

УДК 557.21; 577:606:633.11

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ КУКУРУЗЫ И ПШЕНИЦЫ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ГЕНОВ ТРАНСКРИПЦИОННЫХ ФАКТОРОВ: ДОСТИЖЕНИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ ДЛЯ ПРАКТИЧЕСКОГО ПРИМЕНЕНИЯ

Е.Н. ТИЩЕНКО, С.И. МИХАЛЬСКАЯ, В.М. КУРЧИЙ, А.Г. КОМИСАРЕНКО

*Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины
03022 Киев, ул. Васильковская, 31/17*

В обзоре рассмотрены достижения и перспективы молекулярных биотехнологий, связанных с повышением уровня устойчивости кукурузы и пшеницы к стрессам, вызванным водным дефицитом, с использованием генов ряда транскрипционных факторов. Показано, что, будучи стрессиндуцируемыми, транскрипционные факторы могут служить компонентами комплексных сигнальных сетей и выступать в качестве ключевых посредников процессов адаптации/устойчивости растений. Охарактеризовано обширное семейство транскрипционных факторов AP2/ERF, члены которого принимают участие в реакции одно- и двудольных на стрессы, вызванные водным дефицитом, засолением, экстремальными температурами, ионами тяжелых металлов. Показано, что АБК-зависимые транскрипционные факторы AREB/ABF также могут принимать участие в повышении уровня устойчивости пшеницы и кукурузы к абиотическим и биотическим стрессорам. В обзоре дан анализ транскрипционных факторов NAC, которые выполняют различные функции, в том числе участвуют в контроле экспрессии генов, связанных с устойчивостью растений к стрессам. Для генетического улучшения культурных злаков обсуждена возможность использования в регуляторных сетях генов, принадлежащих к субсемействам транскрипционных факторов ERF, MYB, NF-Y, bHLH-типа.

Ключевые слова: кукуруза, пшеница, транскрипционные факторы, AP2/ERF, AREB/ABF, NAC, ERF, MYB, NF-Y, bHLH-типа, Opaque 2, осмотолерантность, генетическая трансформация.

Одно из актуальных направлений молекулярных биотехнологий по повышению уровня устойчивости культурных злаков к стрессам, вызванным водным дефицитом, связано с использованием генов, кодирующих *trans*-действующие транскрипционные факторы (ТФ, или TFs). Специфически взаимодействуя с соответствующими *cis*-действующими элементами промоторов регуляторных генов, TFs инициируют функционирование последних, что в конечном итоге приводит к экспрессии структурных генов, контролирующих биосинтез полипептидов белков, непосредственно принимающих участие в поддержании жизнеспособности растений в неблагоприятных условиях окружающей среды. Такую регуляторную систему называют регулоном, или генными сетями, где TFs рассматриваются как ключевые посредники процессов адаптации/устойчивости растений. Будучи сами стрессиндуцируемыми, транскрип-

ционные факторы могут выступать компонентами комплексных сигнальных сетей, включающих различные регулоны. К их числу относятся в частности транскрипционные факторы AP2/ERF, bZIP (субсемейство AREB/ABF), NAC, MYB, MYC, WRKY, NF-Y, ERE, Cys2His2 zinc-finger, bHLH, среди которых на сегодня наиболее детально и обширно исследованы представители первых трех семейств [1, 3, 6, 11, 20, 21, 23, 24, 26, 27, 29, 35, 37, 39, 40, 45–50, 52].

Отметим многогранность теоретических аспектов стресстолерантности растений, связанных с генетической и эпигенетической регуляцией экспрессии генов разнообразных семейств и субсемейств транскрипционных факторов, реализуемых на транскрипционном и (или) посттранскрипционном уровнях [1, 2, 6, 10, 12, 13, 15–17, 24, 28–30, 35, 37, 39, 45]. Обсуждено участие в регуляторных сетях огромного класса микроРНК (miRNA/siRNA) [4, 7, 8, 10, 15, 16, 22, 23, 33, 36], которым наряду с TFs отводится роль ключевых участников в регуляторных сетях растений [4].

В целом при разработке молекулярных биотехнологий ключевое значение имеет идентификация генов, кодирующих TFs. Их экспрессия в конечном итоге приводит к повышению уровня толерантности трансгенных вариантов, улучшая их рост и развитие при минимальных потерях урожайности в условиях стресса. Этот вопрос касается также возможных изменений в функционировании регуляторных генов, связанных с морфогенезом, и структурных генов, принимающих участие в путях метаболизма растений.

Прогресс в понимании роли конкретных *trans*-действующих транскрипционных факторов растений достигнут благодаря структурно-функциональной геномике, методологии генетической инженерии, генетическим и физиолого-биохимическим исследованиям вариантов с функциональными генами транскрипционных факторов. Это послужило основанием для получения биотехнологических растений с повышенным уровнем устойчивости к осмотическим, температурным стрессам, иным абиотическим и биотическим факторам. Для решения обсуждаемых вопросов немаловажное значение имеет наличие функциональных векторных конструкций, которые дают возможность адекватно решать поставленные задачи. В таких векторных конструкциях, в частности для злаковых, чаще всего используются конститутивные (35S, Ubi кукурузы, OsRACT риса) и стрессиндуцибельные промоторы, среди которых промоторы таких генов, как *rd29A* и *Rabi17* кукурузы, *Cor/Lea* и *TaNAC2a* пшеницы, *HvDhn4s* ячменя.

AP2/ERF (APETALA 2/ Ethylene-Responsive Element Binding Factors) – обширное семейство транскрипционных факторов, специфичных для растений. Его члены принимают участие в реакции одно- и двудольных на стрессы, вызванные водным дефицитом, засолением, экстремальными температурами, ионами тяжелых металлов. Для этих TFs характерна гомология ДНК-связывающего домена AP2, первоначально идентифицированного в гомеотическом белке арабидопсиса APETALA 2. AP2/ERF включает 4 основных (из 5) субсемейств: AP2 (APETALA 2), DREB (Dehydration Responsive Element Binding Protein), ERF (Ethylene-Responsive Transcription Factor), RAV (Related to ABI3/VP1) [23, 37]. В дальнейшем ряд субсемейств, аналогичных TFs, был идентифицирован и охарактеризован у культурных растений, в том числе кукурузы и пшеницы.

Так, показана [26] осмотолерантность трансгенных растений пшеницы, которые содержат функциональный ген *DREB1A* арабидопсиса под контролем индуцибельного промотора гена *rd29A* в условиях вегетационного опыта. Подтверждена их толерантность в полевых условиях.

Установлено замедление процесса прорастания трансформантов как при стрессах, так и в нормальных условиях (н.у.) (за исключением нескольких вариантов). Тем не менее на поздних стадиях их развития осуществлялся нормальный рост без морфологических изменений, образовывалось большее количество метелок (в том числе нестерильных), наблюдался разветвленный фенотип корня. Кроме того, на первоначальных этапах водного дефицита отсутствовали различия по морфологическим показателям и по скорости роста между нетрансгенными контрольными и генетически модифицированными растениями *rd29A : DREB1A*. При дальнейшем действии стресса в отличие от трансформантов гибель растений контрольного варианта ускорялась.

Достигнута [13] повышенная устойчивость T1-поколения трансгенных растений пшеницы *Ubi : GmDREB* и *rd29A : GmDREB* к водному дефициту и засолению (*GmDREB* – ген сои *Glycine max* размером 910 пн, кодирует 174 а.а., содержит AP2/EREB-ДНК-связывающий домен, состоящий из 58 аминокислотных последовательностей). Установлены нормальный рост и развитие *Ubi : GmDREB*-растений и *rd29A : GmDREB*-растений с функциональным геном *GmDREB*, полученных путем микробомбардировки. Различия по показателям скорости роста и длина колоса относительно контроля отсутствовали. Наблюдалось повышенное содержание растворимых сахаров.

Выявлена [39] толерантность поколений трансгенных растений пшеницы (T₀, T₁), в которых осуществлялась сверхэкспрессия гена TФ DREB-субсемейства к водному дефициту. Трансгенные варианты получены путем микробомбардировки незрелых соцветий и незрелых зародышей. Показано более чем двукратное повышение содержания свободного L-пролина в листьях и семенах T₂-поколения трансгенных растений. После прекращения полива (в течение 15 сут), за которым последовала регидратация (10 сут), трансгенные растения в отличие от нетрансгенных контрольных оставались жизнеспособными.

Выявлена [12] повышенная устойчивость трансгенных растений пшеницы *Ubi : GhDREB*, а также *rd29A : GhDREB* (*GhDREB* – ген хлопчатника), полученных путем микробомбардировки, к водному дефициту, засолению и низким отрицательным температурам. В трансгенных вариантах накапливались растворимые сахара. В условиях стресса поддерживался более высокий уровень содержания хлорофилла по сравнению с нетрансгенным контролем. Между трансгенными и контрольными вариантами фенотипические различия не наблюдались.

Обнаружена [5] повышенная устойчивость к водному дефициту, засолению, положительной низкой температуре поколения трансгенных растений кукурузы, в которых ген *DREB1A/CBF3* наследовался по Менделю, причем экспрессия этого гена индуцировалась в реакции на стрессоры, тогда как в н. у. наблюдалась его едва различимая транскрипция. Среди остальных полученных трансформантов функционирование этого гена осуществлялась конститутивно в отсутствие стрессора, несмотря на использование промотора стрессиндуцибельного гена *rd29A*. Конститутивная экспрессия *DREB1A/CBF3* приводила к замедлению роста и стерильности большинства трансгенных растений.

Повышался также уровень транскрипции гена *ZmCAT3* при низкой положительной температуре.

Установлено [53] повышение уровня толерантности к водному дефициту семенного поколения трансгенных растений кукурузы, в которых осуществлялась сверхэкспрессия гена галофита *TsCBF1*. Такое заключение авторы сделали на основании показателей относительного водного содержания, снижения уровня гибели клеток по сравнению с контролем, накопления осмолитов. При этом повышалась урожайность, сокращалась продолжительность фазы выметывания пестичных столбиков.

Доказана [24] повышенная устойчивость к водному дефициту и низким отрицательным температурам трансгенных растений пшеницы (35S : *TaDREB2*), (35S : *TaDREB3*) и ячменя (35S : *TaDREB2*), (35S : *TaDREB3*). У генетически измененных вариантов, где конститутивно с повышенным уровнем осуществлялась экспрессия *TaDREB2*, *TaDREB3*, в н. у. культивирования наблюдались замедление роста, задержка цветения, снижение урожая относительно нетрансгенного контроля. Тем не менее в условиях водного дефицита жизнеспособность биотехнологических растений была выше, чем контрольных. Повышенный уровень их экспрессии приводил к повышению такового других генов *DREB/CBF*, а также стрессреагирующих генов *LEA/COR/DHN*. Использование стресс-индуцибельного промотора минимизировало негативное влияние сверхэкспрессии трансгенов на рост и развитие биотехнологических растений.

Таким образом, манипуляции с рядом чужеродных и собственных генов *DREBs* могли приводить к повышению уровня толерантности трансгенных растений кукурузы и пшеницы не только к отдельным абиотическим стрессорам, но и их комбинации. При этом уровень устойчивости трансгенных растений мог варьировать.

Следует отметить, что экспрессия трансгенов ряда представителей обсуждаемого субсемейства могла сопровождаться индукцией транскрипции генов других типов TFs [24]. Более того, их функционирование могло происходить конститутивно в отсутствие стрессора, несмотря на использование промотора стрессиндуцибельного гена [5].

Немаловажно, что регуляция экспрессии генов ряда представителей этого семейства, в том числе кукурузы и пшеницы, происходила на посттранскрипционном уровне путем альтернативного сплайсинга, в частности, гена пшеницы *Wdreb2*, для которого показано, что в зависимости от типа стрессора образовывались разные функциональные формы: *Wdreb2alpha*, *Wdreb2beta*, *Wdreb2gamma*. [9]. В геноме пшеницы выявлен также ген неактивной β -изоформы, в которой отсутствовал домен активации транскрипции. Более того, в генах, кодирующих функциональную и нефункциональную изоформы, содержалось разное количество экзонов [31].

Следует также отметить, что в нестрессовых условиях наряду с отсутствием различий в процессах роста и развития в трансгенных вариантах могли происходить негативные изменения. Такие нежелательные последствия, хотя и крайне редко, наблюдались в случаях использования сильных конститутивных промоторов. Применение стрессиндуцированных промоторов минимизировало негативное влияние сверхэкспрессии трансгенов на их рост и развитие [1, 24].

В целом *DREBs*-гены однодольных могут нормально функционировать в двудольных, и наоборот. Ряд генов этого семейства из разных ис-

точников был эффективным относительно повышения уровня устойчивости дву- и однодольных культурных растений.

AREB/ABF-субсемейство TFs. AREB/ABF (ABA Responsive Element Binding Proteins Factors) – АБК-зависимые транскрипционные факторы. Они относятся к bZIP (basic Leucine Zipper) семейству TFs, которые функционируют в путях передачи сигналов в ответ на абиотические стрессы, а также при созревании и прорастании семян. В промоторах большинства генов, индуцируемых АБК, содержится консервативный *cis*-действующий элемент ABRE (ABR-Responsive Element, АБК-реагирующий элемент) с консенсусной последовательностью PuACGTGG. Этот *cis*-элемент характерен для членов семейства G-box (CACGTG). Он принимает участие в молекулярных механизмах транскрипции обширного ряда генов растений. ABREs содержат последовательность ACGT-кор, распознаваемую bZIP-белками. Хотя эта последовательность консервативна, ее фланкирующие последовательности могут различаться. Так, ABRE кукурузы – GACGTG, риса – CGTACGTGTC. bZIP-белки содержат консервативную основную область и лейциновый zipper. Консервативная основная область ответственна за последовательность специфического связывания ДНК, тогда как менее консервативная область zipпера – за специфичность димеризации TFs bZIP [6, 11, 17, 23].

Для АБК-зависимой индукции транскрипции генов единственной копии этого *cis*-элемента недостаточно. Для их успешной экспрессии требуются или дополнительные копии ABRE, или другие *cis*-элементы, известные как «связанные» элементы CE (Coupling Element). С элементами CE взаимодействуют транскрипционные факторы CEBFs (CE Element Binding Factors). ABRE и CE составляют АБК-реагирующие промоторные комплексы ABRCs (ABA-Response Promoter Complexes) – ABRC1 и ABRC2. (цит. по [1], с. 34–36). В частности, CE1 кукурузы содержит последовательность CACCG, с которой связывается *trans*-действующий фактор ZmABI4. Показано, что ряд транскрипционных факторов CEBFs, взаимодействующих с CE1, принадлежит к AP2/ERF-субсемействам белков В-3 или А-6. Считается, что CEBFs вовлечены в АБК- и сахарорегулируемые пути передачи сигналов. Так, TF кукурузы ZmABI4 взаимодействует с *cis*-элементом промотора сахарореагирующего гена *ADH1*. Более того, CE1 может функционировать как элемент ABRE, опосредующий реакцию не только на абиотические, но и биотические стрессы.

На примере арабидопсиса также показано, что в ответ на АБК в качестве элементов, связанных с ABRE, могут использоваться DRE/CRT-последовательности, что предполагает наличие взаимодействия DREB- и ABRF-регулонов. Помимо ABRE, DRE в промоторах генов могут содержаться и другие *cis*-элементы, в частности MYBRS, MYCRS, с которыми могут взаимодействовать транскрипционные факторы MYB и MYC. Эти транскрипционные факторы (AREB, DREB, MYB, MYC) могут быть вовлечены как в АБК-сигналинг, так и в реакцию на стресс (цит. по [1], с. 34–37).

Однако функциональное значение преобладающего большинства представителей AREB/ABFs не изучено не только у культурных растений, но и у модельного объекта – *Arabidopsis thaliana*. Такие исследования дадут возможность проводить скрининг разных генов как кандидатов для разработки молекулярных биотехнологий по повышению уровня

устойчивости культурных растений к осмотическим стрессам и экстремальным температурам.

Отметим, что для активизации транскрипции генов транскрипционных факторов AREB/ABFs принципиальное значение может иметь АБК-зависимая посттранскрипционная модификация, связанная с фосфорилированием аминокислотных последовательностей. Фосфорилируют и позитивно контролируют TFs три субкласса III протеинкиназ SnRK2 (Sucrose non-Fermenting-1 Related Protein Kinase 2), а именно: SRK2D/SnRK2.2, SRK2E/SnRK2.6/OST1 и SRK2I/SnRK2.3. АБК-активированная киназа фосфорилирует Ser/Thr-остатки сайтов RXXS/T в консервативной области белков всех форм AREB. Для получения функциональных форм они образуют в ядрах клеток гомо- и гетеродимеры, а далее взаимодействуют с протеинкиназой SRK2D/SnRK2.2 (цит. по [1], с. 34–37) [11, 19].

На сегодня результаты исследований кукурузы и пшеницы с использованием генов AREB-субсемейства, связанных с толерантностью растений к абиотическим стрессам, ограничены. Среди них отметим следующее.

В каллусе пшеницы [18] ген пшеницы *Wabi5* активизируется водным дефицитом, низкими температурами, обработкой АБК.

Показано, что паттерны экспрессии гена *Wabi5* (под контролем промотора генов пшеницы *Cor/Lea*, реагирующих на холод) были различными в генотипах пшеницы с разными уровнями стрессустойчивости и чувствительности к АБК. Авторы считают, что WABI5 функционирует как транскрипционный фактор, который контролирует экспрессию генов пшеницы *Cor/Lea* (*Wdhn13*, *Wrab18*, *Wrab19*) в ответ на ряд абиотических стрессов.

Трансгенные растения табака, в которых осуществлялась сверхэкспрессия гена пшеницы *Wlip19* под контролем промотора реагирующих на холод генов пшеницы *Cor/Lea*, показывали значительное повышение уровня устойчивости к абиотическим стрессам, особенно к промораживанию [17].

В каллусе пшеницы и в трансгенных растениях табака с функциональным геном *Wlip19* повышался уровень экспрессии *GUS*-гена, находящегося под контролем промоторов четырех *Cor/Lea*-генов пшеницы: *Wdhn13*, *Wrab17*, *Wrab18*, *Wrab19*. Показано прямое белок-белковое взаимодействие между транскрипционными факторами WLIP19, OBF1 (гомолог ТаOBF1) и другого TF пшеницы bZIP-типа. По мнению авторов, WLIP19 функционирует как транскрипционный регулятор генов *Cor/Lea*.

TF GmbZIP1 солетолерантной формы сои, кодирующийся единственным геном, состоит из 438 аминокислотных последовательностей. Его консервативный bZIP-домен содержит 60 аминокислотных последовательностей. Экспрессия гена *GmbZIP1* индуцируется в вегетативных органах сои АБК, водным дефицитом, пониженной температурой [13].

В трансгенных растениях пшеницы, в которых происходила сверхэкспрессия гена *GmbZIP1*, повышался уровень устойчивости к стрессам, вызванным водным дефицитом. Что касается арабидопсиса, то в условиях водного дефицита и засоления функционирование этого гена приводило к изменению стрессиндуцированной экспрессии генов, принимающих участие в генетическом контроле закрытия устьиц под влиянием АБК. В таких трансгенных растениях замедления роста не обнаружено.

Целесообразно отметить ген кукурузы *ZmABI5* (кодирует TF bZIP-семейства), который в отличие от транскрипционных факторов, приведенных выше, рассматривается как негативный регулятор [49].

Экспрессия этого гена индуцируется АБК, салициловой кислотой, засолением, повышенными и пониженными температурами, поранением, маннитолом. В промоторе гена *ZmABI5* помимо ABRE содержатся *cis*-элементы — DRE, MYBRS, MYCRS. Трансгенные растения табака показывали стрессчувствительные фенотипы к водному дефициту, засолению, экстремальным температурам. Сверхэкспрессия *ZmABI5* приводила к изменению уровня транскрипции гена *PR5*, содержащего GCC-бокс, а также генов *CAT1*, *APX*, *NtERD10 A, B, C, D* (*DRE/CRT*-генов). По сравнению с контролем в трансгенных растениях содержание малондильдегида было выше, а *L*-пролина — ниже.

Ген *ZmbZIP72*, который в геноме кукурузы представлен одной копией, содержит 3 интрона. Он дифференциально экспрессируется в разных вегетативных органах, в частности в проростках — водным дефицитом, засолением, АБК [49].

Показана повышенная устойчивость 35S::*ZmbZIP72* растений арабидопсиса к водному дефициту, а также к засолению, хотя и с более низким уровнем. Сверхэкспрессия этого гена сопровождалась повышением не только уровня экспрессии АБК-индуцибельных генов *RAB18*, *HIS1-3*, но и содержания свободного *L*-пролина, а также снижением выхода электролитов и потери воды в листьях. Рассматривается как транскрипционный активатор. Для трансактивизации в N-терминальной области необходима последовательность аминокислот (23—63).

В целом анализ уровня экспрессии генов трансгенных растений кукурузы и пшеницы показал, что транскрипционные факторы ABRE могут принимать участие в повышении уровня устойчивости к абиотическим и биотическим стрессорам. Они могут быть не только позитивными, но и негативными (в редких случаях) регуляторами.

Субсемейство TFs NAC. NAC (*Petunia NAM*, *Arabidopsis ATAF1-2*, *SUC2*) — специфическое для растений субсемейство транскрипционных факторов. Его члены выполняют разнообразные биологические функции, в том числе контроля экспрессии генов, связанных со стойкостью к абиотическим (в этом случае их классифицируют как SNAC) и биотическим факторам. Первый представитель таких TF, названный NAM, охарактеризован у петунии. В дальнейшем гены, кодирующие TF NAC, были идентифицированы в геноме арабидопсиса при исследовании промоторов генов раннего ответа на дегидратацию *ERD1* (*Early Responsive to Dehydration 1*), где ключевое значение имела MYC-подобная последовательность CATGTG. Показано, что индукция транскрипции генов *ERD1* осуществляется в ответ на водный дефицит, засоление, АБК [3, 35].

TF NAC разных видов могут реагировать с неодинаковыми *cis*-действующими элементами. Так, в промоторах генов *ERD1* арабидопсиса полная нуклеотидная последовательность, которую узнает TF NAC — CATGT, где кор-последовательностью сайтов связывания является тетрамер CATG, тогда как белки пшеницы TaNAC69 взаимодействуют с кор-последовательностью CGTA/G. Отметим, что в N-терминальной области белков содержится весьма консервативный домен, с которым взаимодействует NAC. Он образует структуру типа спираль—поворот—спираль, именно она и реагирует с ДНК. Эта область может включать консервативные домены, в частности у кукурузы их 5. Что касается

С-терминальной области белков, то показано ее разнообразие по размеру и аминокислотным последовательностям. Предполагается, что именно она является областью транскрипционной активизации. Кроме NAC-домена в промоторах генов, кодирующих ТФ NAC, могут находиться и другие *cis*-действующие элементы. Функциональный анализ показал, что большинство ТФ NAC являются транскрипционными активаторами. Среди них, в частности, *ZmSNAC1* кукурузы, *TaNAC69* пшеницы [1, 20].

Несмотря на то что идентифицированы десятки—сотни членов этого субсемейства (в частности, у кукурузы предсказано 190 ТФ), биологическая функция генов, связанных со стрессустойчивостью кукурузы и пшеницы, ограничена. Это же касается эффективности их использования для улучшения методологии генетической инженерии.

Экспрессия генов пшеницы *TaNAC69* (1—4) в н. у. осуществляется в корнях, тогда как при водном дефиците — и в листьях, и в корнях [43]. В векторных конструкциях авторы использовали промоторы: конститутивный *HvDhn8s* и сильный стрессиндуцируемый ячменя *HvDhn4s*.

Показана толерантность к водному дефициту *HvDhn8s*: *TaNAC69* — растений пшеницы, в которых осуществлялась сверхэкспрессия его собственного гена *TaNAC69I*. При этом увеличивалась биомасса побегов и корней трансгенных растений в условиях комбинированного водного дефицита и умеренного солевого стресса, удлинялись корни при дегидратации, повышалась эффективность использования воды. ТФ *TaNAC69* мог взаимодействовать, в частности, с *cis*-элементами промоторов генов хитиназы, глиоксалазы 1. Более того, его сверхэкспрессия сопровождалась повышением уровня экспрессии ряда структурных генов, связанных с реакцией на стресс. По мнению авторов, этот транскрипционный фактор является транскрипционным активатором, принимающим участие в процессах адаптации пшеницы к водному дефициту.

Выявлен [20] высокий уровень экспрессии гена *ZmSNAC1* кукурузы в ответ на пониженную температуру, засоление, водный дефицит, АБК. Проанализирована эффективность его использования для генетического улучшения двудольных на примере трансгенных растений арабидопсиса.

Сверхэкспрессия *ZmSNAC1* кукурузы (промотор *CaMV 35S*) в трансгенных растениях арабидопсиса приводила к гиперчувствительности к АБК и осмотическим стрессам (относительно дикого типа) на стадии прорастания. В условиях водного дефицита и засоления проросло соответственно в 5 и 1,2—1,5 раза меньше семян трансгенных растений, тогда как в н. у. различия между трансформантами и диким типом не наблюдались. Отметим также, что проростки трансгенных вариантов показывали повышенный уровень толерантности к водному дефициту, при этом морфологических изменений не обнаружено.

Субсемейства ERF, MYB, NF-Y, bHLH-типа. Для генетического улучшения культурных злаков рассмотрены возможности генов, принадлежащих, в частности, к субсемействам транскрипционных факторов ERF, MYB, NF-Y, bHLH-типа. Информация по этому вопросу для кукурузы и пшеницы ограничена.

В большинстве случаев исследована функция этих генов в трансгенных растениях табака. Ряд примеров имеется для злаковых культур. В частности, в биотехнологических растениях кукурузы, в которых постоянно осуществлялась сверхэкспрессия собственного гена *ZmNF-YB2* под контролем конститутивного промотора гена актина 1 риса *OsRAC1*, показано повышение уровня их устойчивости к водному дефициту в веге-

тационных и полевых условиях. При этом наблюдались меньшее увядание листьев, более высокий показатель – индекс хлорофилла, активизация фотосинтеза, а также повышение урожайности относительно контроля в условиях стресса (в одной из трансгенных линий почти на 50 %) (цит. по [1], с. 70).

Что касается пшеницы, то проанализирована функция его собственного гена, который кодирует белок с консервативным ДНК-связывающим доменом и консервативным N-терминальным мотивом (MCG-GAIL), в трансгенных растениях табака [44]. Этот ген локализован на хромосоме 7A, его транскрипция индуцируется водным дефицитом, экзогенной АБК, этиленом, салициловой кислотой, а также в ответной реакции на инфицирование патогеном *Blumeria graminus* f. sp. *tritici*. Сверхэкспрессия *TaERF1* в трансгенных растениях табака приводила к активизации транскрипции стрессосвязанных генов, включая *PR* и *COR/RD*. Авторы предположили, что *TaERF1* может принимать участие во множественных путях передачи стресс-сигналов.

Относительно транскрипционного фактора bHLH-типа (спираль—поворот—спираль) считается, что он функционирует как ключевой регулятор многих биологических процессов растений. Отметим, что в растениях пшеницы (*Triticum aestivum* L.) функционирование его собственного гена *TabHLH1* при дефиците P_i и N осуществлялось в листьях и корнях [30]. В трансгенных вариантах с повышенным уровнем экспрессии этого гена стрессоустойчивость существенно возрастала. При этом по сравнению с контролем наблюдалось большее накопление антиоксидантных ферментов (супероксиддисмутазы, каталазы, пероксидазы).

Молекулярно-генетический анализ 60 изолированных генов MYB-семейства пшеницы предоставил новые возможности для ее генетического улучшения [51]. В частности проанализирована функция генов ряда представителей этого семейства (*TaMYB2*, *TaMYB32*, *TaMYB56*, *TaPIMP1T*) в трансгенных растениях арабидопсиса и табака [51]. Гены пшеницы *TaMYB56-B* и *TaMYB56-D*, расположенные на хромосомах 3B, 3D, с высоким уровнем индуцировались холодовым стрессом и с низким — засолением. В трансгенных растениях арабидопсиса, где происходила сверхэкспрессия гена *TaMYB56-B*, повышался уровень транскрипции холодреагирующих генов, таких как *COR15a*, *DREB1A/CBF3*. Фенотипические различия в ответ на водный дефицит, холодной стресс между трансгенными и контрольными вариантами не наблюдались. Этот транскрипционный фактор рассматривается как основной регулятор, принимающий участие в реакции растений на промораживание и солевой стресс [52].

Что касается *TaMYB2* пшеницы, идентифицированы три гена, кодирующие ТФ *TaMYB2* (2A, 2B, 2D), которые показывали различные паттерны экспрессии [21]. Среди них *TaMYB2A*, локализованный в ядре, раньше других генов реагировал на стресс. В трансгенных растениях СаMV35S : *TaMYB2*-поколения арабидопсиса с функциональным геном пшеницы *TaMYB2A* под контролем конститутивного промотора СаMV35S наблюдалось повышение устойчивости к водному дефициту, засолению, промораживанию. При этом повышалась функциональная активность ряда структурных генов, связанных с абиотическими стрессами. Кроме того, возрастала уровни стабильности клеточных мембран и функциональной активности фотосинтетического аппарата, снижались осмотический потенциал и скорость потери воды. Более того, сверхэкс-

прессия гена *TaMYB2A* не оказывала негативного влияния на фенотип трансгенных вариантов как в условиях стресса, так и в нормальных условиях.

В отличие от приведенных выше примеров в T_3 -поколении трансгенных растений арабидопсиса с функциональным геном пшеницы *TaMYB32* установлено повышение уровня их устойчивости только к засолению [52]. В трансгенных вариантах в условиях умеренного засоления происходило удлинение корней. Фенотипические различия в ответ на водный дефицит, холодовой стресс между контрольными и трансгенными вариантами не наблюдались.

В литературе обсуждаются, хотя и редко, вопросы, связанные с функциональной активностью растений в ответ на стрессы, вызванные одновременно водным дефицитом и грибными патогенами. В частности, проанализированы трансгенные растения табака с функциональным геном пшеницы *TaPIMP1*, который кодирует ТФ семейства MYB R2R3-типа (цит. по [1], с. 62). Этот ген кодирует белок (322 а.а.) и содержит два сигнала ядерной локализации и две области активизации транскрипции. В трансгенных растениях повышалась устойчивость к водному дефициту, засолению и к патогену *Ralstonia solanacearum*. Кроме того, в линиях *TaPIMP1* по сравнению с диким типом повышалась активность фенилаланинаммонийлиазы (PAL) и супероксиддисмутазы (SOD). Следует отметить, что в таких вариантах происходила экспрессия гена, кодирующего белок ТФ DREB1A.

Формальное констатирование экспериментальных фактов, связанных с использованием генов ТФ, не раскрывает глубину и сложность проблемы повышения устойчивости культурных растений к стрессам, вызываемым водным дефицитом. В этой связи отметим, что еще один уровень сложности этого направления исследований имеет отношение к эпигенетическим аспектам, которые реализуются на транскрипционном и посттранскрипционном уровнях [1, 2]. Что касается первого, то на первоначальном этапе исследований одно из убедительных доказательств получено при изучении транскрипционного фактора кукурузы опейк (*Opaque 2*, 02), контролирующего транскрипцию генов зеинов субсемейства 4 (цит. по [2], с. 59—61). Активность этого ТФ приводила к изменению характера метилирования нуклеотидных последовательностей ДНК. Этот транскрипционный фактор связывается с 5-GCCACGTAGA-последовательностью, ACGT-кор которой в значительной степени может метилироваться в тканях спорофита и гипометилироваться в эндосперме. Анализом ДНК двух инбредных линий и их реципрокных гибридов доказано, что состояние гипометилирования устанавливается в материнских аллелях генома. Секвенирование нуклеотидных последовательностей промоторной области гена размером 390 пн показало, что остаток цитозина были на 96 % метилированными в листьях и на 84 % — в эндосперме. Более того, доказано, что именно продукт гена *Opaque 2* взаимодействовал с метилированными последовательностями-мишенями. Отметим также, что первым примером импринтинга растений считается ген кукурузы *rl* (*R-r:std*), который контролирует равномерную пигментацию алейронового слоя, когда наследуется по материнской линии, и пятнистую — по мужской. Аллели *rl* могут включать от 1 до 5 прочно связанных гомологических генов в прямой или в инвертированной ориентации. Индивидуальные гены *rl* кодируют транскрипционные факторы bHLH (спираль—петля—спираль), которые контролируют про-

странственно-временную экспрессию структурных генов путей биосинтеза антоцианов. Гены *rl* иногда связаны с дифференциальной тканеспецифической экспрессией. Кроме того, они различаются в паттернах метилирования *rl*-аллелей, где передаваемый по материнской линии аллель имеет более низкий уровень ферментативной модификации (цит. по [2], с. 62, 63).

Таким образом, представленные данные свидетельствуют о перспективности молекулярных биотехнологий по повышению уровня устойчивости кукурузы и пшеницы к стрессам, вызванным водным дефицитом, с использованием ряда генов транскрипционных факторов. В настоящее время наиболее детально исследованы представители обширных семейств DREB, AREB/ABF, NAC, для преобладающего большинства представителей которых показана целесообразность их применения для повышения стрессустойчивости этих культур.

1. Моргул Б.В., Тищенко Е.Н. Молекулярные биотехнологии по повышению устойчивости культурных злаков к осмотическим стрессам. — К.: Логос, 2014. — 221 с.
2. Тищенко Е.Н., Дубровная О.В. Эпигенетическая регуляция. Метилирование ДНК генов и транскрипционных факторов. — К.: Логос, 2004. — 236 с.
3. Тищенко О.М., Михальська С.І. Транскрипційні фактори NAC-субродини у підвищенні рівня стійкості культурних рослин до осмотичних стресів // Физиология растений и генетика. — 2017. — **49**, № 3. — С. 211—217.
4. Abdul F. A. Samad, Muhammad Sajad, Nazaruddin Nazaruiddin et al. MicroRNA and Transcription Factor: Key Players in Plant Regulatory Network // Front Plant Sci. — 2017. — **8**. — P. 565. doi: 10.3389/fpls.2017.00565
5. Al-Abed D., Parani M., Reddy T. et al. Genetic engineering of maize with the *Arabidopsis* DREB1A/CBF3 gene using split-seed explants // Crop Sci. — 2007. — **47**. — P. 2390—2402.
6. Banerjee A., Roychoudhury A. Abscisic-acid-dependent basic leucine zipper (bZIP) transcription factors in plant abiotic stress // Protoplasma. — 2017. — **254**(1). — P. 3—16.
7. Borsani O., Zhu Jianhua, Verslues Paul E. et al. Endogenous siRNAs derived from an endogenous siRNAs derived from a pair of natural *cis*-antisense transcripts regulate salt tolerance in *Arabidopsis* // Cell. — 2005. — **123**(7) — P. 1279—1291.
8. Brodersen P., Voinnet O. The diversity of RNA silencing pathways in plants // Trends Genet. — 2006. — **22**, N 5. — P. 268—280.
9. Egawa C., Kobayashi F., Ishibashi M. et al. Differential regulation of transcript accumulation and alternative splicing of a DREB2 homolog under abiotic stress conditions in common wheat // Gen. Genet. Syst. — 2006. — **81**, N 2/ — P. 77—91.
10. Fahlgren N., Taiowa A., Montgomery T.A. et al. Regulation of AUXIN RESPONSE FACTOR3 by TAS3 ta-siRNA affects developmental timing and patterning in *Arabidopsis* // Curr. Biol. — 2006. — **16**. — P. 939—944.
11. Fujita Y., Fujita M., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. ABA-mediated transcriptional regulation in response to osmotic stress in plants // J. Plant Res. — 2011. — **124**. — P. 509—525.
12. Gao S.-Q., Chen M., Xia L.-Q. et al. A cotton (*Gossypium hirsutum*) DRE-binding transcription factor gene, GhDREB, confers enhanced tolerance to drought, high salt, and freezing stresses in transgenic wheat // Plant Cell Rep. — 2009. — **28**. — P. 301—311.
13. Gao S., Xu H., Chen G X. et al. Improvement of wheat drought and salt tolerance by expression of a stress inducible transcription factor GmDREB of soybean (*Glycine max*) // Chin. Scie. Bull. — 2005. — **50**, N 23. — P. 2714—2723.
14. Gutterson N., Ratcliffe O. J., Heard J. E. Plant nuclear factor Y (NF-Y) B subunits confer drought tolerance and lead to improved corn yields on water-limited acres // PNAS. — 2007. — **104**, N 42. — P. 16450—16455.
15. Hamilton A., Baulcombe D.C. A species of small antisense RNA in posttranscriptional gene silencing in plants // Science. — 1999. — **286**, N 5441. — P. 950—952.
16. Ito H., Gaubert H., Bucher E. et al. An siRNA pathway prevents transgenerational retrotransposition in plants subjected to stress // Nature. — 2011. — **472**(7341). — P. 115—124.
17. Kobayashi F., Maeta E., Terashima A. et al. Development of abiotic stress tolerance via bZIP-type transcription factor LIP19 in common wheat // J. Exp. Bot. — 2008. — **59**, N 4. — P. 891—905.
18. Kobayashi F., Maeta E., Terashima A. et al. Positive role of a wheat HvABI5 ortholog in abiotic stress response of seedlings // Physiol. Plant. — 2008. — **134**, N 1. — P. 74—86.

19. Lee S.J., Park J.H., Lee M.H. et al. Isolation and functional characterization of CE1 binding proteins // BMC Plant Biol. — 2010. — Dec 16; 10:277. doi: 10.1186/1471-2229-10-277.
20. Lu M., Sheng Ying, Deng-Feng Zhang et al. A maize stress-responsive NAC transcription factor, ZmSNAC1, confers enhanced tolerance to dehydration in transgenic *Arabidopsis* // Plant Cell Rep. — 2012. — **31**, N 9. — P. 1701–1711.
21. Mao X., Jia D., Lee A. et al. Transgenic expression of TaMYB2A confers enhanced tolerance to multiple abiotic stresses in *Arabidopsis* // Funct. Integr. Genomics. — 2011. — **11**, N 3. — P. 445–465.
22. Mirouze M., Paszkowski J. Epigenetic contribution to stress adaptation in plants // Curr. Opin. Plant Biol. — 2011. — **14**. — P. 1–8.
23. Mizoi J., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. AP2/ERF family transcription factors in plant abiotic stress // Biochim. Biophys. Acta. — 2011. — **1819**. — P. 86–96.
24. Morran S., Eini O., Pyvovarenko T. et al. Improvement of stress tolerance of wheat and barley by modulation of expression of DREB/CBF factors // Plant Biotechnol J. — 2011. — **9**, N 2. — P. 230–249.
25. Niu X., Helentjaris T., Bate N.J. Maize ABI4 binds coupling element1 in abscisic acid and sugar response genes // Plant Cell. — 2002. — **14**. — P. 2565–2575.
26. Pellegrineschi A., Reynolds M., Pacheco M. et al. Stress-induced expression in wheat of the *Arabidopsis thaliana* DREB1A gene delays water stress symptoms under greenhouse conditions // Genome. — 2004. — **47**. — P. 493–500.
27. Qin F., Kakimoto M., Sakuma Y. et al. Regulation and functional analysis of *ZmDREB2A* in response to drought and heat stresses in *Zea mays* L. // Plant J. — 2007. — **50**. — P. 54–69.
28. Qin F., Sakuma Y., Li J. et al. Cloning and functional analysis of a novel DREB1/CBF transcription factor involved in cold-responsive gene expression in *Zea mays* L. // Plant Cell Physiol. — 2004. — **45**, N 8. — P. 1042–1052.
29. Rohit Joshi Abscisic-acid-dependent basic leucine zipper (bZIP) transcription factors in plant abiotic stress // Protoplasma. — 2017. — **254(1)**. — P. 3–16. doi: 10.1007/s00709-015-0920-4. Epub 2015 Dec 15.
30. Rohit Joshi, Shabir H. Wani, Balwant Singh et al. Transcription factors and plants response to drought stress: current understanding and future directions // Front Plant Sci. — 2016. — **7**. — P. 1029. doi: 10.3389/fpls.2016.01029
31. Sazegari S., Niazi A., Sazegari S., Niazi A. Isolation and molecular characterization of wheat (*Triticum aestivum*) Dehydration Responsive Element-Binding Factor (DREB) isoforms // Aust. J. Crop Sci. (AJCS). — 2012. — **6**. — P. 1037–1044.
32. Stephenson T.J., McIntyre C.L., Collet C., Xue G.P. Genome-wide identification and expression analysis of the NF-Y family of transcription factors in *Triticum aestivum* // Plant Mol. Biol. — 2007. — **65 (1–2)**. — P. 77–92.
33. Sunkar R., Chinnusamy V., Zhu J., Zhu J.-K. Small RNAs as big players in plant abiotic stress responses and nutrient deprivation // Trends Plant Sci. — 2007. — **12**, N 7/5. — P. 301–308.
34. Tang Y., Liu M., Gao S. et al. Molecular characterization of novel TaNAC genes in wheat and overexpression of TaNAC2a confers drought tolerance in tobacco // Physiol. Plant. — 2012. — **144**, N 3. — P. 210–224.
35. Tran L.-S.P., Nishiyama R., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. Potential utilization of NAC transcription factors to enhance abiotic stress tolerance in plants by biotechnological approach // GM Crops. — 2010. — **1**. — P. 32–39.
36. Tricker P.J., Gibbings J.G., Rodriguez Lopez C.M. et al. Low relative humidity triggers RNA-directed de novo DNA methylation and suppression of genes controlling stomatal development // J. Exp. Bot. — 2012. — **3(10)**. — P. 3799–3813.
37. Umezawa T., Fujita M., Fujita Y. et al. Engineering drought tolerance in plants: discovering and tailoring genes to unlock the future // Curr. Opin. Biotechnol. — 2006. — **17**. — P. 113–122.
38. Wang C.-T., Yang Q., Wang C.-T. Isolation and functional characterization of ZmDBP2 encoding a characterization of ZmDBP2 encoding a dehydration-responsive element-binding protein in *Zea mays* // Plant Mol. Biol. Rep. — 2011. — **29**, N 1. — P. 60–68.
39. Wang J.W., Yang F.P., Chen X.Q. et al. Induced expression of DREB transcriptional factor and study on its physiological of drought tolerance in transgenic wheat // Acta Genet. Sinica. — 2006. — **33**. — P. 468–476.
40. Wen-Xue Li, Youko Oono, Jianhua Zhu et al. The *Arabidopsis* NFYA5 transcription factor is regulated transcriptionally and posttranscriptionally to promote drought resistance // Plant Cell. — 2008. — **20**. — P. 2238–2251.
41. Xie Z., Qi X. Diverse small RNA-directed silencing pathways in plants // Biochim. Biophys. Acta. — 2008. — N 1779(11). — P. 720–724.

42. Xuan N., Jin Y., Zhang H. et al. Putative maize zinc-finger protein gene, *ZmAN13*, participates in abiotic stress response // *Plant Cell, Tissue Organ Cult.* — 2011. — **107**, N 1. — P. 101–112.
43. Xue G.-P., Waya H.M., Richardson T. et al. Overexpression of TaNAC69 leads to enhanced transcript levels of stress up-regulated genes and dehydration tolerance in bread wheat // *Mol. Plant.* — 2011. — P. 1–16.
44. Xu Z.-S., Xia L.-Q., Chen M. et al. Isolation and molecular characterization of the *Triticum aestivum* L. ethylene-responsive factor 1 (*TaERF1*) that increases multiple stress tolerance // *Plant Mol. Biol.* — 2007. — **65**, N 6. — P. 719–732.
45. Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. Transcriptional regulatory networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stresses // *Annu. Regul. Rev. Plant Biol.* — 2006. — **57**. — P. 781–803.
46. Yan F., Deng Wang X., et al. Maize (*Zea mays* L.) homologue of ABC insensitve (ABI) 5 gene plays negative role in abiotic stresses response // *Plant Grow. Regul.* — 2012. DOI 0.1007/s10725-012-9727-x.
47. Yang S., Vanderbeld B., Wan J., Huang Y. Narrowing Down the targets: towards successful // *Mol. Plant.* — 2010. — **3**, N 3. — P. 469–490.
48. Yang T., Hao L., Yao S. et al. TabHLH1, a bHLH-type transcription factor gene in wheat, improves plant tolerance to P_i and N deprivation via regulation of nutrient transporter gene transcription and ROS homeostasis // *Plant Physiol. Biochem.* — 2016. — **104**. — P. 99–113.
49. Ying S., Zang D.F., Li H.-Y. et al. Cloning and characterization of maize bZIP transcriptional factors ZmbZIP72 confers enhanced salt tolerance in transgenic *Arabidopsis* // *Planta.* — 2012. — **235**, N 2. — P. 253–266.
50. Yoshida T., Fujita Y., Sayama H. et al. AREB1, AREB2, and ABF3 are master transcription factors that cooperatively regulate ABRE-dependent ABA signaling involved in drought stress tolerance and require ABA for full activation // *Plant J.* — 2010. — **61**. — P. 672–685.
51. Zhang L., Guangyao Zhao, Jizeng Jia et al. Molecular characterization of 60 isolated wheat MYB genes and analysis of their expression during abiotic stress // *J. Exp. Bot.* — 2012. — **63**(1). — P. 203–214.
52. Zhang L., Zhao G., Chuan Xia Jizeng et al. Overexpression of a wheat MYB transcription factor gene, TaMYB56-B, enhances tolerances to freezing and salt stresses in transgenic *Arabidopsis* // *Gene.* — 2012. — **1**, N 15. — P. 100–107.
53. Zhang S., Li N., Gao F. et al. Over-expression of *TsCBF1* gene confers improved drought tolerance in transgenic maize // *Mol. Breed.* — 2010. — **26**, N 3. — P. 455–465.
54. Zhang Yu, Xu Zhi-Chao, Ji Ai-Jia, Song Jing-Yuan. Regulation of secondary metabolite biosynthesis by bZIP transcriptional factors in plants // *Plant Sci. J.* — 2017. — **35**, N 1. — P. 128–135.

Получено 06.09.2017

ГЕНЕТИЧНА ТРАНСФОРМАЦІЯ КУКУРУДЗИ І ПШЕНИЦІ З ВИКОРИСТАННЯМ ГЕНІВ ТРАНСКРИПЦІЙНИХ ФАКТОРІВ: ДОСЯГНЕННЯ ТА ПЕРСПЕКТИВИ ДЛЯ ПРАКТИЧНОГО ЗАСТОСУВАННЯ

О.М. Тищенко, С.І. Михальська, В.М. Курчій, А.Г. Комісаренко

Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України, Київ

В огляді розглянуто досягнення і перспективи молекулярних біотехнологій, пов'язаних з підвищенням рівня стійкості кукурудзи та пшениці до стресів, спричинених водним дефіцитом, із використанням генів низки транскрипційних факторів. Показано, що, будучи стрес-індукованими, транскрипційні фактори можуть слугувати компонентами комплексних сигнальних мереж і виступати як ключові посередники процесів адаптації/стійкості рослин. Схарактеризовано велику родину транскрипційних факторів AP2/ERF, члени якої беруть участь у реакції одно- і дводольних на стреси, спричинені водним дефіцитом, засоленням, екстремальними температурами, іонами важких металів. Показано, що АБК-залежні транскрипційні фактори AREB/ABF також можуть брати участь у підвищенні рівня стійкості пшениці і кукурудзи до абіотичних і біотичних стресорів. В огляді проаналізовано транскрипційні фактори NAC, які виконують різні функції, в тому числі беруть участь у контролі експресії генів, пов'язаних зі стійкістю рослин до стресів. Для генетичного поліпшення культурних злаків обговорено можливість використання в регуляторних мережах генів, що належать до субродини транскрипційних факторів ERF, MYB, NF-Y, bHLH-типу.

GENETIC TRANSFORMATION OF CORN AND WHEAT BY USING
TRANSCRIPTIONAL FACTORS: ADVANSIS AND PERSPECTIVES FOR PRACTICAL
USING

O.M. Tishchenko, S.I. Mykhalska, V.M. Kurchiy, A. G. Komisarenko

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

The review considers the achievements and prospects of molecular biotechnologies related to the increase in the level of resistance of maize and wheat to stresses caused by water deficiency, using genes of a number of transcription factors. It is shown that being stress-induced, transcription factors can be components of complex signaling networks and act as key intermediaries of adaptation/plant resistance processes. The extensive family of transcription factors AP2/ERF, whose members participate in the response of mono- and dicotyledons to stresses caused by water deficiency, salinity, extreme temperatures, ions of heavy metals, is characterized. It has been shown that ABA-dependent transcription factors AREB/ABF can also participate in increasing the level of resistance of wheat and maize to abiotic and biotic stressors. The review analyzes transcription factors NAC that perform various functions, including those involved in controlling the expression of genes associated with plant resistance to stress. For the genetic improvement of cultivated cereals, the possibility of using in regulatory network genes belonging to the subfamilies of transcription factors ERF, MYB, NF-Y, bHLH-type is discussed.

Key words: corn, wheat, transcription factors, AP2/ERF, AREB/ ABF, NAC, ERF, MYB, NF-Y, bHLH-type, Opaque 2, osmotolerance, genetic transformation.