

Обзорная статья

УДК 581.1:577.21:631.52:635.9

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-09



Гены холодоустойчивости плодовых культур

Р. С. Рахмангулов, И. В. Барабанов, А. А. Иванов

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

Автор, ответственный за переписку: Руслан Султанович Рахмангулов, r.rakhmangulov@vir.nw.ru

Плодовые культуры – незаменимый источник необходимых нутриентов, макро- и микроэлементов, витаминов, органических кислот, антиоксидантов. Сегодня подавляющая часть предложения на рынке плодов обеспечивается зарубежными производителями. Замещение импорта и удовлетворение запроса населения Российской Федерации на потребление плодов силами отечественного агропромышленного комплекса невозможно без расширения географии посевных площадей, в том числе и в зоны рискованного земледелия, что требует выведения морозостойких (холодоустойчивых) сортов плодовых культур. Применение в селекционной работе современных биотехнологических и молекулярно-генетических методов позволит повысить рентабельность плодоводства за счет снижения сроков получения растений с требуемыми признаками и возможности комплексной оценки перспективности генотипов родительских форм.

В обзоре рассмотрены современные данные по генам устойчивости плодовых и ягодных культур к низким температурам, в том числе охарактеризованы гены, кодирующие ключевые рецепторы, сигнальные, эффекторные белки, факторы транскрипции у яблони, груши, персика, ананаса, земляники. Приведены известные механизмы их работы, активации, регуляции, описаны сигнальные каскады.

Ключевые слова: гены устойчивости к низкотемпературному стрессу, плодовые культуры, транскрипционные факторы, криопротекторы, морозостойкость, холодостойкость, зимостойкость

Благодарности: Статья подготовлена в рамках государственного задания (№ FGEM-2022-0011 «Разработка подходов ускоренной селекции для улучшения хозяйственно ценных признаков декоративных и ягодных культур»).

Для цитирования: Рахмангулов Р.С., Барабанов И.В., Иванов А.А. Гены холодоустойчивости плодовых культур. *Биотехнология и селекция растений*. 2023;6(4):82-92. DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-09

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 месту работы.

© Рахмангулов Р.С., Барабанов И.В., Иванов А.А., 2023

Review article

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-o9

Cold resistance genes of fruit crops

Ruslan S. Rakhmangulov, Ivan V. Barabanov, Aleksandr A. Ivanov

N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia

Corresponding author: Ruslan S. Rakhmangulov, r.rakhmangulov@vir.nw.ru

Fruit crops are an irreplaceable source of essential nutrients, macro- and microelements, vitamins, organic acids, and antioxidants. Today, the overwhelming part of fruit supply in the market is provided by foreign producers. Import substitution and meeting the demand of the Russian Federation population for fruit consumption by the domestic agro-industrial complex is impossible without expanding the geography of cultivation areas, including those in zones of risky agriculture, which requires breeding of frost-resistant (cold-resistant) cultivars (fruit crops). Application of modern biotechnological and molecular genetic methods in breeding work will increase the profitability of fruit growing by reducing the time required for obtaining plants with the desired traits and by complex evaluation of the prospects of genotypes of parental forms. The present review considers modern data on cold tolerance genes of various fruit and berry crops, summarizes the known mechanisms of their action, activation, and regulation. The review considers modern data on genes of fruit and berry crops resistance to low temperatures, including characterization of genes encoding key receptors, signaling, effector proteins, and transcription factors in apple, pear, peach, pineapple, and strawberry. The known mechanisms of their operation, activation, regulation are given, and signaling cascades are described.

Keywords: cold resistance genes, fruit crops, transcription factors, cryoprotectants, frost resistance, cold tolerance, winter hardiness

Acknowledgments: The article was prepared as part of the State Assignment to VIR in accordance with the R&D Thematic Plan Topic No. FGEM-2022-0011 “Development of accelerated breeding approaches to the improvement of economically important traits of ornamental and berry crops”.

For citation: Rakhmangulov R.S., Barabanov I.V., Ivanov A.A. Cold resistance genes of fruit crops. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2023;6(4):82-92. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-o9

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 employers.

© Rakhmangulov R.S., Barabanov I.V., Ivanov A.A., 2023

Введение

Плодовые культуры, наиболее перспективными среди которых являются яблоня, груша, фундук, алыча, вишня, боярышник, вишня войлочная, рябина черноплодная, рябина красная, черешня, черемуха, персик, абрикос, земляника, имеют важное значение в развитии сельского хозяйства и обеспечении продовольственной безопасности страны. Они являются незаменимым источником полезных нутриентов, обладающих высокой пищевой ценностью и способствующих профилактике ряда заболеваний (Akimov et al., 2019).

По данным FAOSTAT (FAOSTAT, 2023), общемировой валовой сбор плодов и ягод за 2020 год составил свыше 780 млн. т. Лидерами среди стран производителей являются Китай, на долю которого приходится 20% от всего мирового объема производства, Индия (13%), Бразилия (6%), США (4%) и Индонезия (3%). На долю России приходится около 0,4% производства. Доля импорта продукции при этом составила порядка 70%. Учитывая природно-климатические условия Российской Федерации, основное промышленное производство плодовых культур сконцентрировано в Южном, Центральном, Северо-Кавказском и Приволжском федеральных округах, где лидерами являются Краснодарский край, Ростовская, Волгоградская, Московская, и Нижегородская области, Кабардино-Балкарская Республика, Республика Дагестан, Республика Крым. В других регионах выращивание плодовых культур не демонстрирует выдающихся показателей, в основном сосредоточено на личных приусадебных участках.

Для увеличения доли отечественной продукции в народном потреблении необходима интенсификация процессов производства и расширение площадей возделывания, что неизбежно повлечет за собой необходимость продвижения плодовых культур в северные регионы страны. В этой связи актуальной задачей является выведение сортов, устойчивых к суровым условиям зон рискованного земледелия (западная и северная части европейского Нечерноземья, Сибирь, Дальний Восток), в особенности сортов зимо- и морозостойких (Kulikov et al., 2016; Nikolaev, 2022).

Устойчивость сорта к низкотемпературному стрессу является одним из основных факторов, определяющих его географическое распространение, а также ключевым хозяйственно ценным признаком при селекции растений в зоне рискованного земледелия. Данный тип устойчивости описывается тремя характеристиками: холодостойкостью, морозостойкостью и зимостойкостью. Холодостойкость – способность растения переносить низкие положительные температуры (от +10°C до 0°C), морозостойкостью называют способность растения переносить отрицательные температуры, зимостойкость характеризует выживаемость растения при неустойчивой температуре воздуха, с многочисленными оттепелями и похолоданиями (Tumanov, 1979; Chirkova, 2002).

Низкотемпературный стресс провоцирует снижение содержания хлорофилла в листьях растений, понижает эффективность работы фотосистемы 2, приводит к снижению уровня синтеза белков, изменению текучести и нарушению проницаемости мембран. Образование в апопласте кристаллов льда приводит к изменению осмотического потенциала, выходу воды из клеток, стрессу, вызванному обезвоживанием, и образованию внутриклеточных кристаллов льда, способных в конечном итоге повредить липидный бислой цитоплазматической мембраны, привести к вытеканию цитозоля и некротической гибели клеток. Некроз тканей или частей растений может быть вызван также избыточным производством в клетке активных форм кислорода (англ. Reactive oxygen species, ROS). Повышенный уровень перекиси водорода (H_2O_2) в растениях при стрессе, ассоциированном с холодом, является результатом усиления реакции окисления в хлоропластах. Активное окисление приводит к увеличению содержания гликолевой кислоты, преобразующейся затем в глиоксиковую под действием пероксиомной гликолат оксидазы. Процесс сопровождается накоплением H_2O_2 , что провоцирует некротическую гибель клеток.

Морозоустойчивость определяется способностью растения поддерживать достаточную проницаемость мембран, адаптивным уровнем биосинтеза высокомолекулярных соединений криопротекторного типа (гидрофильных белков, моно- и олигосахаридов), способностью накапливать запасные вещества, необходимые для возобновления роста (крахмал, сахара, образующиеся в результате гидролиза крахмала, белки) и переходить в состояние анабиоза. Криопротекторами также являются молекулы гемицеллюлоз, выделяемые в клеточную стенку (Usmanov et al., 2001). Нормальная текучесть мембран в условиях низких температур поддерживается благодаря процессу десатурации фосфолипидов – замене насыщенных жирных кислот ненасыщенными в результате активности ферментов-десатураз. Активность ферментов, а равно экспрессия генов, их кодирующих, происходит в ответ на холодовой стресс (Chudinova, Orlova, 2006). Понимание молекулярных механизмов адаптации растений к низким температурам позволит в дальнейшем получать сорта с повышенной устойчивостью к низкотемпературному стрессу и расширять ареал возделывания плодовых культур.

Изучение молекулярных механизмов адаптивности к низким температурам выращивания на модельном растительном объекте – резуховидке Таля (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) – позволило установить основные гены-регуляторы устойчивости: *COR* (cold-responsive), *KIN* (cold-induced), *LTI* (low temperature induced), *RD* (responsive to dehydration), *ICE* (inducer of CBF expression), *CBF* (C-repeat-binding factor). У растений выявлены, помимо приведенных выше, также гены семейств *WRKY*, *BAM*, *SWEET*, *LOX*, *CAS* (Samarina et al., 2020).

Гены, контролирующие устойчивость к холоду, мож-

но разделить на 3 группы: 1) контролирующие синтез белков и структурных компонентов в ответ на воздействие стрессовых факторов – засухи, холода, засоления; 2) гены транскрипционных факторов и регуляторных белков; 3) гены, участвующие в сигнальных каскадах восприятия низкой температуры. Рассмотрим их более детально.

Гены, кодирующие синтез ферментов и структурных компонентов для защиты от заморозания в ответ на дефицит влаги вследствие засухи, холодового или осмотического стресса

В этой группе наибольший интерес представляют гены, кодирующие белки теплового шока – HSPs (Heat Shock Proteins) и белки LEA (Late Embryogenesis Abundant), в том числе LEA-II или дегидрины (DHN), отвечающие за защиту ферментов от заморозания, а также гены, отвечающие за накопление осмолитов – пролина и растворимых сахаров. Важно отметить, что с повышением зимостойкости прямо коррелирует накопление в цитозоле галактозы и галактозосодержащих олигосахаридов (стахиозы, рафинозы). Содержание глюкозы и фруктозы, напротив, не оказывает значимого влияния на устойчивость к низкой температуре (García Bañuelos et al., 2008).

В результате исследований генетических механизмов, обеспечивающих успешную адаптацию к холоду плодовых культур, выявлены группы генов, экспрессия которых изменялась в ответ на холодостресс. Так, в экспериментах по разработке методов низкотемпературного хранения генетических ресурсов *Pyrus* sp. в условиях *in vitro*, наблюдали увеличение экспрессии восьми дегидрин-подобных белков при холодострессе акклиматизации пяти сортов груши обыкновенной (*Pyrus communis* L.) (Baniulis et al., 2012). У сорта ‘Golden Delicious’ яблони домашней (*Malus domestica* Borkh.) изучали характер экспрессии нового гена *MdDhn*, кодирующего дегидрин. Идентифицированный белок DHN, участвующий в процессах акклиматизации к холоду и зимнего покоя, классифицирован как Y2SK4. Он состоит из двух консенсусных Y-сегментов – последовательности из сериновых повторов и четырех богатых лизинем повторов, и характеризуется сходством с гомологичными белками персика и миндаля. Наибольший уровень экспрессии гена *MdDhn* приходился на глубокий период покоя в зимнее время (García-Bañuelos et al., 2009).

Наличие дегидрин-подобных белков отмечено также у холодостойкого сорта ‘Jonsook’ и менее холодостойкого ‘Frida’ земляники садовой *Fragaria × ananassa* (Duchesne ex Weston). При низких отрицательных температурах у сорта ‘Frida’ уровни накопления транскриптов дегидрин-кодирующих генов класса SK2 (*COR47*-подобный) и класса Y2SK2 (*XERO2*-подобный) увеличились в 6 и 477 раз соответственно. Уровни транскриптов тех же генов у сорта ‘Jonsook’ возросли в 18 и 2500 раз, что отчасти объясняет повышенную зимостойкость сорта. В результа-

те сравнительного анализа протеома тех же сортов был выявлен ряд белков, уровень накопления которых в розетках листьев (crowns) существенно различался у анализируемых сортов после экспозиции при +2°C в течение от 2 до 48 дней. Ассоциированные с холодостойкостью белки классифицированы как молекулярные шапероны, антиоксиданты, ферменты системы детоксикации, метаболизма, связанные с патогенезом, а также белки биосинтетического пути флавоноидов. Уровни накопления некоторых из них различались у сортов, контрастных по чувствительности к холоду. Так, у сорта ‘Frida’ более интенсивно синтезировались белки, связанные с биосинтезом флавоноидов, тогда как зимостойкий сорт ‘Jonsook’ характеризовался повышенным уровнем накопления белков, связанных с реакцией на стресс – антиоксидантов, белков, принимающих участие в процессах детоксикации, а также тех, что обеспечивают устойчивость к болезням (Koehler et al., 2007; 2012). Проведена идентификация дифференциально-экспрессируемых генов у морозостойкого сорта ‘Soomee’ и менее морозостойкого сорта ‘Odoroki’ персика обыкновенного (*Prunus persica* (L.) Batsch), вовлеченных в процесс адаптации к зимнему периоду. В число 20-ти потенциальных генов-кандидатов, детерминирующих признак холодостойкости, вошли гены, кодирующие рано индуцируемый светом белок 1 хлоропластов, богатый пролином белок DC2.15 с молекулярной массой 14 кД, глутамат дегидрогеназу 2, триацилглицерол липазу 2. Уровень их экспрессии возрастал по мере акклиматизации к холоду, а затем снижался в ходе реакклиматизации. Относительные уровни экспрессии дифференциально экспрессируемых генов, отобранных в качестве кандидатов, оказались выше у морозостойкого сорта персика ‘Soomee’ по сравнению с менее морозостойким ‘Odoroki’, при этом независимо от сорта наивысший уровень экспрессии генов холодостойкости в условиях Республики Корея, провинции Чолло-Пукто, уезд Ванджу, наблюдался в ранний период акклиматизации (конец октября), затем постепенно снижался к периоду поздней акклиматизации (середина января) и деакклиматизации (середина марта) (Yu et al., 2020).

И. Залунскайте с соавторами (Zalunskaitė et al., 2008) изучали особенности транскрипции гомолога гена *COR47* арабидопсиса в процессе акклиматизации при низких температурах (4°C) у контрастных по зимостойкости сортов травянистых и древесных плодовых растений: земляники ананасной *Fragaria ananassa* Duch. (сорт, устойчивого к холоду ‘Melody’ и чувствительного ‘Holiday’), черешни *Prunus avium* L. (чувствительного ‘Kordija’ и устойчивого ‘Jurgita’), вишни *Prunus cerasus* L. (чувствительного ‘Erdi Jubileum’ и устойчивого ‘Molodiozhnaja’), а также дюка M323 (*Prunus avium* × *P. cerasus*). У всех изученных видов наблюдали транскрипцию гомолога гена *COR47* в течение всего процесса акклиматизации (не менее 30 дней), однако специфические особенности, связанные с уровнем устойчивости, не были обнаружены, что указывало на роль других генети-

ческих факторов в сложном процессе детерминации признака устойчивости к холоду (Zalunskaitė et al., 2008).

Установлена ключевая роль гена *SiDHN*, обнаруженного у Соссюреи обёрнутой *Saussurea involucreata* (Kar. & Kir.) Sch. Bip., в ответе на стресс, вызванный низкими температурами. После выращивания в условиях низкотемпературной обработки в течение 24 часов уровень экспрессии *SiDHN* в трансгенных растениях табака увеличился в три раза (Guo et al., 2017). У груши среднеазиатской (*Prunus bretschnideri* Rehder) идентифицировано 17 генов, отвечающих за синтез и накопление β-амилазы (BAM), среди которых *PbBAM1a*, *PbBAM1b*, *PbBAM1c* и *PbBAM3* в наибольшей степени связаны с абиотическим, в том числе и с холодовым стрессом (Zhao et al., 2019).

Таким образом, участвующие в механизме ответа на низкотемпературный стресс гены, которые кодируют ключевые ферменты и структурные компоненты для защиты от низких температур, изучены к настоящему времени не только у модельного растения арабидопсис, но также у ряда плодовых и ягодных культур (груши, яблока, персика, земляники и других). Показано, что уровень экспрессии описанных генов определяет степень устойчивости растения к холоду и морозу.

Гены, кодирующие факторы транскрипции и регуляторные белки

Транскрипция генов устойчивости к холоду находится под контролем небольшого семейства С-повтор-связывающих факторов CBF (C-Repeat Binding Factors). Транскрипционная активность генов, кодирующих белки семейства CBF, повышается под воздействием низких температур (Zaikina et al., 2019).

Указанное семейство включает три гена: *CBF/DREB1b* и *CBF3/DREB1a*, которые обеспечивают повышение уровня экспрессии генов устойчивости к холоду, засухе и высокой солености, а также *CBF2/DREB1c*, который осуществляет негативную регуляцию транскрипционной активности указанных выше транскрипционных факторов. Факторы CBF связываются с С-повтором (*CRT*) мотивов *DRE* (Dehydration Responsive Element) или *LTRE* (Low Temperature Responsive Element), расположенными в промоторной области нижестоящих генов-мишеней, кодирующих факторы устойчивости к холоду и засухе (García Bañuelos et al., 2008). Сигнальные пути CBF/DREB обнаружены у множества культур, в частности у *Arabidopsis*. CBF1 повышает уровень экспрессии гена *COR15a*, который кодирует целевой полипептид хлоропластов, повышающий их устойчивость к замораживанию, а также оказывает общее действие, обеспечивая нормальную работу биологических мембран (Artus et al., 1996). Кроме того, у *A. thaliana* показана роль фактора транскрипции ERF105 (Ethylene Response Factor 105) в регуляции экспрессии и сверхэкспрессии генов *CBF1*, *CBF2* и *CBF3*, *COR* (Bolt et al., 2016).

На основе биоинформатического анализа в геноме ананаса *Ananas comosus* (L.) Merr. идентифицировано 20 генов *DREB*, в каждом из которых выявлен по меньшей мере один *cis*-регуляторный элемент транскрипционного ответа на стресс. Установлен уровень экспрессии этих генов в ответ на абиотические стрессоры: засоление, засуха, повышенная (+45°C) и низкая (+4°C) температуры (Chai et al., 2020). Высокий уровень экспрессии в ответ на пониженную температуру продемонстрирован для генов *AcoDREB01*, *AcoDREB03*, *AcoDREB09*, *AcoDREB18*, и *AcoDREB19* у ананаса (Chai et al., 2020). Предполагаемые ортологи гена *CBF A. thaliana* обнаружены также у вишни обыкновенной (*P. cerasus*) – *PcCBF1* и земляники ананасной (*F. × ananassa*) – *FaCBF1*. Степень сходства их последовательностей с референсной составила 48%. Уровни транскриптов обоих генов возрастали в листьях в ответ на воздействие на растения низких температур (+4°C) от 15 минут до 24 часов, но в пестиках мРНК обоих генов не были обнаружены. Ген *CBF1 A. thaliana* слабо экспрессировался как в листьях, так и в тканях цветоложа в двух трансгенных линиях *F. × ananassa* (сорт 'Honeoye'). Цветоложа трансгенных растений не отличались по показателям устойчивости к холоду от таковых у растений дикого типа, однако при определении показателей выхода электролитов в опытах с листовыми дисками трансгенные растения характеризовались лучшими показателями устойчивости к низким температурам по сравнению с диким типом (Owens et al., 2002).

Получены данные о том, что сверхэкспрессия гена *PpCBF1* персика *P. persica* в трансгенной линии T166 яблони (*M. × domestica*) повышает устойчивость к холоду, снижает при этом интенсивность деления клеток, подавляя рост камбия (Artlip et al., 2019). Сверхэкспрессия того же гена в трансгенном привое яблони M 26 оказывала влияние на экспрессию некоторых регулируемых холодом генов, ответственных за состояние покоя (*MdDAM*), раннее распускание почек (*MdEBB*), а также генов *MdRGL*, контролирующих синтез DELLA-белков – негативных регуляторов гиббереллинового сигналинга. При увеличении морозоустойчивости трансгенного привоя отмечалось большее накопление антоцианов и уменьшение габитуса растений по сравнению с нетрансформированными растениями (Wisniewski et al., 2015; 2016).

До недавнего времени в геноме яблони не были известны гены транскрипционных факторов, регулирующих экспрессию генов устойчивости к холоду. Для выяснения механизмов регуляции и характера экспрессии генов в ответ на холодостресс у двух сортов *M. domestica* – чувствительного к холоду 'Golden Delicious' и устойчивого 'Jinhong' – И. Лианг с соавторами (Liang et al., 2020) провели сравнительный анализ транскриптов, синтезируемых в клетках коры однолетних ветвей в период покоя при разных температурных режимах (от +4 до –29°C). Показана тесная связь морозостойкости и уровня экспрессии генов факторов транскрипции *CBF* (*MdCBF2*, *MdCBF4*) и *MYB* (*MdNAC0293*),

а также *MdKINI*, *MdCOR47*, *MdSOCI* и *MdSAG21*, активируемых через CBF-зависимые и CBF-независимые пути. Активатором транскрипции генов указанных факторов, как и в случае с другими культурами, выступала стресс-реакция, ассоциированная с понижением температуры и морозом. Установлено, что при активации ответа на переохлаждение подавляется транскрипционная активность генов, продукты которых участвуют в синтезе АТФ, гликолитических процессах, глюконеогенезе. Другие гены, не играющие значительной роли в выживании растения, также подвергались супрессии, что позволяло клеткам сохранить энергию для перестройки метаболизма в ответ на промораживание. Наибольшая интенсивность указанных процессов – повышение экспрессии генов, задействованных в адаптации клеток к морозу и сопутствующего подавления других, выявлена у более толерантного к низким температурам сорта ‘Jinhong’, причём наиболее явные различия отмечены при температуре –24 и –29°C. В исследовании И. Лианг с соавторами не учитывалось влияние освещенности и циркадных ритмов растения на формирование устойчивости, однако показано, что ген *MDP0000193097* (кодирующий транскрипционный фактор семейства MYB), задействованный на поздних стадиях ответа, гомологичен гену циркадных ритмов арабидопсиса *AtCCA1* (Circadian Clock Associated 1), что указывает на зависимость между циркадным фенотипом растения и его сопротивляемостью замораживанию (Liang et al., 2020).

В другой работе было определено число генов *COR* с мотивом *DREB* у двух видов яблони – *M. baccata* и *M. domestica*. Установлено, что процент генов *COR*, включающих мотив *DREB* у *M. baccata* выше, чем у *M. domestica* (50,25% и 42,84% соответственно), что предполагает большую устойчивость данного вида к холоду (Chen et al., 2019).

Изучено влияние генов *CBF* у яблони Сиверса (*M. sieversii* (Ledeb.) M. Roem.), широко используемого в садоводстве в качестве морозостойкого подвоя. Отме-

чен различный уровень экспрессии *MsCBF1*, *MsCBF2*, *MsCBF3* и *MsCBF4* в различные моменты времени. Раньше прочих экспрессируется ген *MsCBF1*, являясь, таким образом, первой линией защиты растения при низкотемпературном стрессе. В течение 4-8 часов с момента экспозиции при +4°C наблюдается избыточная экспрессия гена *MsCBF2*, затем начинается сверхэкспрессия гена *MsCBF1*. Первая группа транскрипционных факторов не обеспечивает необходимого уровня адаптации к значительному воздействию низких температур, затем активируются гены второй группы. Экспрессия *MsCBF3* значимо увеличивалась после воздействия холода в течение 4 часов и значительно увеличивалась в ответ на вызванные морозом повреждения растения. Позже других наблюдалось возрастание уровня экспрессии гена *MsCBF4* (Wang et al., 2017). Ранее было показано, что ген *CBF2* способен опосредованно активировать другие гены ответа на холодовой стресс у *A. thaliana* (Novillo et al., 2007).

Гомологи генов *CBF* охарактеризованы у абрикоса японского *Prunus mume* (Siebold) Siebold & Zucc. (Guo et al., 2014). Для выяснения взаимодействия транскрипционных факторов CBF/DREB1 и генов перехода в состояние покоя (DAM) у *P. mume*, К. Жао с соавторами клонировали ген *PmDAM6* и шесть генов *PmCBF*. Авторы показали, что PmCBF осуществляет негативный контроль экспрессии *PmDAM6* при переходе в состояние покоя. Кроме того, PmCBF5 может образовывать гетеромерные комплексы с PmDAM1 и PmDAM6. PmCBF1, PmCBF3 и PmDAM4 распознают промотор *PmDAM6* через альтернативные сайты связывания (Zhao et al., 2018).

У папайи (*Carica papaya* L.) клонирован и охарактеризован ген-кандидат *CpCBF2*, предположительно участвующий в ответе на низкотемпературный стресс. Его экспрессия не изменялась при высокой температуре (+35°C), но заметно снижалась при действии холода (+7°C). Результаты исследования указывали на то, что роль гена *CpCBF2* отлична от роли гомологичных ему генов других растений (Zhu et al., 2013).

Таблица. Гены, участвующие в ответе на низкотемпературный стресс у плодовых культур

Table. Genes involved in the low-temperature stress response in fruit crops

Семейство белков/ Protein family	Ген/ Gene	Виды растений, у которых изучен ген/ Plant species with the studied gene	Ссылка/ Reference
Гены, контролирующие синтез белков и структурных компонентов в ответ на воздействие стрессовых факторов/ Genes controlling synthesis of proteins and structural components in response to stress factors			
DHN	<i>MdDhn</i>	<i>Malus domestica</i> Borkh.	Garcia-Bañuelos et al., 2009
	<i>SK2</i>	<i>Fragaria × ananassa</i> Duch.	Koehler et al., 2012
	<i>Y2SK2</i>	<i>Fragaria × ananassa</i> Duch.	Koehler et al., 2012
	<i>SiDHN</i>	<i>Saussurea involucrata</i> (Kar. & Kir.) Sch. Bip.	Guo et al., 2017

Семейство белков/ Protein family	Ген/ Gene	Виды растений, у которых изучен ген/ Plant species with the studied gene	Ссылка/ Reference
COR/KIN	<i>COR47</i>	<i>Fragaria × ananassa</i> Duch., <i>Prunus cerasus</i> L., <i>Prunus avium</i> L.	Zalunskaitė et al., 2008
	<i>COR15a</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh	Artus et al., 1996
	<i>VcCOR</i>	<i>Vaccinium corymbosum</i> L.	Song, Gao, 2017
BAM	<i>PbBAM1a</i> , <i>PbBAM1b</i> , <i>PbBAM1c</i> , <i>PbBAM3</i>	<i>Prunus bretschneideri</i> Rehder	Zhao et al., 2019
Гены транскрипционных факторов и регуляторных белков/ Genes of transcription factors and regulatory proteins			
CBF/DREB	<i>CBF1</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	García Bañuelos et al., 2008; Artus et al., 1996
	<i>AcoDREB01</i> , <i>AcoDREB03</i> , <i>AcoDREB09</i> , <i>AcoDREB18</i> , <i>AcoDREB19</i>	<i>Ananas comosus</i> L.	Chai et al., 2020
	<i>PcCBF1</i> , <i>FaCBF1</i>	<i>Prunus cerasus</i> L., <i>Fragaria × ananassa</i> Duch.	Owens et al., 2002
	<i>PpCBF1</i>	<i>Prunus persica</i> (L.) Batsch <i>Malus domestica</i> Borkh.	Artlip et al., 2019
	<i>MdCBF2</i> , <i>MdCBF4</i> , <i>MdNAC0293</i> , <i>MdKIN1</i> , <i>MdCOR47</i> , <i>MdSOC1</i> , <i>MdSAG21</i>	<i>Malus domestica</i> Borkh.	Liang et al., 2020
	<i>MsCBF1</i> , <i>MsCBF2</i> , <i>MsCBF3</i> , <i>MsCBF4</i>	<i>Malus sieversii</i> (Ledeb.) M. Roem.	Wang et al., 2017; Buskirk et al., 2006
	<i>PmCBF</i>	<i>Prunus mume</i> (Siebold) Siebold & Zucc.	Guo et al., 2014; Zhao et al., 2019
	<i>CpCBF2</i>	<i>Carica papaya</i> L.	Zhu et al., 2013
Гены, участвующие в сигнальных каскадах восприятия низкой температуры/ Genes involved in low temperature signaling cascades			
ICE	<i>PuICE1</i>	<i>Prunus ussuriensis</i> Maxim. ex Rupr.	Huang et al., 2015
	<i>DIICE1</i>	<i>Dimocarpus longan</i> Lour.	Yang et al., 2019
MYB	<i>MdMYB88</i> , <i>MdMYB124</i>	<i>Malus domestica</i> Borkh.	Zhao et al., 2021
bHLH	<i>PtrbHLH</i>	<i>Poncirus trifoliata</i> (L.) Raf., <i>Citrus grandis</i> (Burm.) Merr.	Geng et al., 2019
	<i>PubHLH1</i>	<i>Prunus ussuriensis</i> Maxim. ex Rupr., <i>Nicotiana tabacum</i> L.	Jin et al., 2016

Гены, участвующие в сигнальных каскадах восприятия низкой температуры

Транскрипционные факторы CBF/DREB не являются первоначальным звеном ответа на холод, но представляют собой часть общей каскадной реакции. Первичные механизмы чувствительности к холоду – рецепторы COLD1-like, ассоциированные преимущественно с цито-

плазматической мембраной клеток или мембраной хлоропластов, представляют собой высокомолекулярные комплексы, через каскады киназ и фосфатаз активирующие транскрипцию генов *COR*. Приоритетным механизмом активации ответа на стресс является сигнальный каскад ICE-CBF-COR (Hwarari et al., 2022, Erastenkova et al., 2023).

Влияние генов *ICE* на формирование устойчиво-

сти растения к холоду доказано, в частности, на растениях груши уссурийской (*P. ussuriensis* Maxim. ex Rupr.). ICE1 (PuICE1) участвует в ответе растений на холодовой стресс, обезвоживание и засоление путем повышения экспрессии *PuDREB1* (Huang et al., 2015). Сверхэкспрессия гена *DIICE1* лонгана *Dimocarpus longan* Lour. в растениях арабидопсиса приводила к повышению холодоустойчивости и сопровождалась увеличением содержания пролина, снижением выхода ионов, а также уменьшением накопления малонового диальдегида и ROS (Yang et al., 2019).

Как было сказано выше, ответ на холодовой стресс начинается с восприятия пониженной температуры цитоплазматической мембраной и мембранными рецепторами, а также повышения уровня кальция в цитоплазме, воспринимаемого киназами CRLK1/2 (Calcium/calmodulin-regulated receptor-like kinase). Указанные ферменты запускают каскад митоген-активируемых протеинкиназ MEKK1-ММК2-МПК4. Последний препятствует фосфорилированию, убиквитинированию и последующей деградации белка ICE. Активность ICE дополнительно регулируется низкими температурами через OST1 (open stomata 1)-индуцированное фосфорилирование (Ding et al., 2015), и SIZ1-индуцированное сумоилирование (Miura et al., 2007). Образовавшийся активный продукт гена *ICE* направляет экспрессию *CBF*. Фотопериод регулирует экспрессию *CBF* через фоторецептор красного света фитохром В (продукт гена *PhyB*) и последующую деградацию взаимодействующего с фитохромом В фактора PIF3 (Phytochrome-Interacting Factor 3), тем самым ослабляя ингибирование экспрессии *CBF* (Jiang et al., 2017), в то время как циркадные ритмы регулируют активность *CCA1* и *LHY* (Late elongated Hypocotyl) (Dong et al., 2011). Надо отметить, что стабильность PIF3 повышается под действием низких температур, предположительно, в более позднее время, чтобы снизить экспрессию *CBF* (Jiang et al., 2017). PIF4/7 и EIN3 (Ethylene Insensitive 3) понижают, а транскрипционные факторы brassиностероидного сигнального пути BZR (Brassinazole-Resistant 1), и CESTA (CES) повышают экспрессию *CBF* (Eremina et al., 2016; Liu et al., 2019).

Помимо классической, «кальцевой», передачи сигнала в реакциях ответа на стресс, этот процесс может быть опосредован такими медиаторами, как оксид азота, абсцизовая кислота (АБК). Кроме того, после обработки растений персика (*P. persica*) салициловой кислотой, в лепестках, рыльце пестика и завязи цветков, подвергнутых холодовому стрессу, отмечено повышение экспрессии гена *CBF* (Zhang et al., 2017). Такие варианты воздействия на растения как обработка их гиббереллиновой кислотой, brassиностероидами, жасмонатами, ауксинами, цитокининами, мелатонином также влияют на уровень экспрессии генов *CBF*. Помимо участия в каскаде ICE-CBF-COR указанные медиаторы участвуют также и в CBF-независимых путях. Например, АБК активирует транскрипцию гена *RAB18*, кодирующего глицин-богатый гидрофильный белок из семейства дегидринов (DHN).

Экспрессия *RAB18* в растениях *A. thaliana* возрастает в ответ на воздействие как эндогенной, так и экзогенной АБК (Lång, Palva, 1992).

Существуют также и CBF-независимые пути запуска ответа на холодовой стресс, ассоциированные с генами семейства *R2R3-MYB*. Например, у яблони *M. domestica* ген *MdMYB88* и его паралог *MdMYB124* прямо влияют на транскрипцию генов, ассоциированных с циркадным ритмом (*MdCCA1*) и ответом на холодовой шок (*MdCSP3*) (Xie et al., 2018). В других исследованиях установлено, что *MdMYB88* и *MdMYB124* помимо вышеуказанного регулируют также экспрессию и другого гена циркадного ритма (*Time for coffee – MdTIC*) в ответ на холодовой стресс (Zhao et al., 2021).

Сверхэкспрессия гена *PtrbHLH* из понцируса трехлисточкового (*Poncirus trifoliata* (L.) Raf.) – зимостойкого представителя подтрибы *Citrinea* Engl., семейства Rutaceae Juss. – в трансгенных растениях помело (*Citrus grandis* (Burm.) Merr.) привела к повышению устойчивости к холоду за счет способности кодируемого этим геном транскрипционного фактора связываться и активировать участок P1 промотора гена *PtrCAT*, кодирующего фермент каталазу, необходимую для нейтрализации ROS (Geng et al., 2019). Повышение устойчивости к холоду в результате сверхэкспрессии гена *PubHLLH1* груши уссурийской (*P. ussuriensis* Maxim. ex Rupr.) наблюдали и у трансгенных линий табака обыкновенного (*Nicotiana tabacum* L.) (Jin et al., 2016).

В ряде работ показана связь повышенной экспрессии генов, контролирующих фенологические особенности растения с повышением морозостойкости. Так, повышенная устойчивость к заморозкам у древесных растений в результате конститутивной экспрессии *CBF/DREB1* часто сопровождается другими фенотипическими изменениями, такими как карликовость и задержка цветения. К подобным фенотипическим изменениям может приводить сверхэкспрессия гена *DDF1* (*Dwarf and Delayed Flowering 1*) арабидопсиса. Роль ортолога гена *DDF1* в контроле морозостойкости растений-кустарников впервые была изучена на примере голубики *Vaccinium corymbosum* L. В результате сверхэкспрессии гена *VcDDF1* в трансгенных растениях сорта 'Legacy' значительно возросли показатели их выживаемости при экспозиции на морозе (–12°C) по сравнению с исходным генотипом (83,3% и 41,7%, соответственно). Кроме того, при сравнении трансгенных и контрольных растений был обнаружен ряд дифференциально экспрессируемых генов, вовлеченных в контроль холодового ответа и времени (или сроков) начала цветения, а также генов, контролирующих DELLA-белки и фитогормоны. Установлено влияние *VcDDF1* на гены холодоустойчивости *VcCOR* и гены этиленового сигнального пути *ERF* (Song, Gao, 2017).

У груши среднеазиатской *Pyrus × bretschneideri* Reder идентифицированы 155 членов семейства *ERF* и при анализе экспрессии подтверждена возможная роль одного из

них в реакции на абиотический стресс (Li et al., 2018).

Заключение

Устойчивость растений к холодовому стрессу зависит от множества факторов – нормальной текучести цитоплазматических мембран, уровня накопления криопротекторов, способности клетки выводить воду, повышая концентрацию ионов. Эти свойства обеспечиваются ферментами и иными белками – белками COR, дегидринами и другими. Экспрессия генов, кодирующих указанные белки, находится под контролем транскрипционных факторов CBF, MYB, bHLH, которые в свою очередь синтезируются в составе сложных сигнальных каскадов. Ключевым каскадом устойчивости растений к низким температурам является кальций-зависимый каскад ICE-CBF-COR, однако существуют также и CBF-независимые каскады, а также каскады, активируемые абсцизовой кислотой, меланином и иными медиаторами. Плодовые и ягодные культуры (яблоня, персик, груша, земляника и другие) характеризуются большим разнообразием механизмов адаптации к низким температурам, включающим рассмотренные в настоящем обзоре регуляторные и функциональные компоненты в различных сочетаниях. Изучение механизмов адаптации к холодовому стрессу позволит в дальнейшем разработать методики ускоренного повышения зимо-, холодо- и морозостойкости важнейших плодовых и ягодных культур на молекулярно-генетическом уровне, что в конечном итоге поспособствует формированию продовольственного суверенитета Российской Федерации.

References/Литература

- Akimov M.Yu., Makarov V.N., Zhanova E.V. Role of fruits and berries in providing human with vital biologically active substances. *Achievements of Science and Technology of the Agro-Industrial Complex*. 2019;33(2):56-60. [in Russian] (Акимов М.Ю., Макаров М.Н., Жбанова Е.В. Роль плодов и ягод в обеспечении человека жизненно важными биологическими активными веществами. *Достижения науки и техники АПК*. 2019;33(2):56-60). DOI: 10.24411/0235-2451-2019-10214
- Artus N.N., Uemura M., Steponkus P.L., Gilmour S.J., Lin C., Thomashow M.F. Constitutive expression of the cold-regulated *Arabidopsis thaliana* COR15a gene affects both chloroplast and protoplast freezing tolerance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1996;93(23):13404-13409. DOI: 10.1073/pnas.93.23.13404
- Artlip T., McDermaid A., Ma Q., Wisniewski M. Differential gene expression in nontransgenic and transgenic "M.26" apple overexpressing a peach CBF gene during the transition from eco-dormancy to bud break. *Horticulture Research*. 2019;6:86. DOI: 10.1038/s41438-019-0168-9
- Baniulis D., Stepulaitiene I., Lukoseviciute V., Blazyte A., Stanys V., Rugienius R., Sasnauskas A. Accumulation of dehydrin-like proteins in pear (*Pyrus communis* L.) microshoots during cold acclimation. *Žemdirbystė=Agriculture*. 2012;99(3):293-298. Available from: [https://zemdirbyste-agriculture.lt/99\(3\)tomas/99_3_tomas_str9.pdf](https://zemdirbyste-agriculture.lt/99(3)tomas/99_3_tomas_str9.pdf) [accessed Jun. 23, 2023].
- Bolt S., Zuther E., Zintl S., Hinch D.K., Schmülling T. ERF105 is a transcription factor gene of *Arabidopsis thaliana* required for freezing tolerance and cold acclimation. *Plant, Cell and Environment*. 2016;40(1):108-120. DOI: 10.1111/pce.12838
- Chai M., Cheng H., Yan M., Priyadarshani S.V.G.N., Zhang M., He Q., Huang Y., Chen F., Liu L., Huang X., Lai L., Chen H., Cai H., Qin Y. Identification and expression analysis of the DREB transcription factor family in pineapple (*Ananas comosus* (L.) Merr.). *PeerJ*. 2020;8:e9006. DOI: 10.7717/peerj.9006
- Chen X., Li S., Zhang D., Han M., Jin X., Zhao C., Wang S., Xing L., Ma J., Ji J., An N. Sequencing of a wild apple (*Malus baccata*) genome unravels the differences between cultivated and wild apple species regarding disease resistance and cold tolerance. *G3: Genes, Genomes, Genetics*. 2019;9(7):2051-2060. DOI: 10.1534/g3.119.400245
- Chirkova T.V. Physiological basis of plant resistance (Fiziologicheskie osnovy ustoichivosti rastenii. St. Petersburg: SPbGU; 2002. (Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений. Санкт-Петербург: СПбГУ; 2002).
- Chudinova L.A., Orlova N.V. Physiology of plant resistance: special course manual (Fiziologiya ustoichivosti rastenii: uchebnoye posobie k spetskursu). Perm; 2006. [in Russian] (Чудинова Л.А., Орлова Н.В. Физиология устойчивости растений: учебное пособие к спецкурсу. Пермь; 2006).
- Ding Y., Li H., Zhang X., Xie Q., Gong Z., Yang S. OST1 kinase modulates freezing tolerance by enhancing ICE1 stability in *Arabidopsis*. *Developmental Cell*. 2015;32(3):278-289. DOI: 10.1016/j.devcel.2014.12.023
- Dong M.A., Farre E.M., Thomashow M.F. Circadian CLOCK-ASSOCIATED 1 and late elongated hypocotyl regulate expression of the C-repeat binding factor (CBF) pathway in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2011;108(17):7241-7246. DOI: 10.1073/pnas.1103741108
- Erastenkova M.V., Tikhonova N.G., Ukhatova Yu.V. Studies of the molecular mechanisms of grape (*Vitis vinifera* L.) resistance to low-temperature stress. *Plant Biotechnology and Breeding*. [preprint] 2023. [in Russian] (Ерастенкова М.В., Тихонова Н.Г., Ухатова Ю.В. Изучение молекулярных механизмов устойчивости винограда (*Vitis vinifera* L.) к низкотемпературному стрессу. *Биотехнология и селекция растений*. [в печати] 2023). DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-07
- Eremina M., Unterholzner S.J., Rathnayake A.I., Castellanos M., Khan M., Kugler K.G., May S.T., Mayer K.F., Rozhon W., Poppenberger B. Brassinosteroids participate in the control of basal and acquired freezing tolerance of plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2016;113(40):E5982-E5991. DOI: 10.1073/pnas.1611477113
- FAOSTAT. The Food and Agriculture Organization (FAO) of the United Nations. Domains: Production. Items: Aggregated. Fruit primary. Available from: <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL/visualize> [accessed Sept. 11, 2023].
- García Bañuelos M.L., Moreno L.V., Winzerling J., Orozco J.A., Gardea A.A. Winter metabolism in deciduous trees: mechanisms, genes and associated proteins. *Revista Fitotecnia Mexicana*. 2008;31(4):295-308. DOI: 10.35196/rfm.2008.4.295
- García-Bañuelos M.L., Gardea A.A., Winzerling J.J., Vazquez-Moreno L. Characterization of a Midwinter-expressed dehydrin (DHN) gene from apple trees (*Malus domestica*). *Plant Molecular Biology Reporter*. 2009;(27):476-487. DOI: 10.1007/s11105-009-0110-7
- Geng J., Wei T., Wang Y., Huang X., Liu J.-H. Overexpression of PtrbHLH, a basic helix-loop-helix transcription factor from *Poncirus trifoliata*, confers enhanced cold tolerance in pummelo (*Citrus grandis*) by modulation of H₂O₂ level via regulating a CAT gene. *Tree Physiology*. 2019;39(12):2045-2054. DOI: 10.1093/treephys/tpz081
- Guo C., Zhang J.Q., Peng T., Bao M.Z., Zhang J.W. Structural and expression analyses of three PmCBFs from *Prunus mume*. *Biologia plantarum*. 2014;58(2):247-255. DOI: 10.1007/s10535-014-0393-x
- Guo X., Zhang L., Zhu J., Liu H., Wang A. Cloning and characterization of SiDHN, a novel dehydrin gene from *Saussurea involucreata* Kar. et Kir. that enhances cold and drought tolerance in tobacco. *Plant Science*. 2017;256:160-169. DOI: 10.1016/j.plantsci.2016.12.007

- Huang X., Li K., Jin C., Zhang S. *ICE1* of *Pyrus ussuriensis* functions in cold tolerance by enhancing *PuDREB1a* transcriptional levels through interacting with *PuHHP1*. *Scientific Reports*. 2015;5:17620. DOI: 10.1038/srep17620
- 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
- Jiang B., Shi Y., Zhang X., Xin X., Qi L., Guo H., Li J., Yang S. PIF3 is a negative regulator of the CBF pathway and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2017;114(32):E6695-E6702. DOI: 10.1073/pnas.1706226114
- Jin C., Huang X.-S., Li K.-Q., Yin H., Li L.-T., Yao Z.-H., Zhang S.-L. Overexpression of a *bHLH1* transcription factor of *Pyrus ussuriensis* confers enhanced cold tolerance and increases expression of stress-responsive genes. *Frontiers in Plant Science*. 2016;7:441. DOI: 10.3389/fpls.2016.00441
- Koehler G., Weisel TJ, Randall S. Transcript expression analysis indicates distinct roles for dehydrin subclasses. *Current Topics in Phytochemistry*. 2007;8:73-83.
- Koehler G., Wilson R., Goodpaster J.V., Sonstebly A., Lai X., Witzmann F.A., You J.-S., Rohloff J., Randall S.K., Alsheikh-Yousef M. Proteomic study of low temperature responses in strawberry cultivars (*Fragaria × ananassa*) that differ in cold tolerance. *Plant Physiology*. 2012;159(4):1787-1805. DOI: 10.1104/pp.112.198267
- Kulikov I.M., Marchenko L.A., Vysotskiy V.A. The role of genetic collections in the innovative development of Russian horticulture. *Horticulture and Viticulture*. 2016;(5):15-19. [in Russian] (Куликов И.М., Марченко Л.А., Высоцкий В.А. Роль генетических коллекций в инновационном развитии садоводства России. *Садоводство и виноградарство*. 2016;(5):15-19). DOI: 10.18454/VSTISP.2016.5.3442
- Lång V., Palva E.T. The expression of a rab-related gene, *rab18*, is induced by abscisic acid during the cold acclimation process of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Plant Molecular Biology*. 1992;20:951-962. DOI: 10.1007/BF00027165
- Li X., Tao S., Wei S., Ming M., Huang X., Zhang S., Wu J. The mining and evolutionary investigation of *AP2/ERF* genes in pear (*Pyrus*). *BMC Plant Biology*. 2018;18:46. DOI: 10.1186/s12870-018-1265-x
- Liang Y., Wang S., Zhao C., Ma X., Zhao Y., Shao J., Li Y., Li H., Song H., Ma H., Li H., Zhang B., Zhang L. Transcriptional regulation of bark freezing tolerance in apple (*Malus domestica* Borkh.). *Horticulture Research*. 2020;7:205. DOI: 10.1038/s41438-020-00432-8
- Liu Y., Dang P., Liu L. He C. Cold acclimation by the CBF-COR pathway in a changing climate: lessons from *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Reports*. 2019;38:511-519. DOI: 10.1007/s00299-019-02376-3
- 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*. *Plant Cell*. 2007;19(4):1403-1414. DOI: 10.1105/tpc.106.048397
- Nikolaev M.V. Response of risk farming to anomalous weather-climatic situations under changing climate. *Proceedings of the Russian Geographical Society*. 2022;154(3):11-27. [in Russian] (Николаев М.В. Отклик рискованного земледелия на проявление аномальных погодно-климатических ситуаций в изменяющемся климате. *Известия Русского географического общества*. 2022;154(3):11-27). DOI: 10.31857/S0869607122030065
- Novillo F., Medina J., Salinas J. *Arabidopsis* CBF1 and CBF3 have different function than CBF2 in cold acclimation and define different gene classes in the CBF regulon. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2007;104(52):21002-21007. DOI: 10.1073/pnas.0705639105
- Owens L.C., Thomashow M.F., Hancock J.F., Iezzoni A.F. *CBF1* orthologs in sour cherry and strawberry and the heterologous expression of *CBF1* in strawberry. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 2002;127(4):489-494. DOI: 10.21273/JASHS.127.4.489
- Samarina L.S., Malyukova L.S., Efremov A.M., Simonyan T.A., Matskiy A.O., Koninskaya N.G., Rakhmangulov R.S., Gvasaliya M.V., Malyarovskaya V.I., Ryndin A.V., Orlov Y.L., Tong W., Hanke M.-V. Physiological, biochemical and genetic responses of Caucasian tea (*Camellia sinensis* (L.) Kuntze) genotypes under cold and frost stress. *PeerJ*. 2020;8:e9787. DOI: 10.7717/peerj.9787
- Song G.-q., Gao X. Transcriptomic changes reveal gene networks responding to the overexpression of a blueberry *DWARF AND DELAYED FLOWERING 1* gene in transgenic blueberry plants. *BMC Plant Biology*. 2017;17:106. DOI: 10.1186/s12870-017-1053-z
- Tumanov I.I. Physiology of tempering and frost resistance. Moscow: Nauka; 1979. [in Russian] (Туманов И.И. Физиология закалывания и морозостойкости. Москва: Наука; 1979).
- Usmanov I.Yu., Rakhmankulova Z.F., Kulagin A.Yu. Ecological physiology of plants: textbook (Ekologicheskaya fiziologiya rastenii: uchebnik). Moscow: Logos; 2001. [in Russian] (Усманов И.Ю., Рахманкулова З.Ф., Кулагин А.Ю. Экологическая физиология растений: учебник. Москва: Логос; 2001).
- Wang Z.-H., Tian J., Geng W.-J., Qin W., Turdi M. Characterization of *CBF1*, *CBF2*, *CBF3*, and *CBF4* genes of *Malus sieversii* and analysis of their expression in different habitats. *European Journal of Horticultural Science*. 2017;82(2):81-89. DOI: 10.17660/eJHS.2017/82.2.3
- Wisniewski M., Artlip T., Norelli J. Dealing with frost damage and climate change in tree fruit crops. *New-York Fruit Quarterly*. 2016;24(3):25-28.
- Wisniewski M., Norelli J., Artlip T. Overexpression of a peach CBF gene in apple: a model for understanding the integration of growth, dormancy, and cold hardiness in woody plants. *Frontiers in Plant Science*. 2015;6:85. DOI: 10.3389/fpls.2015.00085
- Xie Y., Chen P., Yan Y., Bao C., Li X., Wang L., Shen X., Li H., Liu X., Niu C., Zhu C., Fang N., Shao Y., Zhao T., Yu J., Zhu J., Xu L., Nocker S., Ma F., Guan Q. An atypical *R2R3 MYB* transcription factor increases cold hardiness by CBF-dependent and CBF-independent pathways in apple. *New Phytologist*. 2018;218:201-218. DOI: 10.1111/nph.14952
- Xiong L., Schumaker K.S., Zhu J.K. Cell signaling during cold, drought, and salt stress. *Plant Cell*. 2002;14 Suppl 1:S165-S183. DOI: 10.1105/tpc.000596
- Yang X., Wang R., Hu Q., Li S., Mao X., Jing H., Zhao J., Hu G., Fu J., Liu C. *DIICE1*, a stress-responsive gene from *Dimocarpus longan*, enhances cold tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2019;142:490-499. DOI: 10.1016/j.plaphy.2019.08.007
- Yu D.J., Jun S.H., Park J., Kwon J.H., Lee H.J. Transcriptome analysis of genes involved in cold hardiness of peach tree (*Prunus persica*) shoots during cold acclimation and deacclimation. *Genes*. 2020;11(6):611. DOI: 10.3390/genes11060611
- 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
- Zalunskaitė I., Rugienius R., Vinskienė J., Bendokas V., Gelvonauskienė D., Stanys V. Expression of *COR* gene homologues in different plants during cold acclimation. *Biologija*. 2008;54(1):33-35. DOI: 10.2478/v10054-008-0007-7
- Zhang B., Ma R., Guo L., Song Z., Yu M. Effects of exogenous salicylic acid on physiological traits and *CBF* gene expression in peach floral organs under freezing stress. *Archives of Biological Sciences*. 2017;69(4):585-592. DOI: 10.2298/ABS160816002Z
- Zhao K., Zhou Y., Ahmad S., Yong X., Xie X., Han Y., Li Y., Sun L., Zhang Q. *PmCBFs* synthetically affect *PmDAM6* by alternative promoter binding and protein complexes towards the dormancy of bud for *Prunus mume*. *Scientific Reports*. 2018;8:4527. DOI: 10.1038/s41598-018-22537-w
- Zhao L., Gong X., Gao J., Dong H., Zhang S., Tao S., Huang X. Transcriptomic and evolutionary analyses of white pear (*Pyrus bretschneideri*) β -amylase genes reveal their importance for cold and drought stress responses. *Gene*. 2019;689:102-113. DOI: 10.1016/j.gene.2018.11.092

Zhao C., Liu X., He J., Xie Y., Xu Y., Ma F., Guan Q. Apple TIME FOR COFFEE contributes to freezing tolerance by promoting unsaturation of fatty acids. *Plant Science*. 2021;302:110695. DOI: 10.1016/j.plantsci.2020.110695
Zhu X., Li X., Chen W., Lu W., Mao J., Liu T. Molecular cloning,

characterization and expression analysis of *CpCBF2* gene in harvested papaya fruit under temperature stresses. *Electronic Journal of Biotechnology*. 2013;16(4):1-1. DOI: 10.2225/vol16-issue4-fulltext-1

Информация об авторах

Руслан Султанович Рахмангулов, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, заведующий, 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, r.rakhmangulov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1200-3113>

Иван Владимирович Барабанов, 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, i.barabanov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7793-9823>

Александр Александрович Иванов, 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, a.ivanov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9055-0986>

Information about the authors

Ruslan S. Rakhmangulov, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Head, 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, r.rakhmangulov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1200-3113>

Ivan V. Barabanov, Junior 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, i.barabanov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7793-9823>

Aleksandr A. Ivanov, Junior 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, a.ivanov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9055-0986>

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 21.11.2023; одобрена после рецензирования 09.12.2023; принята к публикации 22.12.2023.

The article was submitted on 21.11.2023; approved after reviewing on 09.12.2023; accepted for publication on 22.12.2023.