

ИДЕНТИФИКАЦИЯ И ИССЛЕДОВАНИЕ ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ СТРЕССОУСТОЙЧИВОСТИ У ТОПОЛЕЙ

С. Г. Ржевский¹

Т. А. Гродецкая¹

кандидат биологических наук П. М. Евлаков¹

доктор биологических наук Т. П. Федулова¹

1 – ФГБУ «Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии»
г. Воронеж, Российская Федерация

Данная работа посвящена оценке влияния холодового стресса на физиологические параметры и генетический аппарат селекционно-ценных сортов тополя. В ходе исследования проводилась оценка динамики распускания почек и определение экспрессии гена *DREB2* у образцов различных сортов тополя, подвергнутых искусственному промораживанию. Методология постановки опыта включала моделирование холодового стресса при помощи низкотемпературной морозильной камеры, лабораторное отращивание контрольных и промороженных черенков в условиях искусственного освещения. В дальнейшем осуществлялась регистрация онтогенетической динамики распускания почек. При сравнении интенсивности отрастания опытных и контрольных образцов выявлено, что у некоторых сортов ('Ведуга', 'Болид') подвергнутые проморозке черенки демонстрируют более интенсивное распускание почек, в то время как другие генотипы ('Ивантеевский', 'ЭД-120', 'Китайский') проявили отставание различной степени в скорости распускания почек промороженных образцов от контрольных. По результатам фенологических наблюдений были отобраны представители с контрастными показателями ('Сакрау', 'Э.с.-38' и 'Волосистоплодный') и подвергнуты дальнейшему изучению на молекулярно-генетическом уровне. Анализ показал повышение экспрессии гена *DREB2* у двух опытных образцов сортов тополя ('Волосистоплодный' и 'Сакрау') после воздействия отрицательных температур относительно контрольных образцов. Промораживание опытных растений тополя 'Э.с.-38' демонстрировало обратный результат. В целом можно заключить, что наблюдение динамики распускания почек и оценка экспрессии генов является достаточно информативным маркером для изучения влияния холодового стресса, однако для уточнения связи фенологических параметров с экспрессией генов стрессоустойчивости требуются дополнительные исследования.

Ключевые слова: тополь, стресс, промораживание, экспрессия, *DREB2*

IDENTIFICATION AND STUDY OF STRESS RESISTANCE GENES EXPRESSION IN POPLARS

S. G. Rzhovsky¹

T. A. Grodetzkaya¹

PhD (Biology) P. M. Evlakov¹

DSc (Biology) T. P. Fedulova¹

1 – Federal State Budgetary Institution «All-Russian Research Institute of Forest Genetics,
Breeding and Biotechnology», Voronezh, Russian Federation

Abstract

This work is devoted to assessment of the cold stress effect on physiological parameters and genetic apparatus of selection valuable poplar varieties. In the course of the study, the dynamics of buds blooming and determination of the *DREB2* gene expression in specimens of poplar varieties subjected to artificial freezing have been carried out. The methodology of the experiment included the modeling of cold stress using a low-temperature freezer, laboratory growth of control and frozen-out cuttings under artificial lighting. Later on, the ontogenetic dynamics of bud break were rec-

orded. When comparing the intensity of regrowth of the experimental and control samples, it has been found that the pruned shanks showed more intensive blooming of buds in some varieties (Veduga and Bolid), while other genotypes (Ivanteevsky, ED-120, Kitaysky) showed a lag of varying degrees in the rate of dissolution of the buds of the frozen-out specimens from the control ones. Based on the results of phenological observations, representatives with contrasting indicators (Sacrau, E.c. - 38 and Volosistoplodny) have been selected and subjected to further study at the molecular genetics level. The analysis has showed an increase in the expression of the DREB2 gene in two experimental specimens of poplar varieties (Volosistoplodny and Sacrau) after exposure to negative temperatures relative to control specimens. Freezing of experimental poplar plants E.c.-38 has showed the opposite result. In general, we can conclude that the observation of the dynamics of buds blooming and the assessment of gene expression is a fairly informative marker for studying the effect of cold stress; however, to clarify the relationship of phenological parameters with the expression of stress resistance genes, additional studies are required.

Keywords: poplar, stress, freezing, expression, *DREB2*

Одной из важнейших проблем лесного хозяйства является устойчивость растений к различным видам стрессовых воздействий, включающих влияние биотических и абиотических факторов. Важнейшими абиотическими факторами стресса являются экстремальные изменения температурного и водного режима, а также засоление почвы [9].

Современные методы молекулярной биологии позволяют проводить оценку влияния данных стрессовых факторов на функционирование генома растений и последующее за ним изменение метаболизма. В частности, рассматривается изменение уровня экспрессии определенных генов под влиянием стрессового воздействия. Эти гены, называемые стрессовыми, как правило, отвечают за ключевые этапы метаболизма [10].

Формирование повышенной устойчивости растений в ответ на действие низких температур связано с целым комплексом защитно-приспособительных механизмов, включая изменение экспрессии большого числа генов протекторных белков. К таковым относятся гены семейства *DREB* (dehydration responsive element binding). Они являются важными факторами транскрипции, которые регулируют экспрессию многих генов, индуцируемых стрессом. Гены *DREB* взаимодействуют с промоторами других метаболических генов для подавления их экспрессии [11].

Популярным объектом в исследованиях генетических механизмов стрессоустойчивости является тополь евфратский (*Populus euphratica*), растущий в жестких климатических условиях пустынь

и северной Африки и Азии. На основе этого вида был проанализирован фактор транскрипции *PeDREB2*. Экспрессия данного гена инициируется промораживанием, засухой и засолением. Установлено, что действие данного гена при искусственном его внедрении улучшает солеустойчивость трансгенного табака, не вызывая замедление роста [1, 2].

Еще одним объектом исследования генов стрессоустойчивости семейства *DREB* стал бамбук мосо (*Phyllostachys edulis*). Из него были выделены и изучены два новых гена, *PeDREB2A* и *PeDREB1A*. Анализ, проведенный с помощью «реал-тайм» ПЦР показал, что *PeDREB2A* и *PeDREB1A* являются тканеспецифическими генами, экспрессирующимися в листьях, молодых стеблях и корнях. Количественный анализ генетического материала из листьев показал, что уровни транскрипции *PeDREB2A* быстро увеличиваются после воздействия засухи и солевого стресса, достигнув максимума через 12 и 0,5 часа, однако низкие уровни экспрессии наблюдались при холодовом стрессе. *PeDREB1A* проявлял сильный отклик на холодовой стресс, достигая пика в экспрессии через 3 часа после воздействия, но продемонстрировал лишь незначительный отклик на засуху и солевой стресс. В корнях транскрипция *PeDREB2A* была супрессирована, а *PeDREB1A* – первоначально активирован, но затем его активность подавлялась в условиях стресса [3, 5].

Однако гены типа *DREB2* недостаточно изучены. Предполагается, что для активации кодируемого ими класса белков в условиях стресса может

потребоваться не только регулирование транскрипции, но и посттрансляционная модификация, такая как фосфорилирование [4, 6].

В СССР и в России было создано множество селекционно-ценных сортов тополя, но они остаются малоисследованными в плане генетических основ стрессоустойчивости. Целью данной работы являлась оценка реакции на холодовой стресс селекционно-ценных, перспективных сортов и видов тополя, а также исследование экспрессии гена *DREB2* (предполагаемого аналога *PeDREB2*) на материале, отобранном в ходе предварительной оценки. Для ее достижения были поставлены следующие задачи:

- 1) провести моделирование холодового стресса на черенках селекционно-ценных форм тополя.
- 2) оценить динамику распускания почек кон-

трольных и подвергшихся промораживанию образцов.

3) выделить РНК из нескольких отобранных форм и определить разность экспрессии гена *DREB2* у опытных и контрольных образцов.

Для проведения опытов по оценке воздействия низких отрицательных температур образцы верхушечных однолетних побегов тополей отбирались из коллекционно-маточной плантации на территории лесопаркового участка ФГБУ «ВНИЛГИС-биотех» в конце января при температуре воздуха около $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$. Для опыта бралось 5 верхушечных побегов, для контроля – 3. Всего для исследования были отобраны 17 форм настоящих и белых тополей, относящихся к различным секциям (табл. 1).

Контрольные образцы были оставлены в холодильнике при температуре, близкой к $0\text{ }^{\circ}\text{C}$. Опытные образцы помещались в морозильную ка-

Таблица 1

Заготовка стеблевых черенков тополей [7, 12]

№ п/п	Наименование формы	Средняя высота побега (см)	Происхождение, автор гибрида
I. Белые тополя с пирамидальной формой кроны			
1	‘Болид’	89,1	Гибрид, Царев А.П.
2	‘Ведуга’	69,9	
II. Черные тополя с пирамидальной формой кроны			
3	‘ПОК.’	101,3	Гибрид, Альбенский А.В.
4	‘Э.Д.-120’	62,9	Гибрид, Капецкий Ф.
5	‘Пионер’	41,7	Гибрид, Яблоков А.С.
III. Бальзамические тополя			
6	Тополь китайский	87,0	Вид <i>Populus simonii</i>
7	Тополь волосистоплодный	84,8	Вид <i>Populus trichocarpa</i>
8	Тополь Максимовича	93,2	Вид <i>Populus maximowiczii</i>
IV. Черные тополя с раскидистой формой кроны			
9	‘Сакрау’	121,8	Гибрид Евроамериканский
10	‘Бахильери’	100,0	
11	‘Регенерата’	79,8	
12	‘Серотина-686’	75,8	
13	‘Брабантика-175’	51,1	
14	‘Степная Лада’	67,8	Гибрид, Царев А.П.
V. Межсекционные гибриды			
15	‘Э.с.-38’	106,5	Гибрид, Вересин М.М.
16	‘Ивантеевский’	92,7	Гибрид, Яблоков А.С.
17	‘Стройн’	41,4	Гибрид, Царев А.П.

меру с температурой $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$, после чего она медленно понижалась до $-38\text{ }^{\circ}\text{C}$ в течение 5 часов (скорость промораживания составила $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ в час). Холодовое воздействие при данной температуре длилось 7 часов, после чего производилось плавное оттаивание до $+1\text{ }^{\circ}\text{C}$ в течение 12 часов, затем образцы помещались в среду с комнатной температурой ($+18\text{ }^{\circ}\text{C}$).

На следующем этапе контрольные и подвергнутые стрессовому воздействию образцы помещались в стеклянные сосуды с дистиллированной водой для лабораторного отращивания, которое проводилось в условиях искусственного освещения люминесцентными лампами при температуре, близкой к $+18...20\text{ }^{\circ}\text{C}$ и с фотопериодом 16 часов. Затем производилась регулярная регистрация динамики распускания почек (с периодичностью в двое суток).

По результатам оценки фенологической динамики были выбраны наиболее «контрастные» представители (показывающие значительную разницу в отрастании опытных и контрольных экземпляров). Из их распустившихся листьев была выделена РНК (фенольным методом, с использованием SDS-буфера). На следующей стадии проводилась проверка концентрации выделенной РНК при помощи флуориметра Qubit 2.0 (ThermoFisher Scientific, США) с использованием стандартного набора реактивов Qubit RNA BR Assay Kit. После приготовления препарата РНК должного качества и концентрации осуществлялась подготовка проб для «реал-тайм» ПЦР, заключающаяся в синтезе комплиментарной ДНК на матрице выделенной РНК при помощи реакции обратной транскрипции с использованием 100 нг суммарной клеточной РНК. Для этого применялся стандартный набор для проведения обратной транскрипции с ревертазой [8].

Полученные препараты кДНК далее использовались для проведения ПЦР. Амплификация гена актлина, взятого в роли нормализатора реакции, проводилась со специфическими праймерами, прямым: $5'\text{-GTCCCTTCCAGCCATCTC-3}'$ и обратным: $5'\text{-TTCGGTCAGCAATACCAGG-3}'$. В качестве специфических праймеров к оцениваемому гену *DREB2* использовались следующие нуклеотидные последовательности: прямой –

$5'\text{-GAATGCATCAAGCCAAACTGAGG-3}'$ и обратный – $5'\text{-CAGCCGTAGTCGTGACAGTC-3}'$. Оптимизация температуры отжига проводилась при помощи градиентной ПЦР с диапазоном температур $55\text{-}63\text{ }^{\circ}\text{C}$, качество продуктов проверялось с помощью электрофореза, в итоге предпочтение было отдано температуре $63\text{ }^{\circ}\text{C}$. Окончательный протокол ПЦР-реакции составлял 38 циклов со следующими параметрами: $94\text{ }^{\circ}\text{C}$ – 3 мин, $94\text{ }^{\circ}\text{C}$ – 30 с, $63\text{ }^{\circ}\text{C}$ – 30 с, $72\text{ }^{\circ}\text{C}$ – 30 с, а также финальная элонгация: $72\text{ }^{\circ}\text{C}$ – 3 мин. Уровень относительной экспрессии исследуемых генов определялся с применением 2- $\Delta\Delta\text{Ct}$ -метода с использованием программного обеспечения CFX Manager (Bio-Rad, США).

Анализ полученных данных по динамике распускания почек (табл. 2) позволяет сделать некоторые выводы относительно сортспецифических реакций на холодостресс. Установлено, что различные образцы тополя характеризуются разным интервалом от начала отращивания до распускания первых почек. В этом плане можно условно выделить группы «раннераспускающихся» и «позднераспускающихся» представителей. К наиболее ранним относятся тополь китайский и тополь Максимовича, почки которых раскрывались через два дня после начала отращивания.

Позже других распускались почки образцов тополей 'Э.с.-38', 'Степная лада', 'Серотина', 'Бахильери', 'Сакрау', 'П.О.К.', 'Ведуга', 'Болид', наиболее поздним стал сорт 'Регенерата'. Причем в данном случае это свойство относится как к опытным, так и к контрольным экземплярам. Наиболее характерной реакцией на холодостресс для большинства исследованных представителей является задержка распускания почек, однако некоторые сорта демонстрируют обратную реакцию. Отдельные представители при оценке по данному параметру проявили толерантность к холодострессу. По соотношению динамики распускания почек у контрольных и опытных образцов изученные сорта также можно разделить на следующие группы:

1. Тополя сортов 'Ведуга', 'Болид', а также вид тополь китайский, у которых подвергнутые проморозке образцы показали более интенсивное распускание почек (однако по прошествии нескольких дней динамика может выравниваться).

Динамика распускания почек у контрольных и опытных экземпляров тополей

№ п/п	Наименование тополя	Контроль/опыт	Количество распутившихся почек, % (по датам)								
			26.01	29.01	31.01	02.02	05.02	07.02	09.02	12.02	14.02
I. Белые тополя с пирамидальной формой кроны											
1	‘Болид’	Опыт	0	0	0	0	40	63	83	97	97
		Контроль	0	0	0	0	4	20	68	68	68
2	‘Ведуга’	Опыт	0	0	0	0	14	61	78	78	78
		Контроль	0	0	0	0	2	7	20	20	20
II. Черные тополя с пирамидальной формой кроны											
3	‘ПОК’	Опыт	0	0	0	0	73	85	100	100	100
		Контроль	0	0	0	0	36	71	75	93	93
4	‘Э.Д.-120’	Опыт	0	0	0	6	81	88	88	88	88
		Контроль	0	0	0	68	95	95	95	95	95
5	‘Пионер’	Опыт	0	0	0	12	68	68	68	68	68
		Контроль	0			68	95	95	95	95	95
III. Бальзамические тополя											
6	Тополь китайский	Опыт	0	9	55	73	76	79	82	82	82
		Контроль	0	7	19	22	22	22	22	22	22
7	Тополь волосистоплодный	Опыт	0	0	0	16	84	92	92	92	92
		Контроль	0	0	8	38	85	85	100	100	100
8	Тополь Максимовича	Опыт	0	45	60	65	70	70	70	75	75
		Контроль	86	100	100	100	100	100	100	100	100
IV. Черные тополя с раскидистой формой кроны											
9	‘Сакрау-59’	Опыт	0	0	0	0	3	22	56	72	72
		Контроль	0	0	0	0	14	36	64	86	86
10	‘Бахильери’	Опыт	0	0	0	0	22	43	78	87	87
		Контроль	0	0	0	0	35	47	59	71	71
11	‘Регенерата’	Опыт	0	0	0	0	0	26	50	68	68
		Контроль	0	0	0	0	0	10	35	65	70
12	‘Серотина-686’	Опыт	0	0	0	0	80	80	80	80	80
		Контроль	0	0	0	94	94	94	94	94	94
13	‘Брабантика-175’	Опыт	0	0	0	11	53	64	69	69	69
		Контроль	0	0	0	7	73	73	73	73	73
14	‘Степная Лада’	Опыт	0	0	0	0	21	29	68	71	71
		Контроль	0	0	0	0	13	50	75	88	100
V. Межсекционные гибриды											
15	‘Э.с.-38’	Опыт	0	0	0	0	5	19	86	100	100
		Контроль	0	0	0	0	6	38	63	81	81
16	‘Ивантеевский’	Опыт	0	0	14	48	62	69	72	76	76
		Контроль	0	17	83	100	100	100	100	100	100
17	‘Стройн’	Опыт	0	0	0	7	56	61	63	63	63
		Контроль	0	0	0	22	67	72	72	78	78

2. Сорты и виды, у которых подвергнутые воздействию низких температур образцы демонстрировали отставание в скорости распускания почек от контрольных ('Ивантеевский', 'ЭД-120', тополь Максимовича).

3. Сорты, у которых менялась динамика распускания в течение времени отращивания. Так, 'Э.с.-38' в начале показал более интенсивное распускание контрольных образцов, затем – опытных.

4. Другие генотипы тополей, у которых промораживание не привело к значительным фенологическим отличиям между опытными и контрольными образцами ('Пионер', 'Стройн', 'Брабантика', 'Степная Лада', 'Регенерата', 'Волосистоплодный', 'Сакрау', 'Серотина, Бахильери').

По итогам фенологических наблюдений для дальнейших исследований были отобраны 3 образца с контрастными показателями динамики распускания (тополь волосистоплодный, 'Э.с.-38', 'Сакрау'). Их фенологические параметры распускания почек наглядно представлены на рис. 1.

В результате проведения «реал-тайм» ПЦР генетического материала исследуемых образцов с праймерами к гену *DREB2* были получены следующие результаты (рис. 1). В количественном выражении наибольшие значения экспрессии среди проанализированных контрольных и опытных образцов продемонстрировал опытный образец вида тополь волосистоплодный, наименьшее – опытный экземпляр гибрида 'Э.с.-38'.

Данное исследование показало повышение экспрессии гена *DREB2* у двух сортов тополя (тополь волосистоплодный и 'Сакрау') в 21 и в 1,7 раз соответственно после проморозки. Однако в случае 'Э.с.-38' наблюдался обратный результат: у опытных образцов экспрессия данного гена снизилась в 22,6 раз. Оценка фенологической динамики показала, что интенсивность распускания почек в течение времени отращивания для 'Э.с.-38' менялась: вначале он продемонстрировал более интенсивное распускание контрольных образцов, затем – опытных, в то время как у двух других сортов контрольные образцы распускались быстрее. Таким образом, можно выделить сортспецифическое действие промораживания: в одном случае холод активирует экспрессию стрессового гена *DREB2*, в другом случае – снижает.

Следует учесть, что ранее данный фактор

транскрипции исследовался преимущественно в связи с солевым и тепловым стрессом [2, 4], однако проведенный опыт подтвердил чувствительность его экспрессии к холодному воздействию. Данный факт может получить объяснение в связи с тем, что физиологические механизмы холодного и солевого стресса в некоторой степени аналогичны и связаны с дегидратацией клеток [3].

На основе полученных данных можно сделать следующие выводы:

1. Реакция на воздействие низких температур у различных видов и сортов тополя является специфичной: в одних случаях промораживание ускоряет распускание почек в лабораторных условиях ('Ведуга', 'Болд', тополь китайский, частично – 'Э.с. 38'), в других – замедляет.

2. Изменение экспрессии стрессового гена *DREB2* также является сортспецифичным – возможно как ее повышение, так и понижение после промораживания.

3. Сорты тополя с возросшей после низкотемпературного воздействия экспрессией данного гена демонстрировали отставание подвергнутых стрессу образцов по фенологической динамике.

Очевидно, менее устойчивыми к холодному воздействию оказались сорта 'Сакрау' и 'Волосистоплодный', показавшие замедление вегетации опытных образцов, при этом экспрессия гена *DREB2* у них повышалась, что может трактоваться как часть компенсаторных реакций, являющихся ответом на холодный стресс. Что же касается сорта 'Э.с.-38', эта форма тополя является полиплоидным, межсекционным гибридом с повышенными показателями устойчивости [12]. Возможно, по этой причине его образцы оказались более резистентными к промораживанию.

В целом можно заключить, что наблюдение динамики распускания почек и оценка экспрессии генов является достаточно информативным маркером для изучения влияния холодного стресса на растительные организмы. Однако для уточнения связи фенологических параметров с экспрессией генов стрессоустойчивости требуются дополнительные исследования.

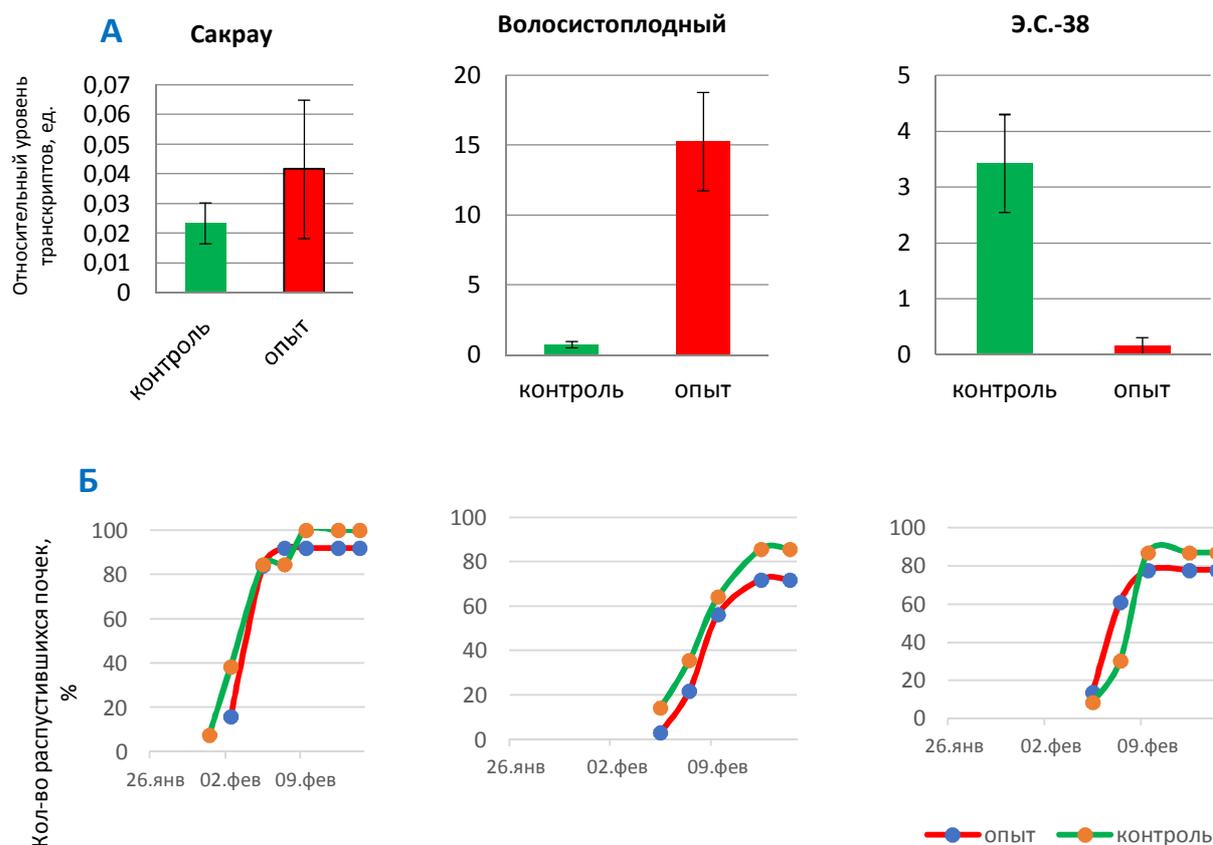


Рис. 1. Показатели экспрессии гена *DREB2* у исследованных образцов тополя (А) в соответствии с динамикой распускания почек (Б) у подвергнутых промораживанию и контрольных образцов тополя волосистоплодного сорта 'Э.с.-38' и 'Сакрау'

Библиографический список

1. Charu, L. Role of DREBs in regulation of abiotic stress responses in plants [Text] / L.Charu, M. Prasad // Journal of Experimental Botany. – 2011. – Vol. 62. – No. 14. – pp. 4731-4748,
2. Chen, J. Expression profiling and functional characterization of a DREB2-type gene from *Populus euphratica* [Text] / J. Chen, X. Xi, W. Yin // Biochemical and Biophysical Research Communications. – 2009. – Vol. 378. – pp. 483-487.
3. An ABRE promoter sequence is involved in osmotic stress-responsive expression of the DREB2A gene, which encodes a transcription factor regulating drought-inducible genes in *Arabidopsis* [Text] / J. S. Kim [et al.] // Plant Cell Physiol. – 2011. – No. 52 (12). – pp. 2136-2146.
4. Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low-temperature-responsive gene expression, respectively, in *Arabidopsis* [Text] / Q. Liu [et al.] // Plant Cell. – 1998. – No. 10(8). – pp. 1391-1406.
5. Cloning and stress response analysis of the PeDREB2A and PeDREB1A genes in moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) [Text] / H. L. Wu [et al.] // Genetics and Molecular Research. – 2015. – No. 14 (3). – pp. 10206-10223.
6. The gene family of dehydration responsive element-binding transcription factors in grape (*Vitis vinifera*): genome-wide identification and analysis, expression profiles, and involvement in abiotic stress resistance [Text] / T. Zhao, H. Xia, J. Liu, F. Ma // Mol. Biol. Rep. – 2013.
7. Бессчетнов, П. П. Тополь (культура и селекция) [Текст] / П. П. Бессчетнов. – Алма-Ата, 1969. – 156 с.

8. Епринцев, А. Т. Идентификация и исследование экспрессии генов [Текст] : учеб.-метод. пособие / А. Т. Епринцев, В. Н. Попов, Д. Н. Федорин. – Воронеж, 2008. – С. 3-15.
9. Лиховской, В. В. Морозоустойчивость крымских аборигенных сортов винограда и их гибридов [Текст] / В. В. Лиховской // Научный журнал КубГАУ. – 2016. – № 117(03). – 14 с.
10. Любимов, В. Б. Толерантность растений к режиму дефицита влаги и температурному режиму [Текст] / В. Б. Любимов, Н. П. Котова // Вестник Брянского государственного университета. – 2010. – 6 с.
11. Панкова, Е. И. О проблеме оценки засоленности почв и методике крупномасштабного цифрового картографирования засоленных почв [Текст] / Е. И. Панкова, М. В. Конюшкова, И. Н. Горохова // Экосистемы: экология и динамика. – 2017. – Т. 1. – № 1. – С. 26-54.
12. Царёв, А. П. Сортоведение тополя [Текст] / А. П. Царёв. – Воронеж, 1986. – 152 с.

References

1. Charu L. Prasad M. Role of DREBs in regulation of abiotic stress responses in plants. *Journal of Experimental Botany*, 2011, Vol. 62, no. 14, pp. 4731-4748.
2. Chen J., Xi X., Yin W. Expression profiling and functional characterization of a DREB2-type gene from *Populus euphratica* // *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2009, Vol. 378, pp. 483-487.
3. Kim J.S. [et al.] An ABRE promoter sequence is involved in osmotic stress-responsive expression of the DREB2A gene, which encodes a transcription factor regulating drought-inducible genes in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol.*, 2011, no. 52 (12), pp. 2136-46.
4. Liu Q. [et al.] Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low-temperature-responsive gene expression, respectively, in *Arabidopsis* // *Plant Cell*, 1998, no. 10(8), pp. 1391-1406.
5. Wu H.L. [et al.] Cloning and stress response analysis of the PeDREB2A and PeDREB1A genes in moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) // *Genetics and Molecular Research*, 2015, 14 (3), pp. 10206-10223.
6. Zhao T., Xia H., Liu J., Ma F. The gene family of dehydration responsive element-binding transcription factors in grape (*Vitis vinifera*): genome-wide identification and analysis, expression profiles, and involvement in abiotic stress resistance *Mol. Biol. Rep.*, 2013.
7. Besschetnov P. P. Topol (kultura i selektsiya) [Poplar culture and selection]. Alma-Ata, 1969, 156 p.
8. Епринцев А.Т. Идентификация и исследование экспрессии генов. Учебно-методическое пособие для вузов [Identification and analysis of gene expression. Educational-methodical manual for high schools]. Voronezh, 2008, pp. 3-15.
9. Likhovskoy V.V. Morozoustojchivost' krymskikh aborigennykh sortov vinograda i ikh gibridov [Frost resistance of the Crimean aboriginal grape varieties and their hybrids] *Nauchnyj zhurnal KubGAU* [Scientific Journal of KubGAU], 2016, no. 117(03), 14 p.
10. Lyubimov V.B., Kotova N.P. Tolerantnost' rastenij k rezhimu defitsita vlagi i temperaturnomu rezhimu [Tolerance of plants to the regime of moisture deficit and temperature regime] *Vestnik Bryanskogo gosudarstvennogo universiteta* [Bulletin of Bryansk State University], 2010, 6 p.
11. Pankova E.I., Konyushkova M.V., Gorokhova I.N. O probleme otsenki zasolennosti pochv i metodike krupnomasshtabnogo tsifrovogo kartografirovaniya zasolennykh pochv [On the problem of assessing soil salinity and the methodology for large-scale digital mapping of saline soils] *Ekosistemy: ehkologiya i dinamika* [Ecosystems: Ecology and Dynamics], 2017, Vol. 1, no 1, pp. 26-54.
12. Tsaryov A.P. Sortovedenie topolya [Sorts of poplar], Voronezh, 1986, 152 p.

Сведения об авторах

Ржевский Станислав Геннадьевич – младший научный сотрудник лаборатории биохимии, молекулярной генетики и физиологии растений ФГБУ «Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии», г. Воронеж, Российская Федерация; e-mail: slavaosin@yandex.ru.

Гродецкая Татьяна Александровна – младший научный сотрудник лаборатории биотехнологии

ФГБУ «Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии», г. Воронеж, Российская Федерация; e-mail: tatyana.pokusina@yandex.ru.

Федулова Татьяна Петровна – ведущий научный сотрудник ФГБУ «Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии», доктор биологических наук, г. Воронеж, Российская Федерация; e-mail: biotechnologiya@mail.ru.

Евлаков Петр Михайлович – заведующий лабораторией ФГБУ «Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии», кандидат биологических наук, г. Воронеж, Российская Федерация; e-mail: peter.evlakov@yandex.ru.

Information about authors

Rzhevsky Stanislav Gennadievich – Junior Researcher of the Laboratory of Biochemistry, Molecular Genetics and Physiology of Plants, FSBI «All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology», Voronezh, Russian Federation; e-mail: slavaosin@yandex.ru.

Grodetsky Tatiana Alexandrovna – Junior Researcher of the Laboratory of Biotechnology, FSBI «All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology», Voronezh, Russian Federation; e-mail: tatyana.pokusina@yandex.ru.

Fedulova Tatiana Petrovna – Leading researcher, FSBI «All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology», DSc (Biology), Voronezh, Russian Federation; e-mail: biotechnologiya@mail.ru.

Evlakov Petr Mikhailovich – Head of laboratory, FSBI «All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology», PhD (Biology), Voronezh, Russian Federation; e-mail: peter.evlakov@yandex.ru.