ВІСНИК
УКРАЇНСЬКОГО ТОВАРИСТВА
ГЕНЕТИКІВ І СЕЛЕКЦІОНЕРІВ

УДК 577.2:633.1 https://doi.org/10.7124/visnyk.utgis.22.1-2.1702

ГЕНИ, ЩО ДЕТЕРМІНУЮТЬ ПОСУХОСТІЙКІСТЬ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

Ю. А. ШАРУК[1] *orcid* 0009-0005-0298-6664, С. В. ЧЕБОТАР[1,2] *orcid* 0000-0002-9130-7272

1 Одеський національний університет імені І. І. Мечникова
Україна, 65082. м. Одеса, вул. Всеволода Змієнка, 2

2 Селекційно-генетичний інститут — Національний центр насіннєзнавства та сортовивчення
Україна, 65036, м. Одеса, Овідіопольська дор., 3
e-mail: s.v.chebotar@onu.edu.ua

Метою *роботи є розгляд молекулярних механізмів стійкості рослин до абіотичного стресу та ролі певних генів, що задіяні у детермінації посухостійкості рослин, зокрема пшениці м'якої. Стійкість рослин до абіотичних та біотичних чинників середовища пов'язана з активацією складного каскаду фосфорилювання / дефосфорилювання білків, опосередкованого протеїнкіназами та фосфатазами. Результатом цього сигнального каскаду є активація / пригнічення факторів транскрипції, які здатні регулювати експресію певних генів, що безпосередньо пов'язані з адаптацією рослин до абіотичного стресу. Транскрипційні фактори можна класифікувати на 60 родин на основі схожості первинної та тривимірної структури доменів зв'язування з ДНК, проте найбільш вивченими на сьогодні є 8: AP2/ERF, MYB, bHLH, NAC, WRKY, bZIP, HSF та HDZip. В огляді розглянуто особливості відповіді рослин, зокрема м'якої пшениці, на абіотичний стрес, спричинений посухою. Окремо розглянуто регуляцію активності транскрипційних факторів під час абіотичного стресу — у межах складної реакції рослин на осмотичний стрес, що утворюється безліччю шляхів, комбінація яких забезпечує часові та просторові моделі експресії генів, які відіграють велику роль в миттєвій адаптації до водного дефіциту м'якої пшениці.*

Ключові слова: *м'яка пшениця, посухостійкість, гени, транскрипційні фактори.*

Вступ. М'яка пшениця (*Triticum aestivum* L.) є однією із найважливіших сільськогосподарських культур, оскільки вона широко використовується в харчовій промисловості в усьому світі для приготування хлібобулочних виробів, особливу велику частку яких складає хліб. Абіотичний стрес, спричинений тривалою посухою, засоленням ґрунту, надто високою або ж низькою температурою, дефіцитом поживних речовин, негативно впливає на врожайність пшениці, що, у свою чергу, одразу накладає свій відбиток на світову економічну ситуацію. Доведено, що найбільшої шкоди сільському господарству завдає саме нестача води, спричинена недостатньою кількістю опадів у вегетаційний період та нерівномірним їх розподілом.

Вода потрібна на всіх етапах розвитку від проростання насіння до досягання пшеницею зрілості, тому низька кількість опадів є значною проблемою для сільського господарства, що зараз в період глобальною потепління та зміни клімату лише набирає своїх обертів.

Великої шкоди землеробству на півдні України завдають повітряні та ґрунтові посухи, які часто поєднуються з пиловими бурями. За даними Українського Гідрометеоцентру, зміна клімату в степовій зоні простежується ще з кінця 80-х років XX століття. Середньорічна температура повітря з 1991 по 2007 рр. тут зросла на 0,3 °С. Глобальне виробництво пшениці, на думку деяких дослідників, може скоротитись на 6 % для кожного градуса Цельсія (Протопіш, 2016). Тож зважаючи на погодні умови та тенденцію до тривалих періодів посухи на Одещині, є необхідним ретельне дослідження проблеми підвищення стійкості сільськогосподарських рослин до несприятливих умов навколишнього середовища, зокрема озимої м'якої пшениці *Triticum aestivum* L., шляхом вивчення генетичних детермінант посухостійкості.

© Ю. А. ШАРУК, С. В. ЧЕБОТАР, 2024

Механізм відповіді рослин на абіотичний стрес. На сьогодні відомо, що різні абіотичні чинники, зокрема посуха, засолення, висока та низька температура, спричиняють схожі порушення у клітинах рослин.

Таких негативних змін досить багато, проте найтиповішими з них є пошкодження мембрани, окиснення, денатурація білків (Trono et al., 2022). Ці фактори активують загальну мережу сигнальних шляхів на молекулярному рівні, яка має три компоненти: сприйняття сигналу, його трансдукція та, власне, кінцева ціль складного ланцюга — експресія генів, які реагують на стрес, що і сприяє адаптації рослин до несприятливих умов навколишнього середовища (рис. 1) (Hrmova et al., 2021).

Найпершими на стресовий чинник реагують рецептори, розташовані на плазматичній мембрані, змінюючи свою конфігурацію. Вони трансформують зовнішній сигнал у внутрішній через фітогормони (етилен, абсцизована, саліцилова та жасмонова кислоти) та синтезовані *de novo* молекули вторинних месенджерів (АФК, Ca2+), які, в свою чергу, активують складний каскад фосфорилювання / дефосфорилювання, опосередкований протеїнкіназами та фосфатазами. Результатом цього сигнального каскаду є активація / пригнічення факторів транскрипції, які здатні регулювати експресію певних генів, що безпосередньо пов'язані з адаптацією рослин до абіотичного стресу. Це можуть бути гени, що кодують білки, які беруть участь у попередженні пошкодження мембрани та агрегації білкових молекул під час дії стресового чинника, зокрема відомі LEA (late embryogenesis abundant), HSP (heat shock proteins) та інші шаперони. Також важливу роль відіграють аквапорини, різноманітні ферменти, які запобігають ушкодженню рослинної клітини вільними радикалами — супероксиддисмутази, пероксидази, каталази, ферменти аскорбат-глутатіонового циклу (Li et al., 2019). Кінцевою метою цього сигнального каскаду є відновлення клітинного гомеостазу та пошкоджених білків і мембран рослин (Tolosa et al., 2020).

Транскрипційні фактори: різноманітність та функції. У рослин, геном яких повністю секвенований, близько 10 % усіх ідентифікованих генів кодують транскрипційні фактори (ТФ) (Baillo et al., 2019). ТФ можна класифікувати на 60 родин на основі схожості первинної та тривимірної структури доменів зв'язування ДНК (Wang et al., 2011), проте найбільш вивченими на сьогодні є 8: AP2/ERF, MYB, bHLH, NAC, WRKY, bZIP, HSF та HDZip. Їх характеристика наведена в табл. 1.

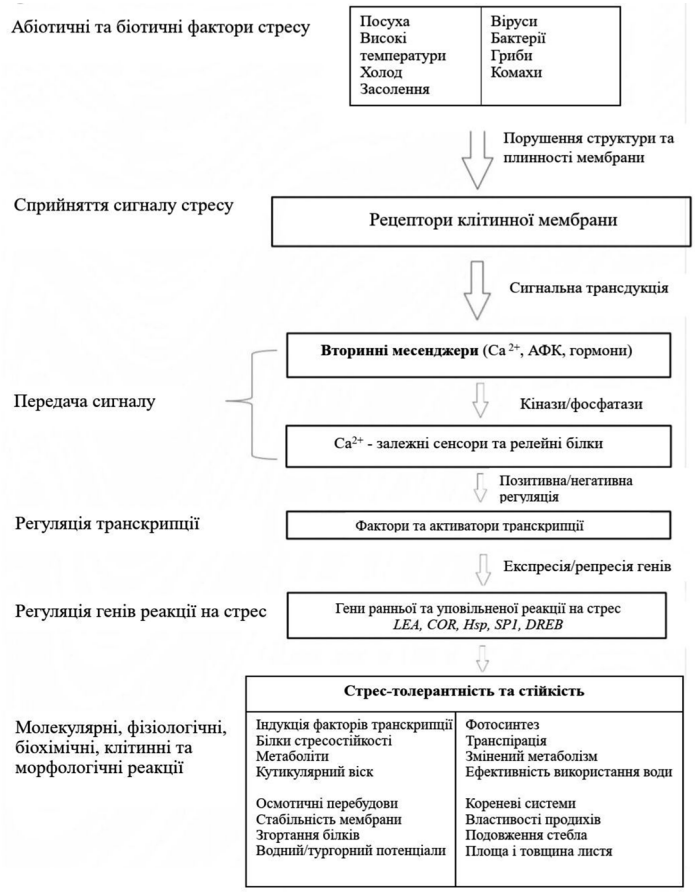

Рис. 1. Шляхи передачі сигналу у рослин під час дії абіотичних та біотичних стресових факторів, згідно (Hrmova et al., 2021).

Таблиця 1. Найпоширеніші родини транскрипційних факторів та їх особливості

Родина транскрипційних факторів	Підродини	Зв'язування (cis-елемент)	ДНК-зв'язуючий домен	Сигнал стресу	Кількість генів *у Triticum aestivum*
AP2/ERF (APETALA2/ethylene responsive factor)	AP2 ERF DREB RAV	AGCCGCC (GCC-бокс) DRE/CRT A/GCCGAC CAACA мотив	Домен AP2 (~60-70 aa) (підродина AP2- 2 домени, DREB та ERF - 1 домен, RAV – 1 домен AP2 + додатковий домен B3)	Холод, посуха, висока температура, засолення	322 (Riaz et al., 2021)
MYB (Myeloblastis transcription factor)	4 підродини на основі кількості доменів MYB — 1R-MYB, R2R3-MYB, 3R-MYB, 4R-MYB	(C/T)AAC(G/T)G	Домен MYB (~53 aa)	Дегідратація, пошкодження рослин	719 (Sukumaran et al., 2023)
bHLH (Basic helix-loop-helix transcription factors)	6 груп відповідно до специфічності зв'язування ДНК доменів bHLH (A-F) A B C D E F	 CAGCTG (E-бокс) CACGTG (E-бокс) ACGTG або GCGTG Не здатні зв'язувати ДНК через відсутність основного домену CACGCG або CACGAG (N-бокс) Дані відсутні	Домен bHLH (~60 aa)	NACI, АБК, посуха	159 (Wang et al., 2019)

ISSN 2415-3680 (Online), ISSN 1810-7834 (Print). Вісн. Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів. 2024, том 22, № 1–2

Продовження ***таблиці 1***

Родина транскрипційних факторів	**Підродини**	**Зв'язування (cis-елемент)**	**ДНК-зв'язуючий домен**	**Сигнал стресу**	**Кількість генів** *у Triticum aestivum*
NAC (назва походить від трьох генів, які було виявлено першими — NAM, ATAF1/2 та CUC2)	6 основних ортологічних груп (I–VI)	CGT(G/A) (NACBS); CACG (NACRS)	Домен NAC (~150-160 aa), розділений на 5 субдоменів (A–E)	Посуха, висока солоність та АБК	453 (збірка геному TGACv1) (Borril et al., 2017); 460, 462 (збірка геному RefSeq v1.0) (Guerin et al., 2019; Ma et al., 2022) або 460 (анотація геному RefSeq v1.1) (Lv et al., 2020)
WRKY (назва походить від висококонсервативних доменів WRKY, які містять мотив WRKYGQK на N-кінці)	Поділені на 3 групи на основі різної кількості доменів зв'язування ДНК та типу мотиву цинкового пальця — I (2 домени), II (1 домен) та III (1 домен, але різні структури мотивів цинкового пальця)	TTGAC(C/T) (W-бокс)	Домен WRKY (~60 aa)	Біотичні стреси (патогени) Абіотичні стреси (вітер, дощ, град)	171 (Chen et al., 2019)
bZIP (Basic leucine zipper)	Філогенетично поділяється на групи, де різні види мають різні члени гомологи Наприклад, члени родини Arabidopsis AtbZIP були класифіковані на 10 груп (A–I та S) на основі консервативних мотивів. Згодом більш повну класифікацію було розширено на 13 груп, позначених як AJ, M і S	основний мотив ACGT TACGTA (A-бокс) GACGTC (C-бокс) CACGTG (G-бокс)	Домен bZIP (~60-80 aa)	АБК, посуха	187 (Li et al., 2015)

Продовження ***таблиці 1***

Родина транскрипційних факторів	**Підродини**	**Зв'язування (cis-елемент)**	**ДНК-зв'язуючий домен**	**Сигнал стресу**	**Кількість генів** *у Triticum aestivum*
HSF (Heat stress transcription factors)	Члени HSF можна розділити на 3 підгрупи на основі варіацій у довжині амінокислотних залишків між доменом зв'язування ДНК (DBD) і доменом олігомеризації (OD): HSF A, B і C	HSE(5′-AGAAnnTTCT-3′)	П'ять консервативних доменів: ДНК-зв'язуючий домен (DBD), домен олігомеризації (OD), С-кінцевий домен активації (CTAD), домен сигналу ядерної локалізації (NLS) і домен сигналу ядерного експорту (NES)	Посуха, холод, важкі метали, оксидативний стрес	56 (Xue et al., 2014)
HDZip (homodomain-leucine zipper)	HDZip I та II HDZip III HDZip IV	CAAT(A/T)ATTG або CAAT(C/G)ATTG GTAAT(G/C)ATTAC TAAATG(C/T)A	Два функціональні домени: гомеодомен HD, відповідальний за зв'язування ДНК, та Zip, розташований на С-кінці гомеодомену та залучений до білок-білкової взаємодії	АБК, абіотичні стреси	46 (Yue et al., 2018)

ТФ є білками, головною особливістю яких є здатність зв'язуватися зі специфічними послідовностями ДНК (так званими *cis*-елементами) в промоторах цільових генів, таким чином регулюючи їх експресію у відповідь на стресові чинники. За зв'язування з *cis*-елементом цільового гена відповідають консервативні домени, кількість яких може варіювати залежно від родини ТФ. Ці домени разом зі специфічними мотивами й беруть участь в активації та / або репресії транскрипції (Tolosa et al., 2020). У різних дослідженнях повідомлялося, що ТФ відіграють основну роль не тільки в адаптації та імунітеті рослин, а й найрізноманітніших біологічних функціях (табл. 2) (Seo, Choi, 2015).

Таблиця 2. Функції різних родин транскрипційних факторів

Родина ТФ	*Підродини*	*Функції*
AP2/ERF	AP2	• регуляція побудови і розвитку органів, зокрема детермінація епідермальних клітин листя, формування малюнку органів квітки і диференціювання меристеми колосків (Aukerman et al., 2003), а також визначення врожайності та маси насінин (Jofuku et al., 2005)
	ERF	• зв'язуються з GCC-боксом, який задіяний в різних шляхах передачі сигналу гормонів, таких як етилен, 2-гідроксибензойна та жасмонова кислота (Fujimoto et al., 2000)
	DREB	• вирішальна роль у протистоянні абіотичному стресу (холод, посуха, висока температура та солоність) (Li et al., 2017)
	RAV	• передача сигналу етилену та інших рослинних гормонів (Alonso et al., 2003), брасиностероїдів. (Hu et al., 2004)
MYB	1R-MYB	• клітинний морфогенез; • вторинний метаболізм; • морфогенез органів; • фосфатне голодування; • розвиток хлоропластів; • циркадна регуляція (Ambawat et al., 2013)
	R2R3-MYB	• первинний метаболізм; • детермінація клітин; • вторинний метаболізм; • процеси розвитку; • відповіді на біотичні та абіотичні стреси (Ambawat et al., 2013)
	3R-MYB	• контроль клітинного циклу (Ambawat et al., 2013)
	4R-MYB	• невідомі (Ambawat et al., 2013)
bHLH	Виділяють шість різних філогенетичних груп (A–F) на основі моделей експресії, селективності димеризації та специфічності зв'язування ДНК доменів bHLH (A–F)	• Регулюють досить багато процесів росту та розвитку рослин, таких як ріст ембріональних тканин *(Retarded Growth of Embryo1, RGE1)*, розвиток репродуктивних органів, включаючи гінецей *(HECATEs, HECs)* і пильовики *(Dysfunctional Tapetum1, DYT1)*, розкриття плоду *(INDEHISCENT, IND)* і розповсюдження насіння *(ALCATRAZ, ALC)*. Також беруть участь у біосинтетичному метаболізмі та передачі сигналу, наприклад, у синтезі антоціанів *(Transparent Testa8, TT8)*, передачі світлових сигналів *(Phytochrome Interacting Factors, PIFs)* і брасиностероїдів *(BEEs)*. Крім того, деякі члени родини bHLH відіграють важливу роль у відповіді на біотичний та абіотичний стрес рослин, наприклад, патоген *Xanthomonas albilineans (SsbHLH15/17)*, холод (індуктор експресії *CBF 1/2, ICE1/2*) та сольовий стрес *(SlbHLH)* (Zuo et al., 2023)
NAC	6 основних ортологічних груп (I–VI)	• Регулюють широкий спектр процесів розвитку, включаючи розвиток насіння (Sperotto et al., 2009), зародків (Duval et al., 2002), утворення апікальної меристеми пагону (Kim et al., 2007), розвиток волокон (Ko et al., 2007), старіння листя (Guo et al., 2006) і поділ клітин (Kim et al., 2006). • Численні NAC беруть участь у реакції рослин на абіотичні стреси (посуха, холод, засолення) (Shao et al., 2015)
WRKY	Виділяють 3 групи на основі різної кількості доменів зв'язування ДНК та типу мотиву цинкового пальця — I (2 домени), II (1 домен) та III (1 домен, але різні структури мотивів цинкового пальця)	• регулюють вроджену імунну систему рослин, яка включає імунітет, викликаний патогенами (PAMP) і ефектором (ETI) (Jones et al., 2006)4 • білки WRKY беруть участь у метаболізмі (синтез фітогормонів, фітоалексинів та інших захисних хімічних речовин) (Wang et al., 2010); • ТФ WRKY також відіграють важливу роль в регуляції росту та розвитку рослин (Grunewald et al., 2012); • білки WRKY беруть участь у реакції рослин на абіотичні стреси (Wang et al., 2007)

Родина ТФ	*Підродини*	*Функції*
bZIP	Філогенетично поділяють на групи, де різні види мають різні члени гомологи. Наприклад, члени родини Arabidopsis AtbZIP ділять на 10 груп (A–I та S) на основі специфічних мотивів. Згодом більш повну класифікацію було розширено на 13 груп, позначених як AJ, M і S	• Беруть участь у диференціації та розвитку багатьох органів і тканин: дозріванні та проростанні насіння, ембріогенезі, розвитку квітки та судин рослин (Sornaraj et al., 2016). • Відіграють важливу роль у сигнальних шляхах та відповіді на абіотичні/біотичні стреси, включаючи АБК, світлові та осмотичні сигнали, гіпоксію, посуху, високу солоність, холод та патогенні інфекції (Gatz et al., 2013)
HSF	Члени HSF ділять на 3 підгрупи на основі варіацій у довжині амінокислотних залишків між доменом зв'язування ДНК (DBD) і доменом олігомеризації (OD): HSF A, B і C	• Дослідження показали, що HSF мають здатність підвищувати стійкість рослин до високих температур, взаємодіючи з елементами теплового шоку та згодом активуючи експресію наступних генів. (Akerfelt et al., 2010)
HDZip	HDZip I	• Зазвичай беруть участь у реакціях, пов'язаних з абіотичним стресом, абсцизовою кислотою (АБК), синім світлом, деетіоляцією та ембріогенезом.
	HDZip II	• Беруть участь у реакції на світло, уникненні тіні та передачі сигналів ауксину.
	HDZip III	• Контролюють ембріогенез, полярність листя, ініціацію бічних органів і функцію меристеми.
	HDZip IV	• Відіграють важливу роль в накопиченні антоціанів, диференціації клітин епідермісу, формуванні трихом та розвитку коренів (Elhiti et al., 2009)

Тож, різноманітні ТФ не лише є основною ланкою в сигнальному каскаді регуляції експресії рослин за умов абіотичного та біотичного стресів, а також відіграють важливу роль в диференціації клітин та розвитку органів рослин: дозріванні та проростанні насіння, ембріогенезі, утворення апікальної меристеми пагону тощо.

ТФ DREB: функціонування у м'якої пшениці *Triticum aestivum* L. ТФ DREB є представниками досить великої за обсягом та різноманітністю родини ТФ AP2/ERF (APETALA2/ ethylene-responsive element binding factor), характерною особливістю яких є наявність консервативного для рослин ДНК-зв'язуючого домену AP2 довжиною 60–70 амінокислот. Його структура описана доволі детально. На сьогодні вже відомо про наявність двох блоків консервативної послідовності в межах домену: елементів YRG (тирозин, аргінін, гліцин) та RAYD (аргінін, аланін, тирозин, аспарагінова кислота) (Ma et al., 2024) (табл. 3).

Таблиця 3. Особливості будови консервативного домену AP2

Елемент	**Довжина амінокислотної послідовності, аа**	**Розташування**	**Функція**	**Джерело літератури**
YRG	19-22	N-кінець	• забезпечує специфічність зв'язування ДНК, важливий для розпізнавання *cis*-елементів генів-мішеней; • містить гідрофільну область	(Ma et al., 2024)
RAYD	42-43	C-кінець	• опосередковує білкові взаємодії; • містить амфіфільну область	(Ma et al., 2024)

Хоча AP2 вважали спочатку специфічним лише для рослин, з'ясувалося, що він характерний і для структури вірусної та бактеріальної HNH-ендонуклеази — фермента, який «розрізає» позбавлений інтрона алель гена, таким чином ініціюючи перенос інтрона з гомологічного алеля в «підготовлену» ділянку ДНК. Цей процес отримав назву хоумінг (Chevalier et al., 2001). Цікаво, що вчені припускають можливість горизонтального переносу гена цього ферменту від вірусів або бактерій до рослин як можливого механізму появи такої великої родини ТФ як AP2/ERF (Magnani et al., 2004).

Варто зазначити, що домен AP2 входить до складу не тільки ТФ DREB, а й інших представників AP2/ERF, які поділяються на підродини на основі кількості та типу доменів: AP2, ERF, DREB, RAV та Soloist. ТФ DREB та ERF характеризуються наявністю лише одного домену AP2, тому принципове значення має консервативність розташування амінокислотних залишків валіну та глутамінової кислоти у положенні 14 та 19 відповідно. Саме таку особливість мають DREB, на відміну від інших родин ТФ. Крім того, лише вони зв'язуються з регуляторною послідовністю DRE (5'-TACCGACAT-3'), яка є *cis*-діючим елементом промотора генів-мішеней, що залучені до каскаду сигнальних реакцій рослин на стрес, таким чином активуючи чи пригнічуючи їх транскрипцію. Вперше DRE виявили в 1994 році в промоторі гена *rd29A,* вивчаючи модельну рослину *Arabidopsis thaliana* L. З'ясувалось, що екзогенна обробка абсцизовою кислотою (АБК) індукує експресію генів *rd29A* та *rd29B* після трьох годин, проте для гена *rd29A* виявили також попередню швидку індукцію, що не була опосередкована АБК. Тож вчені припустили, що окрім ABRE, у структурі *rd29A* ймовірно наявний ще один *cis*-діючий елемент, залучений до АБК-незалежної експресії гена, що і було доведено експериментально (Yamaguchi-Shinozaki et al., 1994). Невдовзі після цього у *Arabidopsis thaliana* L. були вперше ідентифіковані гени *AtDREB1* та *AtDREB2*, які кодують ТФ DREB (Liu et al., 1998), що і поклало початок масштабних досліджень механізмів стійкості до абіотичного стресу, зокрема посухи, опосередкованих ТФ DREB у інших культурних рослин.

М'яка пшениця (*Triticum aestivum* L.) є алогексаплоїдом, її геном складається з трьох гомеологічних субгеномів A, B і D й містить велику кількість довгих, майже ідентичних повторів, що значно ускладнює ідентифікацію генів. Проте за використання біоінформаційних методів та ПЛР доведено роль DREB в посухостійкості пшениці експериментально, хоча й не всі аспекти адаптації є детально вивченими.

З'ясовано, що ТФ DREB є учасниками АБК-незалежного сигнального шляху, тобто в їх активації беруть участь інші компоненти системи. Механізми регуляції експресії генів *DREB*, що кодують ТФ DREB, ще достеменно невідомі. Проте відомо, що саме метилювання ДНК — основна епігенетична модифікація, яка впливає на експресію та може змінюватися залежно від фізіологічного стану рослини, стадії розвитку та наявності абіотичного стресового фактора. Експеримент, проведений на м'якій пшениці сорту *AK58,* що характеризується досить високою врожайністю та значною адаптивністю до умов навколишнього середовища, показав значно вищий рівень експресії *DREB2*, *DREB6* і *Wdreb2* у листках порівняно з коренями пшениці, що свідчить про тканинну специфічність. Крім того, вивчено рівень метилювання промоторів цих генів під час осмотичного стресу. Кореляційний аналіз отриманих результатів показав, що метилювання промотора гена *Wdreb2* негативно корелює з його експресією — коефіцієнт Пірсона на сайтах CG, CHG і CHH становить відповідно –0,986, –0,973 і –0,878, в той час як для генів *DREB2*, *DREB6* така яскраво виражена тенденція за результатами обчислень не спостерігалась (Wang et al., 2021). Ці результати свідчать про існування певних відмінностей у функціонуванні цих генів у м'якої пшениці *Triticum aestivum* L. під час дії стресового фактора.

Цікаво, що відповідь рослин на абіотичний стрес пов'язана з одночасною активацією багатьох родин ТФ (найпоширеніші з них представлені в минулому розділі), а один ТФ, в свою чергу, здатний регулювати експресію одразу декількох генів, що отримали назву регулони (Singh et al., 2015). Відомо, що регулони транскрипційних факторів (ТФ) DREB м'якої пшениці включають гени LEA (late embryogenesis abundant) та COR (cold-regulated). Важливу роль у посухостійкості *T. aestivum* відіграє активація експресії генів ТФ, які кодують білки LEA.

LEA — родина гідрофільних білків, які мають тенденцію до накопичення на пізніх етапах розвитку насіння або ж у вегетативних тканинах рослин, зокрема й пшениці, під дією несприятливих факторів навколишнього середовища (Hong-Bo et al., 2005). Вони володіють антиоксидантною активністю, стабілізують плазматичну мембрану та перешкоджають агрегації білкових молекул, таким чином підтримуючи гомеостаз рослин під час посухи. В геномі м'якої пшениці за допомогою методів біоінформатики, а саме пошуку гомології методом вирівнювання вже досліджених послі-

довностей *LEA Arabidopsis thaliana* L. та нуклеотидних послідовностей *Triticum aestivum* L., було ідентифіковано 179 генів *LEA*, які дослідники розділили на 8 груп, опираючись на результати філогенетичного аналізу та пошуку консервативних мотивів — *LEA1-LEA8*, *SMP* та *DHN* (дегідрин), що кодують білки довжиною від 89 до 1062 амінокислот (Liu et al., 2019). Доказом того, що ТФ DREB можуть впливати на експресію цих генів є наявність в їх промоторах *cis*-елемента DRE, з яким безпосередньо зв'язуються DREB. Крім того, шляхом аналізу екзон-інтронної структури вчені виявили, що лише 6 (тобто трохи більше 3 %) з усіх нуклеотидних послідовностей генів *LEA* мали у своїй структурі 2 або 3 інтрони, решта (близько 96,6 %) характеризувалась або повною відсутністю інтронів або наявністю лише одного, що цілком властиво генам, які реагують на стрес. Це може мати значення для пришвидшення їх експресії, адже наявність великої кількості інтронів лише затримує утворення транскприптів, що має негативні наслідки для виживання рослин в стресових умовах (Liu et al., 2019). Цікаво, що гени *LEA* не є специфічними для рослин, адже дослідникам вдалося виявити їх у безхребетних та бактерій (Hand et al., 2011; Campos et al., 2013).

Дегідрини (DHN), які є одними з найбільш вивчених високогідрофільних білків, пов'язаних зі стійкістю до посухи, характерні й для м'якої пшениці. Вони попереджають негативні наслідки від зневоднення рослин в умовах посухи шляхом зв'язування іонів металів, поглинання активних форм кисню, зв'язування білків з метою перешкоджання їх денатурації та утримання молекул води. Дегідрини мають у своїй структурі висококонсервативний мотив, що складається з 15 амінокислотних залишків та утворює на С-кінці амфіфільні α-спіралі, — К-сегмент (EKKGIMDKIKEKLPG). Саме цей мотив відіграє вирішальну роль у запобіганні агрегації білків, а його комбінації визначають належність тих чи інших білків до певних класів DHN. У пшениці було ідентифіковано 54 гени дегідринів, що кодують сім типів білків залежно від комбінації консервативних сегментів — KS, SK_3, YSK_2, Y_2SK_2, K_n, Y_2SK_3 та YSK_3, які вчені поділили на 32 кластери (Wang et al., 2014). Вони розташовані у гомологічних хромосомах 3, 4, 5 та 6 груп *T. aestivum* (Liu et al., 2019). Завдяки аналізу ділянки протяжністю 1500 п.н., розташованої перед старт-кодоном ATG у промоторних областях генів *TaDHN*, автори статті (Hao et al., 2022) ідентифікували вісім різних типів *cis*-елементів, серед яких був і DRE1/DRE. Це гарантує можливість транскрипційних факторів DREB зв'язуватися з генами дегідринів і таким чином регулювати їх експресію.

І нарешті, екпресія генів *COR* (Cold-regulated genes) також може регулюватися ТФ DREB у відповідь на низькотемпературний стрес м'якої пшениці (Ganeshan et al., 2008). Проте накопичення кількох транскриптів гена *COR* було пов'язане зі зневодненням (Ganeshan et al., 2008). Це, вочевидь, можна пояснити тим, що багато фізіологічних змін рослин, таких як продукування абсцизової кислоти, реакції на солоність, низькі та високі температури, включають осмотичний стрес.

Тож ТФ DREB *T. aestivum* можуть регулювати екпресію багатьох генів-мішеней у відповідь на посуху, таким чином у найкоротші строки долучаючи нових "учасників" до складного каскаду передачі сигналу з метою збереження клітинного гомеостазу (шляхом попередження пошкодження білкових молекул та мембранних структур в клітині).

Групи генів *TaDREB*: принципи класифікації та особливості. Відомо, що гени *DREB* були вперше ідентифіковані саме у модельного об'єкту *Arabidopsis thaliana* L. (Liu et al., 1998). Їх можна поділити на два підкласи — *DREB1* та *DREB2*, що розрізняються функціонально та за кількістю представників (табл. 4).

Пізніше гомологічні гени до генів ТФ DREB1 та DREB2 *A. thaliana* були знайдені у великій кількості рослин завдяки численним експериментальним дослідженням вчених, в тому числі й у м'якої пшениці. Ймовірно, саме гексаплоїдним геномом можна пояснити набагато більшу кількість ідентифікованих генів *DREB/ERF у* м'якої *пшениці* порівняно з ячменем, арабідопсисом, рисом, кукурудзою, просом (Guo et al., 2016) і кунжутом (Dossa et al., 2016).

Варто також зазначити, що початкове чітке обмеження функцій кожного з підкласів *DREB,* ідентифікованих у *A. thaliana* вже втратило свою актуальність, адже було з'ясовано, що деякі гени, що належать до групи А2, також експресуються під впливом низьких температур (Lee et al., 2010). В нашому попередньому дослідженні (Шарук, Чеботар, 2023) філогенетичний аналіз показав належність ідентифікованих генів пшениці до 5 груп (А1–А5), найбільш важливими й чисельними з яких є члени А1 та А2. Саме про них надалі йтиме мова.

Таблиця 4. Порівняльна характеристика ТФ з груп DREB1 та DREB2 *A. thaliana* L.

Група ТФ	Організм	Домен	Зв'язування	ТФ	Відповідь на	Джерело літератури
DREB1	*Arabidopsis thaliana* L.	AP2	ACCGAC	DREB1A DREB1B DREB1C	Низькотемпературний стрес	(Akhtar et al., 2012)
				DREB1D	АБК, засолення та зневоднення	
				DREB1E	Засолення	
				DREB1F	Засолення	
DREB2	*Arabidopsis thaliana* L.	AP2	GCCGAC	DREB2A DREB2B	Зневоднення, засолення, тепловий шок	(Akhtar et al., 2012)
				DREB2C	Тепловий шок, засолення	
				DREB2D	Висока солоність	
				DREB2E	АБК	
				DREB2F	Висока солоність	
				DREB2G DREB2H	Не задіяні у відповіді на стрес	

DREB1. Відомо, що кДНК гена *TaDREB1* має довжину 1292 п.н., кодувальна ділянка (CDS) охоплює область 252-1088 (номер доступу в GenBank AF303376.1). У дослідженні 2018 року (Liu et al., 2018) в 7 вивчених генотипах м'якої пшениці було знайдено 13 нових алельних варіантів цього гена — *TaDREB1-A11, TaDREB1-A12, TaDREB1-A13, DREB1-B12, DREB1-B11, TaDREB1-A14, TaADREB1-A15, TaDREB1-B13, TaDREB1-B14, TaDREB1-D11, TaDREB1-D12, TaDREB1-D21 і TaDREB1-D22*, що відрізнялись деякими однонуклеотидними поліморфізмами (SNP), делеціями та вставками. Це свідчить про достатньо високий рівень алельного поліморфізму в геномі *T. aestivum*. Цікаво, що саме *TaDREB1-D1* та *TaDREB1-D2* були знайдені в усіх протестованих сортах, що може становити інтерес для селекційних програм, пов'язаних з ідентифікацією посухостійких генотипів та виведення стабільних і високоврожайних сортів (Liu et al., 2018). Крім того, на сьогодні визначено за допомогою нулісомно-тетрасомних ліній й хромосомне розташування гена *TaDREB1* на довгих плечах хромосом третьої групи — 3AL, 3BL та 3DL (Wei et al., 2009).

Показано за допомогою вирівнювання амінокислотних послідовностей для TaDREB1, що найбільш специфічні варіації характерні саме для геному B, а саме три окремі мутації в амінокислотах, що розташовані в 46, 140 та 200 положенні, а також визначено значну делецію розміром 24 амінокислоти в ділянці, багатій на серин та треонін (Wei et al., 2009). Це вочевидь можна пояснити, згадавши про гексаплоїдність м'якої пшениці, що є результатом природної гібридизації трьох видів: *Triticum urartu* (AA), *Aegilops speltoides* (BB) та *Aegilops tauschii* (DD). Як відомо, важливе значення в контролі генетичного різноманіття має система схрещування, тож варто відмітити, що саме донор геному B є аутбридинговим видом, на відміну від *T. urartu* та *Ae. tauschii*, що розмножуються шляхом самозапилення (Xu et al., 2019). Тож саме геном B характеризується найбільшою генетичною поліморфністю у геномі *T. aestivum*. Проте цей факт не може повністю пояснити таке накопичення різноманітних мутацій в ході еволюції. Є припущення про існування так званої концепції домінування субгеномів, що говорить про чутливість геному B, а отже й схильність до виявленого накопичення мутацій, на противагу геному A, що, як вважають автори статті, є домінантним (Pont et al., 2013).

DREB2. **Як показано** (Egawa et al., 2006) в **результаті експресії г**ена *Wdreb2*, що є гомологом *DREB2B A. thaliana*, в клітинах м'якої пшениці виявляють три транскрипційні форми, що утворюються в результаті альтернативного сплайсингу — *Wdreb2α*, *Wdreb2β*, *Wdreb2γ* (табл. 5).

Як видно з табл. 5, усі без винятку альтернативні транскрипти мають у своїй структурі екзони 1 та 4, тож вирішальну роль у належності тієї чи іншої послідовності до певного типу транскрипційних форм відіграє саме присутність / відсутність екзонів 2 та 3, що мають довжину 53 та 91 п.н. відповідно. Також відомо, що транскрипційна форма *Wdreb2*β є неактивною, адже білок, який вона кодує, характеризується повною відсутністю важливого домену AP2. Наслідком цього є нездатність до активації транскрипції

генів його регулону під дією абіотичного стресу (Sazegari et al., 2012). Порівняльна характеристика транскрипційних форм гена *Wdreb2* представлена в табл. 6.

Таблиця 5. Структура трьох транскрипційних форм, що утворюються в клітинах *T. aestivum L.* в результаті експресії гена *Wdreb2* й альтернативного спласинга

	Екзон 1	Екзон 2 (53 п.н.)	Екзон 3 (91 п.н.)	Екзон 4
Wdreb2α	+	+	+	+
Wdreb2β	+	+	-	+
Wdreb2γ	+	-	-	+

Таблиця 6. Порівняльна характеристика транскріпційних форм гена *Wdreb2*

Транскрипційні форми	**Хромосома**	**Структура / наявність домена AP2**	**Експресія**	**Гомологи**	**Стресові фактори**
*Wdreb2*α	1AL, 1BL, 1DL	4 екзони / наявний	неконститутивна	*HvDRF1.1*	• посуха, сольовий та холодовий стрес, АБК;
*Wdreb2*β		3 екзони / відсутній	конститутивна	*HvDRF1.2*	• утворюється за відсутності стресу та при стресі;
Wdreb2γ		2 екзони / наявний	неконститутивна	*HvDRF1.3*	• посуха, сольовий та холодовий стрес, АБК

Цікаво, що для підтвердження функціональної активності транскрипційної форми *Wdreb2*α Sazegari et al., (2012) використали методи генетичної інженерії, а саме, кДНК, отриману з альтернативного транскрипта *Wdreb2α,* клонували в бінарний вектор *pBI121* з промотором *35S* і термінатором *Nos*. Цю конструкцію використали для трансформації томату, адже ця культура є особливо чутливою до нестабільних умов навколишнього середовища. Результати виявились очікуваними: листя трансгенної рослини під впливом низькотемпературного стресу зберегло свій зовнішній вигляд, в той час, як контрольна рослина мала скручене та зів'яле листя.

Результати досліджень (Egawa et al., 2006) показали, що геном *T. aestivum* містить три гомеологічні локуси для гена *Wdreb2*, які розміщені на довгих плечах хромосом першої групи: 1AL, 1BL та 1DL.

Якщо основні структурні характеристики гомологів *DREB2 Arabidopsis thaliana* на сьогодні в основному відомі, то механізми регуляції їх експресії є менш вивченими, особливо це стосується саме епігенетичних механізмів. Відомо, що активність ТФ другої підгрупи DREB контролюється на трьох рівнях: транскрипційному, посттранскрипційному та посттрансляційному. Це доволі складний процес, утворений безліччю шляхів, комбінація яких забезпечує часові та просторові моделі експресії генів, що відіграє велику роль в миттєвій адаптації до водного дефіциту м'якої пшениці.

Таким чином, в огляді розглянуто особливості молекулярних механізмів відповіді рослин, зокрема м'якої пшениці, на абіотичний стрес, спричинений посухою. Розглянуто регуляцію активності транскрипційних факторів, зокрема AP2/ERF, MYB, bHLH, NAC, WRKY, bZIP, HSF, HDZip та DREB, під час осмотичного стресу, і їхню роль в адаптації рослин й м'якої пшениці до водного дефіциту.

Перелік літератури

1. *Protopish I. G.* Formation of yield and grain quality of winter wheat depending on sowing time, precursors and varieties in the terms of right bank forest-steppes. Dissertation abstract of Candidate of agricultural Vinnytsia, 2016. [In Ukrainian].
2. *Sharuk Yu. A., Chebotar S. V.* Bioinformatic analysis of DREB genes of drought resistance of soft wheat *Triticum aestivum* L. International scientific internet conference «Actual problems of plant genetics, biotechnology and biochemistry». Abstracts of reports of the International Scientific Internet Conference. 19.10.2023. P. 39–40. Odesa. / *Шарук Ю. А., Чеботар С. В.* Біоінформаційний аналіз *DREB* генів посухостойкості м'якої пшениці *Triticum aestivum* L. Міжнародна наукова інтернет-конференція «Актуальні проблеми генетики, біотехнології та біохімії рослин». Тези доповідей Міжнародної наукової інтернет-конференції. 19.10.2023. Одеса. — С. 39–40.
3. *Åkerfelt M., Morimoto R. I., Sistonen L.* Heat shock factors: integrators of cell stress, development and lifespan. *Nature*

reviews molecular cell biology. 2010. Vol. 11, No. 8. P. 545–555. doi:10.1038/nrm2938.
4. *Akhtar M., Jaiswal A., Taj G., Jaiswal J. P., Qureshi M. I., Singh N. K.* DREB1/CBF transcription factors: their structure, function and role in abiotic stress tolerance in plants. *Journal of Genetics*. 2012. Vol. 91, no. 3. P. 385–395. doi: 10.1007/s12041-012-0201-3.
5. *Alonso J. M., Stepanova A. N., Leisse T. J., Kim C. J., Chen H., et all*. Genome-wide insertional mutagenesis of *Arabidopsis thaliana*. *Science*. 2003. Vol. 301, No. 5633. P. 653–657. doi:10.1126/science.1086391
6. *Ambawat S., Sharma P., Yadav NR., Yadav RC.* MYB transcription factor genes as regulators for plant responses: an overview. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2013. Vol. 19, No. 3. P. 307–321. doi:10.1007/s12298-013-0179-1
7. *Aukerman J., Sakai H.* Regulation of flowering time and floral organ identity by a microRNA and its APETALA2-like target genes. *The Plant cell*. 2003. Vol. 15, No. 11. P. 2730–2741. doi:10.1105/tpc.016238
8. *Baillo E., Kimotho R., Zhang Z.* Transcription factors associated with abiotic and biotic stress tolerance and their potential for crops improvement. *Genes*. 2019. Vol. 10, No. 10. P. 771. doi:10.3390/genes10100771
9. *Bavol A. V., Zinchemko M. O., Dubrovna O. V.* Molecular polymorphism of wheat cell lines resistant to metabolites produced by Gaeumannomyces graminis var. Tritici under the effect of osmotic stress. *Cytology and Genetics*. 2014. Vol. 48, No. 1. P. 49–54. doi:10.3103/s0095452714010022.
10. *Borrill P., Harrington S., Uauy C.* Genome-wide sequence and expression analysis of the NAC transcription factor family in polyploid wheat. *Genes|Genomes|Genetics*. 2017. Vol. 7, No. 9. P. 3019–3029. doi:10.1534/g3.117.043679.
11. *Campos F., Cuevas-Velazquez C., Fares MA., Reyes JL., Covarrubias AA.* Group 1 LEA proteins, an ancestral plant protein group, are also present in other eukaryotes, and in the archeae and bacteria domains. *Molecular Genetics and Genomics*. 2013. Vol. 288, No. 10. P. 503–517. doi:10.1007/s00438-013-0768-2.
12. *Chen X., Li C., Wang H., Guo Z.* WRKY transcription factors: evolution, binding, and action. *Phytopathology research*. 2019. Vol. 1, No. 1. doi:10.1186/s42483-019-0022-x
13. *Chevalier BS., Stoddard BL*. Homing endonucleases: structural and functional insight into the catalysts of intron/intein mobility. *Nucleic Acids Research*. 2001. Vol. 29, No. 18. P. 3757–3774. doi:10.1093/nar/29.18.3757.
14. *Dossa K., Wei X., Li D., Fonceka D., Zhang Y., Wang L., Yu J., Boshou L., Diouf D., Cissé N., Zhang X.* Insight into the AP2/ERF transcription factor superfamily in sesame and expression profiling of DREB subfamily under drought stress. *BMC Plant Biology*. 2016. Vol. 16, No. 1. doi:10.1186/s12870-016-0859-4
15. *Duval M., Hsieh T. F., Kim S. Y., Thomas T. L.* Molecular characterization of AtNAM: a member of the Arabidopsis NAC domain superfamily. *Plant Molecular Biology*. 2002. Vol. 50, No. 2. P. 237–248. doi:10.1023/a:1016028530943
16. *Egawa C., Kobayashi F., Ishibashi M., Nakamura T., Nakamura C., Takumi S.* Differential regulation of transcript accumulation and alternative splicing of a DREB2 homolog under abiotic stress conditions in common wheat. *Genes & Genetic Systems*. 2006. Vol. 81, No. 2. P. 77–91. doi:10.1266/ggs.81.77
17. *Elhiti M., Stasolla C.* Structure and function of homodomain-leucine zipper (HD-Zip) proteins. *Plant Signaling & Behavior*. 2009. Vol. 4, No. 2. P. 86–88. doi:10.4161/psb.4.2.7692
18. *Fujimoto S. Y., Ohta M., Usui A., Shinshi H., Ohme-Takagi M.* Arabidopsis ethylene-responsive element binding factors act as transcriptional activators or repressors of GCC box-mediated gene expression. *The Plant cell*. 2000. Vol. 12, No. 3. P. 393. doi:10.2307/3870944.
19. *Ganeshan S., Vitamvas P., Fowler D. B., Chibbar R. N.* Quantitative expression analysis of selected COR genes reveals their differential expression in leaf and crown tissues of wheat (*Triticum aestivum* L.) during an extended low temperature acclimation regimen. *Journal of Experimental Botany*. 2008. Vol. 59, No. 9. P. 2393–2402. doi:10.1093/jxb/ern112.
20. *Gatz C.* From pioneers to team players: TGA transcription factors provide a molecular link between different stress pathways. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 2013. Vol. 26, No. 2. P. 151–159. doi:10.1094/mpmi-04-12-0078-ia.
21. *Grunewald W., De Smet I., Lewis D. R., Löfke C., Jansen L., et al.* Transcription factor WRKY23 assists auxin distribution patterns during Arabidopsis root development through local control on flavonol biosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2012. Vol. 109, No. 5. P. 1554–1559. doi:10.1073/pnas.1121134109.
22. *Guérin C., Roche J., Allard V., Ravel C., Mouzeyar S., Bouzidi MF.* Genome-wide analysis, expansion and expression of the NAC family under drought and heat stresses in bread wheat (*T. aestivum* L.). *PLOS ONE*. 2019. Vol. 14, No. 3. P. E0213390. doi:10.1371/journal.pone.0213390.
23. *Guo B., Wei Y., Xu R., Lin S., Luan H., Lv C., Zhang X., Song X., Xu R.* Genome-wide analysis of APETALA2/Ethylene-Responsive Factor (AP2/ERF) gene family in barley (*Hordeum vulgare* L.). *PLOS ONE*. 2016. Vol. 11, No. 9. P. E0161322. doi:10.1371/journal.pone.0161322.
24. *Guo C., McDowell I.C., Nodzenski M., Scholtens D. M., Allen A. S., Lowe W. L., Reddy T. E.* Transversions have larger regulatory effects than transitions. *BMC Genomics*. 2017. Vol. 18, No. 1. doi:10.1186/s12864-017-3785-4.
25. *Guo Y., Gan S.* AtNAP, a NAC family transcription factor, has an important role in leaf senescence. *The Plant Journal*. 2006. Vol. 46, No. 4. P. 601–612. doi:10.1111/j.1365-313x.2006.02723.x.
26. *Hand SC., Menze MA., Toner M., Boswell L., Moore D.* LEA proteins during water stress: not just for plants anymore. *Annual Review of Physiology*. 2011. Vol. 73, No. 1. P. 115–134. doi:10.1146/annurev-physiol-012110-142203.
27. *Hao Y., Hao M., Cui Y., Kong L., Wang H.* Genome-wide survey of the dehydrin genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) and its relatives: identification, evolution and expression profiling under various abiotic stresses. *BMC Genomics*. 2022. Vol. 23, No. 1. doi:10.1186/s12864-022-08317-x.
28. *Hong-Bo S., Zong-Suo L., Ming-An S.* LEA proteins in higher plants: Structure, function, gene expression and regulation. Colloids and Surfaces B. *Biointerfaces*. 2005. Vol. 45, No. 3–4. P. 131–135. doi:10.1016/j.colsurfb.2005.07.017.
29. *Hrmova M., Hussain S.* Plant transcription factors involved in drought and associated stresses. *International Journal of Molecular Sciences*. 2021. Vol. 22, No. 11. P. 5662. doi:10.3390/ijms22115662.
30. *Hu Y. X., Wang Y. X., Liu XF., Li J. Y.* Arabidopsis RAV1 is down-regulated by brassinosteroid and may act as a negative regulator during plant development. *Cell Research*. 2004. Vol. 14, No. 1. P. 8–15. doi:10.1038/sj.cr.7290197.
31. *Jofuku K. D., Omidyar P. K., Gee Z., Okamuro J. K.* Control of seed mass and seed yield by the floral homeotic gene APETALA2. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2005. Vol. 102, no. 8. P. 3117–3122. doi:10.1073/pnas.0409893102.
32. *Jones J. D., Dangl J. L.* The plant immune system. *Nature*. 2006. Vol. 444, No. 7117. P. 323–329. doi:10.1038/nature05286.
33. *Kim SG., Kim SY., Park CM.* A membrane-associated NAC transcription factor regulates salt-responsive flowering via flowering locus T in Arabidopsis. *Planta*. 2007. Vol. 226, No. 3. P. 647–654. doi:10.1007/s00425-007-0513-3.

34. *Kim Y. S., Kim S. G., Park J. E., Park H. Y., Lim M. H., Chua N. H., Park C. M.* A membrane-bound NAC transcription factor regulates cell division in Arabidopsis. *The Plant Cell.* 2006. Vol. 18, No. 11. P. 3132–3144. doi:10.1105/tpc.106.043018.
35. *Ko J. H., Yang S. H., Park A. H., Lerouxel O., Han K. H.* ANAC012, a member of the plant-specific NAC transcription factor family, negatively regulates xylary fiber development in Arabidopsis thaliana. *The Plant Journal*. 2007. Vol. 50, No. 6. P. 1035–1048. doi:10.1111/j.1365-313x.2007.03109.x.
36. *Lee S. J., Kang J. Y., Park H. J., Kim M. D., Bae M. S., Choi H. I., Kim S. Y.* DREB2C interacts with ABF2, a bZIP protein regulating abscisic acid-responsive gene expression, and its overexpression affects abscisic acid sensitivity. *Plant Physiology*. 2010. Vol. 153, No. 2. P. 716–727. doi:10.1104/pp.110.154617.
37. *Li H., Wang Y., Wu M., Li L., Li C., Han Z., Yuan J., Chen C., Song W., Wang C.* Genome-wide identification of AP2/ERF transcription factors in cauliflower and expression profiling of the ERF family under salt and drought stresses. *Frontiers in Plant Science*. 2017. Vol. 8. doi:10.3389/fpls.2017.00946.
38. *Li P., Yang H., Wang L., Liu H., Huo H., Zhang C., Liu A., Zhu A., Hu J., Lin Y., Liu L.* Physiological and transcriptome analyses reveal short-term responses and formation of memory under drought stress in rice. *Frontiers in Genetics*. 2019. Vol. 10. doi:10.3389/fgene.2019.00055.
39. *Li X., Gao S., Tang Y., Li L., Zhang F., Feng B., Fang Z., Ma L., Zhao C.* Genome-wide identification and evolutionary analyses of bZIP transcription factors in wheat and its relatives and expression profiles of anther development related TabZIP genes. *BMC Genomics*. 2015. Vol. 16, No. 1. doi:10.1186/s12864-015-2196-7.
40. *Liu H., Xing M., Yang W., Mu X., Wang X., Lu F., Wang Y.* Genome-wide identification of and functional insights into the late embryogenesis abundant (LEA) gene family in bread wheat (*Triticum aestivum*). Scientific Reports. 2019. Vol. 9, No. 1. doi: 10.1038/s41598-019-49759-w.
41. *Liu M., Wang Z., Xiao HM., Yang Y.* Characterization of TaDREB1 in wheat genotypes with different seed germination under osmotic stress. *Hereditas*. 2018. Vol. 155, No. 1. doi:10.1186/s41065-018-0064-6.
42. *Liu Q., Kasuga M., Sakuma Y., Abe H., Miura S., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K.* 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*. *The Plant Cell*. 1998. Vol. 10, No. 8. P. 1391. doi:10.2307/3870648.
43. *Lv S., Guo H., Zhang M., Wang Q., Zhang H., Ji W.* Large-scale cloning and comparative analysis of TaNAC genes in response to stripe rust and powdery mildew in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genes*. 2020. Vol. 11, No. 9. P. 1073. doi:10.3390/genes11091073.
44. *Ma J., Tang X., Sun B., Wei J., Ma L., Yuan M., Zhang D., Shao Y., Li C., Chen K., Jiang L.* A NAC transcription factor, TaNAC5D-2, acts as a positive regulator of drought tolerance through regulating water loss in wheat (*Triticum aestivum* L.). Environmental and Experimental Botany. 2022. Vol. 196. P. 104805. doi:10.1016/j.envexpbot.2022.104805.
45. *Ma Z., Hu L., Jiang W.* Understanding AP2/ERF transcription factor responses and tolerance to various abiotic stresses in plants: a comprehensive review. *International Journal of Molecular Sciences*. 2024. Vol. 25, No. 2. P. 893. do:10.3390/ijms25020893.
46. *Magnani E., Sjölander K., Hake S.* From endonucleases to transcription factors: evolution of the AP2 DNA binding domain in plants. *The Plant Cell*. 2004. Vol. 16, No. 9. P. 2265–2277. doi:10.1105/tpc.104.023135.
47. *Pont C., Murat F., Guizard S., Flores R., Foucrier S., Bidet Y., Quraishi U.M., Alaux M., Doležel J., Fahima T., Budak H., Keller B., Salvi S., Maccaferri M., Steinbach D., Feuillet C., Quesneville H., Salse J.* Wheat syntenome unveils new evidences of contrasted evolutionary plasticity between paleo- and neoduplicated subgenomes. *The Plant Journal*. 2013. Vol. 76, No. 6. P. 1030–1044. doi:10.1111/tpj.12366.
48. *Riaz M., Lu J., Shah L., Yang L., Chen C., Mei X., Xue L., Manzoor M., Abdullah M., Rehman S., Si H., Ma C.* Expansion and molecular characterization of AP2/ERF gene family in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Frontiers in Genetics*. 2021. Vol. 12. doi:10.3389/fgene.2021.632155.
49. *Sazegari S., Niaz A.* Isolation and molecular characterization of wheat (*Triticum aestivum*) dehydration responsive element binding factor (DREB) isoforms. Australian Journal of Crop Science. 2012. Vol. 6, No. 6. P. 1037–1044. doi:10.3316/informit.734240474168720.
50. *Seo E., Choi D.* Functional studies of transcription factors involved in plant defenses in the genomics era. *Briefings in Functional Genomics*. 2015. Vol. 14, No. 4. P. 260–267. doi:10.1093/bfgp/elv011.
51. *Shao H., Wang H., Tang X.* NAC transcription factors in plant multiple abiotic stress responses: progress and prospects. *Frontiers in Plant Science.* 2015. Vol. 6. doi:10.3389/fpls.2015.00902.
52. *Singh D., Laxmi A.* Transcriptional regulation of drought response: a tortuous network of transcriptional factors. *Frontiers in Plant Science*. 2015. Vol. 6. doi:10.3389/fpls.2015.00895.
53. *Sornaraj P., Luang S., Lopato S., Hrmova M.* Basic leucine zipper (bZIP) transcription factors involved in abiotic stresses: a molecular model of a wheat bZIP factor and implications of its structure in function. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) — General Subjects*. 2016. Vol. 1860, No. 1. P. 46–56. doi:10.1016/j.bbagen.2015.10.014.
54. *Sperotto R. A., Ricachenevsky F. K., Duarte G. L., Boff T., Lopes K. L., Sperb E. R., Grusak M. A., Fett J. P.* Identification of up-regulated genes in flag leaves during rice grain filling and characterization of OsNAC5, a new ABA-dependent transcription factor. *Planta*. 2009. Vol. 230, No. 5. P. 985–1002. doi:10.1007/s00425-009-1000-9.
55. *Strandberg A. K., Salter L. A.* A comparison of methods for estimating the transition:transversion ratio from DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2004. Vol. 32, No. 2. P. 495–503. doi:10.1016/j.ympev.2004.01.013.
56. *Sukumaran S., Lethin J., Liu X., Pelc J., Zeng P., Hassan S., Aronsson H.* Genome-wide analysis of MYB transcription factors in the wheat genome and their roles in salt stress response. *Cells*. 2023. Vol. 12, No. 10. P. 1431. doi:10.3390/cells12101431.
57. *Tolosa L., Zhang Z.* The role of major transcription factors in solanaceous food crops under different stress conditions: current and future perspectives. *Plants*. 2020. Vol. 9, No. 1. P. 56. doi:10.3390/plants9010056.
58. *Trono D., Pecchioni N.* Candidate genes associated with abiotic stress response in plants as tools to engineer tolerance to drought, salinity, and extreme temperatures in wheat: An overview. *Plants*. 2022. Vol. 11, No. 23. P. 3358. doi:10.3390/plants11233358.
59. *Wang H., Avci U., Nakashima J., Hahn M.G., Chen F., Dixon R.A.* Mutation of WRKY transcription factors initiates pith secondary wall formation and increases stem biomass in dicotyledonous plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 2010. Vol. 107, No. 51. P. 22338–22343. doi:10.1073/pnas.1016436107.
60. *Wang H., Zhu Y., Yuan P., Song S., Dong T., Chen P., Duan Z., Jiang L., Lu L., Duan H.* Response of wheat DREB transcription factor to osmotic stress based on DNA

methylation. *International Journal of Molecular Sciences*. 2021. Vol. 22, No. 14. P. 7670. doi:10.3390/ijms22147670.

61. *Wang J., Zhou J., Zhang B., Vanitha J., Ramachandran S., Jiang S.* Genome-wide expansion and expression divergence of the basic leucine zipper transcription factors in higher plants with an emphasis on sorghum. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2011. Vol. 53, No. 3. P. 212–231. doi:10.1111/j.1744-7909.2010.01017.x .
62. *Wang L., Xiang L., Hong J., Xie Z., Li B.* Genome-wide analysis of bHLH transcription factor family reveals their involvement in biotic and abiotic stress responses in wheat (*Triticum aestivum* L.). 3 *Biotech*. 2019. Vol. 9, No. 6. doi:10.1007/s13205-019-1742-4.
63. *Wang Y., Xu H., Zhu H., Tao Y., Zhang G., Zhang L., Zhang C., Zhang Z., Ma Z.* Classification and expression diversification of wheat dehydrin genes. *Plant Science*. 2014. Vol. 214. P. 113–120. doi:10.1016/j.plantsci.2013.10.005.
64. *Wang Z., Smith C. E., Atchley W. R.* Application of complex demodulation on bZIP and bHLH-PAS protein domains. *Mathematical Biosciences*. 2007. Vol. 207, No. 2. P. 204–218. doi:10.1016/j.mbs.2007.01.004.
65. *Wei B., Jing R., Wang C., Chen J., Mao X., Chang X., Jia J. Dreb1* genes in wheat (*Triticum aestivum* L.): development of functional markers and gene mapping based on SNPs. *Molecular Breeding*. 2009. Vol. 23, No. 1. P. 13–22. doi:10.1007/s11032-008-9209-z.
66. *Xu Y., Sun F.Y., Ji C., Hu Q.W., Wang C.Y., Wu D. X., Sun G.* Nucleotide diversity patterns at the DREB1 transcriptional factor gene in the genome donor species of wheat (*Triticum aestivum* L.). *PLOS ONE*. 2019. Vol. 14, No. 5. P. E0217081. doi:10.1371/journal.pone.0217081.
67. *Xue G.-P., Drenth J.* TaHsfA6f is a transcriptional activator that regulates a suite of heat stress protection genes in wheat (*Triticum aestivum* L.) including previously unknown Hsf targets. *Journal of Experimental Botany*. 2014. Vol. 66, No. 3. P. 1025–1039. doi:10.1093/jxb/eru462.
68. *Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K.* A novel cis-acting element in an Arabidopsis gene is involved in responsiveness to drought, low-temperature, or high-salt stress. *The Plant Cell*. 1994. Vol. 6, No. 2. P. 251. doi:10.2307/3869643.
69. *Yue H., Shu D., Wang M., Xing G., Zhan H., Du X., Song W., Nie X.* Genome-Wide Identification and Expression Analysis of the HD-Zip Gene Family in Wheat (*Triticum aestivum* L.) Genes. 2018. Vol. 9, no. 2. P. 70. doi:10.3390/genes9020070.
70. *Zhang Q., Geng J., Du Y., Zhao Z., Zhang W., Fang Q., Yin Z., Li J., Yuan X., Fan Y., Cheng X., Du J.* Heat shock transcription factor (Hsf) gene family in common bean (*Phaseolus vulgaris*): genome-wide identification, phylogeny, evolutionary expansion and expression analyses at the sprout stage under abiotic stress. *BMC Plant Biology*. 2022. Vol. 22, no. 1. doi:10.1186/s12870-021-03417-4.
71. *Zuo Z.-F., Lee H.Y., Kang H.G.* Basic helix-loop-helix transcription factors: regulators for plant growth development and abiotic stress responses. *International Journal of Molecular Sciences*. 2023. Vol. 24, No. 2. P. 1419. doi:10.3390/ijms24021419.

GENES DETERMINING DROUGHT RESISTANCE OF COMMON WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

J. A. Sharuk[1], S. V. Chebotar[1,2]

[1] Odesa I. I. Mechnikov National University
Ukraine, 65082, Odesa, str. Vsevoloda Zmiienka, 2

[2] Plant Breeding and Genetics Institute — National Center of Seed and Cultivar Investigations
Ukraine, 65036, Odesa, Ovidiopolska dor., 3
e-mail: s.v.chebotar@onu.edu.ua.

The purpose of the work is to elucidate the molecular mechanisms of plant resistance to abiotic stress and the role of specific genes involved in determining drought resistance in plants, particularly bread wheat. The resistance of plants to abiotic and biotic environmental factors is associated with the activation of a complex phosphorylation / dephosphorylation cascade mediated by protein kinases and phosphatases. The result of this signaling cascade is the activation/repression of transcription factors that are able to regulate the expression of certain genes directly related to plant adaptation to abiotic stress. Transcription factors can be classified into 60 families based on similarities in the primary and / or three-dimensional structure of DNA binding domains, oligomerization patterns, and post-translational modifications, but the most studied to date are 8: AP2/ERF, MYB, bHLH, NAC, WRKY, bZIP, HSF and HDZip. This paper discusses the peculiarities of plant responses, particularly of bread wheat, to abiotic stress caused by drought. It separately discusses the regulation of transcription factor activity during abiotic stress, within the framework of the complex plant response to osmotic stress, which is shaped by multiple pathways. The combination of these pathways ensures the temporal and spatial patterns of gene expression, which play a significant role in the immediate adaptation of bread wheat to water deficit.

Keywords: common wheat, drought resistance, genes, transcription factors.