Растения, пережившие один абиотический стресс, часто оказываются более приспособленными ко второму стрессу [106, 107]. Более того, растения, способные успешно сопротивляться нескольким стрессам, имеют эволюционное преимущество по отношению к растениям, устойчивым к отдельным факторам среды [108]. Судя по всему, растения часто не развивали различные механизмы защиты для каждого вида абиотического стресса, поэтому в ответ на воздействие гипотермии, засухи, засоления и ТМ запускаются в основном одни и те же защитные системы, причем связанные с дегидратацией. При действии этих абиотических стрессовых факторов может активироваться экспрессия сотен и даже тысяч различных генов защитных белков, часть из которых еще даже не аннотирована. Большое количество этих белков делает затруднительным выбор и использование соответствующих целевых генов на практике. Альтернативой является применение для этих целей генов ТФ, которых на порядок меньше, чем число генов защитных белков. Гены ТФ, рассмотренные в статье и приведенные в табл. 1, могут быть использованы как для создания

стрессоустойчивых трансгенных и генетически редактированных растений, так и в маркер-ориентированной селекции сельскохозяйственных культур.

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А19-119021190011-0.

ЛИТЕРАТУРА

- Gill SS, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol Biochem.* 2010;48(12):909-930. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>.
- Тарчевский И.А. Метаболизм растений при стрессе. Избр. тр. — Казань: Фэн, 2001. — 448 с. [Tarchevskii IA. Metabolizm rastenii pri stresse. Izbr. tr. Kazan': Fen; 2001. 448 p. (In Russ.)]
- Huang GT, Ma SL, Bai LP, et al. Signal transduction during cold, salt, and drought stresses in plants. *Mol Biol Rep.* 2012;39(2):969-987. <https://doi.org/10.1007/s11033-011-0823-1>.
- Singh K, Foley R, Oñate-Sánchez L. Transcription factors in plant defense and stress responses. *Curr Opin Plant Biol.* 2002;5(5):430-436. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(02\)00289-3](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(02)00289-3).
- Korner C. Plant adaptation to cold climates. *F1000Res.* 2016;5:2769-2774. <https://doi.org/10.12688/f1000research.9107.1>.
- Thomashow MF. Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol.* 1999;50:571-599. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.50.1.571>.
- Maurya JP, Bhalerao RP. Photoperiod- and temperature-mediated control of growth cessation and dormancy in trees: a molecular perspective. *Ann Bot.* 2017;120(3):351-360. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx061>.
- Климов С.В. Холодовое закаливание растений — результат поддержания повышенного отношения фотосинтез/дыхание при низких температурах // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. — 2003. — № 1. — С. 57–62. [Klimov SV. Cold hardening of plants is a result of maintenance of an increased photosynthesis/respiration ratio at low temperatures. *Biology Bulletin.* 2003;30(1):48-52. (In Russ.)]
- Трунова Т.И. Растения и низкотемпературный стресс (64-е Тимирязевские чтения). — М.: Наука, 2007. — 54 с. [Trunova TI. Rasteniya i nizkotemperaturnyi stress (64-e Timiryazevskie chteniya). Moscow: Nauka; 2007. 54 p. (In Russ.)]
- Fowler DB, Limin AE. Interactions among factors regulating phenological development and acclimation rate determine low-temperature tolerance in wheat. *Ann Bot.* 2004;94(5):717-724. <https://doi.org/10.1093/aob/mch196>.
- Fowler SG, Cook D, Thomashow MF. Low temperature induction of *Arabidopsis* CBF1, 2, and 3 is gated by the circadian clock. *Plant Physiol.* 2005;137(3):961-968. <https://doi.org/10.1104/pp.104.058354>.
- Franklin KA, Whitelam GC. Light-quality regulation of freezing tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Nat Genet.* 2007;39(11):1410-3. <https://doi.org/10.1038/ng.2007.3>.
- Jouyban Z, Rohola H, Sharafi S. Chilling stress in plants. *Int J Agric Crop Sci.* 2013;5(24):2961-2968.
- Murata N, Los DA. Membrane fluidity and temperature perception. *Plant Physiol.* 1997;115(3):875-879. <https://doi.org/10.1104/pp.115.3.875>.
- Maruyama K, Todaka D, Mizoi J, et al. Identification of cis-acting promoter elements in cold- and dehydration-induced transcriptional pathways in *Arabidopsis*, rice, and soybean. *DNA Res.* 2012;19(1):37-49. <https://doi.org/10.1093/dnares/dsr040>.
- Таланова В.В., Титов А.Ф., Топчиева Л.В., и др. Экспрессия генов транскрипционного фактора WRKY и стрессовых белков у растений пшеницы при холодовом закаливании и действии АБК // Физиология растений. — 2009. — Т. 56. — № 5. — С. 776–782. [Talanova VV, Titov AF, Topchieva LV, et al. Expression of WRKY transcription factor and stress protein genes in wheat plants during cold hardening and ABA treatment. *Russian Journal of Plant Physiology.* 2009;56(5):702-8. (In Russ.)]
- Gaudet DA, Wang Y, Frick M, et al. Low temperature induced defence gene expression in winter wheat in relation to resistance to snow moulds and other wheat diseases. *Plant Sci.* 2011;180(1):99-110. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.07.023>.
- Niu C, Wei W, Zhou Q, et al. Wheat WRKY genes *TaWRKY2* and *TaWRKY19* regulate abiotic stress tolerance in transgenic *Arabidopsis* plants. *Plant Cell Environ.* 2012;35(6):1156-1170. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02480.x>.
- Kidokoro S, Yoneda K, Takasaki H, et al. Different cold-signaling pathways function in the responses to rapid and gradual decreases in temperature. *Plant Cell.* 2017;29(4):760-774. <https://doi.org/10.1105/tpc.16.00669>.
- Park S, Lee CM, Doherty CJ, et al. Regulation of the *Arabidopsis* CBF regulon by a complex low-temperature regulatory network. *Plant J.* 2015;82(2):193-207. <https://doi.org/10.1111/tpj.12796>.
- Jaglo KR, Kleff S, Amundsen KL, et al. Components of the *Arabidopsis* C-repeat/dehydration-responsive element binding factor cold-response pathway are conserved in *Brassica napus* and other plant species. *Plant Physiol.* 2001;127(3):910-917. <https://doi.org/10.1104/pp.127.3.910>.
- Dubouzet JG, Sakuma Y, Ito Y, et al. *OsDREB* genes in rice, *Oryza sativa* L., encode transcription activators that function in drought-, high-salt- and cold-responsive gene expression. *Plant J.* 2003;33(4):751-763. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2003.01661.x>.
- Skinner JS, von Zitzewitz J, Szucs P, et al. Structural, functional, and phylogenetic characterization of a large

- CBF gene family in barley. *Plant Mol Biol.* 2005;59(4): 533-551. <https://doi.org/10.1007/s11103-005-2498-2>.
24. Choi DW, Rodriguez EM, Close TJ. Barley *CBF3* gene identification, expression pattern, and map location. *Plant Physiol.* 2002;129(4):1781-1787. <https://doi.org/10.1104/pp.003046>.
 25. Xue GP. Characterization of the DNA-binding profile of HvCBF1 using an enzymatic method for rapid, quantitative and high-throughput analysis of the DNA binding activity. *Nucleic Acids Res.* 2002;30(15):e77. <https://doi.org/10.1093/nar/gnf076>.
 26. Kume S, Kobayashi F, Ishibashi M, et al. Differential and coordinated expression of *Cbf* and *Cor/Lea* genes during long-term cold acclimation in 2 wheat cultivars showing distinct levels of freezing tolerance. *Genes Genet Syst.* 2005;80(3):185-97. <https://doi.org/10.1266/ggs.80.185>.
 27. Miller AK, Galiba G, Dubcovsky J. A cluster of 11 CBF transcription factors is located at the frost tolerance locus Fr-Am2 in *Triticum monococcum*. *Mol Genet Genomics.* 2006;275(2):193-203. <https://doi.org/10.1007/s00438-005-0076-6>.
 28. Zarka DG, Vogel JT, Cook D, Thomashow MF. Cold induction of *Arabidopsis* CBF genes involves multiple ICE (inducer of CBF expression) promoter elements and a cold-regulatory circuit that is desensitized by low temperature. *Plant Physiol.* 2003;133(2):910-918. <https://doi.org/10.1104/pp.103.027169>.
 29. Yiting S, Yanglin D, Shuhua Y. Cold signal transduction and its interplay with phytohormones during cold acclimation. *Plant Cell Physiol.* 2015;56(1):7-15. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcu115>.
 30. Liu Q, Kasuga M, Sakuma Y, et al. Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA-binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low-temperature-responsive gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Cell.* 1998;10(8): 1391-1406. <https://doi.org/10.2307/3870648>.
 31. Novillo F, Medina J, Salinas J. *Arabidopsis* CBF1 and CBF3 have a different function than CBF2 in cold acclimation and define different gene classes in the CBF regulon. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2007;104(52): 21002-7. <https://doi.org/10.1073/pnas.0705639105>.
 32. Novillo F, Alonso JM, Ecker JR, Salinas J. CBF2/DREB1C is a negative regulator of *CBF1/DREB1B* and *CBF3/DREB1A* expression and plays a central role in stress tolerance in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2004;101(11):3985-3990. <https://doi.org/10.1073/pnas.0303029101>.
 33. Zhen Y, Ungerer MC. Relaxed selection on the *CBF/DREB1* regulatory genes and reduced freezing tolerance in the southern range of *Arabidopsis thaliana*. *Mol Biol Evol.* 2008;25(12):2547-2555. <https://doi.org/10.1093/molbev/msn196>.
 34. Kang J, Zhang H, Sun T, et al. Natural variation of C-repeat-binding factor (*CBFs*) genes is a major cause of divergence in freezing tolerance among a group of *Arabidopsis thaliana* populations along the Yangtze River in China. *New Phytol.* 2013;199(4):1069-1080. <https://doi.org/10.1111/nph.12335>.
 35. Gehan MA, Park S, Gilmour SJ, et al. Natural variation in the C-repeat binding factor cold response pathway correlates with local adaptation of *Arabidopsis* ecotypes. *Plant J.* 2015;84(4):682-93. <https://doi.org/10.1111/tpj.13027>.
 36. Kovalchuk N, Jia W, Eini O, et al. Optimization of *TaDREB3* gene expression in transgenic barley using cold-inducible promoters. *Plant Biotechnol J.* 2013;11(6): 659-670. <https://doi.org/10.1111/pbi.12056>.
 37. Soltész A, Smedley M, Vashegyi I, et al. Transgenic barley lines prove the involvement of *TaCBF14* and *TaCBF15* in the cold acclimation process and in frost tolerance. *J Exp Bot.* 2013;64(7):1849-1862. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert050>.
 38. Jeknić Z, Pillman KA, Dhillon T, et al. Hv-*CBF2A* overexpression in barley accelerates *COR* gene transcript accumulation and acquisition of freezing tolerance during cold acclimation. *Plant Mol Biol.* 2014;84(1-2):67-82. <https://doi.org/10.1007/s11103-013-0119-z>.
 39. Zong JM, Li XW, Zhou YH, et al. The *AaDREB1* transcription factor from the cold-tolerant plant *Adonis amurensis* enhances abiotic stress tolerance in transgenic plant. *Int J Mol Sci.* 2016;17(4):E 611. <https://doi.org/10.2174/1389202918666170227150057>.
 40. Nijhawan A, Jain M, Tyagi AK, Khurana JP. Genomic survey and gene expression analysis of the basic leucine zipper transcription factor family in rice. *Plant Physiol.* 2008;146(2):333-350. <https://doi.org/10.1104/pp.107.112821>.
 41. Liu C, Schläppi MR, Mao B, et al. The bZIP73 transcription factor controls rice cold tolerance at the reproductive stage. *Plant Biotechnol J.* 2019 [print]. <https://doi.org/10.1111/pbi.13104>.
 42. Liu C, Ou S, Mao B, et al. Early selection of *bZIP73* facilitated adaptation of japonica rice to cold climates. *Nat Commun.* 2018;9(1):3302. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05753-w>.
 43. Dubos C, Le Gourrierc J, Baudry A, et al. MYBL2 is a new regulator of flavonoid biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* 2008;55(6):940-953. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03564.x>.
 44. Agarwal M, Hao Y, Kapoor A, et al. A R2R3 type MYB transcription factor is involved in the cold regulation of *CBF* genes and in acquired freezing tolerance. *J Biol Chem.* 2006;281(49):37636-37645. <https://doi.org/10.1074/jbc.M605895200>.
 45. An J, Li R, Qu F, et al. R2R3 MYB transcription factor *MdMYB23* is involved in the cold tolerance and proanthocyanidin accumulation in apple. *Plant J.* 2018;96(3): 562-577. <https://doi.org/10.1111/tpj.14050>.
 46. Chen Y, Chen Z, Kang J, et al. *AtMYB14* regulates cold tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol Report.*

- 2013;31:87-97. <https://doi.org/10.1007/s11105-012-0481-z>.
47. Yang A, Dai X, Zhang WH. A R2R3 type MYB gene, *OsMYB2*, is involved in salt, cold, and dehydration tolerance in rice. *J Exp Bot*. 2012;63(7):2541-2556. <https://doi.org/10.1093/jxb/err431>.
48. Xie Y, Chen P, Yan Y, et al. An atypical R2R3 MYB transcription factor increases cold hardiness by CBF dependent and CBF independent pathways in apple. *New Phytol*. 2018;218(1):201-218. <https://doi.org/10.1111/nph.14952>.
49. Pellegrineschi A, Ribaut J, Trethowan R, et al. Progress in the genetic engineering of wheat for water-limited conditions. JIRCAS Working Report; 2002. P. 55-60.
50. Mitra J. Genetics and genetic improvement of drought resistance in crop plants. *Curr Sci*. 2001;80(6):758-763.
51. Shao-Xia W, Zhen-Ying W, Yong-Kang P. Dehydration responsive element binding (DREB) transcription activator and its function in plant tolerance to environment stress. *Plant Physiol Comm*. 2004;40(1):7-13. <https://doi.org/10.3724/sp.j.1005.2009.00236>.
52. Hayashi H, Mustardy L, Deshniem P, et al. Transformation of *Arabidopsis thaliana* with the coda gene for choline oxidase: accumulation of glycinebetaine and enhanced tolerance to salt and cold stress. *Plant J*. 1997;12(1):133-142. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.1997.12010133.x>.
53. Li Q, Gui-You Z, Shou-Yi C. Structure and regulatory function of plant transcription factors. *Chin Sci Bull*. 2001;46(4):211-79. <https://doi.org/10.1007/bf03187184>.
54. Oh S, Song S, Kim Y, et al. *Arabidopsis* CBF3 DREBIA and ABF3 in transgenic rice increased tolerance to abiotic stress without stunting growth. *Plant Physiol*. 2005;138(1):341-351. <https://doi.org/10.1104/pp.104.059147>.
55. Jaglo-Ottosen KR, Gilmour SJ, Zarka DG, et al. *Arabidopsis* CBF1 overexpression induces *COR* genes and enhances freezing tolerance. *Science*. 1998;280(5360):104-106. <https://doi.org/10.1126/science.280.5360.104>.
56. Jun-Wei W, Feng-Ping Y, Xu-Qing C, et al. Induced expression of DREB transcriptional factor and study on its physiological effects of drought tolerance in transgenic wheat. *Acta Genetica Sinica*. 2006;33(5):468-476. [https://doi.org/10.1016/S0379-4172\(06\)60074-7](https://doi.org/10.1016/S0379-4172(06)60074-7).
57. Riechmann J, Heard J, Martin G, et al. *Arabidopsis* transcription factors: genome-wide comparative analysis among eukaryotes. *Science*. 2000;290(5499):2105-2110. <https://doi.org/10.1126/science.290.5499.2105>.
58. Fang Y, You J, Xie K, et al. Systematic sequence analysis and identification of tissue-specific or stress-responsive genes of NAC transcription factor family in rice. *Mol Genet Genomics*. 2008;280(6):547-563. <https://doi.org/10.1007/s00438-008-0386-6>.
59. Ooka H, Satoh K, Doi K, et al. Comprehensive analysis of NAC family genes in *Oryza sativa* and *Arabidopsis thaliana*. *DNA Research*. 2003;10(6):239-247. <https://doi.org/10.1093/dnares/10.6.239>.
60. Tran L, Nakashima K, Sakuma Y, et al. Isolation and functional analysis of *Arabidopsis* stress inducible NAC transcription factors that bind to a drought responsive cis-element in the early responsive to dehydration stress 1 promoter. *Plant Cell*. 2004;16(9):2481-2498. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.022699>.
61. Hu H, You J, Fang Y, et al. Characterization of transcription factor gene *SNAC2* conferring cold and salt tolerance in rice. *Plant Mol Biol*. 2008;67(1-2):169-181. <https://doi.org/10.1007/s11103-008-9309-5>.
62. Nakashima K, Tran LS, Van Nguyen D, et al. Functional analysis of a NAC-type transcription factor *OsNAC6* involved in abiotic and biotic stress-responsive gene expression in rice. *Plant J*. 2007;51(4):617-630. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03168.x>.
63. Xue G, Way H, Richardson T, et al. Overexpression of *TaNAC69* leads to enhanced transcript levels of stress up-regulated genes and dehydration tolerance in bread wheat. *Mol Plant*. 2011;4(4):697-712. <https://doi.org/10.1093/mp/ssr013>.
64. Xia N, Zhang G, Liu X, et al. Characterization of a novel wheat NAC transcription factor gene involved in defense response against stripe rust pathogen infection and abiotic stresses. *Mol Biol Rep*. 2010;37(8):3703-12. <https://doi.org/10.1007/s11033-010-0023-4>.
65. Tang Y, Liu M, Gao S, et al. Molecular characterization of novel *TaNAC* genes in wheat and overexpression of *TaNAC2a* confers drought tolerance in tobacco. *Physiol Plant*. 2012;144(3):210-224. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2011.01539.x>.
66. Zhu X, Liu S, Meng C, et al. WRKY transcription factors in wheat and their induction by biotic and abiotic stress. *Plant Mol Biol Rep*. 2013;31(5):1053-1067. <https://doi.org/10.1007/s11105-013-0565-4>.
67. Pandey S, Somssich I. The role of WRKY transcription factors in plant immunity. *Plant Physiol*. 2009;150(4):1648-1655. <https://doi.org/10.1104/pp.109.138990>.
68. Ma J, Gao X, Liu Q, et al. Overexpression of *TaWRKY146* increases drought tolerance through inducing stomatal closure in *Arabidopsis thaliana*. *Front Plant Sci*. 2017;8:2036. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02036>.
69. Okay S, Derelli E, Unver T. Transcriptome-wide identification of bread wheat WRKY transcription factors in response to drought stress. *Mol Genet Genomics*. 2014;289:765. doi.org/10.1007/s00438-014-0849-x.
70. Qiu Y, Yu D. Over-expression of the stress-induced *OsWRKY45* enhances disease resistance and drought tolerance in *Arabidopsis*. *Environ Exp Bot*. 2009;65(1):35-47. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2008.07.002>.

71. Jakoby M, Weisshaar B, Droge-Laser W, et al. bZIP transcription factors in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci.* 2002;7(3):106-111. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(01\)02223-3](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(01)02223-3).
72. Joshi R, Wani SH, Singh B, et al. Transcription factors and plants response to drought stress: current understanding and future directions. *Front Plant Sci.* 2016;7:1029. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01029>.
73. Zhang X, Wollenweber B, Jiang D, et al. Water deficit and heat shock effects on photosynthesis of a transgenic *Arabidopsis thaliana* constitutively expressing *ABP9*, a bZIP transcription factor. *J Exp Bot.* 2008;59(4):839-848. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm364>.
74. Nakamura M, Katsumata H, Abe M, et al. Characterization of the class IV homeodomain-Leucine Zipper gene family in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 2006;141(4):1363-75. <https://doi.org/10.1104/pp.106.077388>.
75. Yu H, Chen X, Hong Y, et al. Activated expression of an *Arabidopsis* HD-START protein confers drought tolerance with improved root system and reduced stomatal density. *Plant Cell.* 2008;20(4):1134-1151. <https://doi.org/10.1105/tpc.108.058263>.
76. Cominelli E, Galbiati M, Vavasseur A, et al. A guard-cell-specific MYB transcription factor regulates stomatal movements and plant drought tolerance. *Current Biology.* 2005;15(13):1196-1200. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.05.048>.
77. Jung C, Seo J, Han S, et al. Overexpression of *AtMYB44* enhances stomatal closure to confer abiotic stress tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 2008;146(2):623-635. <https://doi.org/10.1104/pp.107.110981>.
78. Ding Z, Li S, An X, et al. Transgenic expression of *MYB15* confers enhanced sensitivity to abscisic acid and improved drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *J Genet Genomics.* 2009;36(1):17-29. [https://doi.org/10.1016/S1673-8527\(09\)60003-5](https://doi.org/10.1016/S1673-8527(09)60003-5).
79. Lee SB, Kim H, Kim RJ, Suh MC. Overexpression of *Arabidopsis MYB96* confers drought resistance in *Camelina sativa* via cuticular wax accumulation. *Plant Cell Rep.* 2014;33(9):1535-1546. <https://doi.org/10.1007/s00299-014-1636-1>.
80. Hussain SS, Kayani MA, Amjad M. Transcription factors as tools to engineer enhanced drought stress tolerance in plants. *Biotech Prog.* 2011;27(2):297-306. <https://doi.org/10.1002/btpr.514>.
81. Tardieu F, Reymond M, Hamard H, et al. Spatial distributions of expansion rate, cell division rate and cell size in maize leaves: a synthesis of the effects of soil water status, evaporative demand and temperature. *J Exp Bot.* 2000;51(350):1505-1514. <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.350.1505>.
82. Munns R. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environ.* 2002;25(2):239-250. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00808.x>.
83. Hirel B, Gadal P. Glutamine synthetase in rice a comparative study of the enzymes from roots and leaves. *Plant Physiol.* 1980;66(4):619-623. <https://doi.org/10.1104/pp.66.4.619>.
84. Yousfi S, Serret MD, Araus JL. Comparative response of $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in durum wheat exposed to salinity at the vegetative and reproductive stages. *Plant Cell Environ.* 2013;36(6):1214-1227. <https://doi.org/10.1111/pce.12055>.
85. Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K, Seki M. Regulatory network of gene expression in the drought and cold stress responses. *Curr Opin Plant Biol.* 2003;6(5):410-17. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(03\)00092-X](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(03)00092-X).
86. Mohsenzadeh S, Sadeghi S, Mohabatkar H, Niazi A. Some responses of dry farming wheat to osmotic stresses in hydroponics culture. *J Cell Mol Med.* 2009;1(2):84-90.
87. Shen YG, Zhang WK, He SJ, et al. An EREBP/AP2-type protein in *Triticum aestivum* was a DRE-binding transcription factor induced by cold, dehydration and ABA stress. *Theor App Genet.* 2003;106(5):923-930. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-1131-x>.
88. Kurahashi Y, Terashima A, Takumi S. Variation in dehydration tolerance, ABA sensitivity and related gene expression patterns in D-genome progenitor and synthetic hexaploid wheat lines. *Int J Mol Sci.* 2009;10(6):2733-51. <https://doi.org/10.3390/ijms10062733>.
89. Egawa C, Kobayashi F, Ishibashi M, et al. Differential regulation of transcript accumulation and alternative splicing of a DREB2 homolog under abiotic stress conditions in common wheat. *Genes Genet Syst.* 2006;81(2):77-91. <https://doi.org/10.1266/ggs.81.77>.
90. Jiang Y, Deyholos MK. Comprehensive transcriptional profiling of NaCl-stressed *Arabidopsis* roots reveals novel classes of responsive genes. *BMC Plant Biol.* 2006;6:25. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-6-25>.
91. Fang Y, You J, Xie K, et al. Systematic sequence analysis and identification of tissue-specific or stress-responsive genes of NAC transcription factor family in rice. *Mol Genet Genomics.* 2008;280(6):547-563. <https://doi.org/10.1007/s00438-008-0386-6>.
92. Yu Y, Ni Z, Chen Q, Qu Y. The wheat salinity-induced R2R3-MYB transcription factor TaSIM confers salt stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Biochem Biophys Res Commun.* 2017;491(3):642-648. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2017.07.150>.
93. Dai X, Xu Y, Ma Q, et al. Overexpression of an R1R2R3 MYB gene, *OsMYB3R-2*, increases tolerance to freezing, drought, and salt stress in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 2007;143(4):1739-1751. <https://doi.org/10.1104/pp.106.094532>.
94. Xiong H, Li J, Liu P, et al. Overexpression of *OsMYB48-1*, a novel MYB-related transcription factor, enhances drought and salinity tolerance in rice. *PLoS One.* 2014;9(3):e92913. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092913>.

95. Wang X, Zeng J, Li Y, et al. Expression of *TaWRKY44*, a wheat *WRKY* gene, in transgenic tobacco confers multiple abiotic stress tolerances. *Front Plant Sci.* 2015;6:615. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00615>.
96. Umezawa T, Fujita M, Fujita Y, et al. Engineering drought tolerance in plants: discovering and tailoring genes to unlock the future. *Curr Opin Biotechnol.* 2006;17(2):113-122. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2006.02.002>.
97. Valliyodan B, Nguyen HT. Understanding regulatory networks and engineering for enhanced drought tolerance in plants. *Curr Opin Plant Biol.* 2006;9(2):189-195. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2006.01.019>.
98. Manavalan LP, Guttikonda SK, Tran LS, Nguyen HT. Physiological and molecular approaches to improve drought resistance in soybean. *Plant Cell Physiol.* 2009;50(7):1260-76. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcp082>.
99. Nakashima K, Yamaguchi-Shinozaki K. Regulons involved in osmotic stress-responsive and cold stress-responsive gene expression in plants. *Physiol Plantarum.* 2006;126:62-71. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2005.00592.x>.
100. Tran LS, Nishiyama R, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Potential utilization of NAC transcription factors to enhance abiotic stress tolerance in plants by biotechnological approach. *GM Crops.* 2010;1(1):32-39. <https://doi.org/10.4161/gmcr.1.1.10569>.
101. Репкина Н.С., Таланова В.В., Топчиева Л.В., и др. Влияние кадмия на экспрессию генов транскрипционных факторов CBF1 и DREB1 в листьях проростков пшеницы // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. — 2012. — № 2. — С. 113-118. [Repkina NS, Talanova VV, Topchieva LV, et al. Effect of cadmium on gene expression of the transcription factors CBF1 and DREB1 in wheat seedling leaves. *Trudy Karel'skogo nauch-*
- nogo tsentra Rossijskoj akademii nauk.* 2012;(2):113-118. (In Russ.)]
102. Ogawa I, Nakanishi H, Mori S, Nishizawa NK. Time course analysis of gene regulation under cadmium stress in rice. *Plant Soil.* 2009;325:97-108. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0116-9>.
103. Van de Mortel JE, Schat H, Moerland PD, et al. Expression differences for genes involved in lignin, glutathione and sulphate metabolism in response to cadmium in *Arabidopsis thaliana* and the related Zn/Cd hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. *Plant Cell Environ.* 2008;31(3):301-324. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01764.x>.
104. Wang Y, Gao C, Liang Y, et al. A novel *bZIP* gene from *Tamarix hispida* mediates physiological responses to salt stress in tobacco plants. *J Plant Physiol.* 2010;167(3):222-230. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2009.09.008>.
105. Singh KB, Foley RC, Onate-Sanchez L. Transcription factors in plant defense and stress responses. *Curr Opin Plant Biol.* 2002;5(5):430-436. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(02\)00289-3](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(02)00289-3).
106. Faralli M, Lektemur C, Rosellini D, Gürel F. Effects of heat shock on salinity tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.): plant growth and stress-related gene transcription. *Biol Plantarum.* 2015;59(3):537-546. <https://doi.org/10.1007/s10535-015-0518-x>.
107. Hossain MA, Li ZG, Hoque TS, et al. Heat or cold priming-induced cross-tolerance to abiotic stresses in plants: key regulators and possible mechanisms. *Protoplasma.* 2018;255(1):399-412. <https://doi.org/10.1007/s00709-017-1150-8>.
108. Crisp PA, Ganguly D, Eichten SR, et al. Reconsidering plant memory: intersections between stress recovery, RNA turnover, and epigenetics. *Sci Adv.* 2016;2(2): e1501340. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501340>.

✿ Информация об авторах

Евгения Александровна Заикина — канд. биол. наук, научный сотрудник лаборатории геномики растений. ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр РАН», Институт биохимии и генетики, Уфа. SPIN: 4224-0089. E-mail: evsheva@yandex.ru.

Сергей Дмитриевич Румянцев — младший научный сотрудник лаборатории геномики растений. ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр РАН», Институт биохимии и генетики, Уфа. E-mail: Rumyantsev-Serg@mail.ru.

Елена Рафисовна Сарварова — младший научный сотрудник лаборатории геномики растений. ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр РАН», Институт биохимии и генетики, Уфа. E-mail: sarvarova_lena@mail.ru.

Буллат Рязпович Кулуев — д-р биол. наук, заведующий лабораторией геномики растений. ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр РАН», Институт биохимии и генетики, Уфа. E-mail: kuluev@bk.ru.

✿ Authors and affiliations

Evgeniya A. Zaikina — PhD, Researcher, Lab of Plant Genomics. Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Institute of Biochemistry and Genetics, Ufa, Russia. SPIN: 4224-0089. E-mail: evsheva@yandex.ru.

Sergey D. Rumyantsev — Junior Researcher, Lab of Plant Genomics. Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Institute of Biochemistry and Genetics, Ufa, Russia. E-mail: Rumyantsev-Serg@mail.ru.

Elena R. Sarvarova — Junior Researcher, Lab of Plant Genomics. Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Institute of Biochemistry and Genetics, Ufa, Russia. E-mail: sarvarova_lena@mail.ru.

Bulat R. Kuluev — Doctor of Biology, Head of the Lab of Plant Genomics. Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Institute of Biochemistry and Genetics, Ufa, Russia. E-mail: kuluev@bk.ru.