



Изучение молекулярных механизмов устойчивости винограда (*Vitis vinifera* L.) к низкотемпературному стрессу

М. В. Ерастенкова¹, Н. Г. Тихонова¹, Ю. В. Ухатова^{1,2}

¹ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

² Научно-технологический университет «Сириус», Сочи, Россия

Автор, ответственный за переписку: Мария Викторовна Ерастенкова, erastenkova@vir.nw.ru

Абиотические стрессоры являются основными факторами, ограничивающими расширение территории виноградных насаждений. Промышленное виноградарство сконцентрировано на юге России и лимитируется климатическими факторами, которые не позволяют масштабировать производство в других регионах страны.

В данном обзоре рассмотрены молекулярные механизмы резистентности к низкотемпературному стрессу, а также обсуждается роль основных генов, оказывающих влияние на способность выживать и акклиматизироваться во время критического понижения температуры.

Одним из наиболее изученных путей ответа на холодовый стресс является взаимодействие генов каскада *ICE*, *CBF*, *COR*, однако для более точного понимания требуются дополнительные исследования генов, ответственных за устойчивость к абиотическим факторам среды непосредственно у винограда. На основании анализа факторов транскрипции и связанных с ними генов ответа на низкотемпературный стресс у разных видов растений (арабидопсис, чай, апельсин, голубика и виноград) было идентифицировано четыре основных регулона: 1) *CBF/DREB*; 2) *NAC/ZF-HD*; 3) *AREB/ABF*; 4) *MYC/MYB*. Функции транскрипционных факторов и родственных им генов изучены у различных видов (арабидопсис, чай, апельсин, черника, виноград). Исследования продемонстрировали функцию гена *HOS1*, который негативно регулирует работу *ICE1* (ключевого гена резистентности). В обзоре рассмотрены ключевые гены-кандидаты, включающие защитные механизмы растений в ответ на понижение температуры у однолетних растений: *ICE1*, *HOS1*, *SIZ1*, *MPK3*, *MPK6*, семейства генов *CBF*, *COR*, *RD29A*, *LT178*, *ERD*, *LEA*, *DREB1*, *ADREB1B*, *WRKY10*, а также у многолетних культур: *ICE1*, *CBF1*, *HSP70*, *SUS1*, *GST*, *DHN1*, *BMV5*, *BHLH102*, *GR-RBP3*, *ICE1*, *GOLS1*, *GOLS3*; *CBF*; *COR27*, *RD29B*, *NCED1*, *ERF105*, *ZAT10*, *SAP15*, *WRKY3*, *LEA*.

До недавнего времени, для винограда ведущим методом получения холодоустойчивых сортов являлась межвидовая гибридизация. Основным донором устойчивости – *Vitis amurensis* Rupr. В последнее время активно развиваются исследования, направленные на разработку генетических основ устойчивости винограда к низким температурам. Так, проведенный сравнительный анализ транскриптомов двух контрастных по этому признаку видов: *V. amurensis*, устойчивого к низким температурам, и *V. vinifera* L. с низкой холодоустойчивостью, позволил выявить три дополнительных гена-кандидата с повышенной экспрессией в ответ на воздействие низких температур – *CBF3*, *ERF105* и *ZAT10*. Вместе с тем, для практического применения методов современной ускоренной селекции, необходимо выявить дополнительные ключевые гены, ответственные за устойчивость к низкотемпературному стрессу. В качестве генов-кандидатов выбраны компоненты каскада последовательно экспрессирующихся генов *ICE* – *CBF* – *COR* (*ICE1*, *ICE2*, *CBF1*, *CBF2*, *CBF3*, *HOS1*).

Ключевые слова: низкотемпературный стресс, *ICE*, *CBF*, *COR*, транскрипционные факторы.

Благодарности: Статья подготовлена в рамках государственного задания ВИР согласно тематическому плану НИР по теме № FGEM-2022-0011 «Разработка подходов ускоренной селекции для улучшения хозяйственно ценных признаков декоративных и ягодных культур».

Для цитирования: Ерастенкова М.В., Тихонова Н.Г., Ухатова Ю.В. Изучение молекулярных механизмов устойчивости винограда (*Vitis vinifera* L.) к низкотемпературному стрессу. *Биотехнология и селекция растений*. 2023;6(4):48-60.

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-07

Прозрачность финансовой деятельности. Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы. Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их местам работы.

© Ерастенкова М.В., Тихонова Н.Г., Ухатова Ю.В., 2023

Review article

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-o7

Studies of the molecular mechanisms of grape (*Vitis vinifera* L.) resistance to low-temperature stress

Maria V. Erastenkova¹, Nadezhda G. Tikhonova¹, Yuliya V. Ukhatova^{1,2}¹N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia²Sirius University of Science and Technology, Sochi, Russia**Corresponding author:** Maria V. Erastenkova, merastenkova@gmail.com

Abiotic stressors are the main factors limiting the expansion of territories occupied by grape plantations. Industrial viticulture is concentrated in the south of Russia and is limited by climatic factors that do not allow large-scale production in other regions of the country.

The present review considers the molecular mechanisms of resistance to low-temperature stress and discusses the role of the main genes determining the ability of plants to survive and acclimatize during a critical temperature drop.

One of the most studied ways of responding to cold stress is the interaction of genes in the *ICE-CBF-COR* cascade, however, a more accurate understanding of the genes responsible for resistance to abiotic environments specifically in grapes requires additional studies. A series of studies of functions of transcription factors and related genes of response to low-temperature stress in various species (*Arabidopsis*, tea, orange, blueberry, and grape) have identified four main regulons: 1) CBF/DREB, 2) NAC/ZF-HD, 3) AREB/ABF, and 4) MYC/MYB. Studies have demonstrated the function of the *HOS1* gene, which negatively regulates the work of *ICE1* (a key resistance factor). The review considers candidate genes in various species of annual plants: *ICE1*, *HOS1*, *SIZ1*, *MPK3*, *MPK6*, in families of genes: *CBF*, *COR*, *RD 29A*, *LTI78*, *ERD*, *LEA*; *DREB1*, *ADREB1B*; *WRKY10*, and in perennial crops: *ICE1*, *CBF1*, *HSP70*, *SUS1*, *GST*, *DHN1*, *BMV5*, *BHLH102*, *GR-RBP3*, *ICE1*, *GOLS1*, *GOLS3*; *CBF*; *COR27*, *RD29B*, *NCED1*, *ERF105*, *ZAT10*, *SAP15*, *WRKY3*, and *LEA*.

Until recently, interspecific hybridization was the leading method for obtaining cold-resistant grape varieties. The main donor of resistance is *V. amurensis* Rupr. Recently, the research focused on the genetic basis of grape resistance to low temperatures is actively developing. For instance, a comparative analysis of the transcriptomes of two species contrasting in this trait, i.e. *V. amurensis*, resistant to low temperatures, and *V. vinifera* L. with low cold resistance, made it possible to identify three additional candidate genes with an increased expression in response to exposure to low temperatures, namely *CBF3*, *ERF105* and *ZAT10*. At the same time, the practical application of modern accelerated breeding methods requires the identification of all additional key genes responsible for resistance to low-temperature stress. The components from the cascade of sequentially expressing *ICE-CBF-COR* genes (*ICE1*, *ICE2*, *CBF1*, *CBF2*, *CBF3*, and *HOS1*) have been selected as candidate genes.

Keywords: low-temperature stress, *ICE*, *CBF*, *COR*, transcription factors

Acknowledgements: The article was prepared within the framework of the State Assignment to VIR according to the Thematic Research Plan Topic No. FGEM-2022-0011 “Development of accelerated breeding approaches to the improvement of economically important features of ornamental and berry crops”

For citation: Erastenkova M.V., Tikhonova N.G., Ukhatova Yu.V. Studies of the molecular mechanisms of grapes (*Vitis vinifera* L.) resistance to low-temperature stress. *Plant biotechnology and breeding*. 2023;6(4):48-60. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-o7

Financial transparency. The authors have no financial interest in the presented materials or methods. The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work. The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer.

© Erastenkova M.V., Tikhonova N.G., Ukhatova Yu.V., 2023

Введение

Виноград (род *Vitis* L.) относится к группе многолетних вегетативно размножаемых культур и является одним из наиболее популярных растений в мире, занимая пятое место по объёмам производства. Число научных публикаций, посвященных изучению культуры винограда, с каждым годом увеличивается, что свидетельствует о востребованности исследований, направленных на улучшение хозяйственно-ценных признаков, расширение ареалов возделывания, повышение устойчивости к различным патогенам, улучшение органолептических свойств. Реализация генетического потенциала винограда, выяс-

нение генетических механизмов и особенностей проявления ответных реакций на абиотический стресс у разных видов и сортов представляют несомненный практический интерес.

По данным FAOSTAT (FAOSTAT, 2023) индекс валового производства винограда в мире в 2021 году составил 73,5 млн тонн, из которых в Российской Федерации произведено 761 тыс. тонн. Лидерами в производстве винограда являются Китай, Италия и Испания (рис. 1), тогда как Россия занимает лишь 22-е место. По данным Росстат, площадь виноградников в России в 2021 году составила 99,3 тыс. га. (Rosstat, 2023).

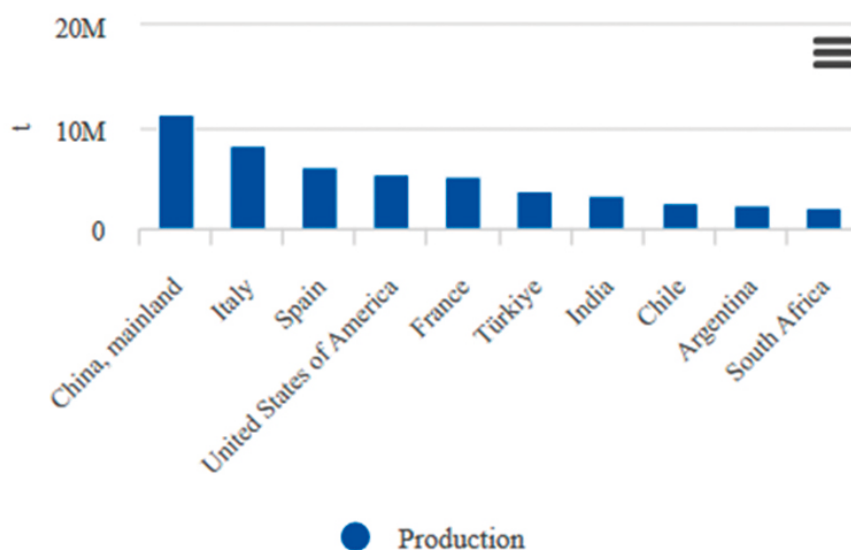


Рис. 1. Страны-лидеры в производстве винограда в мире по данным FAOSTAT.

10M – 10.000.000 тонн, 20M – 20.000.000 тонн

Fig. 1. The leading countries in grape production in the world according to FAOSTAT

10M – 10,000,000 tons, 20M – 20,000,000 tons

Эколого-ботаническая характеристика групп винограда

Род *Vitis* L. насчитывает 70 видов, составляющих два подрода: *Muscadinia* Planch. (2n=40) и *Euvitis* Planch. (2n=38) (рис. 2). Первый включает в себя два вида – *Vitis rotundifolia* Michx. и *Vitis munsouiana* Simps; большинство видов (68) относятся ко второму подроду.

Род *Vitis* можно разделить на три географические группы в зависимости от места произрастания. Наибольшее промышленное значение имеет европейско-азиатский вид *V. vinifera* L. Его плоды отличаются высокими технологическими качествами, большая часть сортов винограда относится именно к этому виду. *V. vinifera* насчитывает тысячи сортов, адаптированных к различ-

ным климатическим условиям (Walker et al., 2019). Кроме того, большое практическое значение имеет вид *V. amurensis* Rupr. из группы восточноазиатских видов, который обладает высокой морозоустойчивостью и выдерживает температуры до -40°C . Этот вид традиционно используется в селекционных программах, которые включают гибридизацию с образцами *V. vinifera* с целью получения морозоустойчивых сортов, характеризующихся высокими технологическими и вкусовыми характеристиками ягод.

Наиболее благоприятный климат для промышленного возделывания винограда – умеренный субтропический. Суровый северный климат, а также тропический мало-пригодны для виноградников (Negrul et al., 1979). Расширение площадей промышленного возделывания виногра-

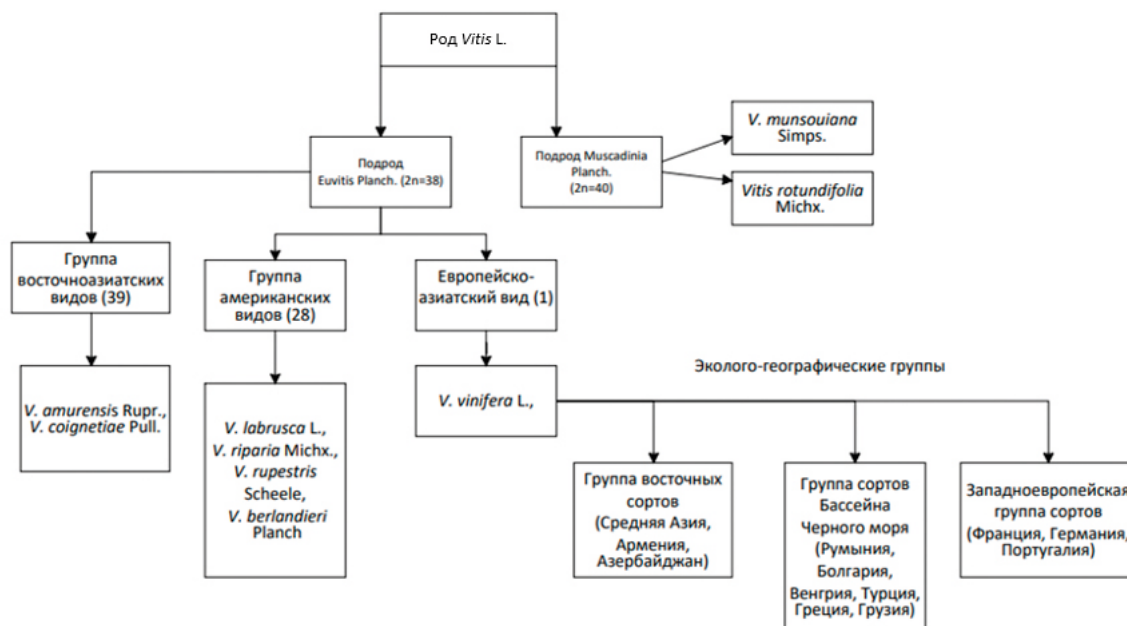


Рис. 2. Система рода *Vitis* L. согласно таксономии А.М. Негруля (Negrul et al., 1979)

Fig. 2. System of the genus *Vitis* L. according to classification of A.M. Negruľ (Negrul et al., 1979)

да ограничивается климатическими факторами, как резко отрицательными зимними температурами, так и слишком высокими положительными летними. Для производства высококачественных продуктов переработки винограда средняя температура в период вегетации лозы должна составлять 13–21°C (Jones et al., 2012).

В России промышленное производство винограда сконцентрировано на юге: в Краснодарском крае, Дагестане, Крыму, Севастополе, Ставропольском крае, Ростовской области и Кабардино-Балкарской Республике. Волгоградская область является самым северным регионом России, где в настоящее время возможно развитие промышленного виноградарства (Dryagin et al., 2017). В современных условиях промышленное виноградарство может развиваться и в северных регионах, например, в Калининградской области (г. Балтийск). Прогнозируется также, что к 2050 году можно будет вести промышленное виноградарство в условиях Ленинградской области и Санкт-Петербурга (Novikova, Ozerski, 2022).

Оценку пригодности климата для промышленного возделывания винограда проводят по нескольким основным климатическим показателям (Davitaуa, 1948; Naumova, Novikova, 2015; Hewer, Brunette, 2020):

-температурные показатели: температура начала и конца вегетации (вегетация винограда и его активный рост наступает при $t > 10^{\circ}\text{C}$), экстремально высокие тем-

пературы, тормозящие развитие растения ($t > 30^{\circ}\text{C}$), длительность безморозного периода;

- уровень освещенности солнечным светом;
- длина дня;
- режим увлажнения (гидротермический коэффициент).

Зона распространения винограда ограничивается диапазоном изменчивости таких агроклиматических факторов как сумма активных температур 2100-4000°C, температура января от -8 до +4°C, гидротермический коэффициент от 0,5 до 2,7 (Chistyakov, Novikova, 2020).

До последнего времени основным методом селекции винограда на устойчивость к биотическим и абиотическим стрессовым факторам была межвидовая гибридизация, в частности, с североамериканскими видами и *V. amurensis*. Североамериканские виды вовлекают в селекцию на протяжении 100 лет, при их гибридизации с сортами *V. vinifera* получают устойчивые сорта, однако проблема улучшения качества плодов у гибридов всё ещё остаётся нерешённой. Полученные в результате этих скрещиваний межвидовые гибриды характеризовались низким качеством ягод, что препятствовало их широкому использованию в технических целях. Для выведения холодоустойчивых сортов используют в качестве доноров образцы вида *V. amurensis* (Kravchenko, 2008). В настоящее время селекционная работа с виноградом направле-

на расширение ареала выращивания (Wang Z. et al., 2021), повышение устойчивости к патогенам (Olivares et al., 2021, Giacomelli et al., 2022), увеличение урожайности и улучшение органолептических показателей ягод (Ren et al., 2016). Расширение ареала выращивания винограда напрямую связано с устойчивостью его генотипов к низким температурам.

Выделяют два вида устойчивости растений к низким температурам: холодоустойчивость – устойчивость к положительным температурам в пределах от 0 до +20°C и морозоустойчивость – устойчивость к температурам <0°C (Guo X. et al., 2018).

Селекционные работы, направленные на продвижение культуры винограда на север, являются перспективными, а выявление генетических механизмов и ключевых генов ответа на низкотемпературный стресс важно для получения новых сортов с помощью методов ускоренной селекции.

Целью настоящего обзора является анализ современных достижений в расшифровке молекулярных механизмов, определяющих холодоустойчивость и зимостойкость винограда и других растений, а также в выявлении потенциальных генов-мишеней для применения в ускоренной селекции.

Молекулярно-генетические механизмы устойчивости растений к низким температурам

Физиология процессов холодоустойчивости и морозостойкости изучена у многих видов высших растений; накоплена обширная информация о биологических процессах, протекающих в клетках при воздействии низких температур (Tumanov, 1940; Medvedev, 2012). Установлено, что ответ на воздействие низких температур у растений формируется на клеточном уровне, включаются гены и факторы транскрипции (ФТ), ответственные за устойчивость к холоду, которые обеспечивают выживание растения.

У растений в процессе эволюции появились разнообразные механизмы адаптации, позволяющие выдерживать стресс путем распознавания и передачи сигналов для регулирования экспрессии генов в ответ на неблагоприятные условия (Huang et al., 2012; Samarina et al., 2020; Hwarari et al., 2022).

При рассмотрении молекулярных механизмов устойчивости к низкотемпературному стрессу у винограда стоит сначала обратить внимание на исследование модельных организмов, геном которых уже секвенирован и определены функции большинства генов. Молекулярно-генетические исследования модельных растений (арабидопсис, табак), а также растений с однолетним циклом развития (пшеница, ячмень, рис) дают возможность поиска гомологичных генов со схожими функциями у немодельных объектов исследования, в том числе многолетних вегетативно размножаемых культур (чай,

голубика, виноград). Показано, что одним из наиболее известных путей ответа на холодовой стресс у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. является взаимодействие системы генов: *ICE* (Inducer of *CBF* expression, индуктор экспрессии *CBF*), *CBF* (C-repeat binding factor, фактор, связывающийся с C-повторами) и *COR* (cold responsive/cold regulated, чувствительные к холоду/регулируемые холодом) (Wang et al., 2017; Hwarari et al., 2022). Путь *ICE-CBF-COR* индуцируется низкотемпературным стрессом и затем активирует соответствующую экспрессию нижестоящих генов, которые кодируют осморегулирующие вещества (например, белки LEA – Late Embryogenesis Abundant, преобладающие белки позднего эмбриогенеза) и способствуют выживанию клеток и целого растения.

У *A. thaliana* были изучены регуляторы транскрипционного фактора (ТФ) *ICE1*. Установлено, что работа гена *ICE1* регулируется высоким уровнем экспрессии чувствительного к осмотическому стрессу гена *HOS1* (high expression of osmotically responsive gene 1, экспрессия гена 1 высокой чувствительности к осмотическому стрессу) и белком *SIZ1* (SUMO E3 лигаза). Негативный регулятор реакции на низкотемпературный стресс – ген *HOS1* – кодирует чувствительную к осмотическому давлению E3 убиквитин лигазу, необходимую для убиквитинирования и деградации белка *ICE1* (Dong et al., 2006). Гены *MPK3* и *MPK6* (mitogen activated protein kinase, митоген активируемые протеинкиназы) *A. thaliana* также дестабилизируют *ICE1* посредством фосфорилирования, что снижает транскрипционную активность *ICE1* и как следствие уменьшает холодоустойчивость растений (Li et al., 2017). Напротив, *SIZ1* стабилизирует *ICE1* путем присоединения белка SUMO и, таким образом, стимулирует экспрессию гена *CBF3*, что приводит к повышению устойчивости растения к холоду (рис. 3) (Miura et al., 2007).

CBF является представителем семейства факторов транскрипции AP2/ERF (APETALA2/Ethylene Responsive Factor, белок, связывающийся с apetala2/этилен-реактивным фактором) и регулирует экспрессию гена *COR*, индуцированную холодом. Семейство AP2/ERF является одним из крупнейших семейств ТФ у растений, играющих важную роль в адаптации растений к холоду и засухе (Mizoi et al., 2012). В недавнем исследовании роли ТФ *ICE1* у миссенс-мутанта *ice1-1 A. thaliana* с нефункционирующим геном *DREB1A/CBF3* (Dehydration Responsive Element Binding 1/ CBF3) показано, что репрессия гена *CBF3* у трансгенного *A. thaliana* является результатом замолкания, а не мутации в гене *ICE1*, что ставит под сомнение роль *ICE1*, как регулятора генов *CBF* (Kidokoro et al., 2020). Можно предположить, что *ICE1* отвечает за консервативную способность растений выдерживать низкие положительные температуры (акклиматизацию растений), тогда как путь *CBF* отвечает за способность растений реагировать на внезапное снижение температуры.

У *A. thaliana* идентифицировано шесть генов *CBF*. Гены *CBF1* и *CBF3* положительно влияют на адаптацию к низким температурам, но не связаны с консервативны-

ми механизмами устойчивости к низким положительным температурам. Гены *CBF1* и *CBF3* могут иметь одинаковую функцию, отличную от *CBF2*, который отрицательно влияет на их транскрипцию. Во время адаптации к холоду активация экспрессии гена *CBF2* происходит позже, чем в случае *CBF1* и *CBF3*. *CBF4* был обозначен как ген ответственный за устойчивость к засухе у *A. thaliana* (Haake et al., 2002; Novillo et al., 2007; Zaikina et al., 2019). Для подтверждения роли *CBF1*, *CBF2* и *CBF3* в ответе на абиотический стресс, у *A. thaliana* с использованием технологии CRISPR/Cas9 были получены нокаут-линии с выключенными генами. При анализе полученных линий и контрольных растений была доказана роль этих генов в формировании ответа на низкотемпературный стресс (Zhao et al., 2016).

Уровень экспрессии группы генов *CBF* увеличивается в первые 15 минут после воздействия отрицательных температур, далее активируются гены *COR*, и далее, в течение 2-4 часов, происходит накопление продуктов генов *COR*. Гены семейства *COR* могут также играть важную роль в ответе на осмотический стресс, например, при засухе, поскольку обезвоживание клеток также является результатом низкотемпературного стресса (Thomashow et al., 2001).

Гены *COR/KIN* (cold-regulated/cold-induced, гены чувствительности к низким температурам/индуцируемые холодом): *COR15a* (Liu et al., 2014), *cor6.6* (Wang et al., 1995), *RD29A* (responsive to dehydration; чувствительные к обезвоживанию) (Jia et al., 2012), *LT178* (low-temperature-induced; индуцируемые низкой температурой) или *ERD* (early responsive to dehydration; раннего распознавания дегидратации) (Henriksson, Trewavas, 2003) кодируют гидрофильные, богатые глицином водорастворимые белки, индуцируемые в ответ на холодовой стресс, которые играют роль в защите клеток от низкой температуры. Эти белки принадлежат к группе дегидринов, относящихся к семейству LEA-белков. В геноме *A. thaliana* идентифицирован 51 ген, кодирующий белки LEA (Hundertmark, Hincha, 2008).

В ряде исследований показано, что во многих физиологических процессах, таких как рост, развитие, старение, а также реакция на биотический и абиотический стресс, участвует ТФ NAC. Трансформированные растения арабидопсиса со сверхэкспрессией гена *VvNAC1* винограда проявляют повышенную толерантность к осмотическому, солевому и холодовому стрессам, а также к патогенам (Le Hénaff et al., 2013). Сверхэкспрессия другого гена – *VvNAC17* – у трансформированного растения арабидопсиса повышает устойчивость к солевому и низкотемпературному стрессу. После воздействия низких температур (4°C) ген *VvNAC17* включался в работу через 12-48 часов (Ju et al., 2020b). Растение *A. thaliana* со сверхэкспрессией *VvNAC08* характеризовалось более высокой устойчивостью к засухе, повышенным уровнем пролина в клетках, а также возрастанием уровня экспрессии генов, связанных с реакцией на стресс (*RD22*, *RD29A*,

P5CS, *COR15A* и *COR47*) (Ju et al., 2020a).

Сигнальный путь *ICE-CBF-COR* был обнаружен у ряда других однолетних растений. У пшеницы было идентифицировано 53 гена *ICE*, 37 генов *CBF* и 11 генов *COR*, что почти в 2,5 раза больше, чем у кукурузы, риса и сорго (Guo et al., 2019).

Гомологи гена *CBF* были обнаружены у риса. Трансгенные растения риса со сверхэкспрессией генов *OsDREB1A* и *OsDREB1B*, равно как и генов *DREB1A* и *DREB1B* арабидопсиса, характеризовались повышенной устойчивостью к засухе, холоду и высокому содержанию соли. Эти результаты показывают, что сигнальный путь реакции на холод *DREB1/CBF* консервативен, а биологические функции белков риса и арабидопсиса, *OsDREB1A* и *DREB1*, соответственно, схожи (Ito et al., 2006).

Трансгенные растения ярового ячменя с привнесённым от озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) геном *TaCBF14* характеризовались повышенной устойчивостью к низкотемпературному стрессу по сравнению с диким типом (Soltész et al., 2013). Гомологи гена *CBF* были обнаружены у сои. Исследование экспрессии *GmDREB1A;2* и *GmDREB1B;1* (гомологи *CBF*) в трансгенных растениях арабидопсиса показало, что гены включаются в работу при низкотемпературном стрессе. (Yamasaki, Randall, 2016).

У *Nicotiana tabacum* L. были также идентифицированы гены *CBF*, один из которых, *NtDREB2A*, был активен при действии низких температур (Xiang et al., 2023).

У мягкой пшеницы *T. aestivum* идентифицировано 10 генов, кодирующих ТФ WRKY – тип белков, содержащих «цинковые пальцы», сходных с этилен-зависимыми факторами транскрипции и названных так по наличию WRKY-доменов на N-конце. Экспрессия этих генов повышалась при воздействии полиэтиленгликоля, NaCl, холода и H₂O₂. Сверхэкспрессия индуцируемого при различных видах стресса гена *TaWRKY10* пшеницы в тканях трансгенного табака *N. tabacum* обеспечивала повышенную устойчивость к солевому стрессу и засухе, в тканях этих растений повышалось содержание пролина и растворимых сахаров, тогда как содержание реактивных форм кислорода и малонового альдегида оказалось пониженным (Wang et al., 2013).

Таким образом, согласно данным литературы, у однолетних растений был идентифицирован ряд ТФ, которые могут регулировать передачу сигналов в ответ на низкотемпературный стресс (таблица).

При рассмотрении реакции растений на низкотемпературный стресс можно выделить четыре основных регулона: 1) CBF/DREB; 2) NAC/ZF-HD; 3) AREB/ABF; 4) A/MYB.

У многолетних культур, в том числе у чая *Camellia sinensis* (L.) Kuntze (Samarina et al., 2020), винограда (Guo R. et al., 2018), цитрусовых (Huang et al., 2013; He et al., 2020), голубики (Walworth et al., 2012) также были идентифицированы гены, определяющие холодостойкость (см. таблицу).

У чая определены гены из каскада *ICE-CBF-COR*: *CsICE1* и *CsCBF1*, которые участвуют в ответе на низкотемпературный стресс. С помощью ПЦР в реальном времени изучали экспрессию генов *CsICE1* и *CsCBF1* при +20°C и +4°C и не выявили изменений в уровне экспрессии *CsICE1*, в то время как *CsCBF1* при +20°C не был активен и включался в работу только при +4°C. Полученные результаты свидетельствовали о том, что путь *ICE1-CBF* ответа на холодостресс консервативен, а роли его компонентов у чая – ТФ *CsICE1* и *CsCBF1* – различаются (Wang et al., 2012). Л.С. Самарина с соавторами (Samarina et al., 2020) с помощью количественной ПЦР сравнили экспрессию 45 генов-кандидатов, индуцируемых низкотемпературным стрессом и засухой. Было показано значительное повышение уровня экспрессии *HSP70*, *SUS1*, *GST*, *DHN1*, *BMV5*, *BHLH102*, *GR-RBP3*, *ICE1*, *GOLS1* и *GOLS3* как при засухе, так и при холоде, что указывает на их важную роль в обоих типах реакций растений на стресс.

В исследовании трансгенных растений голубики показано, что сверхэкспрессия гена *BB-CBF*, приводит к повышению устойчивости к низкотемпературному стрессу. Кодированная последовательность гена *BB-CBF* у устойчивого к холоду сорта голубики ‘Bluecrop’ была привнесена в геном из чувствительного к холоду сорта ‘Legacy’. Трансгенные растения показали повышенную холодоустойчивость, сопоставимую с холодоустойчивым контролем, а уровень экспрессии нижестоящих компонентов регулона CBF у трансгенных растений и устойчивого контроля не различались (Walworth et al., 2012).

У *V. amurensis* выявлена роль этилена в ответе на стресс. Синтез этилена резко усиливается в ответ на различные виды стресса; чем выше чувствительность к этилену у растений, тем выше устойчивость к стрессу. Сверхэкспрессия этилен-зависимого фактора *VaERF057* (ethylene responsive factor, фактор чувствительности к этилену) может регулировать работу других генов, участвующих в ответе на биотический и абиотический стресс, таких как *CBF1*, *CBF2*, *CBF3*, *NCED3*, а также регулировать в нормальных условиях работу генов *WRKY33* и *WRKY70* (Sun et al., 2016).

Известно, что у винограда существует несколько путей ответа на действие низкотемпературного стресса (Saibo et al., 2009, Guo R. et al., 2018). Кроме регуляторной цепи *ICE-CBF-COR*, в ряде работ была показана роль факторов транскрипции WRKY, которые представляют собой большое семейство регуляторных белков, в формировании ответа на абиотические и биотические стрессовые факторы. Сверхэкспрессия гена *WRKY3* винограда

в трансгенных растениях *A. thaliana* приводила к изменению уровней экспрессии других генов ответа на абиотический стресс, что говорит о позитивной роли гена в формировании ответа на неблагоприятные условия окружающей среды (Guo R. et al., 2018).

Огромное семейство генов *LEA*, также определяющее устойчивость к разным видам стресса у растений, отличается значительным разнообразием. У *V. vinifera* выявили 60 членов этого семейства, которые разделили на девять подсемейств *DHN*, *LEA1*, *LEA2*, *LEA3*, *LEA4*, *LEA5*, *LEA6*, *WHY* и *SMP*. Самое большое подсемейство *LEA2* насчитывает 35 генов (Ibrahime et al., 2019). В другом исследовании было обнаружено 52 гена, предположительно принадлежащих к семейству *LEA*. С помощью количественной ПЦР было показано, что 16 из них подвергались активации при холодострессе. На основе филогенетического анализа были выявлены группы генов *LEA1*, *LEA2*, *LEA3*, *LEA5*, *LEA6*, *DHN* и *SMP*, а группа *LEA4* отсутствовала в геноме *V. vinifera*, в связи с чем авторами было выдвинуто предположение, что группа генов *LEA4* была утрачена в ходе эволюции винограда (Xu et al., 2020). Изучение у винограда гена *VvNAC08*, относящегося к семейству *NAC*, показало увеличение экспрессии гена во время воздействия стрессоров, таких как засуха и обезвоживание (Ju et al., 2020a). Кроме того, в геноме *V. vinifera* были идентифицированы АБК-зависимые гены, *VvAREB2* и *VvABF1*, которые участвуют в передаче сигналов при действии абиотических стрессоров (Zandkarimi et al., 2015).

Изучение самого зимостойкого вида винограда *V. amurensis*, геном которого был секвенирован в 2020 году и составил 604,56 Мб, позволило идентифицировать 6850 генов, ответственных за акклиматизацию, в том числе 3676 генов, индуцируемых холодом, и 3174 гена, репрессированных низкими температурами (Xu et al., 2014). Сравнительный анализ геномов *V. amurensis* и *V. vinifera* поможет определить гены, которые участвуют в механизме холодоустойчивости (Wang Y et al., 2021). Чтобы идентифицировать гены-кандидаты, ответственные за устойчивость к низким температурам у *V. amurensis*, Ванг с соавторами (Wang Y et al., 2021) сравнили транскриптомы высокоустойчивого к холоду сорта ‘Shanputao’ (*V. amurensis*) и ‘Muscat Hamburg’ (*V. vinifera*) с низкой холодоустойчивостью после воздействия низких температур. Всего было идентифицировано 7192 гена с дифференциальной экспрессией. Экспрессия генов *CBF3*, *ERF105* и *ZAT10* была выше у *V. amurensis* по сравнению с *V. vinifera* (Wang Yet al., 2021).

Таблица. Гены, участвующие в ответе на стресс у растений
Table. Genes involved in the stress response in plants

Семейство белков/ Protein family	Гены, участвующие в ответе на стресс/ Genes involved in the stress response	Объект, на котором изучен gen/ The plant on which the gene was studied	Функциональная роль в ответе на стресс/ Functional role in stress response	Литература/ References
AREB/ABF (ABRE-binding protein/ ABRE-binding factor)	<i>AREB1</i>	<i>Vitis vinifera</i> L.	передача сигнала абсцизовой кислоты	Zandkarimi et al., 2015
	<i>ABF2</i>			
ICE	<i>ICE1</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	транскрипционный фактор, запускающий работу <i>CBF</i>	Kurbidaeva et al., 2014
	<i>ICE2</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	повышение устойчивости к низким температурам	
	<i>ICE1</i>	<i>Camellia sinensis</i> (L.) Kuntze	активен в ответ как на холод, так и на засуху	Samarina et al., 2020
	<i>CBF1</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	адаптация к холоду и засухе	Karimi et al., 2015
CBF/DREB (CBF/DREB (C-repeated Binding Factor/ Dehydration Responsive Elements-Binding proteins)	<i>CBF2</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.		
	<i>CBF3</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.		
	<i>CBF4</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	устойчивость к засухе	Novillo et al., 2007, Haake et al., 2002
	<i>CBF14</i>	<i>Triticum aestivum</i> L.	повышение холодоустойчивости	Soltész et al., 2013
	<i>CBF15</i>		повышение холодоустойчивости	
	<i>CBF1/DREB1</i>	<i>Vitis amurensis</i> Rupr.	повышение устойчивости к засухе, холоду и засоленности	Zong et al., 2016
	<i>VcDHN14</i> <i>VcDHN60</i>	<i>Vaccinium</i> spp.	повышение холодоустойчивости	Walworth et al., 2012
DHN (Dehydrin)	<i>COR15a</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	повышение холодоустойчивости	Wang et al., 2009
COR/KIN (cold induced)	<i>cor6.6</i> гомологичен <i>KIN1</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	повышение холодоустойчивости, устойчивости к засухе и осмотическому стрессу	Wang et al., 1995
	<i>LTI78</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	повышение холодоустойчивости	Henriksson, Trewavas, 2003
	<i>VamDHN3</i>	<i>Vitis vinifera</i> L.	участвует в осмотической регуляции, адаптация к абиотическому стрессу	Xu et al., 2020

Семейство белков/ Protein family	Гены, участвующие в ответе на стресс/ Genes involved in the stress response	Объект, на котором изучен ген/ The plant on which the gene was studied	Функциональная роль в ответе на стресс/ Functional role in stress response	Литература/ References
RD (Responsive to Desiccation)	<i>RD29A</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	устойчивость к холоду	Msanne et al., 2011
	<i>RD29A</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	повышение холодоустойчивости	Jia et al., 2012
NAC [No apical meristem (NAM)] transcription factors	<i>NAC1</i>	<i>Vitis vinifera</i> L.	устойчивость к осмотическому, солевому и холодовому стрессам, а также к патогену <i>Vitrylis cinerea</i> , включается в ответ на биотические и абиотические стрессы	Le Hénaff et al., 2013
	<i>NAC17</i>	<i>Vitis vinifera</i> L.	устойчивость к засухе и холоду	Ju et al., 2020b
	<i>VvNAC08</i>	<i>Vitis vinifera</i> L.	устойчивость к засухе, повышает экспрессию генов, связанных со стрессом	Ju et al., 2020a
WRKY	<i>VaWRKY12</i>	<i>Vitis amurensis</i> Rupr. <i>Vitis vinifera</i> L.	повышение холодоустойчивости, устойчивость к абиотическому стрессу	Zhang et al., 2019
	<i>WRKY3</i>	<i>Vitis amurensis</i> Rupr. <i>Vitis vinifera</i> L.	повышение холодоустойчивости, устойчивость к абиотическому стрессу	Guo R. et al., 2018
ERF (Ethylene responsive factors)	<i>VaERF080</i>	<i>Vitis amurensis</i> Rupr.	устойчивость к холоду	Sun et al., 2019
	<i>VaERF087</i>			
	<i>VaERF057</i>	<i>Vitis amurensis</i> Rupr.	передача сигнала гормона стресса (этилен)	Sun et al., 2016
MYB (myeloblastosis oncogene transcription factors)	<i>OsMYB2</i>	<i>Oryza sativa</i> L.	устойчивость к абиотическому стрессу	Yang et al., 2012
	<i>MdMYB23</i>	<i>Malus domestica</i> Borkh.	устойчивость к холоду	An et al., 2018
	<i>MbMYB4</i>	<i>Malus baccata</i> (L.) Borkh.	устойчивость к холоду и засухе	Yao et al., 2022
SAP (stress associated protein)	<i>VaSAP15</i>	<i>Vitis amurensis</i> Rupr.	устойчивость к холоду	Shu et al., 2021
PIF (phytochrome interacting factors)	<i>CsPIF8</i>	<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck	устойчивость к холоду	He et al., 2020

Экспрессия генов семейства *SAP* (stress-associated proteins), кодирующих стресс-ассоциированные белки, происходит в ответ на различные биотические и абиотические стрессы и играет важную роль в процессе повышения устойчивости растений. Ген *VaSAP15*, источником которого был *V. amurensis*, проявлял специфическую тканевую экспрессию у различных образцов винограда и сильно экспрессировался в корнях холодоустойчивого *V. amurensis* и в стеблях чувствительного к холоду сорта 'Red Globe' *V. vinifera*. При помощи агробактери-

альной трансформации были получены формы винограда со сверхэкспрессией *VaSAP15*, которые при воздействии низких температур демонстрировали меньшую степень повреждения и повышенную активность ферментов. Кроме того, уровень экспрессии генов *CBF1*, *CBF2*, *CBF3*, *COR27*, *RD29B* и *NCED1*, связанных с устойчивостью к низким температурам, также повышался (Shu et al., 2021).

Принципиальная схема запуска ответа на холодовой стресс представлена на рисунке 3.

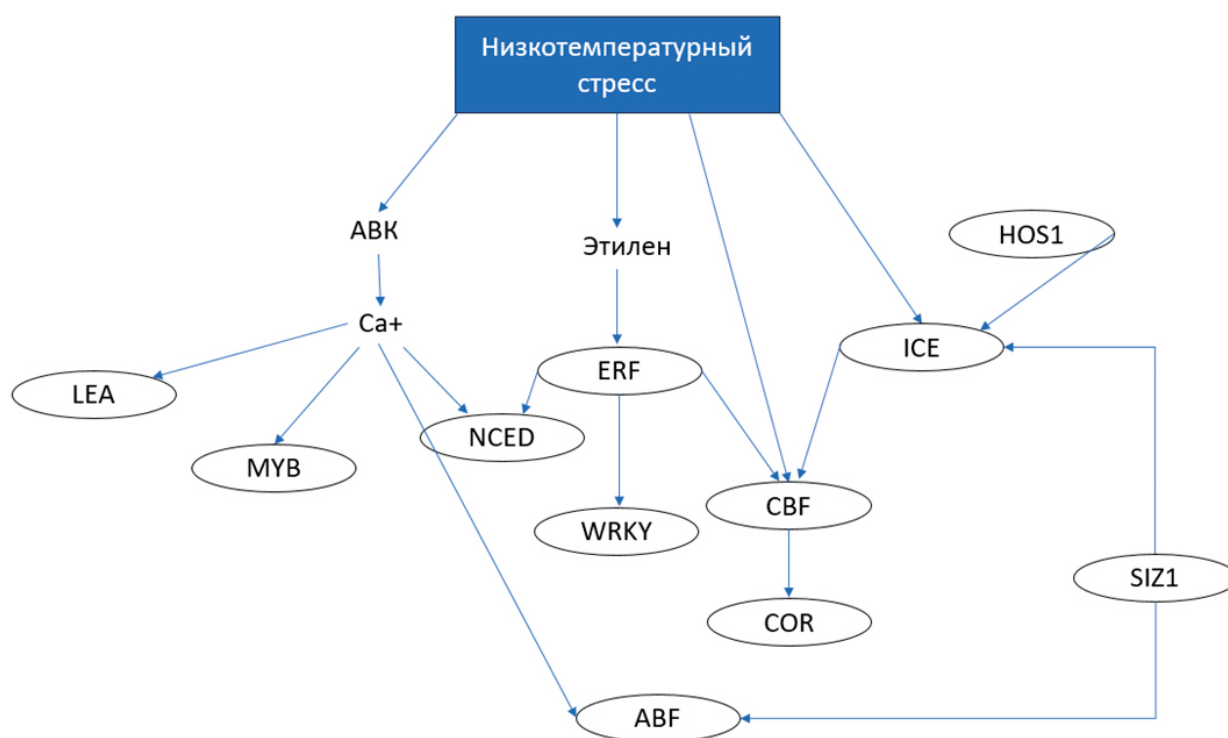


Рис. 3. Взаимодействие генов, отвечающих за устойчивость к низким температурам

Fig. 3. The interaction of genes responsible for resistance to low temperatures

Таким образом, к настоящему времени идентифицировано несколько генов, ответственных за устойчивость растений винограда к холодовому стрессу, и осуществляется исследование путей их взаимодействия.

Закключение

К настоящему времени проведены исследования на различных объектах (от модельного растения арабидопсис до однолетних и многолетних немодельных видов) и выявлены механизмы адаптации к холодовому стрессу у растений. Установлено, что основной сигнальный путь, регулирующий адаптацию и способность растений выживать при низкотемпературном стрессе, находится под контролем каскада генов *ICE-CBF-COR*. В

этот механизм включены и другие гены, например, *HOS1* и *SIZ*, которые регулируют уровень экспрессии генов *ICE-CBF-COR*. У винограда по данным литературы выделено несколько генов, ответственных за холодостойкость, и экспериментально установлено несколько путей ответа на воздействие низких температур. Остаётся открытым вопрос о работе и вкладе отдельных генов в приобретение холодостойкости у винограда, а также об их взаимодействии. Изучение аллельного разнообразия генов *ICE-CBF-COR* у различных образцов винограда из коллекции ВИР сможет дать понимание, какие формы винограда потенциально могут стать источниками высокой устойчивости к низкотемпературному стрессу. Понимание молекулярных механизмов устойчивости к холодовому стрессу в перспективе даст возможность расширения ареала

возделывания винограда, получения новых холодостойких сортов с помощью методов ускоренной селекции.

References/Литература

- An J.-P., Li R., Qu F.-J., You C.-X., Wang X.-F., Hao Y.-J. R2R3-MYB transcription factor MdMYB23 is involved in the cold tolerance and proanthocyanidin accumulation in apple. *The Plant Journal*. 2018;96:562-577. DOI: 10.1111/tpj.14050
- Chistyakov P.N., Novikova L.Yu. Assessment of the climate needs of grapes on the ETR using GIS technologies. *Viticulture and winemaking*. 2020;49:201-203. [in Russian] (Чистяков П.Н., Новикова Л.Ю. Оценка климатических потребностей винограда на ЕТР с использованием ГИС-технологий. *Виноградарство и виноделие*. 2020;49:201-203).
- Davitaya F.F. Climatic zones of grapes in the USSR (Klimaticheskie zony vinograda v SSSR). Moscow: Pishchepromizdat; 1948. [in Russian] (Давитая Ф.Ф. Климатические зоны винограда в СССР. 2-е изд. Москва: Пищепромиздат; 1948).
- Dong C.H., Agarwal M., Zhang Y., Xie Q., Zhu J.K. The negative regulator of plant cold responses, HOS1, is a RING E3 ligase that mediates the ubiquitination and degradation of ICE1. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2006;103(21):8281-8286. DOI: 10.1073/pnas.0602874103
- Dryagin V.B., Nikolenko A.A. The current state of winemaking in the Russian Federation. *Magarach. Viticulture and winemaking*. 2017;(1):28-30. [in Russian] (Дрягин В. Б., Николенко А. А. Состояние виноградарства Российской Федерации. *Магарач. Виноградарство и виноделие*. 2017;1:28-30).
- FAOSTAT. The Food and Agriculture Organization (FAO) of the United Nations. Available from: URL: <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL/visualize> [accessed Oct. 20, 2023].
- Giacomelli L., Zeilmaker T., Scintilla S., Salvagnin U., van der Voort J.R., Moser C. *Vitis vinifera* plants edited in *DMR6* genes show improved resistance to downy mildew. *bioRxiv. The Preprint Server for Biology*. 2022. DOI: 10.1101/2022.04.19.488768
- Guo J., Ren Y., Tang Z., Shi W., Zhou M. Characterization and expression profiling of the *ICE-CBF-COR* genes in wheat. *PeerJ. Life and Environment*. 2019;7:e8190. DOI: 10.7717/peerj.8190
- Guo R., Qiao H., Zhao J., Wang X., Tu M., Guo C., Wan R., Li Z., Wang X. The grape *VtWRKY3* gene promotes abiotic and biotic stress tolerance in transgenic *Arabidopsis thaliana*. *Frontiers in Plant Science*. 2018;9:545. DOI: 10.3389/fpls.2018.00545
- Guo X., Liu D., Chong K. Cold signaling in plants: insights into mechanisms and regulation. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2018;60(9):745-756. DOI: 10.1111/jipb.12706
- Haake V., Cook D., Riechmann J., Pineda O., Thomashow M.F., Zhang J.Z. Transcription factor CBF4 is a regulator of drought adaptation in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*. 2002;130(2):639-648. DOI: 10.1104/pp.006478
- He Z., Zhao T., Yin Z., Liu J., Cheng Y., Xu J. The phytochrome-interacting transcription factor CsPIF8 contributes to cold tolerance in citrus by regulating superoxide dismutase expression. *Plant Science*. 2020;298:110584. DOI: 10.1016/j.plantsci.2020.110584
- Henriksson K.N., Trewavas A.J. The effect of short-term low-temperature treatments on gene expression in *Arabidopsis* correlates with changes in intracellular Ca^{2+} levels. *Plant, Cell & Environment*. 2003;26(4):485-496. DOI: 10.1046/j.1365-3040.2003.00979.x
- Hewer M.J., Brunette M. Climate change impact assessment on grape and wine for Ontario, Canada's appellations of origin. *Regional Environmental Change*. 2020;20(3):86. DOI: 10.1007/s10113-020-01673-y
- Huang G.T., Ma S.L., Bai L.P., Zhang L., Ma H., Jia P., Liu J., Zhong M., Guo Z.F. Signal transduction during cold, salt, and drought stresses in plants. *Molecular Biology Reports*. 2012;39(2):969-987. DOI: 10.1007/s11033-011-0823-1
- Huang X.S., Wang W., Zhang Q., Liu J.H. A basic helix-loop-helix transcription factor, *PtBHLH*, of *Poncirus trifoliata* confers cold tolerance and modulates peroxidase-mediated scavenging of hydrogen peroxide. *Plant Physiology*. 2013;162(2):1178-1194. DOI: 10.1104/pp.112.210740
- Hundertmark M., Hinch D.K. LEA (Late Embryogenesis Abundant) proteins and their encoding genes in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Genomics*. 2008;9:118. DOI: 10.1186/1471-2164-9-118
- Hwarari D., Guan Y., Ahmad B., Movahedi A., Min T., Hao Z., Lu Y., Chen J., Yang L. ICE-CBF-COR signaling cascade and its regulation in plants responding to cold stress. *International Journal of Molecular Sciences*. 2022;23(3):1549. DOI: 10.3390/ijms23031549
- Ibrahime M., Kibar U., Kazan K., Özmen C.Y., Mutaf F., Aşçı S.D., Aydemir B.Ç., Ergül A. Genome-wide identification of the LEA protein gene family in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Tree Genetics & Genomes*. 2019;15:1-14. DOI: 10.1007/s11295-019-1364-3
- Ito Y., Katsura K., Maruyama K., Tajiri T., Kobayashi M., Seki M., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. Functional analysis of rice DREB1/CBF-type transcription factors involved in cold-responsive gene expression in transgenic rice. *Plant and Cell Physiology*. 2006;47(1):141-153. DOI: 10.1093/pcp/pci230
- Jia H., Zhang S., Ruan M., Wang Y., Wang C. Analysis and application of *RD29* genes in abiotic stress response. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2012;34:1239-1250. DOI: 10.1007/s11738-012-0969-z
- Jones G.V., Reid R., Vilks A. Climate, grapes, and wine: structure and suitability in a variable and changing climate. In: P.H. Dougherty (ed.). *The Geography of Wine: Regions, Terroir and Techniques*. Dordrecht: Springer; 2012. p.109-133. DOI: 10.1007/978-94-007-0464-0_7
- Ju Y.L., Min Z., Yue X.F., Zhang Y.L., Zhang J. X., Zhang Z.Q., Fang Y.L. Overexpression of grapevine *VvNAC08* enhances drought tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2020a;151:214-222. DOI: 10.1016/j.plaphy.2020.03.028
- Ju Y.L., Yue X.F., Min Z., Wang X.H., Fang Y.L., Zhang J.X. *VvNAC17*, a novel stress-responsive grapevine (*Vitis vinifera* L.) NAC transcription factor, increases sensitivity to abscisic acid and enhances salinity, freezing, and drought tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2020b;146:98-111. DOI: 10.1016/j.plaphy.2019.11.002
- Karimi M., Ebadi A., Mousavi S.A., Salami S.A., Zarei A. Comparison of CBF1, CBF2, CBF3 and CBF4 expression in some grapevine cultivars and species under cold stress. *Scientia Horticulturae*. 2015;197:521-526. DOI: 10.1016/j.scienta.2015.10.011
- Kidokoro S., Kim J.S., Ishikawa T., Suzuki T., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. *DREB1A/CBF3* is repressed by transgene-induced DNA methylation in the *Arabidopsis icel-1* mutant. *The Plant Cell*. 2020;32(4):1035-1048. DOI: 10.1105/tpc.19.00532
- Kravchenko L.V. Genetic resources of grapes, their reaction to changing environmental conditions (Geneticheskie resursy vinograda, ikh reaktsiya na izmenenie usloviy sredy). In: *Mobilization and conservation of genetic resources of grapes, improvement of methods of the breeding process; 2008 August 13-14; Novocherkassk, Russia (Mobilizatsiya i sokhraneniye geneticheskikh resursov vinograda, sovershenstvovaniye metodov selektsionnogo processa: materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii; 13-14 avgusta 2008 g.; Novocherkassk, Rossiya)*. Novocherkassk; 2008. p.3-10. [in Russian] (Кравченко Л.В. Генетические ресурсы винограда, их реакция на изменение условий среды. В кн.: *Мобилизация и сохранение генетических ресурсов винограда, совершенствование методов селекционного процесса: материалы международной научно-практической конференции; 13-14 августа 2008 г.; Новочеркасск, Россия*. Новочеркасск; 2008. С.3-10).
- Kurbidaeva A., Ezhova T., Novokreshchenova M. *Arabidopsis thaliana* ICE2 gene: phylogeny, structural evolution and functional diversification from ICE1. *Plant science*. 2014;229:10-22. DOI: 10.1016/j.plantsci.2014.08.011
- Le Hénanff G., Profizi C., Courteaux B., Rabenoelina F., Gérard C., Clément C., Baillieux F., Cordelier S., Dhondt-Cordelier S. Grapevine NAC1 transcription factor as a convergent node in developmental processes, abiotic stresses, and necrotrophic/biotrophic pathogen tolerance. *Journal of Experimental Botany*. 2013;64(16):4877-4893. DOI: 10.1093/jxb/ert277
- Li H., Ding Y., Shi Y., Zhang X., Zhang S., Gong Z., Yang S. MPK3-

- and MPK6-mediated ICE1 phosphorylation negatively regulates ICE1 stability and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Developmental cell*. 2017;43(5):630-642. DOI: 10.1016/j.devcel.2017.09.025
- Liu D., Li W., Cheng J., Hou L. Expression analysis and functional characterization of a cold-responsive gene *COR15A* from *Arabidopsis thaliana*. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2014;36(9):2421-2432. DOI: 10.1007/s11738-014-1615-8
- Medvedev S.S. Plant physiology: textbook (Fiziologiya rasteniy: uchebnik). St. Petersburg: BHV-Petersburg; 2012. [in Russian] (Медведев С.С. Физиология растений: учебник. Санкт-Петербург: БХВ-Петербург; 2012).
- Miura K., Jin J.B., Lee J., Yoo C.Y., Stirn V., Miura T., Ashworth E.N., Bressan R.A., Yun D.J., Hasegawa P.M. SIZ1-mediated sumoylation of ICE1 controls *CBF3/DREB1A* expression and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*. 2007;19(4):1403-1414. DOI: 10.1105/tpc.106.048397
- Mizoi J., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. AP2/ERF family transcription factors in plant abiotic stress responses. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Gene Regulatory Mechanisms*. 2012;1819(2):86-96. DOI: 10.1016/j.bbagr.2011.08.004
- Msanne J., Lin J., Stone J.M., Awada T. Characterization of abiotic stress-responsive *Arabidopsis thaliana* *RD29A* and *RD29B* genes and evaluation of transgenes. *Planta*. 2011;234(1):97-107. DOI: 10.1007/s00425-011-1387-y
- Naumova L.G., Novikova L.Y. Diversity on temperature demands of grapes varieties collection of Ya.I. Potapenko All-Russian Research Institute of Viticulture and Winemaking. *Fruit Growing and Viticulture of South Russia*. 2015;36(6):86-99. [in Russian] (Наумова Л.Г. Новикова Л.Ю. Разнообразие сортов винограда коллекции Всероссийского НИИВиВ им. Я.И. Потапенко по температурным потребностям. *Плодоводство и виноградарство Юга России*. 2015;36(6):86-99).
- Negrul A.M., Gordeeva L.N., Kalmykova T.I. Ampelography with the basics of viticulture (Ampelografiya s osnovami vinogradarstva). Moscow: Vysshaya shkola Publishers; 1979. [in Russian] (Негрюль А.М., Гордеева Л.Н., Калмыкова Т.И. Ампеология с основами виноградарства. Москва: Высшая школа; 1979).
- Novikova L.Y., Ozerski P.V. Forecast for the zone of viticulture in European Russia under climate change. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;26(3):264-271. [in Russian] (Новикова Л.Ю., Озерский П.В. Прогноз зоны возделывания винограда на европейской территории России в условиях изменения климата. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2022;26(3):264-271). DOI: 10.18699/VJGB-22-33
- 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. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2007;104(52):21002-7. DOI: 10.1073/pnas.0705639105
- Olivares F., Loyola R., Olmedo B., de los Angeles Miccono M., Aguirre C., Vergara R., Riquelme D., Madrid G., Plantat P., Mora R., Espinoza D., Prieto H. CRISPR/Cas9 targeted editing of genes associated with fungal susceptibility in *Vitis vinifera* L. cv. Thompson seedless using geminivirus-derived replicons. *Frontiers in Plant Science*. 2021;12:791030. DOI: 10.3389/fpls.2021.791030
- Ren C., Liu X., Zhang Z., Wang Y., Duan W., Li S., Liang Z. CRISPR/Cas9-mediated efficient targeted mutagenesis in Chardonnay (*Vitis vinifera* L.). *Scientific Reports*. 2016;6(1):32289. DOI: 10.1038/srep32289
- Rosstat. Federal State Statistics Service. Available from: https://rosstat.gov.ru/storage/mediabank/pl_m.xls [accessed Oct. 20, 2023]. [in Russian] (Росстат. Федеральная служба государственной статистики). URL: https://rosstat.gov.ru/storage/mediabank/pl_m.xls [дата обращения: 20.10.2023].
- Saibo N.J., Lourenço T., Oliveira M.M. Transcription factors and regulation of photosynthetic and related metabolism under environmental stresses. *Annals of botany*. 2009;103(4):609-623. DOI: 10.1093/aob/mcn227
- Samarina L.S., Bobrovskikh A.V., Doroshkov A.V., Malyukova L.S., Matskiv A.O., Rakhmangulov R.S., Koninskaya N.G. Malyarovskaya V.I., Tong W., Xia E., Manakhova K.A., Ryndin A.V., Orlov Y.L. Comparative expression analysis of stress-inducible candidate genes in response to cold and drought in tea plant [*Camellia sinensis* (L.) Kuntze]. *Frontiers in Genetics*. 2020;11:611283. DOI: 10.3389/fgene.2020.611283
- Shu X., Ding L., Gu B., Zhang H., Guan P., Zhang J. A stress associated protein from Chinese wild *Vitis amurens*, VaSAP15, enhances the cold tolerance of transgenic grapes. *Scientia Horticulturae*. 2021;285:110147. DOI: 10.1016/j.scienta.2021.110147
- Soltész A., Smedley M., Vashegyi I., Galiba G., Harwood W., Vágújfalvi A. Transgenic barley lines prove the involvement of *TaCBF14* and *TaCBF15* in the cold acclimation process and in frost tolerance. *Journal of Experimental Botany*. 2013;64(7):1849-1862. DOI: 10.1093/jxb/ert050
- Sun X., Zhao T., Gan S., Ren X., Fang L., Karungo S.K., Wang Y., Chen L., Li S., Xin H. Ethylene positively regulates cold tolerance in grapevine by modulating the expression of ETHYLENE RESPONSE FACTOR 057. *Scientific reports*. 2016;6(1):24066. DOI: 10.1038/srep24066
- Sun X., Zhu Z., Zhang L., Fang L., Zhang J., Wang Q., Li S., Liang Z., Xin H. Overexpression of ethylene response factors *VaERF080* and *VaERF087* from *Vitis amurens* enhances cold tolerance in *Arabidopsis*. *Scientia Horticulturae*. 2019;243:320-326. DOI: 10.1016/j.scienta.2018.08.055
- Thomashow M.F., Gilmour S.J., Stockinger E.J., Jaglo-Ottosen K.R., Zarka D.G. Role of the *Arabidopsis* CBF transcriptional activators in cold acclimation. *Physiologia Plantarum*. 2001;112(2):171-175. DOI: 10.1034/j.1399-3054.2001.1120204.x
- Tumanov I.I. Physiological foundations of winter hardiness of cultivated plants (Fiziologicheskie osnovy zimostoykosti kul'turnykh rasteniy). Moscow; Leningrad: Selkhozizdat; 1940. [in Russian] (Туманов И.И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. Москва; Ленинград: Сельхозиздат; 1940).
- Walker M.A., Heinitz C., Riaz S., Uretsky J. Grape Taxonomy and Germplasm. In: D. Cantu, M.A. Walker (eds). *The Grape Genome. Ser. Compendium of Plant Genomes (CPG)*. Springer, Cham; 2019. p.25-38. DOI: 10.1007/978-3-030-18601-2_2
- Walworth A.E., Rowland L.J., Polashock J.J., Hancock J.F., Song G.Q. Overexpression of a blueberry-derived *CBF* gene enhances cold tolerance in a southern highbush blueberry cultivar. *Molecular Breeding*. 2012;30:1313-1323. DOI: 10.1007/s11032-012-9718-7
- Wang C., Deng P., Chen L., Wang X., Ma H., Hu W., Yao N., Feng Y., Chai R., Yang G., He G. A wheat WRKY transcription factor TaWRKY10 confers tolerance to multiple abiotic stresses in transgenic tobacco. *PLoS ONE*. 2013;8(6):e65120. DOI: 10.1371/journal.pone.0065120
- Wang D.Z., Jin Y.N., Ding X.H., Wang W.J., Zhai S.S., Bai L.P., Guo Z.F. Gene regulation and signal transduction in the ICE–CBF–COR signaling pathway during cold stress in plants. *Biochemistry (Moscow)*. 2017;82:1103-1117. DOI: 10.1134/S0006297917100030
- Wang H., Datla R., Georges F., Loewen M., Cutler A.J. Promoters from *kin1* and *cor6.6*, two homologous *Arabidopsis thaliana* genes: transcriptional regulation and gene expression induced by low temperature, ABA, osmoticum and dehydration. *Plant Molecular Biology*. 1995;28:605-617. DOI: 10.1007/BF00021187
- Wang Y., Hua J. A moderate decrease in temperature induces *COR15a* expression through the CBF signaling cascade and enhances freezing tolerance. *The Plant Journal*. 2009;60(2):340-349. DOI: 10.1111/j.1365-3113.2009.03959.x
- Wang Y., Jiang C.J., Li Y.Y., Wei C.L., Deng W.W. *CsICE1* and *CsCBF1*: two transcription factors involved in cold responses in *Camellia sinensis*. *Plant Cell Reports*. 2012;31(1):27-34. DOI: 10.1007/s00299-011-1136-5
- Wang Y., Xin H., Fan P., Zhang J., Liu Y., Dong Y., Wang Z., Yang Y., Zhang Q., Ming R., Zhong G.Y., Li S., Liang Z. The genome of Shanputao (*Vitis amurens*) provides a new insight into cold tolerance of grapevine. *The Plant Journal*. 2021;105(6):1495-1506. DOI: 10.1111/tpj.15127
- Wang Z., Darren D.C.J., Wang Y., Xu G., Ren C., Liu Y., Kuang Y., Fan P., Li S., Xin H., Liang Z. GRAS-domain transcription factor PAT1 regulates jasmonic acid biosynthesis in grape cold stress response. *Plant Physiology*. 2021;186(3):1660-1678. DOI: 10.1093/plphys/kiab142
- Xiang Y., Wu C., Sheng S., Huang P., Zhang M., Fang M., Yang J.,

- Huang Y., Cao F., Liu B., Li H., Zhou Y., Duan S., Pu W., Liu L.H. Molecular identification of twenty *NtDREB* homologs and overexpression of *NtDREB_A2* improved plant growth in response to cold-stress and P-nutrition limitation. *Environmental and Experimental Botany*. 2023. URL: <https://www.x-mol.net/paper/article/1728425211986726912> [accessed 21.11.2023]
- Xu M., Tong Q., Wang Y., Wang Z., Xu G., Elias G.K., Li S., Liang Z. Transcriptomic analysis of the grapevine *LEA* gene family in response to osmotic and cold stress reveals a key role for *VamDHN3*. *Plant and Cell Physiology*. 2020;61(4):775-786. DOI: 10.1093/pcp/pcaa004
- Xu W., Li R., Zhang N., Ma F., Jiao Y., Wang Z. Transcriptome profiling of *Vitis amurens*, an extremely cold-tolerant Chinese wild *Vitis* species, reveals candidate genes and events that potentially connected to cold stress. *Plant Molecular Biology*. 2014;86:527-541. DOI: 10.1007/s11103-014-0245-2
- Yamasaki Y., Randall S.K. Functionality of soybean CBF/DREB1 transcription factors. *Plant Science*. 2016;246:80-90. DOI: 10.1016/j.plantsci.2016.02.007
- Yang A., Dai X., Zhang W. A R2R3-type MYB gene, *OsMYB2*, is involved in salt, cold, and dehydration tolerance in rice. *Journal of Experimental Botany*. 2012;63(7):2541-2556. DOI: 10.1093/jxb/err431
- Yao C., Li X., Li Y., Yang G., Liu W., Shao B., Zhong J., Huang P., Han D. Overexpression of a *Malus baccata* MYB transcription factor gene *MbMYB4* increases cold and drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *International Journal of Molecular Sciences*. 2022;23(3):1794. DOI: 10.3390/ijms23031794
- Zaikina E.A., Rumyantsev S.D., Sarvarova E.R., Kuluev B.R. Transcription factor genes involved in plant response to abiotic stress factors. *Ecological Genetics*. 2019;17(3):47-58. DOI: 10.17816/ecogen17347-58
- Zandkarimi H., Ebadi A., Salami S.A., Alizade H., Baisakh N. Analyzing the expression profile of *AREB/ABF* and *DREB/CBF* genes under drought and salinity stresses in grape (*Vitis vinifera* L.). *PLoS ONE*. 2015;10(7):e0134288. DOI: 10.1371/journal.pone.0134288
- Zhang L., Zhao T., Sun X., Wang Y., Du C., Zhu Z., Gichuki D.K., Wang Q., Li S., Xin H. Overexpression of *VaWRKY12*, a transcription factor from *Vitis amurens* with increased nuclear localization under low temperature, enhances cold tolerance of plants. *Plant Molecular Biology*. 2019;100:95-110. DOI: 10.1007/s11103-019-00846-6
- Zhao C., Zhang Z., Xie S., Si T., Li Y., Zhu J.K. Mutational evidence for the critical role of CBF transcription factors in cold acclimation in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*. 2016;171(4):2744-2759. DOI: 10.1104/pp.16.00533
- Zong J.M., Li X.W., Zhou Y.H., Wang F.W., Wang N., Dong Y.Y., Yuan Y.X., Chen H., Liu X.M., Yao N., Li H.Y. The *AaDREB1* transcription factor from the cold-tolerant plant *Adonis amurens* enhances abiotic stress tolerance in transgenic plant. *International Journal of Molecular Sciences*. 2016;17(4):611. DOI: 10.3390/ijms17040611

Информация об авторах

Мария Викторовна Ерастенкова, аспирант, младший научный сотрудник, Лаборатория генетики, селекции и биотехнологии ягодных и декоративных культур, Отдел генетических ресурсов плодовых культур, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, m.erastenkova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7328-437X>

Надежда Геннадьевна Тихонова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Отдел генетических ресурсов плодовых культур, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, n.g.tikhonova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7098-7662>

Юлия Васильевна Ухатова, кандидат биологических наук, заместитель директора института по научно-организационной работе, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44; старший научный сотрудник, Научно-технологический университет «Сириус» (Университет «Сириус»), 354340 Россия, Краснодарский край, федеральная территория Сириус, поселок городского типа Сириус, Олимпийский пр., 1, y.ukhatova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9366-0216>

Information about the authors

Maria V. Erastenkova, Postgraduate Student, Associate Researcher, Laboratory of Genetics, Breeding and Biotechnology of Berry and Ornamental Crops, Department of Fruit Crops Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, m.erastenkova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7328-437X>

Nadezhda G. Tikhonova, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Department of Fruit Crops Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, n.g.tikhonova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7098-7662>

Yulia V. Ukhatova, Cand. Sci. (Biology), Deputy Director for Scientific and Organizational Work, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia; Senior Researcher, Sirius University, 1, Olympic avenue, Sirius urban-type settlement, Sirius Federal Territory, Krasnodar region, 354340 Russia, y.ukhatova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9366-0216>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 20.11.2023; одобрена после рецензирования 08.12.2023; принята к публикации 22.12.2023.

The article was submitted on 20.11.2023; approved after reviewing on 08.12.2023; accepted for publication on 22.12.2023.