ТРУДЫ САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО
ИНСТИТУТА ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА

www.journal.spb-niilh.ru
ISSN 2079-6080

DOI 10.21178/2079-6080.2024.3.15
УДК 577.218+630*165.3

# Изучение экспрессии генов тополя, ассоциированных с устойчивостью к солевому стрессу

© Е.Ю. Аминева, А.М. Кондратьева, С.Г. Ржевский

**Studying the expression of poplar genes associated with salt stress resistance**

**E.Yu. Amineva, A.M. Kondratyeva, S.G. Rzhevsky** (All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology)

The expression of 22 poplar genes and transcription factors *(CBL1, CBL2, CBL5, CBL9, ABAH, NAC034, NAC036, PR1, PR10, P5CS, POD15, DREB1, DREB2, ICDH, ADC, COR, CPK10, DSC1, LEA, SOD, P5CR, RGA1) in vitro* culture was carried out. The leaves of experimental and control microplants of white poplar *Populus alba* L. and hybrid of white poplar and aspen *P. alba* L. × *P. tremula* L. were used in the study. Within three weeks plants were transplanted four times in vitro culture on a selective nutrient medium ½WPM with the addition of 1 % NaCl. Growth on selective medium alternated with periods of stay on non-selective medium ½WPM for three weeks. Control plants were cultivated on ½WPM medium without salt addition. When transplanted to a selective nutrient medium, a pronounced stress response was recorded in the form of increased expression and a high level of transcripts for the genes *CBL, ABAH, NAC034, NAC036, PR1, PR10, P5CS, POD, DREB2, ADC, COR, CPK10, DSC1, LEA, SOD,* while in previous years a decrease in the expression level was recorded for a number of genes. Despite the lower level of expression of some genes in the experimental samples, when exposed to salt stress, a significant increase in the level of expression was noted, which indicates the relative resistance of poplar clones to the stress factor. All analyzed genes showed the possibility of their use as markers of salt stress.

**Key words:** *Populus*, salinity, drought, stress factors, *in vitro*

**Изучение экспрессии генов тополя, ассоциированных с устойчивостью к солевому стрессу**

**Е.Ю. Аминева, А.М. Кондратьева, С.Г. Ржевский**

Проведено изучение экспрессии 22 генов и факторов транскрипции *(CBL1, CBL2, CBL5, CBL9, ABAH, NAC034, NAC036, PR1, PR10, P5CS, POD15, DREB1, DREB2, ICDH, ADC, COR, CPK10, DSC1, LEA, SOD, P5CR, RGA1)* тополя в культуре *in vitro*. В исследовании использовали листья опытных и контрольных микрорастений тополя белого *Populus alba* L. и гибрида тополя белого и осины *P. alba* L. × *P. tremula* L. Опытные образцы подвергались солевому стрессу: микрорастения в течение трех недель четырехкратно пересаживались в культуре *in vitro* на селективную питательную среду ½WPM с добавлением 1 % NaCl. Выдерживание на селективной среде чередовалось с двухнедельными периодами культивирования на питательной среде ½WPM. Микрорастения, выбранные в качестве контроля, выращивались на бессолевой среде ½WPM. При пересадке на селективную питательную среду зафиксирован выраженный стрессовый ответ в виде увеличения экспрессии и высокий уровень транскриптов для генов *CBL, ABAH, NAC034, NAC036, PR1, PR10, P5CS, POD, DREB2, ADC, COR, CPK10, DSC1, LEA, SOD,* в то время как в предыдущие годы регистрировалось снижение уровня экспрессии для ряда генов. Несмотря на более низкий уровень экспрессии некоторых генов в опытных образцах, при воздействии солевого стресса отмечено значительное повышение уровня экспрессии, которое свидетельствует об относительной устойчивости клонов тополя к стрессовому фактору. Все проанализированные

**Ключевые слова**: *Populus*, засоление, засуха, стрессовые факторы, *in vitro*

Аминева Елена Юрьевна – научный сотрудник отдела лесной генетики и биотехнологии, канд. с.-х. наук
E-mail: elena.pardaeva@mail.ru

Кондратьева Анна Михайловна – старший научный сотрудник отдела лесной генетики и биотехнологии, канд. биол. наук
E-mail: kondratyeva_anya@mail.ru

Ржевский Станислав Геннадьевич – младший научный сотрудник отдела лесной генетики и биотехнологии
E-mail: slavaosin@yandex.ru

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии»
394087, г. Воронеж, ул. Ломоносова, 105
Телефон: +7 (473) 253-71-89
E-mail: ilgis@lesgen.vrn.ru

**Введение**

Аридизация климата считается одной из основных проблем в настоящее время, приводя к засухам, засолению почв, снижению их биологической продуктивности и плодородия. Засоленные почвы охватывают более 3% территории Российской Федерации [3] и 20–50% от площади территорий, отведенных под сельское хозяйство в отдельных субъектах [6]. Повышенное содержание солей является показателем неблагополучного состояния почвы, так как снижение плодородия отрицательно сказывается на онтогенезе растений за счет внутриклеточных изменений [5].

Степень влияния факторов среды на растения зависит от их особенностей. Изменения экологических факторов в пределах естественного ареала носят сезонный характер и постоянны из года в год. Сильные колебания абиотических факторов в отдельные годы запускают процессы повышения адаптационных возможностей растений, в результате чего повышается их резистентность [9]. Уровень действия стрессовой температуры, недостатка влаги, засоления и инфекций варьирует по длительности и силе. Резистентность особи к действию определенного фактора не делает его невосприимчивым к какому-либо другому фактору среды. Следует отметить, что некоторые растения могут быть резистентны одновременно к ряду различных абиотических факторов. Механизм устойчивости организмов к стрессу на молекулярном уровне охватывает восприятие стресса, передачу сигнала клеточным компонентам, генную экспрессию и изменения метаболизма, обеспечивающие стрессоустойчивость [9, 11], которая в свою очередь контролируется на транскрипционном уровне регуляторной сетью генов [10].

Было установлено, что с реакцией на стрессовое воздействие связано изменение генов таких семейств, как *DREB, NAC, CBL* и многих других. Функция белковых транскрипционных факторов из семейства *DREB*, которые управляются генами *DREB1*, *DREB2* и так далее, заключается в защите растений от влияния стрессовых факторов [12]. В литературе отмечен существенный подъем уровня экспрессии генов семейства *NAC*, регулирующих онтогенез при помощи синтеза факторов транскрипции в ответ на действие факторов среды у араидопсиса в условиях солевого стресса [15]. Белки семейства *CBL* (кальциневрин-подобный белок) при воздействии стрессового фактора модифицируют плазматические мембраны, способствуя посредством специфического взаимодействия с кальцием регулированию функций протеинкиназ. Синтез этих белков регулирует комплекс генов, в том числе *CBL1, CBL2, CBL5, CBL9* [13]. Гены *PR-1* и *PR-10* зарекомендовали себя в качестве маркеров биотического стресса. В ответ на поражение, вызываемое возбудителем болезни, в растительном организме индуцируются различные факторы, которые именуются «белками, связанными с патогенезом» (pathogenesis-related proteins – PRs), данные гены управляют их синтезом [13].

**Объекты и методы исследования**

В исследовании были задействованы клоны Е, Тг (*Populus alb*a L.) и клон 1/03 (*P. alba* L. × *P. tremula* L.). Для изучения экспрессии генов использовали листья верхнего яруса кроны растений *in vitro*. Опытные образцы микрорастений четырежды подвергали солевому стрессу (в течение трех недель в каждом опыте) в культуре *in vitro* (среда WPM с 1% NaCl), чередуя их с пересадкой на неселективную среду ½WPM в течение трех недель. Контроль выдерживали при ½WPM. Объекты изучения были перенесены на селективную питательную среду ½WPM с добавлением 1% NaCl. Через одну неделю проводили с ними исследования [4]. Выделение РНК осуществлялось по ранее отработанному протоколу [4]. Нуклеотидные последовательности задействованных в анализе праймеров подбирались к *P. trichocarpa* (табл. 1), ген 18S тополя использовался в качестве референса [1, 4, 7, 8].

Таблица 1

Последовательности нуклеотидов праймеров
к генам стресса тополя [1, 4, 7, 8]

| № | Ген | Последовательность праймеров (прямой и обратный, 5' – 3') |
|---|---|---|
| 1 | *ABAH* | CATGCATGAGAAGCACGAGT<br>GGTGGTGCTTCTTTCCGTTA |
| 2 | *ADC* | CGGGTTAACTACGACCCAGA<br>CTTGCATACGAGCACCAAGA |
| 3 | *CBL1* | GTTCCGTGGTTGATGATGGG<br>CGCTCAATGAATCCCGTGTT |
| 4 | *CBL2* | TGTGGGATTGGCTAGCAGAA<br>ATCATCAATCACGGCACTGC |
| 5 | *CBL5* | TCTCCCCTCTCTGACGCTAA<br>TCTGCTAGCCAATCCCACAA |
| 6 | *CBL9* | TCTCTCCCATTCTCCGAACG<br>AACAGGGTCCTCATGTCCAG |
| 7 | *COR47* | ACACCAACGGTCGCAACA<br>TCCACGATCCGTAACCTCTGT |
| 8 | *CPK10* | GCACTCTCCTACACCCACAT<br>TTCGACTCGGTGGCTTTAGT |
| 9 | *DREB1* | TTGAGGGGTAGGTCTGCTTG<br>CCTCATCTCCCGTCCTCATC |
| 10 | *DREB2* | TGTATGCTCGTATGCTCGT<br>TCCTCATACACGCAGACCTC |
| 11 | *DSC1* | ACGATGGGCTTGAAAGAGGA<br>AACATCAGACGGGTCCACAT |
| 12 | *ICDH* | ACTCGGCATTACAGGGTTCA<br>GACTCCACAGCTCCGATACA |
| 13 | *LEA* | CGCTTCTCTTGCTGATGGTC<br>AGCAGGCCTGTAATACCCAG |
| 14 | *NAC034* | GTGTATTTCGACACGTCAGATTCT<br>ATACATGAACATGTCCTGAAGCG |
| 15 | *NAC036* | AGCAAATCTGGGTTCAGGGAGC<br>GAGTTCCCCGTCCTCCCTGTT |
| 16 | *POD15* | ATTGTGCGAGGTGTAGTGGA<br>GAGACGATGCCAGGACAAAC |
| 17 | *PR-1* | TTATGGCGAGAACCTTGCAT<br>CATTGCTGCACCTTGCTTTA |
| 18 | *PR-10* | GAAGCCAATGTTTGGAAGGA<br>TGGATTGGCCAAGAAGTAGG |
| 19 | *P5CR* | TTTCAATTGCGGCTGGAACA<br>CTTGCCAACCGATCCAAACA |
| 20 | *P5CS* | TCTATGGCCTGCACTGTTGA<br>TGCTTATTCCGACCTCTGCA |
| 21 | *RGA1* | GGAAACTTGGAAGCTTGCCA<br>AATCCTCAAGTGCCGTCAGA |
| 22 | *SOD* | CGTCATGCTGGAGATTTGGG<br>TGCATTCCCAGTTGTCTTGC |

**Результаты и их обсуждение**

Проведенное изучение экспрессии рассматриваемых генов в образцах тополя, подвергшихся солевому стрессу, выявило некоторые изменения в реакциях по сравнению с предыдущими исследованиями (рис. 1, 2, табл. 2) [4, 7, 8]. При пересадке на селективную среду отмечено увеличение экспрессии большого количества изучаемых генов, тогда как в предыдущие годы регистрировалось снижение уровня экспрессии. Несмотря на более низкий уровень экспрессии некоторых генов в экспериментальных образцах, при воздействии солевого стресса отмечено значительное повышение данного уровня.

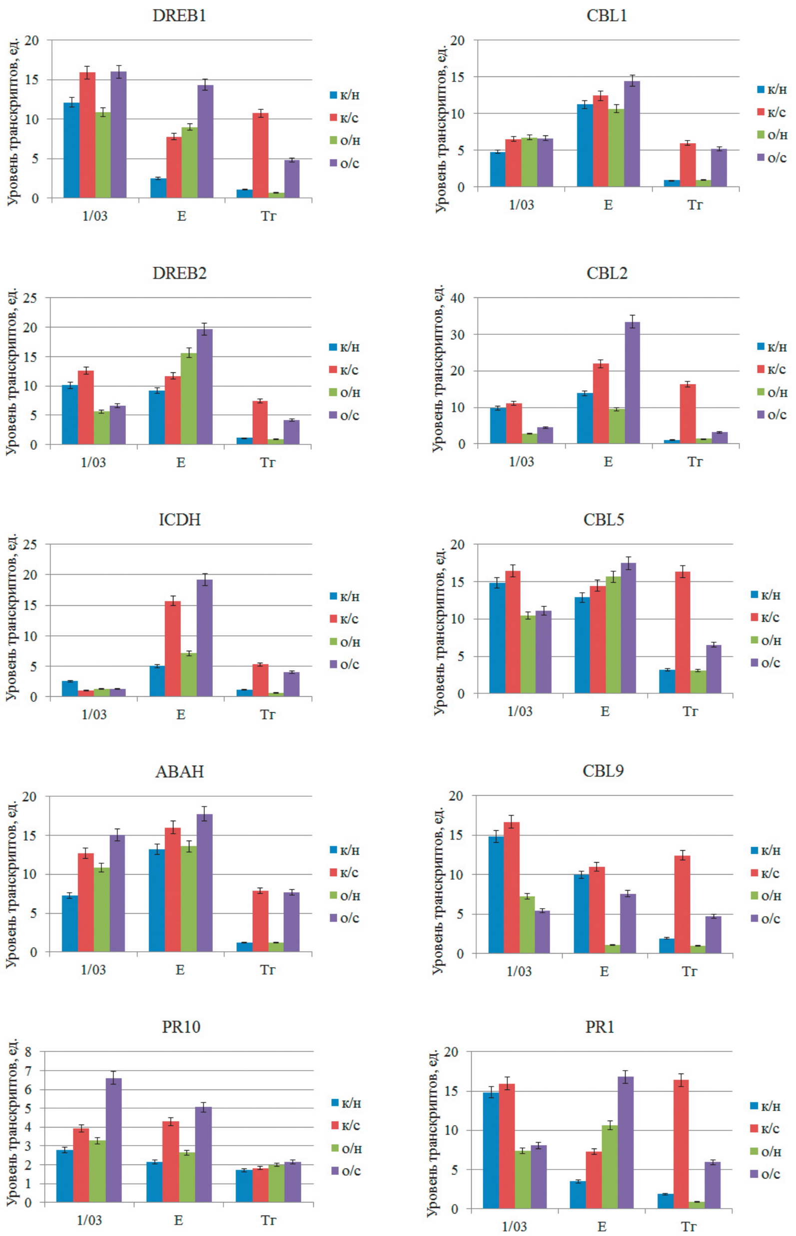


Рис. 1. Динамика экспрессии генов стресса образцов 1/03, E и Tr в культуре *in vitro:*
к/н – контрольное растение на среде ½WPM; к/с – контрольное растение на селективной питательной среде (½WPM + 1% NaCl); о/н – опытное растение на среде ½WPM; о/с – опытное растение на селективной питательной среде (½WPM + 1% NaCl)

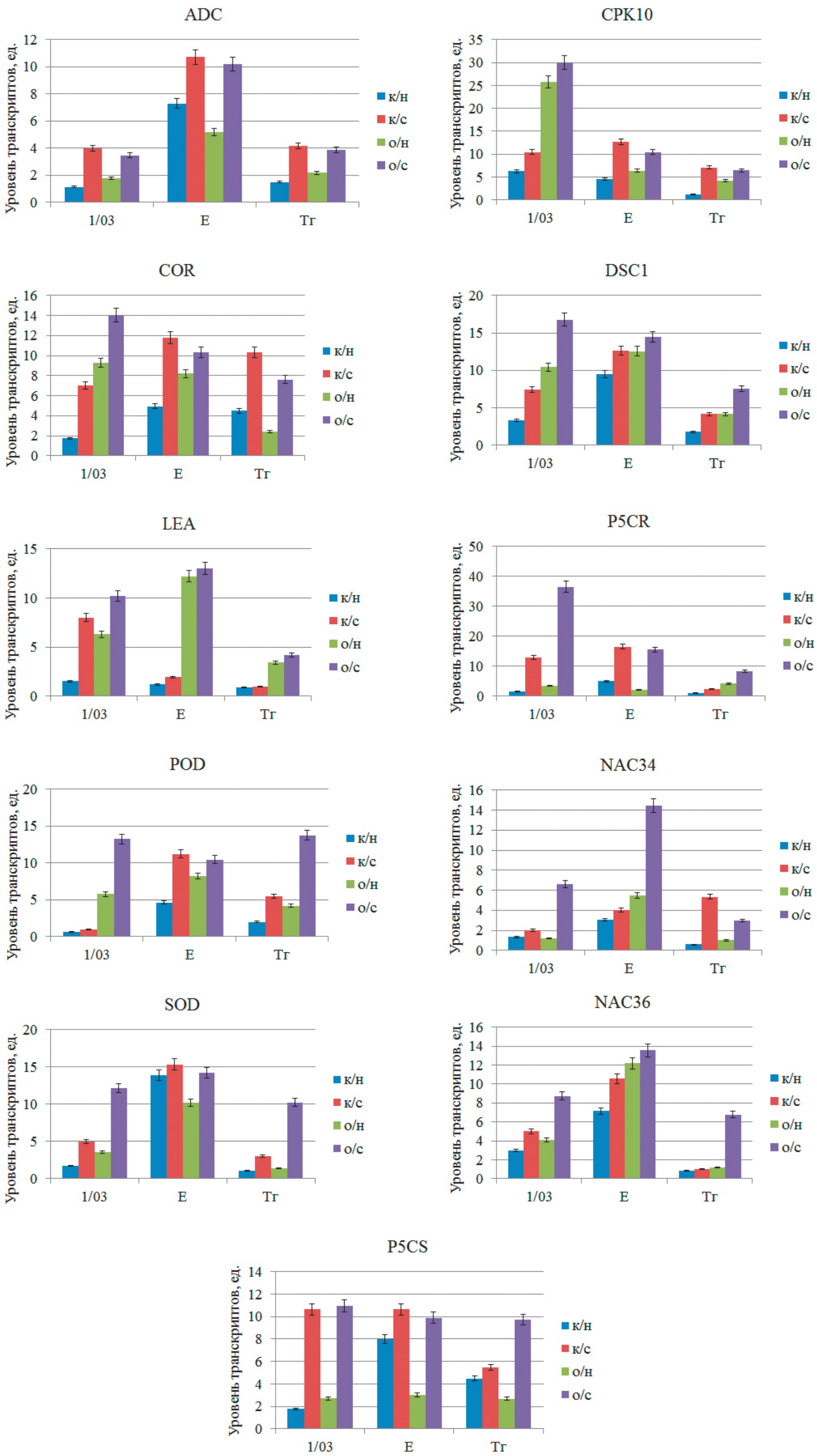


Рис. 2. Динамика экспрессии генов стресса образцов 1/03, Е и Tr в культуре *in vitro:*
к/н – контрольное растение на среде ½WPM; к/с – контрольное растение на селективной питательной среде (½WPM + 1% NaCl); о/н – опытное растение на среде ½WPM; о/с – опытное растение на селективной питательной среде (½WPM + 1% NaCl)

Таблица 2

Изменение экспрессии генов стрессоустойчивости (в относительных единицах) при пересадке опытных и контрольных образцов тополя на селективную среду

| Гены | Образцы | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1—03 | | E | | Tr | |
| | Контроль | Опыт | Контроль | Опыт | Контроль | Опыт |
| *CBL1* | 1,4 | 1,0 | 1,1 | 1,4 | 6,6 | 5,2 |
| *CBL2* | 1,1 | 1,6 | 1,6 | 3,5 | 15,6 | 2,2 |
| *CBL5* | 1,1 | 1,1 | 1,1 | 15,6 | 5,2 | 2,1 |
| *CBL9* | 1,1 | 0,7 | 1,1 | 7,1 | 6,5 | 4,8 |
| *ABAH* | 1,7 | 1,4 | 1,2 | 1,3 | 6,3 | 6,3 |
| *NAC034* | 1,5 | 5,6 | 1,3 | 2,6 | 9,0 | 3,0 |
| *NAC036* | 1,7 | 2,1 | 1,5 | 1,1 | 1,2 | 5,7 |
| *PR1* | 1,1 | 1,1 | 2,1 | 1,6 | 8,7 | 6,8 |
| *PR10* | 1,4 | 2,0 | 2,0 | 1,9 | 1,1 | 1,1 |
| *P5CS* | 6,1 | 4,0 | 1,3 | 3,3 | 1,2 | 3,6 |
| *POD15* | 1,5 | 2,3 | 2,4 | 1,3 | 2,8 | 3,3 |
| *DREB1* | 1,3 | 1,5 | 3,1 | 1,6 | 9,5 | 6,8 |
| *DREB2* | 1,2 | 1,2 | 1,3 | 1,3 | 6,6 | 4,8 |
| *ICDH* | 0,4 | 1,0 | 3,1 | 2,7 | 4,7 | 6,5 |
| *ADC* | 3,5 | 2,0 | 1,5 | 2,0 | 2,8 | 1,8 |
| *COR* | 4,0 | 1,5 | 2,4 | 1,3 | 2,3 | 3,1 |
| *CPK10* | 1,7 | 1,2 | 2,8 | 1,6 | 6,1 | 1,5 |
| *DSC1* | 2,2 | 1,6 | 1,3 | 1,2 | 2,4 | 1,8 |
| *LEA* | 5,3 | 1,6 | 1,6 | 1,1 | 1,1 | 1,2 |
| *SOD* | 2,9 | 3,4 | 1,1 | 1,4 | 2,8 | 7,5 |
| *P5CR* | 8,5 | 10,4 | 3,3 | 7,6 | 2,4 | 2,0 |
| *RGA1* | 6,9 | 1,4 | 1,5 | 1,6 | 1,5 | 1,1 |

Уровень экспрессии клона 1/03 опытных и контрольных образцов, так же, как и в опытах предыдущих лет, характеризуется небольшим повышением и достаточно высоким уровнем транскриптов для генов *CBL, ABAH, PR, POD, NAC036, DREB, CPK10, DSC1* при пересадке на селективную питательную среду. Вероятно, ответ на фактор стрессового воздействия у клона 1/03 (на уровне регуляции метаболизма ключевых ферментов клеточного цикла) начинается раньше, чем в других исследованных образцах, что подтверждает высокий уровень транскриптов. Значительное увеличение экспрессии генов *SOD, NAC034, P5CS* и *P5CR* у 1—03 при воздействии засоления указывает на возможность использования этих генов в качестве маркеров солевого стресса.

При анализе ответов образца E на солевой стресс ранее отмечались сильные колебания (повышение и снижение) уровня экспрессии изучаемых генов. На данном этапе зафиксирован незначительный подъем уровня экспрессии генов *CBL, ABAH, NAC034, NAC036, PR1, PR10, P5CS, POD, DREB2, ADC, COR, CPK10, DSC1, LEA, SOD* после пересадки контрольного образца на селективную питательную среду, что, вероятно, свидетельствует об адаптации к стрессовому фактору и более раннему ответу на него. Трансплантация образца E, ранее подвергшегося солевому стрессу, вызывала достоверное повышение уровня экспрессии генов *P5CR, CBL5* и *CBL9*.

Образец Tr характеризуется высоким

подъемом уровня экспрессии при воздействии солевого стресса на контрольные образцы: экспрессия гена Тг опытного образца, ранее подвергнутого засолению, увеличилась до 7,5. При этом уровень транскриптов в образце Тг – самый низкий среди исследованных образцов.

**Выводы**

В целом, основываясь на результатах трехлетних наблюдений уровня экспрессии генов микроклонов тополя, подвергнутых воздействию засоления в культуре *in vitro*, можно сделать вывод об относительной адаптации опытных образцов на основании значительного повышения уровня транскриптов после неоднократного солевого воздействия (по сравнению с результатами 2021 года [7]) и более раннем ответе на солевой стресс, заключающемся в незначительных колебаниях уровня экспрессии на этапе измерения. Все проанализированные гены показали возможность их использования в качестве маркеров солевого стресса.

*Исследование выполнено в рамках работы государственного задания № 5-В23 «Разработка технологии выращивания посадочного материала лиственных древесных растений с улучшенными наследственными свойствами для создания лесных культур целевого назначения».*

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Гродецкая, Т.А. Анализ экспрессии генов стрессоустойчивости в условиях воздействия засухи на растения березы в Центрально-Черноземном регионе / Т.А. Гродецкая, П.М. Евлаков, И.Ю. Исаков // Лесотехнический журнал. – 2020. – Т. 10, № 2 (38). – С. 23–34. – DOI: 10.34220/issn.2222-7962/2020.2/3.
2. Гродецкая, Т.А. Экспрессия генов устойчивости к засухе у различных генотипов тополя / Т.А. Гродецкая, П.М. Евлаков, О.А. Федорова // Лесные экосистемы как глобальный ресурс биосферы: вызовы, угрозы, решения в контексте изменения климата : Материалы Международного лесного форума. – Воронеж, 2022. – С. 150–164.
3. Иванищев, В.В. Засоление почвы и его влияние на растения / В.В. Иванищев, Т.Н. Евграшкина, О.И. Бойкова, Н.Н. Жуков // Известия Тульского государственного университета. Науки о Земле. – 2020. – № 3. – С. 28–42.
4. Кондратьева, А.М. Динамика экспрессии генов факторов транскрипции DREB клонов тополя и березы *in vitro* / А.М. Кондратьева, Е.Ю. Аминева, Т.М. Табацкая, О.С. Машкина, Т.П. Федулова // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2022. – № 144. – С. 88–94.
5. Панкова, Е.И. Засоленные почвы России / Е.И. Панкова, Л.А. Воробьева, И.М. Гаджиев [и др.], – М. : Академкнига, 2006. – 857 с.
6. Панкова, Е.И. О проблеме оценки засоленности почв и методике крупномасштабного цифрового картографирования засоленных почв / Е.И. Панкова, М.В. Конюшкова, И.Н. Горохова // Экосистемы: Экология и динамика. – 2017. – Т. 1 (1). – С. 26–54.
7. Ржевский, С.Г. Влияние солевого стресса в культуре *in vitro* на экспрессию генов ABAH, CYT-ICDH, P5CS, DREB2, DREB1, NAC034 тополя / С.Г. Ржевский, Т.А. Гродецкая, Е.Ю. Аминева [и др.] // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия. Биология. Фармация. – 2022. – № 1. – С. 28–37.
8. Ржевский, С.Г. Идентификация и исследование экспрессии генов стрессоустойчивости у тополей / С.Г. Ржевский, Т.А. Гродецкая, Т.П. Федулова, П.М. Евлаков // Лесотехнический журнал. – 2018. – Т. 8, № 4 (32). – С. 29–37. – DOI: 10.12737/article_5c1a3210046e86.17339317.
9. Чудинова, Л.А. Физиология устойчивости растений : учеб. пособие к спецкурсу / Л.А. Чудинова, Н.В. Орлова. – Пермь : Пермский ун-т, 2006. – 124 с.
10. Chen, W.J. Networks of transcription factors with roles in environmental stress response / W.J. Chen, T. Zhu // Trends Plant Sci. – 2004. – № 9 (12). – P. 591–596. – DOI: 10.1016/j.tplants.2004.10.007.
11. Lata, C. Role of DREBs in regulation of abiotic stress responses in plants / C. Lata, M. Prasad // J. Exp. Bot. – 2011. – № 62 (14). – P. 4731–4748. – DOI: 10.1093/jxb/err210.
12. Rini, D.W.I.S. Sequence variation of DREB2 gene as a potential molecular marker for identifying resistant plants toward drought stress / D.W.I.S. Rini // Nusantara Bioscience. – 2019. – Vol. 11, no. 1. – P. 35–43.

13. Veluthakkal, R. Pathogenesis-related genes and proteins in forest tree species / R. Veluthakkal, M.G. Dasgupta // Trees. – 2010. – Vol. 24. – P. 993–1006.
14. Wang, Z. NAC (NAM/ATAF/CUC) transcription factors in different stresses and their signaling pathway / Z. Wang, F. Dane // Acta physiologiae plantarum. – 2013. – Vol. 35, no. 5. – P. 1397–1408.
15. Zhang, H., Yin W., Xia X. Calcineurin B-Like family in *Populus*: comparative genome analysis and expression pattern under cold, drought and salt stress treatment / H. Zhang, W. Yin, X. Xia // Plant Growth Regulation. – 2008. – Vol. 56, no. 2. – P. 129–140.

## REFERENCES

1. Grodetskaya T.A., Evlakov P.M., Isakov I.Yu. Analysis of the expression of stress resistance genes under drought conditions on birch plants in the Central Black Earth region. *Forestry Journal [Lesotekhnicheskiy zhurnal]*, 2020, vol. 10, no. 2 (38), pp. 23–34. DOI: 10.34220/issn.2222-7962/2020.2/3. (In Russian).
2. Grodeckaya T.A., Evlakov P.M., Fedorova O.A. Forest ecosystems as a global resource of the biosphere: challenges, threats, solutions in the context of climate change. *Proceedings of the International Forestry Forum [Lesnye ekosistemy kak global'nyj resurs biosfery: vyzovy, ugrozy, resheniya v kontekste izmeneniya klimata. Materialy Mezhdunarodnogo lesnogo foruma].* Voronezh, 2022. pp. 150–164. (In Russian).
3. Ivanishchev V.V., Evgrashkina T.N., Boykova O.I., Zhukov N.N. Soil salinity and its effect on plants. *News of Tula State University. Geosciences [Izvestiya Tul'skogo gosudarstvennogo universiteta. Nauki o Zemle],* 2020, no. 3, pp. 28–42. (In Russian).
4. Kondrat'yeva A.M., Amineva E.Yu., Tabatskaya T.M., Mashkina O.S., Fedulova T.P. Dynamics of gene expression of DREB transcription factors of poplar and birch clones *in vitro*.
*Bulletin of the State Nikitsky Botanical Garden [Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada]*, 2022, no. 144, pp. 88–94. (In Russian).
5. Pankova Ye.I., Vorob'yeva L.A., Gadzhiyev I.M., Gorokhova I.N., Elizarova T.N., Korolyuk T.V., Lopatovskaya O.G., Novikova A.F., Reshetov G.G., Skripnikova M.I., Slavnyy Yu.A., Chernousenko G.I., Yamnova I.A. Saline soils in Russia. Moscow, Academic book, 2006, 857 p. (In Russian).
6. Pankova Ye.I., Konyushkova M.V., Gorokhova I.N. On the problem of assessing soil salinity and the methodology for large-scale digital mapping of saline soils. *Ecosystems: Ecology and Dynamics [Ekosistemy: Ekologiya i dinamika]*, 2017, vol. 1 (1), pp. 26–54. (In Russian).
7. Rzhevskiy S.G., Grodetskaya T.A., Amineva E.Yu., Fedulova T.P., Kondrat'yeva A.M., Mashkina O.S. Effect of salt stress in *in vitro* culture on the expression of the poplar genes ABAH, CYT-ICDH, P5CS, DREB2, DREB1, NAC034. *Bulletin of Voronezh State University. Series: Chemistry. Biology. Pharmacy [Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Khimiya. Biologiya. Farmatsiya]*, 2022, no. 1, pp. 28–37. (In Russian).
8. Rzhevskiy S.G., Grodetskaya T.A., Fedulova T.P., Evlakov P.M. Identification and study of the expression of stress resistance genes in poplars. *Forestry Journal [Lesotekhnicheskiy zhurnal],* 2018, vol. 8, no. 4 (32), pp. 29–37. DOI: 10.12737/article_5c1a3210046e86.17339317. (In Russian).
9. Chudinova L.A., Orlova N.V. Physiology of plant resistance: textbook, manual for the special course. Perm, 2006, 124 p. (In Russian).
10. Chen W.J., Zhu T. Networks of transcription factors with roles in environmental stress response. *Trends Plant Sci.*, 2004, no. 9 (12), pp. 591–596. DOI: 10.1016/j.tplants.2004.10.007.
11. Lata C., Prasad M. Role of DREBs in regulation of abiotic stress responses in plants. J. *Exp. Bot.*, 2011, no. 62 (14), pp. 4731–4748. DOI: 10.1093/jxb/err210.
12. Rini D.W.I.S. Sequence variation of DREB2 gene as a potential molecular marker for identifying resistant plants toward drought stress. *Nusantara Bioscience*, 2019, vol. 11, no. 1, pp. 35–43.
13. Veluthakkal R., Dasgupta M.G. Pathogenesis-related genes and proteins in forest tree species. *Trees*, 2010, vol. 24, pp. 993–1006.
14. Wang Z., Dane F. NAC (NAM/ATAF/CUC) transcription factors in different stresses and their signaling pathway. *Acta physiologiae plantarum*, 2013, vol. 35, no. 5, pp. 1397–1408.
15. Zhang H., Yin W., Xia X. Calcineurin B-Like family in *Populus*: comparative genome analysis and expression pattern under cold, drought and salt stress treatment. *Plant Growth Regulation*, 2008, vol. 56, no. 2, pp. 129–140.

Статья поступила в редакцию 01.04.2024