

Обзорная статья
УДК 633.1:631.52
DOI: 10.30901/2227-8834-2026-2-06



Генетико-методологические аспекты изучения морозоустойчивости озимой пшеницы

А. В. Федяева

Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

Автор, ответственный за переписку: Анна Валерьевна Федяева, fedyeva.anna@mail.ru

Пшеница – одна из важнейших зерновых культур, эффективность производства которой имеет большое значение для продовольственной безопасности. Научные исследования последних лет привели к созданию новых, устойчивых к воздействию абиотических факторов среды сортов пшеницы. Использование таких сортов в сочетании с применением современных технологий возделывания этой культуры способствует значительному повышению ее урожайности. Данный обзор посвящен в основном исследованиям последних двадцати лет в области генетики и физиологии, которые направлены на изучение морозоустойчивости озимой пшеницы. В работе представлены сведения об основных механизмах передачи сигнала на холодовое воздействие, активации экспрессии ключевых генов/QTls, участвующих в развитии морозоустойчивости у озимой пшеницы. Так, в отдельном разделе рассмотрены работы, которые посвящены наиболее изученному на настоящий момент сигнальному пути холодовой акклиматизации, а именно сигнальному пути ICE1–CBF–COR. Приведены главные методы оценки растений озимой пшеницы по уровню морозоустойчивости, которые могут быть применены как для полевых, так и для лабораторных исследований. Оценено применение полногеномного поиска ассоциаций (GWAS) как подхода для анализа морозоустойчивости. Рассмотрена роль отдельных генов и QTls в развитии холодо- и морозоустойчивости, а также методы их оценки.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., экспрессия генов, сигнальный путь ICE–CBF–COR, методы оценки, GWAS

Благодарности: исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 25-24-00117 «Генетические детерминанты морозоустойчивости мягкой озимой пшеницы в условиях Западной Сибири» (<https://rscf.ru/project/25-24-00117/>).

Автор выражает благодарность ведущему научному сотруднику лаборатории молекулярной генетики и цитогенетики растений ИЦиГ СО РАН, д-ру биол. наук А. Б. Щербаню за помощь и ценные советы при написании данного обзора.

Для цитирования: Федяева А.В. Генетико-методологические аспекты изучения морозоустойчивости озимой пшеницы. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2026;187(2):243-252. DOI: 10.30901/2227-8834-2026-2-06

Прозрачность финансовой деятельности: автор не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах. Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы. Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, автору и ее/его месту работы.

SURVEYS

Review article

DOI: 10.30901/2227-8834-2026-2-06

Genetic and methodological aspects of studying frost resistance in winter wheat

Anna V. Fedyaeva*Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia***Corresponding author:** Anna V. Fedyaeva, fedyaeva.anna@mail.ru

Wheat is a major cereal crop, and its efficient production is crucial for food security. Recent scientific research has led to the development of new wheat cultivars, more resistant to abiotic factors. Exploiting such cultivars together with modern technology contributes to a significant increase in wheat yield. This review is dedicated to studies in the field of genetics and physiology, conducted over the past twenty years and aimed at studying frost resistance in winter wheat. It presents the latest information on the main mechanisms of signal transmission in plants under cold exposure, and the activation of key genes/QTLs involved in the development of frost resistance in winter wheat. One of the sections highlights the studies focusing on the most studied cold acclimation signaling pathway to date, namely the ICE1–CBF–COR signaling pathway. The main methods for assessing winter wheat plants according to their frost resistance are presented; they can be applied for both field and laboratory tests. The genome-wide association studies (GWAS) as an approach to analyzing frost resistance in winter wheat are evaluated. The role of individual genes and QTLs in the development of the crop's frost resistance is considered, and methods of assessing this tolerance are discussed.

Keywords: *Triticum aestivum* L., gene expression, ICE–CBF–COR signaling pathway, evaluation methods, GWAS

Acknowledgments: this work was supported by the Russian Science Foundation, Project No. 25-24-00117 “The genetic determinants of frost resistance soft winter wheat in Western Siberia” (<https://rscf.ru/project/25-24-00117/>).

The author is grateful to Dr. A. B. Shcherban, Leading Researcher at the Molecular Genetics and Plant Cytogenetics Laboratory of the Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, for his assistance and valuable advice during the writing of this review.

For citation: Fedyaeva A.V. Genetic and methodological aspects of studying frost resistance in winter wheat. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2026;187(2):243-252. (In Russ.). DOI: 10.30901/2227-8834-2026-2-06

Financial transparency: the author has no financial interest in the presented materials or methods. The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work. The journal's opinion is neutral to the presented materials, the author or her/his employers.

Введение

Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) – молодой гексаплоидный вид, который образовался примерно 8500–9000 лет назад (Levy, Feldman, 2022). Наряду с ячменем пшеница – одна из самых возделываемых зерновых культур, уборочная площадь которой в 2021 г. составляла порядка 220 млн га, а общее производство зерна – 770 млн т (Caccialupi et al., 2023). Согласно данным Продовольственной и сельскохозяйственной организации Объединенных Наций (ФАО) (Food and Agriculture Organization, FAO), уборочная площадь пшеницы в 2023 г. на территории России составила порядка 28,8 млн га с производством зерна 91,5 млн т.

Вероятно, широкое мировое распространение мягкой пшеницы, а также ее приспособленность к различным климатическим условиям стали возможными благодаря аллополиплоидной природе ее генома, который в сравнении с геномами диплоидных или тетраплоидных видов пшеницы имел более высокий потенциал для адаптации. Дополнительные, гомеологичные копии генов обеспечивают, с одной стороны, сохранение различных мутаций в отдельных копиях, а с другой – возможности взаимодействия различных гомеологичных аллелей в процессе формирования новых признаков (Levy, Feldman, 2022). Так, зимостойкость – это одна из жизненно важных адаптаций пшеницы в умеренном климате, в условиях отрицательной температуры зимнего периода (Song et al., 2023). Зимостойкость включает целый комплекс признаков, таких как морозостойкость/морозоустойчивость, устойчивость к выпиранию, выпреванию, зимним оттепелям и т. д. (Dorofeev et al., 2004). В литературе обычно под морозостойкостью/морозоустойчивостью понимают способность растений выживать под действием отрицательной температуры, которая приводит к образованию межклеточного и внеклеточного льда (Trunova, 2007). Под выпиранием обычно понимают поднятие узла кущения вспученной почвой; при этом происходят разрывы мелких корней, а в процессе оттаивания почва оседает, и узел кущения с частью корней остаются оголенными. Выпревание возникает из-за высокого снежного покрова и неглубокого промерзания почвы с последующим поражением посевов снежной плесенью (Korsukova, 2016). При селекции на зимостойкость используют мутации по генам, ответственным за процесс яровизации, или *VRN*-генам. Яровизация представляет собой необходимую для инициации цветения физиологическую реакцию растения на воздействие низких положительных температур (Galiba et al., 2009; Levy, Feldman, 2022; Song et al., 2023). Индукция цветения – это одна из ключевых стадий развития растения, запуск которой происходит в ответ на сезонные изменения фотопериода и температуры; она контролируется генотипом. Так, у растений озимой пшеницы механизм устойчивости к холоду имеет фундаментальную связь с необходимостью яровизации, поскольку требуется задержка перехода от вегетативной стадии развития к репродуктивной на весь зимний период. Это обуславливает необходимость приобретения растением холодоустойчивости (Kosová et al., 2021; Bolouri et al., 2023). Более длительный период роста озимых злаков до цветения, в сравнении с яровыми, позволяет им увеличивать урожайность, и в связи с этим выращивание озимых в отдельных климатических зонах перспективнее, чем яровых зерновых культур. Ранее было установлено, что устойчивость к холоду напрямую зависит от эффектив-

ности процесса холодовой акклиматизации, или «холодовой закалки» (Gabor et al., 2013). В ходе воздействия низких закалывающих температур у холодо- и морозостойких растений происходит активация различных метаболических путей, приводящих к изменению уровней фенольных соединений, сахаров, растворимых белков, появлению новых изоформ ферментов, накоплению пролина, органических кислот, модификации состава жирных кислот в фосфолипидной мембране, а также к повышению уровня антиоксидантов (Caccialupi et al., 2023). Все эти изменения направлены на защиту узлов кущения, а также молодых листьев от повреждения межклеточным и внеклеточным льдом, который образуется в период холодового воздействия, что позволяет данным морфологическим структурам сохранить потенциал к восстановлению по окончании этого периода. Именно эта способность и определяется термином морозостойкость/морозоустойчивость (Trunova, 2007).

До XXI века понимание свойств холодо- и морозостойкости растений базировалось в основном на физиологических и биохимических исследованиях. За последние 20 лет были идентифицированы гены, контролируемые данные признаки, и кодируемые ими белки, достаточно подробно изучены сигнальные системы и пути регуляции экспрессии этих генов в ответ на низкотемпературный стрессор. Однако до сих пор окончательно не ясна общая картина молекулярно-генетической регуляции холодо- и морозостойкости на уровне всего растения в ответ на различные температурные воздействия (Trunova, 2007; Sandve et al., 2011; Guo et al., 2019). В методическом плане полевой метод изучения морозоустойчивости имеет ряд ограничений, связанных с тем, что на растения воздействуют как очень переменчивые условия окружающей среды (колебания температуры, изменения в продолжительности светового дня), так и дополнительные факторы стресса, которые могут быть вызваны кратковременной засухой или, наоборот, чрезмерным увлажнением почвы, недостатком отдельных питательных веществ, механическим повреждением, патогенами (Kosová et al., 2021). Поэтому для корректной оценки и выявления различий в ответной реакции на холод у сортов отдельных видов злаковых культур применяется комплексный подход, когда наряду с полевыми методами оценки используют лабораторные тесты (Frederiks et al., 2012; Kosová et al., 2021). Несмотря на то что в последнее время появляются новые технологии и методы анализа холодового воздействия, до сих пор не существует единого универсального комплекса методов для более эффективного отбора морозоустойчивых сортов озимых злаков. *Цель данного обзора* – рассмотреть некоторые из современных результатов исследований: пути передачи низкотемпературного сигнала, роль отдельных генов и локусов количественных признаков (quantitative trait loci, QTLs), которые участвуют в ответной реакции на холодовое воздействие, полевые и лабораторные методы для оценки холодо- и морозоустойчивости у озимой пшеницы.

Роль генов и QTLs в развитии морозоустойчивости

Несмотря на то что активируемые холодом сигнальные пути хорошо изучены, пока окончательно не установлены рецепторные механизмы восприятия низких температур (Shi et al., 2015; Caccialupi et al., 2023). Известно, что низкие температуры приводят к изменению текучести мембран и к накоплению вторичных мессендже-

ров, таких как ионы Ca^{2+} , одними из возможных первичных сенсоров которых являются Ca^{2+} -каналы плазматической мембраны (Shi et al., 2015). После поступления ионов Ca^{2+} в цитозоль и его связывания с кальциевыми сенсорами происходит активация кальций-связывающих белков (calcium-binding proteins, CBPs), которые, в свою очередь, активируют относящиеся к семейству MYC и подсемейству MYC bHLH (basic helix – loop – helix) факторы транскрипции ICE (inducer of CBF expression) (Caccialupi et al., 2023). Последние индуцируют транскрипцию генов *CBF* (C-repeat binding factor) (Miura, Furumoto, 2013), выполняющих важную роль в регуляции *COR*-генов (cold-regulated genes, *COR*), или генов, регули-

Maali Amiri, 2010; Akhtar et al., 2012; Caccialupi et al., 2023). В настоящее время наиболее изученным сигнальным путем холодной акклиматизации считается транскрипционный каскад ICE1–CBF/REB1–COR, который регулируется на различных уровнях: транскрипционном, посттранскрипционном и посттрансляционном (рисунок) (Miura, Furumoto, 2013; Shi et al., 2015). Исследователями было показано, что два разных MYCbHLHICE (*TalCE41* или *TalCE87*), которые были идентифицированы у пшеницы, повышают устойчивость к воздействию отрицательной температуры $-10,5^{\circ}\text{C}$ после периода закаливания трансгенных растений арабидопсиса (Badawi et al., 2008).

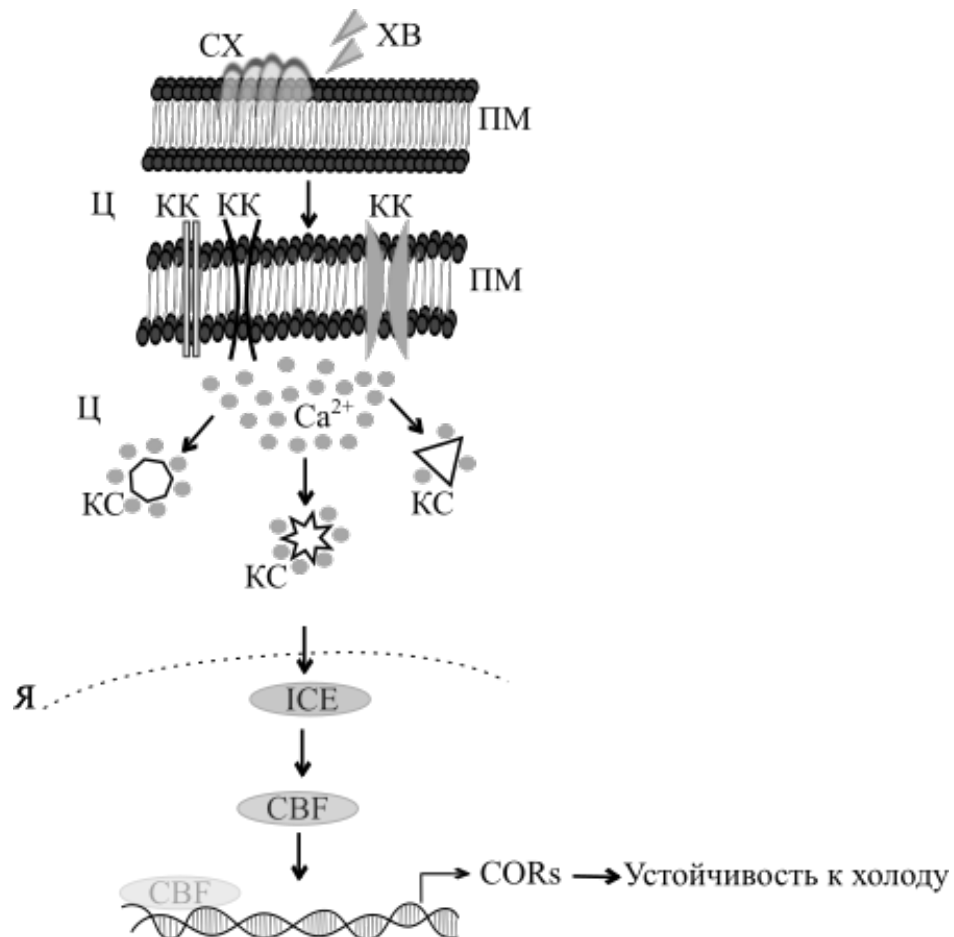


Рисунок. Схема передачи сигнала в растительной клетке в ответ на холодное воздействие: **XB** – холодное воздействие; **ПМ** – плазматическая мембрана; **Ц** – цитоплазма; **СХ** – сенсор холода; **КК** – Ca^{2+} -каналы плазматической мембраны; **КС** – кальциевый сенсор; **Я** – ядро; **ICE** – транскрипционный фактор ICE (inducer of CBF expression); **CBF** – транскрипционный фактор CBF (C-repeat binding factor); **CORs** – регулируемые холодом гены (cold-regulated genes)

Figure. The scheme of signal transduction in the plant cell in response to cold exposure: **XB** – cold exposure; **PM** – plasma membrane; **Ц** – cytoplasm; **СХ** – cold sensor; **КК** – plasma membrane Ca^{2+} channels; **КС** – Ca-sensors; **Я** – nucleus; **ICE** – inducer of CBF expression; **CBF** – C-repeat binding factor; **CORs** – cold-regulated genes

руемых холодом (Vítámvás et al., 2007). К *COR*-генам относятся гены, ответственные за синтез белков позднего эмбриогенеза (late embryogenesis abundant proteins, LEA), индуцируемые низкой температурой (low-temperature-induced, LTI) / холодом (cold-inducible, KIN) (Jin et al., 2018), а также ранней дегидратацией (early dehydration-inducible, ERD) (Caccialupi et al., 2023). Данные гены участвуют в защите клетки от неблагоприятных последствий, связанных с потерей воды, путем биосинтеза осмопротекторных белков, влияющих на метаболизм углеводов и транспорт сахаров (Kamata, Uemura, 2004; Heidarvand,

Позднее, с появлением референсной последовательности генома пшеницы, Guo Jie с соавторами идентифицировали три гена *TalCE1*, расположенные в длинных плечах хромосом 3A, 3B и 3D, и показали зависимость уровня их транскрипции от степени холодного воздействия (Guo et al., 2019). Установлено, что транскрипционные факторы CBF, или связывающие элементы ответа на дегидратацию – DREB1 (dehydration responsive element-binding factor 1), относятся к одному из подсемейств, входящих в состав большого семейства APETALA2/этиленчувствительных факторов (APETALA2/ethylene respon-

sive element-binding factors; AP2/ERF) (Caccialupi et al., 2023). Активация данных факторов происходит в ответ на осмотический стресс, который развивается при воздействии холода и засухи. При этом, как было показано, домен AP2/ERF связывается с цис-элементами CRT/DRE (C-repeat/dehydration responsive elements, CRT/DRE), расположенными в промоторной области различных генов и вовлеченными в абиотический ответ (Lyusikov et al., 2022; Caccialupi et al., 2023). Ранее было выявлено, что у представителей семейства Poaceae Barnh. гены *CBF* подразделяются на 10 групп, имеют общее филогенетическое происхождение и схожие структурные характеристики. Все они представлены короткими (около 700 пн) моноэкзонными кодирующими последовательностями (Badawi et al., 2007; Galiba et al., 2009). Кроме того, было установлено, что шесть групп *CBF*-генов (IIIc, IIIId, IVa, IVb, IVc и IVd) встречаются только у видов, относящихся к подсемейству Pooideae Benth., а виды *Triticum aestivum* L. и *T. monococcum* L. могут содержать до 25 различных генов *CBF* (Badawi et al., 2007). За последние 20 лет, благодаря развитию технологий секвенирования геномов, количество идентифицированных генов *CBF* существенно возросло. По данным Международного консорциума по секвенированию генома пшеницы (IWGSC) (<https://www.wheatgenome.org>; International Wheat Genome Sequencing Consortium et al., 2018), у мягкой пшеницы выявлены 54 гена *CBF*, которые расположены в пятой гомеологической группе хромосом, а именно: 17, 19 и 18 генов в хромосомах 5A, 5B и 5D соответственно. Другие *CBF*-гены локализованы в хромосомах шестой гомеологической группы (International Wheat Genome Sequencing Consortium et al., 2018; Caccialupi et al., 2023). Гены *CBF* активируются достаточно быстро после воздействия низкими температурами. Так, у пшеницы увеличение уровней транскриптов *CBF* наблюдали уже через 4–12 часов после воздействия холодом (Jin et al., 2018). Было показано, что гены *CBF* индуцируются не только под действием холода: также их регуляция зависит от циркадных ритмов (Fowler S. et al., 2005) и, вероятно, характеристик света.

В ряде исследований были картированы локусы количественных признаков (quantitative trait loci, QTLs) путем скрещивания образцов, контрастных по уровню транскрипции отдельных генов (*COR14b*, *WCS120*), участвующих в устойчивости растений к низким положительным и отрицательным температурам (Vagujfalvi et al., 2003; Galiba et al., 2009). Обнаружено, что QTL для гена *COR14b* перекрывается с QTL, ответственным за устойчивость к воздействию низких отрицательных температур и локализованным в хромосоме 5A. Локус, соответствующий области перекрывания, был обозначен как *FR-2* (*Frost Resistance 2*) (Vagujfalvi et al., 2003; Michel et al., 2019). Данный локус охватывает кластер генов, кодирующих транскрипционные факторы семейства CBF, которые, как указано выше, участвуют в акклиматизации к холоду и развитии морозостойкости у пшеницы (Caccialupi et al., 2023). Использование транскрипционного профилирования и картирования высокой плотности позволили идентифицировать возможные гены – кандидаты на морозостойкость в кластере FR-2-CBF (Galiba et al., 2009). Кроме локуса *FR-2*, у представителей Triticeae Dum. морозостойкость определяется локусом *FR-1*, тесно сцепленным с геном *VRN-1* (Galiba et al., 2009; Kosová et al., 2021; Caccialupi et al., 2023). Известно, что одним из трех основных генов, контролирующих яровизацию, является ген *VRN-1* (Dhillon et al., 2010; Caccialupi

et al., 2023). Локус *FR-1*, как и *FR-2*, расположен в длинном плече одной из хромосом пятой гомеологической группы (Galiba et al., 2009; Kosová et al., 2021; Caccialupi et al., 2023).

Известно, что пшеница характеризуется высокой изменчивостью признака «морозостойчивость», гексаплоидные генотипы пшеницы (геном AABBDD) проявляют большую морозостойкость, чем диплоидные (AA) и тетраплоидные генотипы (AABB). Первые работы по оценке уровня морозостойкости проводились на диплоидной пшенице (*T. monococcum*) (Caccialupi et al., 2023). В работе A. Vagujfalvi с соавторами большинство изученных генов в локусе *FR-A2* у пшеницы индуцировались холодной обработкой (2°C, 2 ч), при этом наибольшие уровни транскрипционной активности были зафиксированы для генов *TaCBF14* и *TaCBF15* (Vagujfalvi et al., 2005; Galiba et al., 2009). Позже было показано, что на морозостойкость гексаплоидной и тетраплоидной пшеницы могут оказывать влияние вариации числа копий (copy number variation, CNV) гена *CBF-A14* (Zhu et al., 2014; Sieber et al., 2016; Würschum et al., 2017). Следует отметить, что акклиматизация к холоду у пшеницы происходит в широком диапазоне пороговых пониженных температур и является генотип-специфичной (Fowler D., 2008). Так, для запуска данного процесса у разных сортов озимой пшеницы достаточно воздействия температурой 8–10°C в течение четырех недель (Cha et al., 2022). Кроме того, было выявлено, что важную роль в регуляции устойчивости растений к воздействию холода, как CBF-зависимым, так и CBF-независимым путем, играют гормоны, такие как ауксин, абсцизовая кислота, этилен, цитокинины, гиббереллины, жасмоновая кислота и брассиностероиды (Shi et al., 2015). Таким образом, на настоящий момент определены основные ключевые гены и сигнальные пути, которые вовлечены в развитие морозостойкости у злаковых культур. Однако, поскольку реакция на холодую стрессор, как и на многие другие абиотические стрессоры, имеет чрезвычайно сложную природу и контролируется комплексом генетических и средовых факторов, это обуславливает невысокую эффективность селекции по данному признаку с использованием традиционных подходов. Данную проблему можно решать, применяя современные физиологические и генетические подходы.

Подходы, применяемые для оценки холодо- и морозостойкости у озимой пшеницы

Воздействие низких положительных и отрицательных температур как в период вегетативной, так и в период репродуктивной стадии развития зерновых может привести к большим экономическим потерям. На сегодняшний день методы, используемые для оценки холодо- и морозостойкости, можно отнести к двум категориям: полевые и лабораторные (Frederiks et al., 2012). Так, формирование морозостойкости за счет процесса холодовой акклиматизации часто оценивают по температуре, которая вызывает 50-процентную гибель образца (LT50). Данный показатель может быть определен двумя путями. В первом случае растительные образцы оценивают по количеству выживших после чередования процессов «заморозки – оттаивания», в этом случае растения сначала подвергают воздействию низкой отрицательной температурой, а после этого температуру повышают до контрольных значений. А во втором случае определение LT50 происходит за счет оценки поврежде-

ния растительных тканей посредством утечки электролита (Kosová et al., 2021). Критерием состояния жизнеспособности в этом случае может служить величина относительной электропроводности, свидетельствующая о степени повреждения клеточных мембран. Данная величина определяется как соотношение величины выхода электролита до кипячения к его выходу после кипячения. При значительном отмирании тканей растений детектируется высокая удельная электропроводность (Kamata et al., 2004; Panasin et al., 2017). Поскольку ключевыми индуцирующими факторами процесса холодной акклиматизации являются температура и световой период, данные экспериментальные исследования корректно проводить в лабораторных условиях с применением климатических камер, в которых регулируется температура, освещение, влажность и другие параметры. На настоящий момент подобные климатические камеры используются при моделировании экспериментов для изучения влияния холода как на экспрессию ключевых генов, которые индуцируются холодом, так и на изменение основных клеточных и физиологических параметров, а также для проведения отбора сортов по изучаемому признаку (Kamata et al., 2004; Kovacs et al., 2011; Armoniené et al., 2013; Todorovska et al., 2014; Michel et al., 2019). Однако в большинстве случаев различия сортов по уровню их зимостойкости и морозоустойчивости оцениваются в полевых условиях. При этом нужно учитывать, что в зимние месяцы на растения действует целый комплекс стрессоров: низкие положительные температуры, низкие отрицательные температуры, изменение водного режима, механические повреждения и другие стрессоры (Trupnova, 2007). Изучение эффекта множественных стрессовых факторов на растения показало, что их суммарный эффект не равен сумме эффектов отдельных факторов, поэтому важно изучение морозоустойчивости как в искусственных, контролируемых условиях, так и в полевых условиях (Mittler, 2006). Таким образом, совокупность ряда воздействующих экологических факторов определяет окончательную зимостойкость озимых культур; данный сложный фенотипический признак оценивается как процент выживших растений зимой. Оценка морозоустойчивости сортов, как в лабораторных условиях, так и при полевых испытаниях, была и остается трудоемким и дорогостоящим этапом селекции на зимостойкость. Поэтому поиск других методов адекватной оценки этого признака является актуальным (Plotnikov et al., 2014).

Известно, что яровые и озимые сорта пшеницы имеют различия в индукции генов регуляторного пути CBF-COR/LEA. Так, у озимых наблюдаются более высокие уровни экспрессии генов *CBF* после холодового воздействия (Deryabin et al., 2024). Поэтому параллельно определению выживаемости растений при воздействии холода может проводиться оценка уровня транскриптов генов *COR/LEA*, а также анализ содержания отдельных *COR/LEA*-белков; при этом они могут быть использованы как два отдельных подхода при изучении морозоустойчивости озимых зерновых культур. Разные исследования, проведенные в контролируемых условиях, показали, что наблюдается значительная положительная корреляция между аккумуляцией транскриптов генов *COR/LEA*, повышением содержания отдельных *COR/LEA*-белков и приобретенной морозоустойчивостью (Kosová et al., 2021). Было выявлено, что холодоустойчивые озимые сорта имеют большее число копий генов *CBF* в локусе *FR-2* по сравнению с холодочувствительными яровыми

сортами (Kosová et al., 2021). В работе S. Kume с соавторами показано, что повышенные уровни транскриптов генов *WCBF2*, *Wdhn13*, *Wcor14* и *Wcor15* были выявлены у морозоустойчивого озимого сорта пшеницы – ‘Мирановская 808’, по сравнению с менее устойчивым к низким отрицательным температурам яровым сортом пшеницы – ‘Chinese Spring’ (Kume et al., 2005). Белок *WCBF2* регулирует транскрипцию генов *Cor/Lea* и тем самым играет важную роль в развитии устойчивости растений пшеницы к низким температурам (Takumi et al., 2008). К числу данных генов относится ген *Wdhn13*, который кодирует дегидрин с одноименным названием (*WDHN13*). Дегидрины входят во вторую группу белков позднего эмбриогенеза (*LEA II*) и считаются одними из наиболее изученных *LEA*-белков. Показано, что данные белки играют важную роль в обеспечении толерантности растений к низким температурам, которые действуют как молекулярные шапероны, а также выполняют криопротекторную и антиоксидантную функцию (Ohno et al., 2003; Ganeshan et al., 2008; Kosová et al., 2021). Продуктами генов *Wcor14* и *Wcor15* являются белки *WCOR14* и *WCOR15*, основная функция которых заключается в защите хлоропластов при холодовом воздействии (Shimamura et al., 2006). Кроме того, холодоустойчивые сорта озимой пшеницы, по сравнению с чувствительными к холоду сортами, имеют более высокие положительные пороговые значения по температуре, которые необходимы для запуска индукции генов *CBF* и, как следствие, накопления белков *COR/LEA*. Ранее было показано, что воздействие температурами 17–20°C на холодоустойчивые сорта пшеницы уже достаточно для накопления холодоиндуцируемого белка *WCS120* (Vítámvás et al., 2010; Kosová et al., 2013; Kosová et al., 2021). Параллельно определению накопления белков (*COR/LEA*) может проводиться анализ состава отдельных белков (*COR/LEA*). Так, в условиях Восточной Сибири были обнаружены различия по качественному составу анализируемых дегидринов у трех озимых растений из семейства *Poaceae*: ржи, пшеницы и тритикале. Авторы обнаружили наличие дегидрина с молекулярной массой 29 кДа лишь в осенних образцах озимой пшеницы, тогда как в образцах, которые были собраны зимой и весной, его не нашли (Pomortsev et al., 2017). При этом накопление белков происходило значительно позже, чем повышение уровня транскриптов *COR/LEA*-генов: через 2–3 недели после воздействия холодом (Ohno et al., 2003; Ganeshan et al., 2008). В настоящий момент на основании данных литературы можно заключить, что определение белков в узлах кущения озимых злаков, наряду с оценкой экспрессии отдельных генов, можно использовать как подход не только для оценки уровня перезимовки отдельных сортов, но и для отбора наиболее морозоустойчивых сортов. Так, наблюдали прямую корреляцию между высоким уровнем накопления белка дегидрина и морозоустойчивостью (Houde et al., 1992; Vítámvás et al., 2007).

Кроме вышеуказанных подходов, в исследованиях по оценке морозоустойчивости у зерновых культур могут применяться методы по изучению различий в уровне основных фитогормонов. Например, на поздней стадии холодовой акклиматизации (7–42 дня) у холодоустойчивых злаков повышается содержание абсцизовой, жасмоновой и салициловой кислот, в то время как у холодочувствительных злаков происходит индукция ауксинов, цитокининов и гиббереллинов (Kosová et al., 2021). Одним из методов эффективной диагностики, который упрощает лабораторные методы оценки морозоустойчивости,

является проведение исследований лишь на зрелом зерне, без использования вегетирующих растений. В ряде работ были сделаны предположения о наличии взаимосвязи между морозостойкостью озимой пшеницы и содержанием катионов магния (Mg^{++}) в высокополимерной матричной/рибосомальной РНК (мРНК/рРНК), выделенной как из этиолированных проростков, так и из зрелого зерна озимой пшеницы. Сравнение двух сортов, различающихся по морозостойкости, позволило обнаружить явление дифференциального распада мРНК/рРНК *in vitro*. Данное явление отражало как генетические особенности растения, так и физиологическое состояние растения, вызванное условиями окружающей среды. Кроме того, наличие факта – сортоспецифического выпадения осадков гидрата окиси магния ($Mg(OH)_2$) в ходе исследования – побудило В. К. Плотникова с соавторами оценить содержание Mg^{++} в РНК озимой пшеницы. В результате было обнаружено, что содержание Mg^{++} варьирует в РНК в зависимости от генотипа и от условий окружающей среды. Детекция содержания Mg^{++} в РНК озимой пшеницы может быть использована как простейший подход, позволяющий количественно оценивать эффект взаимодействия «генотип – среда» (Plotnikov et al., 2008). Кроме того, авторы предположили, что оценка морозостойкости может проводиться по степени гигроскопичности зрелого зерна (Plotnikov et al., 2014).

Таким образом, на настоящий момент, несмотря на множество используемых подходов, которые можно применить для оценки морозостойкости как в лабораторных, так и в полевых условиях, нет единого универсального и экономичного метода. В связи с этим существует трудность сопоставления результатов, полученных различными авторами, поскольку при оценке одного и того же сорта может выявиться разная морозостойкость. Поэтому для корректной оценки и отбора сортов по данному признаку нужно ориентироваться на комплексный подход, включающий анализ как молекулярно-генетических, так и физиолого-биохимических различий.

Полногеномный поиск ассоциаций (genome-wide association study, GWAS) является активно применяемым подходом при картировании QTLs хозяйственно важных признаков, эффективность которого доказана в исследованиях по выявлению новых локусов, а также локализации генов устойчивости к биотическим и абиотическим стрессорам (Акринар et al., 2013; Aoun et al., 2021; Leonova, Ageeva, 2022; Afonnikova et al., 2024). На настоящий момент существует два основных методических подхода к картированию генов: анализ сцепления и анализ ассоциаций (Xu et al., 2017; Ibrahim et al., 2020; Joshi et al., 2023). GWAS эффективно используют для точного полногеномного картирования, а также для установления тесной ассоциации между маркируемым простым нуклеотидным полиморфизмом (single nucleotide polymorphism, SNP) и вариацией анализируемого признака (Joshi et al., 2023). В последние полтора десятка лет GWAS активно применяют для анализа генетической основы зимостойкости как признака (Visioni et al., 2013; Vaitkevičiūtė et al., 2023). Так, в работе В. Soleimani с соавторами были использованы 276 генотипов озимой пшеницы и проведено их фенотипирование в пяти географических пунктах в течение трех лет, что позволило идентифицировать 53 маркера на 23 QTLs, которые связаны с морозостойкостью. Данные QTLs были локализованы в 11 хромосомах (1A, 1B, 2A, 2B, 2D, 3A, 3D, 4A, 5A, 5B и 7D), для них идентифицированы 53 гена-кандидата. При этом макси-

мальный вклад в развитие морозостойкости вносила хромосома 5A. Среди 53 генов-кандидатов было идентифицировано 16 генов, кодирующих bHLH-факторы транскрипции, расположенные в хромосомах 1B, 2A, 2B, 3A, 5A и 5B, а также 25 генов *CBF*, 15 из которых расположены в хромосоме 5A в локусе *FR-A2*, а 10 – в хромосоме 5B. В хромосоме 2A были идентифицированы гены *cold-responsive protein* (*WCOR15*: TraesCS2A01G427100.1; TraesCS2A01G427200.1), которые кодируют белок холодового шока *WCOR15*, и ген *cold shock domain protein 1* (TraesCS2A01G510000LC.1), ответственный за синтез белка 1 с доменом холодового шока. Кроме того, установлено, что продуктами трех генов *flowering locus T-like proteins* (TraesCS2A01G536600.1; TraesCS2A01G536700.1; TraesCS2A01G536900.1) являются флоригены, или FT-белки. В хромосоме 2B были идентифицированы гены: *RSL4 (ROOT HAIR DEFECTIVE6-LIKE 4)*; TraesCS2B01G212700.1) и *anthocyanin regulatory R-S protein-like* (TraesCS2B01G428000.1) (Soleimani et al., 2022). Наличие большого числа научных работ, посвященных изучению важных признаков у злаковых культур с применением GWAS, дает основание полагать, что данный подход, совместно с другими, более традиционными методами, в настоящее время, по-видимому, наиболее перспективный.

Заключение

Одна из главных задач селекции зерновых культур – повышение их устойчивости к внешним стрессовым воздействиям окружающей среды. Озимые культуры имеют преимущество перед яровыми. Наиболее актуальной является селекция озимых культур, устойчивых к морозу в регионах с холодным климатом. Данный обзор посвящен анализу научных данных, собранных преимущественно за последние 20 лет и раскрывающих механизмы реакции растений на воздействие холода на примере озимых злаковых культур. В работе описываются основные идентифицированные гены и кодируемые ими белки, а также QTL-локусы, контролирующие холодовую акклиматизацию. Однако до настоящего времени неясным остается механизм восприятия холодового сигнала растительной клеткой. Поскольку в полевых условиях на растения воздействует комплекс стрессовых факторов, в данном обзоре рассмотрены различные подходы для их оценки как в полевых, так и лабораторных условиях. В дополнение к часто используемым методам изучения морозостойкости также может быть применен полногеномный поиск ассоциаций.

References / Литература

- Afonnikova S.D., Kiseleva A.A., Fedyayeva A.V., Komyshev E.G., Koval V.S., Afonnikov D.A. et al. Identification of novel loci precisely modulating pre-harvest sprouting resistance and red color components of the seed coat in *T. aestivum* L. *Plants (Basel)*. 2024;13(10):1309. DOI: 10.3390/plants13101309
- 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;91(3):385-395. DOI: 10.1007/s12041-012-0201-3
- Акринар В.А., Лукас С.Д., Будак Н. Genomics approaches for crop improvement against abiotic stress. *The Scientific World Journal*. 2013;2013:361921. DOI: 10.1155/2013/361921

- Aoun M., Rouse M.N., Kolmer J.A., Kumar A., Elias E.M. Genome-wide association studies reveal all-stage rust resistance loci in elite durum wheat genotypes. *Frontiers in Plant Science*. 2021;12:640739. DOI: 10.3389/fpls.2021.640739
- Armonienė R., Liatukas Ž., Brazauskas G. Evaluation of freezing tolerance of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) under controlled conditions and in the field. *Zemdirbyste – Agriculture*. 2013;100:417-424. DOI: 10.13080/z-a.2013.100.053
- Badawi M., Danyluk J., Boucho B., Houde M., Sarhan F. The CBF gene family in hexaploid wheat and its relationship to the phylogenetic complexity of cereal CBFs. *Molecular Genetics and Genomics*. 2007;277(5):533-554. DOI: 10.1007/s00438-006-0206-9
- Badawi M., Reddy Y.V., Agharbaoui Z., Tominaga Y., Danyluk J., Sarhan F. et al. Structure and functional analysis of wheat ICE (inducer of CBF expression) genes. *Plant and Cell Physiology*. 2008;49(8):1237-1249. DOI: 10.1093/pcp/pcn100
- Bolouri P., Haliloğlu K., Mohammadi S.A., Türkoğlu A., İlhan E., Niedbała G. et al. Identification of novel QTLs associated with frost tolerance in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plants (Basel)*. 2023;12(8):1641. DOI: 10.3390/plants12081641
- Caccialupi G., Milc J., Caradonia F., Nasar M.F., Francia E. The *Triticeae* CBF gene cluster – To frost resistance and beyond. *Cells*. 2023;12(22):2606. DOI: 10.3390/cells12222606
- Cha J.K., O'Connor K., Alahmad S., Lee J.H., Dinglasan E., Park H. et al. Speed vernalization to accelerate generation advance in winter cereal crops. *Molecular Plant*. 2022;15(8):1300-1309. DOI: 10.1016/j.molp.2022.06.012
- Deryabin A., Zhukova K., Naraikina N., Venzhik Y. Effect of low temperature on content of primary metabolites in two wheat genotypes differing in cold tolerance. *Metabolites*. 2024;14(4):199. DOI: 10.3390/metabo14040199
- Dhillon T., Pearce S.P., Stockinger E.J., Distelfeld A., Li C., Knox A.K. et al. Regulation of freezing tolerance and flowering in temperate cereals: the VRN-1 connection. *Plant Physiology*. 2010;153(4):1846-1858. DOI: 10.1104/pp.110.159079
- Dorofeev N.V., Peshkova A.A., Voinikov V.K. Winter wheat in Irkutsk Province (Ozimaya pshenitsa v Irkutskoy oblasti). Irkutsk: Art-Press; 2004. [in Russian] (Дорофеев Н.В., Пешкова А.А., Войников В.К. Озимая пшеница в Иркутской области. Иркутск: Арт-Пресс; 2004).
- Fowler D.B. Cold acclimation threshold induction temperatures in cereals. *Crop Science*. 2008;48(3):1147-1154. DOI: 10.2135/cropsci2007.10.0581
- Fowler S.G., Cook D., Thomashow M.F. Low temperature induction of *Arabidopsis CBF1, 2, and 3* is gated by the circadian clock. *Plant Physiology*. 2005;137(3):961-968. DOI: 10.1104/pp.104.058354
- Frederiks T.M., Christopher J.T., Harvey G.L., Sutherland M.W., Borrell A.K. Current and emerging screening methods to identify post-head-emergence frost adaptation in wheat and barley. *Journal of Experimental Botany*. 2012;63(15):5405-5416. DOI: 10.1093/jxb/ers215
- Gabor G., Stockinger E.J., Francia E., Milc J., Kocsy G., Pecchioni N. Freezing tolerance in the *Triticeae*. In: R.K. Varshney, R. Tuberosa (eds). *Translational Genomics for Crop Breeding: Abiotic Stress, Yield and Quality*. Vol. 2. Hoboken, NJ: John Wiley & Sons; 2013. p.99-124. DOI: 10.1002/9781118728482.ch7
- Galiba G., Vágújfalvi A., Li C., Soltész A., Dubcovsky J. Regulatory genes involved in the determination of frost tolerance in temperate cereals. *Plant Science*. 2009;176(1):12-19. DOI: 10.1016/j.plantsci.2008.09.016
- 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;59(9):2393-2402. DOI: 10.1093/jxb/ern112
- Guo J., Ren Y., Tang Z., Shi W., Zhou M. Characterization and expression profiling of the *ICE-CBF-COR* genes in wheat. *PeerJ*. 2019;7:e8190. DOI: 10.7717/peerj.8190
- Heidarvand L., Maali Amiri R. What happens in plant molecular responses to cold stress? *Acta Physiologiae Plantarum*. 2010;32:419-431. DOI: 10.1007/s11738-009-0451-8
- Houde M., Dhindsa R.S., Sarhan F. A molecular marker to select for freezing tolerance in Gramineae. *Molecular and General Genetics*. 1992;234(1):43-48. DOI: 10.1007/bf00272343
- Ibrahim A.K., Zhang L., Niyitanga S., Afzal M.Z., Xu Y., Zhang L. et al. Principles and approaches of association mapping in plant breeding. *Tropical Plant Biology*. 2020;13(1):212-224. DOI: 10.1007/s12042-020-09261-4
- International Wheat Genome Sequencing Consortium; Appels R., Eversole K., Stein N., Feuillet C., Keller B. et al. Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome. *Science*. 2018;361(6403):eaar7191. DOI: 10.1126/science.aar7191
- IWGSC. International Wheat Genome Sequencing Consortium: [website]. Available from: <https://www.wheatgenome.org> [accessed May 05, 2025].
- Jin Y., Zhai S., Wang W., Ding X., Guo Z., Bai L. et al. Identification of genes from the *ICE-CBF-COR* pathway under cold stress in *Aegilops-Triticum* composite group and the evolution analysis with those from *Triticeae*. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2018;24(2):211-229. DOI: 10.1007/s12298-017-0495-y
- Joshi A., Yang S.Y., Song H.G., Min J., Lee J.H. Genetic databases and gene editing tools for enhancing crop resistance against abiotic stress. *Biology (Basel)*. 2023;12(11):1400. DOI: 10.3390/biology12111400
- Kamata T., Uemura M. Solute accumulation in wheat seedlings during cold acclimation: contribution to increased freezing tolerance. *Cryo Letters*. 2004;25(5):311-322.
- Korsukova A.V. Changes in cold and frost resistance of cereal seedlings under the influence of a tebuconazole-containing protectant seeds (Izmeneniye kholodo- i morozoustoychivosti prorostkov zlakov pod deystviyem tebukonazol-soderzhashchego protravitelya semyan) [dissertation]. Irkutsk; 2016. [in Russian] (Корсукова А.В. Изменение холодо- и морозоустойчивости проростков злаков под действием тебуконазол-содержащего протравителя семян: дис. ... канд. биол. наук. Иркутск; 2016).
- Kosová K., Klíma M., Prášil I.T., Vítámvás P. COR/LEA proteins as indicators of frost tolerance in *Triticeae*: A comparison of controlled versus field conditions. *Plants (Basel)*. 2021;10(4):789. DOI: 10.3390/plants10040789
- Kosová K., Vítámvás P., Prášilová P., Prášil I.T. Accumulation of WCS120 and DHN5 proteins in differently frost-tolerant wheat and barley cultivars grown under a broad temperature scale. *Biologia Plantarum*. 2013;57(1):105-112. DOI: 10.1007/s10535-012-0237-5
- Kovacs Z., Simon-Sarkadi L., Sovány C., Kirsch K., Galiba G., Kocsy G. Differential effects of cold acclimation and abscisic acid on free amino acid composition in wheat. *Plant Science*. 2011;180(1):61-68. DOI: 10.1016/j.plantsci.2010.08.010
- Kume S., Kobayashi F., Ishibashi M., Ohno R., Nakamura C., Takumi S. Differential and coordinated expression of *Cbf* and *Cor/Lea* genes during long-term cold acclimation in two wheat cultivars showing distinct levels of freezing

- tolerance. *Genes and Genetic Systems*. 2005;80(3):185-197. DOI: 10.1266/ggs.80.185
- Leonova I.N., Ageeva E.V. Localization of the quantitative trait loci related to lodging resistance in spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;26(7):675-683. DOI: 10.18699/VJGB-22-82
- Levy A.A., Feldman M. Evolution and origin of bread wheat. *The Plant Cell*. 2022;34(7):2549-2567. DOI: 10.1093/plcell/koac130
- Lyusikov O.M., Gordej I.S., Shymko V.E., Matievskaja O.S., Gordej S.I., Satsuk I.V. Molecular-genetic aspects of winter wheat (*Triticum* L.) resistance to low temperature stress. *Molecular and Applied Genetics*. 2022;33:137-150. [in Russian] (Люсиков О.М., Гордей И.С., Шимко В.Е., Матиевская О.С., Гордей С.И., Сацук И.В. Молекулярно-генетические аспекты устойчивости озимой пшеницы (*Triticum* L.) к низкотемпературному стрессу. *Молекулярная и прикладная генетика*. 2022;33:137-150). DOI: 10.47612/1999-9127-2022-33-137-150
- Michel S., Löschenberger F., Hellinger J., Strasser V., Ametz C., Pachler B. et al. Improving and maintaining winter hardiness and frost tolerance in bread wheat by genomic selection. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:1195. DOI: 10.3389/fpls.2019.01195
- Mittler R. Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in Plant Science*. 2006;11(1):15-19. DOI: 10.1016/j.tplants.2005.11.002
- Miura K., Furumoto T. Cold signaling and cold response in plants. *International Journal of Molecular Sciences*. 2013;14(3):5312-5337. DOI: 10.3390/ijms14035312
- Ohno R., Takumi S., Nakamura C. Kinetics of transcript and protein accumulation of a low-molecular-weight wheat LEA D-11 dehydrin in response to low temperature. *Journal of Plant Physiology*. 2003;160(2):193-200. DOI: 10.1078/0176-1617-00925
- Panasin V.I., Uytov R.G., Vikhman M.I., Novikova S.I., Dolinina V.V. Experience of application of plant tissues electrical conductivity method for determination of viability of winter crops. *Agrochemical Herald*. 2017;(6):55-57. [in Russian] (Панасин В.И., Уютов Р.Г., Вихман М.И., Новикова С.И., Долинина В.В. Опыт применения метода электропроводности тканей для определения жизнеспособности озимых культур. *Агротехнический вестник*. 2017;(6):55-57).
- Plotnikov V.K., Nasonov A.I., Ivanenko E.E., Kuzembaeva N.A., Bukreeva G.I., Kalenich V.I. Relationships between winter hardiness of winter bread wheat and magnesium cation content in RNA (Vzaimosvyaz morozostoykosti ozimoy myagkoy pshenitsy s sodержaniyem kationov magniya v RNK). *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2008;(2):89-92. [in Russian] (Плотников В.К., Насонов А.И., Иваненко Е.Е., Кузембаева Н.А., Букреева Г.И., Каленич В.И. Взаимосвязь морозостойкости озимой мягкой пшеницы с содержанием катионов магния в РНК. *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*. 2008;(2):89-92).
- Plotnikov V.K., Yevtushenko Y.Y., Salfetnikov A.A., Repko N.V., Nasonov A.I. Biological markers for selection on the frost resistance of winter wheat and barley form. *Polythematic Online Scientific Journal of Kuban State Agrarian University*. 2014;104(10):1855-1887. [in Russian] (Плотников В.К., Евтушенко Я.Ю., Салфетников А.А., Репко Н.В., Насонов А.И. Биологические маркеры для селекции на морозоустойчивость озимых форм мягкой пшеницы и ячменя. *Политематический сетевой элек- тронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета*. 2014;104(10):1855-1887). URL: <https://ej.kubagro.ru/2014/10/pdf/128.pdf> [дата обращения: 05.05.2025].
- Pomortsev A.V., Dorofeev N.V., Katysheva N.B., Peshkova A.A. Changes in dehydrin composition in winter cereal crowns during winter survival. *Biologia Plantarum*. 2017;61(2):394-398. DOI: 10.1007/s10535-016-0673-8
- Sandve S.R., Kosmala A., Rudi H., Fjellheim S., Rapacz M., Yamada T. et al. Molecular mechanisms underlying frost tolerance in perennial grasses adapted to cold climates. *Plant Science*. 2011;180(1):69-77. DOI: 10.1016/j.plantsci.2010.07.011
- Shi Y., Ding Y., Yang S. Cold signal transduction and its interplay with phytohormones during cold acclimation. *Plant and Cell Physiology*. 2015;56(1):7-15. DOI: 10.1093/pcp/pcu115
- Shimamura C., Ohno R., Nakamura C., Takumi S. Improvement of freezing tolerance in tobacco plants expressing a cold-responsive and chloroplast-targeting protein WCOR15 of wheat. *Journal of Plant Physiology*. 2006;163(2):213-219. DOI: 10.1016/j.jplph.2005.06.008
- Sieber A.N., Longin C.F.H., Leiser W.L., Würschum T. Copy number variation of *CBF-A14* at the *Fr-A2* locus determines frost tolerance in winter durum wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2016;129(6):1087-1097. DOI: 10.1007/s00122-016-2685-3
- Soleimani B., Lehnert H., Babben S., Keilwagen J., Koch M., Arana-Ceballos F.A. et al. Genome wide association study of frost tolerance in wheat. *Scientific Reports*. 2022;12(1):5275. DOI: 10.1038/s41598-022-08706-y
- Song L., Wang R., Yang X., Zhang A., Liu D. Molecular markers and their applications in marker-assisted selection (MAS) in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Agriculture*. 2023;13(3):642. DOI: 10.3390/agriculture13030642
- Takumi S., Shimamura C., Kobayashi F. Increased freezing tolerance through up-regulation of downstream genes via the wheat CBF gene in transgenic tobacco. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2008;46(2):205-211. DOI: 10.1016/j.plaphy.2007.10.019
- Todorovska E.G., Kolev S., Christov N.K., Balint A., Kocsy G., Vágújfalvi A. et al. The expression of *CBF* genes at *Fr-2* locus is associated with the level of frost tolerance in Bulgarian winter wheat cultivars. *Biotechnology, Biotechnological Equipment*. 2014;28(3):392-401. DOI: 10.1080/13102818.2014.944401
- Trunova T.I. Plant and low-temperature stress. 64th Timiryazev reading (Rasteniya i nizkotemperaturny stress. 64-e Timiryazevskoye chteniye) Moscow: Nauka; 2007. [in Russian] (Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс. 64-е Тимирязевское чтение. Москва: Наука; 2007).
- Vagujfalvi A., Aprile A., Miller A., Dubcovsky J., Delugu G., Galiba G. et al. The expression of several *Cbf* genes at the *Fr-A2* locus is linked to frost resistance in wheat. *Molecular Genetics and Genomics*. 2005;274(5):506-514. DOI: 10.1007/s00438-005-0047-y
- Vagujfalvi A., Galiba G., Cattivelli L., Dubcovsky J. The cold regulated transcriptional activator *Cbf3* is linked to the frost-tolerance gene *Fr-A2* on wheat chromosome 5A. *Molecular Genetics and Genomics*. 2003;269(1):60-67. DOI: 10.1007/s00438-003-0806-6
- Vaitkevičiūtė G., Chawade A., Lillemo M., Liatukas Ž., Aleliūnas A., Armonienė R. Genome-wide association analysis of freezing tolerance and winter hardiness in winter wheat of Nordic origin. *Plants (Basel)*. 2023;12(23):4014. DOI: 10.3390/plants12234014

- Visioni A., Tondelli A., Francia E., Pswarayi A., Malosetti M., Russell J. et al. Genome-wide association mapping of frost tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.). *BMC Genomics*. 2013;14:424. DOI: 10.1186/1471-2164-14-424
- Vítámvás P., Kosová K., Prášilová P., Prášil I.T. Accumulation of WCS120 protein in wheat cultivars grown at 9°C or 17°C in relation to their winter survival. *Plant Breeding*. 2010;129(6):611-616. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2010.01783.x
- Vítámvás P., Saalbach G., Prášil I.T., Capková V., Opatrná J., Ahmed J. WCS120 protein family and proteins soluble upon boiling in cold-acclimated winter wheat. *Journal of Plant Physiology*. 2007;164(9):1197-1207. DOI: 10.1016/j.jplph.2006.06.011
- Würschum T., Longin H.F.C., Hahn V., Tucker M.R., Leiser W.L. Copy number variations of *CBF* genes at the *Fr-A2* locus are essential components of winter hardiness in wheat. *The Plant Journal*. 2017;89(4):764-773. DOI: 10.1111/tpj.13424
- Xu Y., Li P., Yang Z., Xu C. Genetic mapping of quantitative trait loci in crops. *The Crop Journal*. 2017;5(2):175-184. DOI: 10.1016/j.cj.2016.06.003
- Zhu J., Pearce S., Burke A., See D.R., Skinner D.Z., Dubcovsky J. et al. Copy number and haplotype variation at the *VRN-A1* and central *FR-A2* loci are associated with frost tolerance in hexaploid wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2014;127(5):1183-1197. DOI: 10.1007/s00122-014-2290-2

Информация об авторе

Анна Валерьевна Федяева, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, 630090 Россия, Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 10, fedyaeva.anna@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0637-6899>

Information about the author

Anna V. Fedyaeva, Cand. Sci. (Biology), Researcher, Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10 Akademika Lavrentyeva Ave., Novosibirsk 630090, Russia, fedyaeva.anna@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0637-6899>

Статья поступила в редакцию 15.07.2025; одобрена после рецензирования 02.02.2026; принята к публикации 08.04.2026. The article was submitted on 15.07.2025; approved after reviewing on 02.02.2026; accepted for publication on 08.04.2026.