

ГЕНЕТИКА

Научная статья

УДК 577.21

QPOVTH

doi: 10.17072/1994-9952-2024-3-327-334



Экспрессия транскрипционных факторов CBF (C-REPEAT BINDING FACTOR) у проростков ржи посевной (*Secale cereale* L.) при холодовом стрессе

Виктория Андреевна Печенкина^{1, 2✉}, Алиса Сергеевна Шестиперстова³,
Юлия Сергеевна Васильева⁴, Светлана Витальевна Боронникова⁵

^{1, 3, 4, 5} Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

^{2✉} Пермский федеральный исследовательский центр УрО РАН, Пермь, Россия, p_viktoria2@mail.ru

³ a.lupinaa@mail.ru

⁴ yulianechaeva@mail.ru

⁵ svboronnikova@yandex.ru

Аннотация. Рожь озимая является одной из важных продовольственных культур в мире. Благодаря своей высокой адаптивности, зимостойкости и способности давать урожай на низкоплодородных почвах, рожь озимая позволяет стабилизировать валовый сбор зерна. Для большинства культурных злаков основным фактором внешней среды, вызывающим стресс, является температура, особенно ее нижние значения в областях возделывания. Ответ на воздействие низких температур у растений формируется на клеточном уровне, путем активации экспрессии генов и факторов транскрипции, ответственных за устойчивость к холоду. Действие транскрипционных факторов из семейства *CBF* (*C-repeat Binding Factor*) в ответ на холодовый стресс является одним из путей активации адаптивной реакции ржи на холод. Целью данной работы являлось выявление уровня экспрессии генов семейства *ScCBF* (*ScCBF1*, *ScCBF4*, *ScCBF14*, *ScCBF18*) у проростков ржи посевной (*Secale cereale* L.) в условиях холодового стресса. Проростки *S. cereale* были разделены на четыре группы по продолжительности воздействия холодового стресса (в течение 1, 6, 12, 24 ч.). Одна из групп (контрольная) не подвергалась холодовому стрессу. РНК проростков разных групп воздействия холодовым стрессом были проанализированы методом ПЦР в реальном времени. В результате исследования показано, что уровни экспрессии генов *ScCBF1*, *ScCBF4*, *ScCBF14* и *ScCBF18* в разной степени изменяются в ответ на воздействие низкой положительной температуры. Наибольший уровень нормализованной экспрессии генов *ScCBF1* и *ScCBF14* наблюдался при воздействии холодовым стрессом в течение 6 ч. Наибольший уровень гена *ScCBF4*, его нормализованной экспрессии наблюдался при воздействии холодовым стрессом в течение 24 ч. Уровень нормализованной экспрессии гена *ScCBF18* достигал пика при воздействии стрессом в течение 12 ч.

Ключевые слова: рожь озимая, *Secale cereale* L., низкотемпературный стресс, экспрессия, ПЦР-РВ, *CBF*

Для цитирования: Экспрессия транскрипционных факторов CBF (C-REPEAT BINDING FACTOR) у проростков ржи посевной (*Secale cereale* L.) при холодовом стрессе / В. А. Печенкина, А. С. Шестиперстова, Ю. С. Васильева, С. В. Боронникова // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2024. Вып. 3. С. 327–334. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2024-3-327-334>.

Благодарности: авторы выражают благодарность за консультации и помощь при сборе материала сотрудникам «Пермского НИИСХ» – филиала Пермского федерального исследовательского центра УрО РАН Денису Станиславовичу Фомину, Дмитрию Станиславовичу Фомину и Римме Ивановне Вяткиной.

GENETICS

Original article

Expression of some transcription factors CBF (C-REPEAT BINDING FACTOR) in rye seedlings (*Secale cereale* L.) under cold stress

Viktoriia A. Pechenkina^{1, 2✉}, Alisa S. Shestiperstova³, Yulia S. Vasileva⁴,
Svetlana V. Boronnikova⁵

^{1, 3, 4, 5} Perm State University, Perm, Russia

² Perm Agricultural Research Institute – Branch of Perm Federal Research Center Ural Branch Russian Academy of Sciences, Perm, Russia, p_viktoria2@mail.ru

³ a.lupinaa@mail.ru

⁴ yulianechaeva@mail.ru

⁵ svboronnikova@yandex.ru

Abstract. Winter rye is one of the most important food crops in the world. Due to its high adaptability, winter hardiness and ability to yield on low-fertility soils, winter rye helps stabilize the gross grain harvest. For the vast majority of crop plants, the main stress-causing environmental factor is temperature. This is especially true for its lower values in cultivation areas. The response to low temperatures in plants is formed at the cellular level. Genes and transcription factors responsible for cold resistance are activated, which ensure plant survival. One of the most important mechanisms capable of activating the adaptive response of rye to cold is the *CBF* (*C-repeat Binding Factor*) family of transcription factors. The aim of this work was to identify the expression level of some genes of the *ScCBF* family (*ScCBF1*, *ScCBF4*, *ScCBF14*, *ScCBF18*) in seedlings of sowing rye (*Secale cereale* L.) under cold stress. *S. cereale* seedlings were divided into four groups based on the duration of cold stress (1, 6, 12, 24 h). One control group was not exposed to cold stress. RNA of seedlings from different cold stress groups was analyzed by real-time PCR. The study showed that the expression levels of *ScCBF1*, *ScCBF4*, *ScCBF14*, and *ScCBF18* genes changed to varying degrees in response to low positive temperature. The highest level of normalized expression of *ScCBF1* and *ScCBF14* genes was observed under 6-hour cold stress. In the case of *ScCBF4* gene, the highest level of its normalized expression was observed under 24-hour cold stress. The level of normalized expression of *ScCBF18* gene reached its peak under 12-hour stress.

Keywords: winter rye, *Secale cereale* L., low-temperature stress, expression, PCR-RT, *CBF*

For citation: Pechenkina V. A., Shestiperstova A.S., Vasilyeva Y. S., Boronnikova S. V. [Expression of some transcription factors CBF (C-REPEAT BINDING FACTOR) in rye (*Secale cereale* L.) seedlings under cold stress]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 3 (2024): pp. 327-334. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2024-3-327-334>.

Acknowledgments: the team of authors expresses gratitude for consultations and assistance in collecting material to the staff of the Perm Agricultural Research Institute – Branch of Perm Federal Research Center Ural Branch Russian Academy of Sciences Denis S. Fomin, Dmitrii S. Fomin and Rimma I. Vyatkina.

Введение

Важной тенденцией в мировой генетике, селекции и экологии при изменении климата является учет адаптивных характеристик популяций растений и сортов сельскохозяйственных культур [Трущелев, 2020]. Этот подход важен для поддержания продовольственной безопасности страны [Бракк, 2023]. При оценке адаптации сортов зерновых культур к условиям региона необходимо учитывать генетический полиморфизм и экспрессию генов, имеющих адаптивное значение. Экспрессия генов определяет, как именно генетическая информация реализуется в физических характеристиках растения, что в свою очередь влияет на его устойчивость, рост и продуктивность [Трущелев, 2020].

Для абсолютного большинства культурных злаковых растений основным фактором внешней среды, вызывающим стресс, является температура. Особенно это касается ее нижних значений в областях возделывания злаковых. Температура оказывает существенное влияние на метаболизм растений, определяя их продуктивность и стабильную урожайность [Люсиков и др., 2022]. Понимание механизмов реакций на абиотический стресс важно для обеспечения устойчивого урожая [Федорева и др., 2023].

Рожь озимая является одной из важнейших продовольственных культур в мире. В сельском хозяйстве Российской Федерации рожь озимая имеет исключительно важное значение. В первую очередь это объясняется нестабильными метеорологическими условиями на территориях ее возделывания. Благодаря своей высокой адаптивности, зимостойкости и способности давать урожай на низко плодородных почвах рожь озимая позволяет стабилизировать валовый сбор зерна [Кобяков, Оразаева, 2021]. Однако за последние годы посевные площади ржи на территории России сократились более чем наполовину. В 2019 г. по сравнению с 1990 г. посевные площади ржи сократились в 9.4 раза, а урожайность снизилась в 1.2 раза, что привело к сокращению валового сбора зерна в 11.5 раза [Мелешкина, Бундина, 2020]. Исходя из полезных характеристик озимой ржи и ориентируясь на глобальные и локальные изменения климата, большое значение приобретают сорта, способные с наименьшими потерями выдерживать действие биотических и абиотических стрессов. При этом высоко ценятся те сорта, которые способны обеспечивать стабильный урожай зерна высокого качества [Пономарева, 2020].

Одним из важных факторов для получения высокого урожая ржи озимой является ее высокая устойчивость к холодному стрессу. Действие транскрипционных факторов из семейства *CBF* (*C-repeat Binding Factor*) в ответ на холодный стресс является одним из путей активации адаптивной реакции ржи на холод [Wang et al., 2017; Barrero-Gil, Salinas, 2018]. Гены *CBF* принадлежат к семейству факторов

транскрипции AP2/ERF (Apetala2/Ethylene-Responsive Element Binding Protein), ассоциированных с устойчивостью к низким температурам [Mizoi, Shinozaki, Yamaguchi-Shinozaki, 2012].

Экспрессия генов *CBF* индуцируется холодом и повышается в течение 15 мин. после воздействия пониженной температуры, что, в свою очередь, приводит к активации экспрессии генов *COR* (*Cold Regulated Genes*) [Medina et al., 1999]. Большое число генов *ScCBF* высоко чувствительны к холодovому стрессу. Экспрессия генов транскрипционных факторов *CBF* взаимосвязана, а некоторые из ранее экспрессированных генов этого семейства могут регулировать экспрессию других генов [Федорева и др., 2023].

В течение последних двух десятилетий число генов *CBF*, идентифицированных у видов трибы *Triticeae*, возросло. У ржи посевной первоначально было идентифицировано только 12 генов *CBF*. На сегодняшний день у ржи идентифицирован уже 21 ген из семейства *CBF* [Caccialupi et al., 2023]. Роль *CBF*-генов в реакции на снижение температуры состоит в том, чтобы интегрировать ряд стрессовых сигналов и при необходимости инициировать транскрипционный ответ, который позволяет растению повысить его устойчивость к замерзанию [Сизенцова, Омелянчук, Миронова, 2021; Люсикив и др., 2022]. Понимание сложных механизмов регуляции кластера генов *CBF* открывает значительный потенциал для улучшения качеств ржи [Caccialupi et al., 2023].

Цель данной работы – выявление уровня экспрессии группы генов семейства *ScCBF* у проростков ржи посевной (*Secale cereale* L.) в условиях холодovого стресса.

Материал и методы исследования

Для анализа экспрессии генов *CBF* были использованы семена ржи посевной (*Secale cereale* L.), выращенной на опытном поле Пермского научно-исследовательского института сельского хозяйства «Пермский федеральный исследовательский центр Уральского отделения Российской академии наук» (Пермский НИИСХ – филиал ПФИЦ УрО РАН; Пермский край). Молекулярно-генетический анализ был проведен на кафедре ботаники и генетики растений Пермского государственного национального исследовательского университета (ПГНИУ, Пермь).

Материалом для выделения РНК послужили 40 проростков из семян ржи озимой сорта 'Графиня'. Проращивание семян было произведено в чашках Петри на фильтровальной бумаге в соответствии с ГОСТ¹. Проращивание осуществлялось в течение 8 дней при комнатной температуре. Проростки были разделены на четыре варианта опыта, один из которых, контрольный, находился в описанных выше условиях. Каждый вариант опыта был представлен 8 проростками. После прорастания чашки Петри были помещены в холодильную камеру с температурой +4°C в одно и то же время. Первый вариант опыта подвергался холодovому стрессу в течение 1 ч., второй вариант опыта – 6 ч., третий – 12 ч., четвертый – 24 ч. Отбор проростков осуществлялся на 0, 1, 6, 12, 24 ч. Проростки были отделены от семян в стерильных условиях. Генетический материал (РНК) был выделен из 15 проб (по 3 из каждого варианта опыта) проростков *S. cereale*.

Тотальная РНК была выделена из проростков *S. cereale* в стерильных условиях с использованием набора для выделения РНК-ЭКСТРАН (Синтол, Россия) в соответствии с протоколом производителя. Принцип выделения РНК с использованием набора РНК-ЭКСТРАН основан на кислой фенольной экстракции по П. Хомчинскому, при которой в водной фазе остается только РНК, а ДНК в комплексе с белками переходит в органическую фазу [Chomczynski, Sacchi, 1987]. В качестве лизирующего и денатурирующего клеточные нуклеазы агента используется гуанидин тиоцианат [Пономарева, 2020]. Определение концентрации РНК было проведено с помощью прибора Spectrofotometr™ «NanoDrop 2000» (Thermo Fisher Scientific, США). В среднем выделенная РНК характеризовалась соотношением D (A260/A280) ≥ 1.8, что соответствует ее высокому качеству. Из выделенной тотальной РНК была синтезирована кДНК с использованием набора реагентов для проведения обратной транскрипции (Синтол, Россия); кДНК синтезировали с праймерами олиго(dT) и Random-6. Обратная транскрипция (ОТ) была проведена в буфере, содержащем ингибитор РНКаз, смесь дезоксирибонуклеотидов и обратную транскриптазу M-MLV. В лунки было внесено по 10 мкл РНК исследуемого образца. Протокол проведения ОТ включал в себя 2 цикла: 1) при температуре 41°C, 60 мин.; 2) 92°C, 5 мин.

Определение влияния холодovого стресса на экспрессию генов *ScCBF* производилось с помощью метода ПЦР в реальном времени. ПЦР-РВ проводили в термоциклере CFX-96 (Bio-Rad, США) с использованием реактивов производства ООО «НПФ Синтол». Набор реактивов состоял из: 2.5x реакционной смеси, содержащей интеркалирующий краситель EVA Green; MgCl₂, 25 мМ; dd H₂O (деионизированная вода). В лунки было внесено по 2 мкл кДНК исследуемого образца. Для каждого праймера было использовано по две повторности. Для постановки ПЦР-РВ использовались следующие праймеры: *ScCBF1*,

¹ ГОСТ 12038-84: Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести. М.: Стандартинформ, 2011. 31 с.

ScCBF4, *ScCBF14*, *ScCBF18* (табл. 1) [Jung, Seo, 2019]. В качестве референсного гена для выравнивания вносимых в разные пробы количеств транскриптов использовался ген актина.

Таблица 1

Последовательности праймеров для выявления уровней экспрессии генов транскрипционных факторов *CBF* у проростков *S. cereale* при холодном стрессе
[Primer sequences for detecting the expression levels of CBF transcription factor genes in *S. cereale* seedlings under cold stress]

Название праймера	Праймеры для ПЦР-РВ
<i>ScCBF1</i>	F: TCGACGTACATGACGGTCTC R: CACGGCCACATTGCTCTGAT
<i>ScCBF4</i>	F: GGGCGTACCAAGTTCCATGAG R: GCGGGCTACTGGAAGAATGATCTG
<i>ScCBF14</i>	F: AGCATCCATCTCTCTCAAGC R: CCAGCGACTCCGTGAACAT
<i>ScCBF18</i>	F: CTATCGACCGGCAGCCAT R: CGGACGTCGGTGAGGTTT

Примечание. F – forward (прямой), R – reverse (обратный); *ScCBF* – *Secale cereale* C-repeat binding factor.

Нормализованный уровень экспрессии исследуемых генов определяли по методу $2^{(-\Delta\Delta CT)}$ [Rao et al., 2013]. Коэффициент корреляции Пирсона был рассчитан по формуле

$$r = (n \sum(XY) - \sum X \sum Y) / \text{sqrt}((n \sum X^2 - (\sum X)^2)(n \sum Y^2 - (\sum Y)^2)),$$

где r – коэффициент корреляции Пирсона, n – количество наблюдений, Σ – сумма значений, X и Y – переменные, связь между которыми устанавливается [Desrosiers, Karupis, 2011]. Коэффициент корреляции Пирсона может принимать значения от -1 до 1 , где 1 означает идеальную положительную корреляцию, -1 – идеальную отрицательную корреляцию, а 0 – отсутствие корреляции [Кузмицкая, Королева, Урбанович, 2024].

Результаты и обсуждение

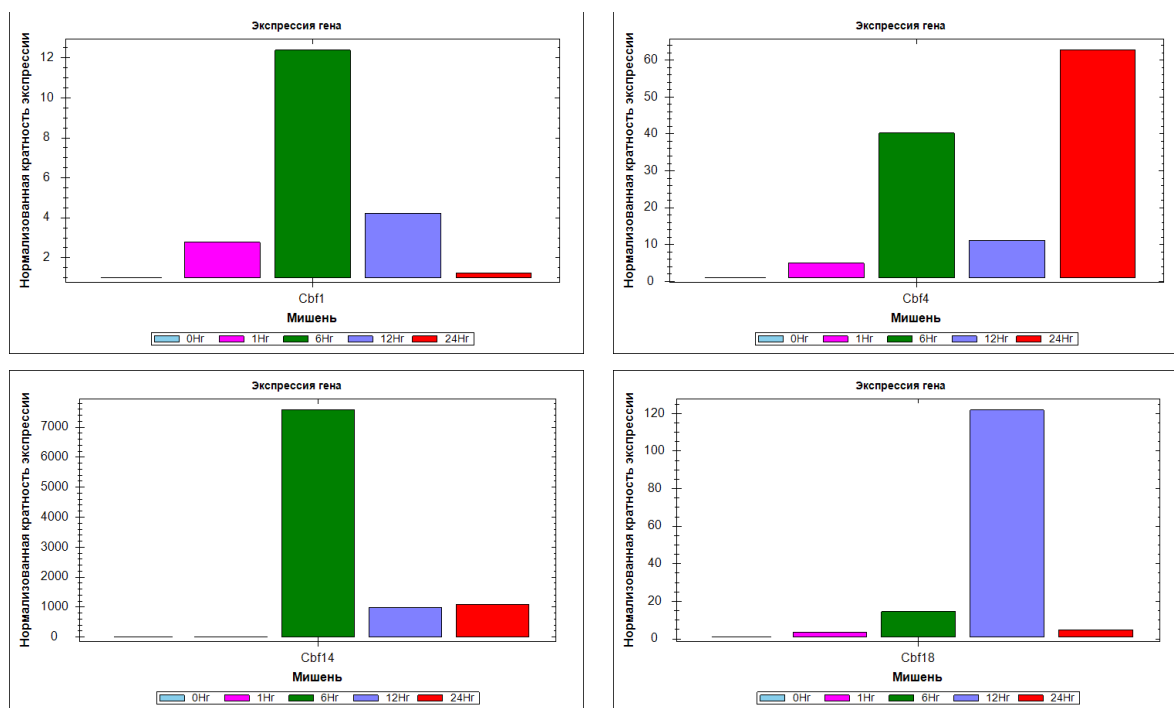
По результатам ПЦР-анализа (рисунок) можно заметить, что в условиях пониженной температуры наблюдается значительное увеличение экспрессии анализируемых генов по сравнению с началом воздействия.

Наибольший уровень нормализованной экспрессии генов *ScCBF1* и *ScCBF14* наблюдается при воздействии холодным стрессом в течение 6 часов. Кратность их экспрессии при таком воздействии возрастает в 12 (для *ScCBF1*) и 7 000 раз (для *ScCBF14*) относительно контроля. В случае гена *ScCBF4*, наибольший уровень его нормализованной экспрессии наблюдается при воздействии холодным стрессом в течение 24 часов. При таком воздействии холода кратность экспрессии гена *ScCBF4* возрастает в 60 раз относительно контроля. Уровень нормализованной экспрессии гена *ScCBF18* достигает пика при воздействии стрессом в течение 12 часов. Кратность экспрессии гена *ScCBF18* при таком воздействии больше в 120 раз относительно контроля. В контрольных группах проб, не подверженных воздействию холодного стресса (0 часов), уровень экспрессии всех четырех анализируемых генов минимален (рисунок).

Для каждой пары генов были рассчитаны значения коэффициента корреляции Пирсона на основе значений их нормализованных уровней экспрессии (табл. 2). Исследуемые гены (*ScCBF1*, *ScCBF4*, *ScCBF14*, *ScCBF18*) имеют как положительную, так и отрицательную взаимосвязь друг с другом при низкой положительной температуре. Самую сильную положительную линейную связь имеют гены *ScCBF1* и *ScCBF14*, коэффициент корреляции которых равен 0.95. Более слабая положительная линейная связь наблюдается между генами *ScCBF4* и *ScCBF14* (0.34). Наиболее сильная отрицательная корреляция (-0.44) наблюдается между генами *ScCBF4* и *ScCBF18*. С остальными генами (*ScCBF1* и *ScCBF14*) *ScCBF18* имеет слабые отрицательные линейные связи (табл. 2).

Положительная корреляция между уровнями экспрессии генов *ScCBF1*, *ScCBF4* и *ScCBF14* может быть обусловлена несколькими факторами. Так, поскольку существует вероятность участия коэкспрессированных генов в одних и тех же онтогенетических или биохимических путях, корреляция экспрессии данных генов может свидетельствовать о том, что они вовлечены в один и тот же функциональный процесс [Кузмицкая, Королева, Урбанович, 2024]. К положительной корреляции экспрессии генов также могут приводить и генетические факторы. Гены с похожим профилем экспрессии имеют тенденцию к кластеризации, что может отражать динамику структуры и компактности хроматина [Ghanbarian, Hurst, 2015]. Факторы окружающей среды, в том числе, могут оказывать влияние на совместную экспрессию генов, принимающих участие в формировании стрессового ответа [Barah et al., 2013]. Исходя из этого

можно предположить, что гены *ScCBF*, имеющие высокие положительные коэффициенты корреляции, имеют сходные функции при формировании ответа на действие холодового стресса. Отрицательная корреляция уровня экспрессии гена *ScCBF18* с генами *ScCBF1*, *ScCBF4* и *ScCBF14* может свидетельствовать о том, что данный ген вовлечен в другой функциональный путь и отвечает за другие функции при формировании ответа на холодный стресс.



Нормализованная экспрессия четырех (*ScCBF1*, *ScCBF4*, *ScCBF14*, *ScCBF18*) генов относительно контрольной группы (0 часов) у проростков *S. cereale* при разной длительности холодового стресса.

Цвета, соответствующие группам продолжительности воздействия холодным стрессом (мишень):
0 ч. – голубой, 1 ч. – розовый, 6 ч. – зеленый, 12 ч. – фиолетовый, 24 ч. – красный

[Normalized expression of four (*ScCBF1*, *ScCBF4*, *ScCBF14*, *ScCBF18*) genes relative to the control group (0 hours) in *S. cereale* seedlings with different duration of cold stress.

0 hours – blue, 1 hour – pink, 6 hours – green, 12 hours – purple, 24 hours – red]

Таблица 2

Коэффициенты корреляции Пирсона между уровнями экспрессии генов *ScCBF* у проростков ржи посевной (*S. cereale* L.) в условиях воздействия холодового стресса

[Pearson correlation coefficients of *ScCBF* gene expression levels in rye (*S. cereale* L.) seedlings under cold stress]

Ген	<i>ScCBF1</i>	<i>ScCBF4</i>	<i>ScCBF14</i>	<i>ScCBF18</i>
<i>ScCBF1</i>	–	0.59	0.95	–0.04
<i>ScCBF4</i>	0.59	–	0.34	–0.44
<i>ScCBF14</i>	0.95	0.34	–	–0.18
<i>ScCBF18</i>	–0.04	–0.44	–0.18	–

Примечание. *ScCBF1* (C-repeat Binding Factor 1), *ScCBF4* (C-repeat Binding Factor 4), *ScCBF14* (C-repeat Binding Factor 14), *ScCBF18* (C-repeat Binding Factor 18); цифры в таблице – коэффициент корреляции Пирсона [Barah et al., 2013].

Известно, что ген *CBF1* у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. и *Camellia sinensis* (L.) Kuntze отвечает за адаптацию к холоду, поскольку экспрессия данного гена наблюдалась при +4°C. Ген *CBF4* *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh отвечает за устойчивость к засухе, а *CBF14* у *Triticum aestivum* L. повышает холодоустойчивость [Ерастенкова, Тихонова, Ухатова, 2023]. Также изучение экспрессии генов *CBF* у *S. cereale* группой ученых из Кореи [Jung, Seo, 2019] показало, что *CBF1* и *CBF14* имеют схожие реакции на холодный стресс и достигают пика экспрессии при 6-часовой обработке холодом; *CBF4* отчетливо реагирует на обработку холодом постепенным повышением экспрессии генов, достигая пика

экспрессии при воздействии стресса в течение 6 ч.; а экспрессия гена *CBF18* постепенно увеличивается и достигает пика после 24-часовой обработки холодом. Наше исследование показывает, что данные гены (*ScCBF1*, *ScCBF4*, *ScCBF14*, *ScCBF18*) включаются в работу при +4°C и различаются по уровню экспрессии при разной длительности воздействия холодным стрессом. Соотнося полученные данные с исследованием группы ученых из Кореи, можно констатировать, что *CBF1* и *CBF14* в исследованиях показали схожие реакции на обработку холодом, тогда как два других гена (*CBF4* и *CBF18*) имеют различные реакции на холодный стресс в данных исследованиях. Необходимы дальнейшие исследования семейства транскрипционных факторов *CBF* (*C-repeat Binding Factor*) при воздействии холодного стресса.

Заключение

Холодовый стресс является одним из важнейших абиотических факторов, влияющий на урожайность озимых сортов ржи посевной. В результате исследования показано, что уровни экспрессии генов *ScCBF1*, *ScCBF4*, *ScCBF14* и *ScCBF18* в разной степени изменяются в ответ на воздействие низкой положительной температуры. Так, были выявлены и проанализированы уровни экспрессии исследуемых генов и корреляция между ними. Полученные данные, касающиеся оценки корреляции уровней экспрессии генов *ScCBF1*, *ScCBF4*, *ScCBF14* и *ScCBF18* при воздействии низкой положительной температурой, могут быть использованы как для характеристики ржи озимой, так и для селекции новых сортов с устойчивостью к холодному стрессу. Также представленные результаты в совокупности могут способствовать более глубокому пониманию молекулярно-генетических механизмов ответа озимых сортов ржи посевной на низкотемпературный стресс. Тем не менее, очевидна необходимость дальнейшего изучения путей, посредством которых различные гены регулируют устойчивость озимых сортов ржи посевной к холодному стрессу.

Список источников

1. Браак Д.Г. Продовольственная безопасность в условиях климатических трансформаций // Экономическая безопасность. 2023. Т. 6, № 1. С. 367–384. DOI: 10.18334/ecsec.6.1.117557.
2. 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. Т. 6, № 4. С. 48–60.
3. Кобяков А.С., Оразаева И.В. Хозяйственно-биологические признаки сортов и гибридов озимой ржи в условиях ЦЧР // Горинские чтения. Инновационные решения для АПК: материалы междунар. науч.-практ. студ. конф. Майский, 2021. С. 33.
4. Кузмицкая П.В., Королева Е.С., Урбанович О.Ю. Влияние некоторых абиотических факторов на профили экспрессии генов, кодирующих стресс-ассоциированные белки яблони // Известия Национальной академии наук Беларуси. Сер. биологических наук. 2024. Т. 69, № 2. С. 143–152.
5. Люсикив О.М. и др. Молекулярно-генетические аспекты устойчивости озимой пшеницы (*Triticum* L.) к низкотемпературному стрессу // Молекулярная и прикладная генетика. 2022. Т. 33. С. 137–150.
6. Мелешкина Е.П., Бундина О.И. Производство, переработка и потребление зерна ржи в России: направления развития // Пищевая промышленность. 2020. № 12. С. 55–59.
7. Пономарева М.Л. Современные реалии производства ржи и задачи селекционной науки // Генофонд и селекция растений: материалы сател. симпозиума V Междунар. конф. Новосибирск, 2020. С. 85–89.
8. Сизенцова Я.Г., Омелянчук Н.А., Миронова В.В. Мета-анализ данных транскриптомов выявил гены-кандидаты устойчивости к низким положительным температурам у *Arabidopsis thaliana* L. // Биотехнология в растениеводстве, животноводстве и сельскохозяйственной микробиологии: сб. тез. докл. 21-ой Всерос. молодеж. науч. конф. М., 2021. С. 12.
9. Трущелев А.Б. Селекция растений в условиях меняющегося климата // Балтийский морской форум: материалы VIII Междунар. Балт. мор. форума. Калининград, 2020. Т. 1. С. 156–160.
10. Федореева Л.И. и др. Сравнительная характеристика и адаптивные механизмы солеустойчивости у разных генотипов твердой и мягкой пшеницы // Сельскохозяйственная биология. 2023. Т. 58, № 3. С. 510–524.
11. Barah P. et al. Genome-scale cold stress response regulatory networks in ten *Arabidopsis thaliana* ecotypes // BMC genomics. 2013. Vol. 14. P. 1–16.
12. Barrero-Gil J., Salinas J. Gene Regulatory Networks Mediating Cold Acclimation: The CBF Pathway // Iwaya-Inoue M., Sakurai M., Uemura M. (eds). Survival Strategies in Extreme Cold and Desiccation. Advances in Experimental Medicine and Biology. 2018. Vol. 1081. P. 3–22. https://doi.org/10.1007/978-981-13-1244-1_1.
13. Desrosiers C., Karypis G. A Comprehensive Survey of Neighborhood-Based Recommendation Methods. Recommender Systems Handbook. Springer, 2011. P. 107–144.
14. Caccialupi, G. et al. The *Triticeae* CBF Gene Cluster – To Frost Resistance and Beyond // Cells. 2023. Vol. 12, № 22. Art. 2606.

15. Chomczynski P., Sacchi N. Single-step method of RNA isolation by acid guanidinium thiocyanate-phenol-chloroform extraction // *Analytical biochemistry*. 1987. Vol. 162, № 1. P. 156–159.
16. Ghanbarian A.T., Hurst L.D. Neighboring genes show correlated evolution in gene expression // *Molecular biology and evolution*. 2015. Vol. 32, № 7. P. 1748–1766.
17. Jung W.J., Seo Y.W. Identification of novel C-repeat binding factor (CBF) genes in rye (*Secale cereale* L.) and expression studies // *Gene*. 2019. Vol. 684. P. 82–94.
18. Medina J. et al. The Arabidopsis CBF gene family is composed of three genes encoding AP2 domain-containing proteins whose expression is regulated by low temperature but not by abscisic acid or dehydration // *Plant physiology*. 1999. Vol. 119, № 2. P. 463–470.
19. Mizoi J., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. AP2/ERF family transcription factors in plant abiotic stress responses // *Biochimica et Biophysica Acta*. 2012. Vol. 1819(2). P. 86–96. DOI: 10.1016/j.bbagr.2011.08.004.
20. Rao X. et al. An improvement of the $2^{-\Delta\Delta CT}$ method for quantitative real-time polymerase chain reaction data analysis // *Biostat Bioinforma Biomath*. 2013. Vol. 3, № 3. P. 71–85.
21. Wang D.Z. et al. Gene regulation and signal transduction in the ICE–CBF–COR signaling pathway during cold stress in plants // *Biochemistry (Moscow)*. 2017. Vol. 82. P. 1103–1117. <https://doi.org/10.1134/S0006297917100030>.

References

1. Brakk D.G. [Food security in the context of climatic transformations]. *Ėkonomičeskaja bezopasnost'*. V. 6, No. 1 (2023): pp. 367-384. (In Russ.). DOI: 10.18334/ecsec.6.1.117557.
2. Erastenkova M.V., Tikhonova N.G., Ukhatova Yu.V. [Study of molecular mechanisms of grape (*Vitis vinifera* L.) resistance to low-temperature stress]. *Biotehnologija i selekcija rasytnij*. V. 6. No. 4 (2023): pp. 48-60. (In Russ.).
3. Kobayakov A.S., Orazaeva I.V. [Economic and biological characteristics of winter rye varieties and hybrids in the conditions of the Central Chernozem Region]. *Gorinskie čtenija* [Gorinskie readings. Innovative solutions for the agro-industrial complex: materials of the International scientific and practical student conf.]. Majskij, 2021, p. 33.
4. Kuzmitskaya P.V., Koroleva E.S., Urbanovich O.Yu. [The influence of some abiotic factors on the expression profiles of genes encoding stress-associated proteins of apple]. *Izvestija Nacional'noj akademii nauk Belarusi. Serija biologičeskich nauk*. V. 69, No. 2 (2024): pp. 143-152. (In Russ.).
5. Lyusikov O.M., Gordey I.S., Shimko V.E. et al. [Molecular genetic aspects of winter wheat (*Triticum* L.) resistance to low-temperature stress]. *Molekuljarnaja i prikladnaja genetika*. V. 33 (2022): pp. 137-150. (In Russ.).
6. Meleshkina E.P., Bundina O.I. [Production, processing and consumption of rye grain in Russia: directions of development]. *Piščevaja promyšlennost'*. No. 12 (2020): pp. 55-59. (In Russ.).
7. Ponomareva M.L. [Modern realities of rye production and tasks of breeding science]. *Genofond i selekcija rastytnij* [Gene pool and plant breeding: materials of the satellite symposium of the V International Conference]. Novosibirsk, 2020, pp. 85-89. (In Russ.).
8. Sizenkova Ya.G., Omelyanchuk N.A., Mironova V.V. [Meta-analysis of transcriptome data revealed candidate genes for resistance to low positive temperatures in *Arabidopsis thaliana* L.]. *Biotehnologija v rastenievodstve, životnovodstve i sel'skochozjajstvennoj mikrobiologii* [Biotechnology in plant growing, animal husbandry and agricultural microbiology]. Moscow, 2021, p. 12. (In Russ.).
9. Trushchelev A.B. [Plant breeding in a changing climate]. *Baltijskij morskij forum* [Baltic Maritime Forum: Proceedings of the VIII International Baltic Maritime Forum]. Kaliningrad, 2020, V. 1, pp. 156-160. (In Russ.).
10. Fedoreeva L.I., Besaliev I.N., Shelepova O.V., Kononenko N.V. [Comparative characteristics and adaptive mechanisms of salt tolerance in different genotypes of durum and soft wheat]. *Sel'skochozjajstvennaja biologija*. V. 58, No. 3 (2023): pp. 510-524. (In Russ.).
11. Barah P., Jayavelu N.D., Rasmussen S. et al. Genome-scale cold stress response regulatory networks in ten *Arabidopsis thaliana* ecotypes. *BMC genomics*. V. 14 (2013): pp. 1-16.
12. Barrero-Gil J., Salinas J. Gene Regulatory Networks Mediating Cold Acclimation: The CBF Pathway. In: Iwaya-Inoue M., Sakurai M., Uemura M. (eds). *Survival Strategies in Extreme Cold and Desiccation. Advances in Experimental Medicine and Biology 1081*. Springer, Singapore, 2018, 3-22. https://doi.org/10.1007/978-981-13-1244-1_1.
13. Desrosiers C., Karypis G. A Comprehensive Survey Of Neighborhood-Based Recommendation Methods. *Recommender Systems Handbook*. Springer, 2011, pp. 107–144.
14. Caccialupi G., Milc J., Caradonia F. et al. The *Triticeae* CBF Gene Cluster – To Frost Resistance and Beyond. *Cells*. V. 12, No. 22 (2023): 2606.
15. Chomczynski P., Sacchi N. Single-step method of RNA isolation by acid guanidinium thiocyanate-phenol-chloroform extraction. *Analytical biochemistry*. V. 162, No. 1 (1987): pp. 156-159.

16. Ghanbarian A.T., Hurst L.D. Neighboring genes show correlated evolution in gene expression. *Molecular biology and evolution*. V. 32, No. 7 (2015): pp. 1748-1766.
17. Jung W.J., Seo Y.W. Identification of novel C-repeat binding factor (CBF) genes in rye (*Secale cereale* L.) and expression studies. *Gene*. V. 684 (2019): pp. 82-94.
18. Medina J., Bargues M., Terol J. et al. The Arabidopsis CBF gene family is composed of three genes encoding AP2 domain-containing proteins whose expression is regulated by low temperature but not by abscisic acid or dehydration. *Plant physiology*. V. 119, No. 2 (1999): pp. 463-470.
19. Mizoi J., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. AP2/ERF family transcription factors in plant abiotic stress responses. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)*. V. 1819(2) (2012): pp. 86-96. DOI: 10.1016/j.bbagr.2011.08.004.
20. Rao X., Huang X., Zhou Z. et al. An improvement of the $2^{-\Delta\Delta CT}$ method for quantitative real-time polymerase chain reaction data analysis. *Biostat Bioinforma Biomath*. V. 3, No. 3 (2013): pp. 71-85.
21. Wang D.Z., Jin Y.N., Ding X.H. et al. Gene regulation and signal transduction in the ICE-CBF-COR signaling pathway during cold stress in plants. *Biochemistry (Moscow)*. V. 82 (2017): pp. 1103-1117. <https://doi.org/10.1134/S0006297917100030>.

Статья поступила в редакцию 02.08.2024; одобрена после рецензирования 12.09.2024; принята к публикации 27.09.2024.

The article was submitted 02.08.2024; approved after reviewing 12.09.2024; accepted for publication 27.09.2024.

Информация об авторах

- В. А. Печенкина – аспирант и ассистент кафедры ботаники и генетики растений, младший научный сотрудник лаборатории агробиофотоники;
- А. С. Шестиперстова – студент бакалавриата;
- Ю. С. Васильева – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники и генетики растений;
- С. В. Боронникова – д-р биол. наук, профессор, заведующий кафедрой ботаники и генетики растений.

Information about the authors

- V. A. Pechenkina – Postgraduate student and assistant of the Department of Botany and Plant Genetics, Junior researcher Laboratory of Photonics;
- A. S. Shestiperstova – Bachelor's student;
- Yu. S. Vasilieva – Candidate of biology; assistant professor of the Department of Botany and Plant Genetics;
- S. V. Boronnikova – Doctor of Biological Sciences, Professor, Head of the Department of Botany and Plant Genetics.

Вклад авторов:

- Печенкина В. А. – сбор материала, лабораторный анализ; написание исходного текста.
- Шестиперстова А. С. – сбор материала, лабораторный анализ; написание исходного текста.
- Васильева Ю. С. – научное консультирование.
- Боронникова С. В. – научное консультирование; обобщение результатов, итоговые выводы.

Contribution of the authors:

- Pechenkina V. A. – collecting material, laboratory analysis; writing the source text.
- Shestiperstova A.S. – collecting material, laboratory analysis; writing the source text.
- Vasilieva Yu. S. – scientific consulting;
- Boronnikova S. V. – scientific consulting; generalization of results, final conclusions.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.