

И.В. Ромашкина, Т.С. Тихомирова, К.А. Шестибратов

**АНАЛИЗ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМОВ
УСТОЙЧИВОСТИ БЕРЕЗЫ И ДУБА
К ДЕФИЦИТУ ВОДЫ И АЗОТА**

Введение. Площадь лесов в регионах России с высокой плотностью населения и развитой инфраструктурой сокращается как в связи с экстенсивным лесопользованием, особенно с применением сплошных концентрированных рубок [Лукина и др., 2015; Неофитов, 2018], так и вследствие глобального изменения климата, которое может привести к усыханию лесов, трансформации лесных экосистем, эрозии видовых генофондов лесобразующих древесных пород, уменьшению лесных площадей с ценными породами деревьев [Королева и др., 2015].

В связи с этим последнее время все большее значение приобретают лесные плантации хозяйственно-ценных пород, полученных при выращивании высокопродуктивных, устойчивых к абиотическим стрессам деревьев [Штукин, 2015; Морковина, Торжков, 2016]. Такие деревья необходимы также для целей защитного лесоразведения, эффективного лесовосстановления и создания целевых насаждений ценных пород. Большой прогресс в области селекции древесных растений в данной области стал возможен при помощи методов геномной селекции, благодаря развитию современных методов высокопроизводительного секвенирования нового поколения [Krutovsky, 2006].

Геномная селекция позволяет быстро оценивать селекционный потенциал деревьев без длительного испытания по семенному потомству. Такие программы успешно осуществляются за рубежом: в США [Resende et al., 2012; Zapata-Valenzuela et al., 2013], Канаде [Lenz et al., 2019; Ukrainetz, Mansfield, 2020], ряде европейских стран [Chen et al., 2018; Isik et al., 2016; Mevy et al., 2020]. В России, несмотря на имеющиеся предпосылки и актуальность для начала таких работ, подобные исследования пока не принимались [Шейкина, 2022].

В случае геномной селекции в качестве молекулярных маркеров используются SNP-маркеры, при этом проводят одновременное сканирование большого количества SNPs (которые маркируют основные гены коли-

чественных признаков) с большим покрытием генома с помощью ДНК-чипов [Isik et al., 2016]. Поиск таких генов включает анализ имеющихся экспериментальных данных, посвященных исследованиям реакции на абиотические стрессы, для понимания молекулярно-генетических механизмов адаптации древесных растений для дальнейшего использования с целью селекции на устойчивость.

Целью данной работы стал анализ имеющихся литературных данных по молекулярно-генетическим механизмам адаптации на абиотические стрессы (засуха, дефицит азота) березы (*Betula* sp.) и дуба (*Quercus* sp.), включая поиск генов-кандидатов, для дальнейшего использования в геномной селекции.

Механизмы засухоустойчивости. Засуха является одним из наиболее часто встречающихся типов абиотического стресса, который оказывает значительное влияние на древесные растения. Недостаток воды способен привести к разрушению клеточной стенки, что способствует значительной утечке электролитов [Madritsch et al., 2019; Mevu et al., 2020]. Также происходит быстрое высвобождение активных форм кислорода (пероксида H_2O_2 и супероксидного аниона O_2^-) в тканях растений [Singh et al., 2022], что негативно сказывается на процессах углеводного метаболизма, биосинтезе и сворачивании белков, а также влияет на формирование и развитие листьев, древесины и корневой системы.

В процессе эволюционного развития растения развили широкий спектр различных адаптивных механизмов по поддержанию роста и развития в неблагоприятных условиях [Sadhukhan et al., 2022]. Среди таких механизмов можно выделить контроль просвета устьиц для предотвращения утечек воды и электролитов и проникновения патогенов, накопление осмопротекторов, биосинтез компонентов клеточной стенки и антиоксидантов. Более глубокое понимание данных механизмов стало возможным благодаря использованию методов транскриптомики, в частности высокопроизводительного секвенирования РНК (RNA-Seq).

Так, в работе X. Wen et al. [2019] транскриптомный профиль ответа семян *Betula platyphylla*, подвергающихся дефициту воды в течение 120 часов, состоял из 2917 дифференциально экспрессирующихся генов (ДЭГ), среди которых 160 ДЭГ были ассоциированы с транскрипционными факторами (ТФ) из семейств bHLH (basic helix–loop–helix / основная структура спираль–петля–спираль), MYB (myeloblastosis oncogene / онкоген миелобластоза) и ERF (ethylene responsive factor / фактор чувствительности к этилену). Экспрессия генов BpERF2 и BpMYB102, принадлежащих к соответ-

ствующим семействам ТФ, была значительно повышена под воздействием засухи в клетках березы. Было обнаружено, что ген *BpERF2* регулирует экспрессию множества генов, включая гены, кодирующие белки семейств LEA (late embryogenesis abundant/белки позднего эмбриогенеза) (*LEA1*, *LEA8*, *LEA-D29*, *dehydrin-2*) и HSP (heat shock proteins / белки теплового шока) (*Hsp18.5*, *Hsp23.6*, *Hsp26.5*), а также гены, связанные с нейтрализацией АФК (активные формы кислорода) (*SOD5* и *RPD1*). Следует отметить, что дегидрин-2 может принимать участие в ответе на засуху за счет воздействия на структуру корневой системы [Sun et al., 2021], в то время как *LEA1* стабилизирует клеточную мембрану путем взаимодействия амфипатических α -спиралей вторичной структуры и «хвостов» жирных кислот [Pantelić et al., 2022]. В свою очередь высокая экспрессия гена *BpMYB102* опосредует экспрессию генов *PTI5*, *LEA1*, *Hsp16.9*, *Hsp18.5*, *SOD5* и гиббереллин-20-оксидазы (*GA20ox*). Кроме того, АФК могут быть нейтрализованы не только *SOD5*, но и каталазой (*CAT*) и пероксидазой (*POD*), чья активность может регулироваться активатором транскрипции *PTI5* [Wang et al., 2021]. Дефицит воды уменьшает уровень биологически активных гиббереллинов, продуцируемых *GA20ox* [Ling et al., 2022]. Ингибирование *GA20ox* способствует сокращению водных потерь за счет уменьшения размера растения, рост которого контролируется в том числе и содержанием гиббереллинов. Поэтому можно предположить, что одна из функций гена *BpMYB102* заключается в поддержании роста березы в условиях засухи. Интересно, что экспрессия гена 4-кумарат-КоА лигазы 10 (*4CL10*), которая играет важную роль в синтезе лигнина и флавоноидов, была значительно снижена в растениях со сверхэкспрессией *BpMYB102*. Данные результаты показывают, что ингибирование гена *Bp4CL10* может увеличивать засухоустойчивость *B. platyphylla*.

Следует отметить, что согласно литературным данным, наиболее интенсивный ответ *Betula sp.* на засуху наблюдается в первые часы воздействия. В частности, в работе Y. Jia et al. [2022] отмечено, что в сеянцах *B. platyphylla*, обработанных 20%-м полиэтиленгликолем 6000 (*PEG6000*) через 2, 4, 6 и 9 часов было выявлено 1786, 1306, 251 и 1060 ДЭГ, соответственно. Для раннего ответа на засуху, когда было обнаружено наибольшее количество ДЭГ, характерно значительное изменение уровней экспрессии генов, связанных с биосинтезом и метаболизмом жасмоновой кислоты (ЖК), а также с ответом на дефицит воды. На основе полученных данных была сформирована регуляторная сеть генов, с помощью которой было обнаружено, что на данной стадии ТФ *BpERF017*, *BpAGL61*, *BpNAC090*

и VpERF2 играют существенную роль в регуляции экспрессии генов, ассоциированных с биосинтезом и метаболизмом ЖК, сигнальным путем этилена, ответом на осмотический стресс, контролем просвета устьиц, ответом на водную депривацию и окислительный стресс. Следует отметить, что экспрессия гена VpERF2 в клетках березы может сохраняться на высоком уровне в течение более длительного времени в условиях засухи [Wen et al., 2019]. В то же самое время, требуемый уровень интенсивности первичного PEG-опосредованного ответа может достигаться за счет повышенной экспрессии гена ТФ VpWRKY6, который выступает в качестве негативного регулятора АБК-опосредованного контроля просвета устьиц [Li et al., 2021].

Также высокий уровень экспрессии в клетках *B. platyphylla* наблюдался для генов, кодирующих белки семейства ТФ HD-Zip, представители которого играют важную роль в ответе на различные абиотические стрессы, что делает их перспективным объектом исследований [Gong et al., 2019]. В частности, в работе Z. Tan et al. [2020] раскрывается роль гена VpHOX2 в клетках березы в условиях PEG-опосредованной засухи. Максимальный уровень экспрессии данного ТФ наблюдался в зрелых стеблях трансгенных сеянцев *B. platyphylla*, подвергающихся обработке 9% PEG6000 в течение 15 дней. В сравнении в диким типом, в трансгенных сеянцах наблюдалось снижение скорости потери воды и электролитов, а также пониженное содержание малондиальдегида (МДА) и H_2O_2 , что указывает на устойчивость к осмотическому стрессу. Содержание пролина, который может выполнять роль осмопротектора, было также высоким, что может объясняться Vp-HOX2-опосредованной индукцией генов VpP5CS1 и VpP5CS2, связанных с накоплением данной аминокислоты. Анализ экспрессии выявил 1453 ДЭГ, среди которых гены, ответственные за нейтрализацию АФК (SOD, POD, CAT и глутатион-S-трансфераза), а также 25 генов ТФ преимущественно из семейств MYB, WRKY, bHLH, ERF, bZIP и NAC. Факторы ERF114, WRKY29 и TGA5 следует отметить как гены с наибольшим смещением экспрессии. ERF114 опосредует резистентность растительных клеток к PevD1-индуцированной инфекции, приводящей к разрушению клеточной стенки.

Таким образом, дефицит воды и PEG-опосредованный осмотический стресс в клетках *Betula sp.* индуцируют повышенную экспрессию генов ферментов и ТФ, связанных с нейтрализацией АФК, активируют механизмы защиты от дефицита воды и атак патогенов, а также поддержания целостности клеточной стенки. Кроме того, можно предположить, что суще-

ствуют системы формирования адекватного ответа на абиотический стресс, которые поддерживают баланс между устойчивостью и чувствительностью.

Дубы являются лесообразующими лиственными древесными растениями в лесостепной и степной зонах северного полушария, где влияние засухи довольно велико. В то же самое время, засухоустойчивость различных видов дубов может значительно варьироваться. В работе S. Madritsch et al. [2019] был проведен сравнительный анализ экспрессии индуцированных засухой генов в дубах *Quercus robur*, *Quercus pubescens* и *Quercus ilex*. В результате были выявлены ДЭГ, связанные с сигнальными путями фитогормонов, защитой от осмотического стресса, фотосинтезом и механизмами восстановления клеточной стенки.

В клетках дуба *Q. robur* засухоустойчивость регулируется за счет индукции генов, отвечающих за шаперонную активность (LEA и HSP) и восстановление вторичной клеточной стенки (WAT1), а также активизирующихся в ответ на окислительный стресс (DOX1) [De León et al., 2002]. Повышенная регуляция генов, регулирующих синтез сахаров (SPS4) и их транспорт (MSSP2, GPT2), может указывать на активацию ответа на осмотический стресс. Следует отметить, что высокая чувствительность *Q. robur* к засухе может также выражаться через повышенную экспрессию гена DRIP1, продукт которого подавляет экспрессию гена ДНК-связывающим ТФ DREB2A, индуцирующего транскрипцию генов в ответ на засуху. Кроме того, наблюдалось снижение экспрессии генов таких белков, как SWEET7 и GFT1, осуществляющих транспорт сахаров, что указывает на снижение содержания целлюлозных и нецеллюлозных компонентов клеточной стенки. Наконец, увеличение уровня экспрессии гена NAC72 может привести к гиперчувствительности к засухе за счет негативной регуляции биосинтеза путресцина, опосредованного аргининдекарбоксилазой.

Засухоустойчивость *Q. pubescens* несколько выше, чем у *Q. robur* [Madritsch et al., 2019] и обеспечивается за счет повышенной экспрессии генов липоксигеназы (LOX3.1) и алленоксидсинтазы 1 (AOS1) [Singh et al., 2022], которые принимают участие в синтезе 12-оксофитодиеновой кислоты (12-OPDA), выступающей в качестве предшественника биосинтеза ЖК. Это указывает на антиоксидантную активность и активацию контроля просвета устьиц. Кроме того, наблюдается ГАМК-опосредованное движение устьиц в условиях нехватки воды за счет повышенной регуляции гена пермеазы BAT1. Как и у *Q. robur*, многие ДЭГ в клетках *Q. pubescens* связаны

с шаперонной активностью (ERD8/HSP80/HSP90.2, HSP83/HSP90.1). Повышенная экспрессия гена HSFA4, который является ТФ белков теплового шока, вносит вклад в термоустойчивость за счет нейтрализации АФК [Wang et al., 2022]. Следует отметить, что в сравнении с *Q. robur*, где толщина вторичной клеточной стенки регулировалась ауксин-опосредованной экспрессией генов (WAT1), в клетках *Q. pubescens* жесткость клеточной стенки может зависеть от содержания лигнина в ее составе, что отображается в повышенной экспрессии генов, связанных с его синтезом (PAL, 4CL и COMP) [Qin et al., 2022].

В то же самое время длительное воздействие засухи на *Q. pubescens* вызывает значительные изменения в углеводном метаболизме и ионном транспорте, что подробно отражено в работе J.-P. Mevy et al. [2020]. Здесь на выделенном участке дубового леса были созданы условия засухи с ограничением 35% осадков в течение четырех лет. Данная работа была призвана воспроизвести процессы изменения климата и их воздействие на биоразнообразие местных лесов. Согласно полученным данным, было идентифицировано до 5700 ДЭГ. Весной, когда влажность почвы достигала 20%, наблюдалась значительная индукция генов, связанных с активностью калиевых каналов, что приводило к увеличению оттока иона K⁺ и ЖК-опосредованному закрытию устьиц. Наиболее супрессированными были ДЭГ, ассоциированные с биосинтезом олигосахаридов раффинозы. Семейство олигосахаридов раффинозы и их предшественник галактитол, накапливаясь в листьях, играют важную роль в засухо- и холодостойкости растений [Tají et al., 2002]. В свою очередь, летом, когда засуха становилась сильнее (11% влажности почв), наблюдалось увеличение лиазной активности, указывая на накопление пирувата в тканях. Следует также отметить, что экспрессия генов феррохелатазы и тиол-зависимой убиквитин-специфичной протеазы была повышена. Феррохелатаза принимает участие в фотосинтезе и стрессовом ответе [Zhao et al., 2017], в то время как убиквитин-специфичная протеаза играет важную роль в устойчивости растений к засухе и повышенной солености почв, АБК сигнальном пути, ответе на нехватку питательных веществ, а также в защитных реакциях на патогены [Zhou et al., 2017]. С другой стороны, экспрессия ДЭГ, связанных с метаболизмом триптофана, транспортом ауксина, метилированием хроматина, АФК-опосредованным апоптозом и трансмембранным транспортом фосфатов, была подавлена. Таким образом, длительное воздействие засухи на *Q. pubescens* негативно влияет на восполнение запасов углеводов, биосинтез ауксина из триптофана и его транспорт. В то же самое время накопле-

ние первичных метаболитов, таких как оксалаты, малаты и изоцитраты, указывает на активацию альтернативных путей биосинтеза глюкозы в условиях засухи.

Дефицит воды влияет не только на взрослые растения, но и на семена. В частности, в работе Li et al. [2021] отмечается, что высушивание семян китайского пробкового дуба *Quercus variabilis* значительно влияет на их прорастание. Анализ экспрессии выявил 2219 ДЭГ, связанных с биосинтезом и катаболизмом АБК и нейтрализацией АФК. Финальная стадия синтеза АБК по каротиноидному пути была супрессирована за счет снижения экспрессии генов каротин-3-гидролазы, 9-цис-эпоксикаротиноиддиоксигеназы и альдегидоксидазы. В то же время, экспрессия гена зеаксантинэпоксидазы, также вовлеченной в синтез АБК, была повышенной, что приводило к накоплению различных интермедиатов, обладающей антиоксидантной активностью. Катаболизм АБК был подавлен за счет снижения уровней экспрессии гена АБК-8'-гидролазы, которая ответственна за быстрое снижение уровня АБК в клетках семян во время прорастания. Следует отметить, что уровень экспрессии генов CYP707A значительно снижен в покоящихся семенах и увеличивается во время выхода из этого состояния [Zhang et al., 2022]. Можно предположить, что в условиях нехватки воды покой семян *Q. variabilis* становится глубже, указывая на адаптацию к неблагоприятным условиям окружающей среды. Баланс скорости прорастания высушенных семян китайского пробкового дуба выражается в повышенной регуляции генов ТФ, таких как MYB101 и MYB106. Фактор MYB101, являясь позитивным регулятором синтеза АБК, ингибирует прорастание. В то же время, MYB106 взаимодействует с BMR1 белком, который накапливается в клетках под воздействием высоких температур и увеличивает скорость прорастания при АБК-опосредованном подавлении роста. Факторы транскрипции WRKY47 и IBH1, экспрессия которых повышена в высушенных семенах *Q. variabilis*, принимают участие в восстановлении клеточной стенки и уменьшении водных потерь [Li et al., 2021]. Кроме того, 19 ДЭГ были связаны с метаболизмом глицерофосфолипидов, в частности ген фосфолипазы D (PLD1), повышенная экспрессия которого приводит к увеличению содержания фосфолипидов. Таким образом, ответ семян *Q. variabilis* на недостаток воды включает накопление антиоксидантов, а также регуляцию биосинтеза компонентов клеточной стенки.

Список дифференциально экспрессируемых генов (ДЭГ), идентифицированных у березы и дуба в ответ на засуху приведен в таблице.

Дифференциально экспрессируемые гены (ДЭГ), идентифицированные у березы (*Betula sp.*) и дуба (*Quercus sp.*) в ответ на засуху

Differentially Expressed Genes (DEGs) Identified in Birch (*Betula sp.*) and Oak (*Quercus sp.*) in Response to Drought

ДЭГ	Физиологические процессы	Ссылка
<i>Betula sp.</i>		
AGL61	Биосинтез жасмоновой кислоты (ЖК) Сигнальный путь этилена Ответ на осмотический стресс Раккрытие устьиц	[Jia et al., 2022]
BpHOX2	Накопление пролина	[Tan et al., 2020]
ERF017	Реакция на дефицит воды Биосинтез ЖК Сигнальный путь ЖК Реакция на осмотический стресс	[Jia et al., 2022]
ERF114	Накопление лигнина	[Tan et al., 2020]
ERF2	Индукция генов из семейств LEA и HSP Удаление АФК Реакция на дефицит воды	[Wen et al., 2019; Jia et al., 2022]
MYB102	Индукция генов из семейств LEA и HSP Удаление АФК Регуляция синтеза лигнина	[Wen et al., 2019]
NAC090	Реакция на дефицит воды Реакция на окислительный стресс Закрытие устьиц	[Jia et al., 2022]
PTI5	Удаление АФК	[Wen et al., 2019]
TGA5	Иммунный ответ к патогенам	[Tan et al., 2020]
WRKY29	Регуляция АБК-опосредованного закрытия устьиц	[Tan et al., 2020]
WRKY6	Регуляция АБК-опосредованного закрытия устьиц	[Jia et al., 2022]
<i>Quercus sp.</i>		
4CL	Биосинтез лигнина	[Madritsch et al., 2019]
AOS1	Индукционное ЖК движение устьиц Антиоксидантная активность	[Madritsch et al., 2019]
AOS3	Биосинтез ЖК	[Madritsch et al., 2019]
ARAD1	Восстановление клеточной стенки	[Madritsch et al., 2019]
BAT1	ГАМК (гамма-аминомасляная кислота) – опосредованное движение устьиц Транспорт аминокислот	[Madritsch et al., 2019]

Окончание таблицы

ДЭГ	Физиологические процессы	Ссылка
ClpB1, ClpB3	Термоустойчивость	[Guerrero-Sánchez et al., 2021]
CMT1	Восстановление хроматина	[Madritsch et al., 2019]
COMT	Биосинтез лигнина	[Madritsch et al., 2019]
CSLE6	Восстановление клеточной стенки	[Madritsch et al., 2019]
CUL1	Биосинтез жасмоновой кислоты (ЖК) Сигнальный путь АБК	[Madritsch et al., 2019]
CYP75B1	Биосинтез флавоноидов	[Madritsch et al., 2019]
DOX1	Реакция на окислительный стресс	[Madritsch et al., 2019]
DRD1	Восстановление хроматина	[Madritsch et al., 2019]
ExPA1	Восстановление клеточной стенки	[Madritsch et al., 2019]
FC	Фотосинтетический ответ на стресс	[Mevy et al., 2020]
FtsH6	Рост растений после стресса	[Guerrero-Sánchez et al., 2021]
GFT1	Регуляция восстановления клеточной стенки	[Madritsch et al., 2019]
HMG	Накопление пирувата	[Mevy et al., 2020]
HSFA4	Термоустойчивость удаление АФК	[Madritsch et al., 2019]
Hsp22	Термоустойчивость	[Guerrero-Sánchez et al., 2021]
IBH1	Снижение потери воды	[Li et al., 2021]
LOX3.1	Движение устьиц Антиоксидантная активность	[Madritsch et al., 2019]
MYB101	Ингибирование прорастания семян	[Li et al., 2021]
MYB106	Стимулирование прорастания семян	[Li et al., 2021]
NADK3	Реакция на окислительный стресс	[Madritsch et al., 2019]
PAL	Биосинтез лигнина	[Madritsch et al., 2019]
PLD1	Регуляция содержания фосфорнокислой кислоты	[Li et al., 2021]
SWEET7	Восстановление вторичной клеточной стенки	[Madritsch et al., 2019]
UBP	Устойчивость к засухе Иммунная регуляция	[Mevy et al., 2020]
WAK1, WAK5	Восстановление клеточной стенки	[Madritsch et al., 2019]
WAT1	Восстановление вторичной клеточной стенки, обусловленное ауксином	[Madritsch et al., 2019]
WRKY47	Восстановление клеточной стенки	[Li et al., 2021]
XYLT	Восстановление клеточной стенки	[Madritsch et al., 2019]
ZEP	Антиоксидантная активность	[Li et al., 2021]

Дефицит азота. Из-за дефицита влаги существенно уменьшается поступление полезных микроэлементов и веществ и их транспортировка при их поглощении с водой. Азот является одним из распространенных и необходимых элементов для роста и развития растений и необходим для биосинтеза белков, нуклеиновых кислот, кофакторов и вторичных метаболитов [Ganie et al., 2017]. При этом для растительных организмов азот – самый дефицитный элемент.

Для обеспечения высокой продуктивности сельскохозяйственных культур, включая древесные культуры, такие как быстрорастущие листовые породы, требуется высокая доступность азота [Mamashita et al., 2015]. В природных экосистемах и агроэкосистемах доступность азота часто ограничена, что приводит к абиотическому стрессу растений – дефициту азота [Martin et al., 2002].

Используемые количества азотистых удобрений на сельскохозяйственных почвах приводят к эвтрофикации водоемов и обогащению атмосферных газов оксидом азота [Gutierrez, 2012], в связи с тем, что около 75% азотистых удобрений не усваивается растениями и теряется в окружающей среде. Весьма актуальной представляется задача понимания молекулярных механизмов, которые регулируют морфологическую и физиологическую адаптацию культур, в том числе лесных, к эффективности усвоения азота [Miller et al., 2012].

Дефицит азота влияет на рост и развитие растений, происходит потеря листьев, наблюдается карликовость растений, утолщение клеточных стенок корней и общее снижение урожайности. Дефицит азота влияет на растения как на физиологическом, так и на транскриптомном уровнях. На физиологическом уровне дефицит азота приводит к снижению биомассы, содержания хлорофилла и фотосинтетической способности. У молодых саженцев наблюдается снижение содержания хлорофилла, снижение накопления антоцианов в листьях и ограничение роста корней, особенно боковых [Scheible et al., 2004].

У растений с дефицитом азота наблюдается увеличение активных форм кислорода (АФК), что вызывает повреждение клеточных мембран. Чтобы справиться с АФК, растения активно вырабатывают поглотители АФК, такие как супероксиддисмутаза (SOD) и пероксидаза (POD) [Yang et al., 2019].

Исследования молекулярно-генетических механизмов устойчивости растений к дефициту азота с использованием SNPs до недавнего времени проводились в основном на сельскохозяйственных культурах [Shin et al, 2018; Ma et al, 2021].

В 2021 г. [Liu et al., 2021] было предпринято широкомасштабное полногеномное транскрипционное исследование тополей (*Populus alba* х *P. tremula* var. *glandulosa*) в ответ на дефицит азота. В общей сложности было идентифицировано 5868 дифференциально экспрессируемых генов (DEG) с использованием информации о транскрипции из данных RNA-seq. Результаты показали, что DEG в основном участвуют в энергетическом метаболизме и биосинтезе антоцианов и были определены двадцать потенциальных генов-регуляторов.

В работе L. Lu et al. [2021] в ответ на дефицит азота у саженцев быстрорастущих деревьев *Neolamarckia cadamba* значительно активировались гены, связанные с окислительным стрессом, кодирующие факторы транскрипции, а также транспортные белки, что позволило авторам предположить, что транспортировка питательных веществ и гормональная регуляция могут играть важную роль в ответ на азотное голодание. Кроме того, при дефиците азота более обильно экспрессировались гены, связанные с фосфором и кальцием. Чтобы справиться с дефицитом азота, увеличивалась экспрессия генов, связанных с путем биосинтеза фенилпропаноидов (включая PAL, C4H, 4CL и CCR) в стебле, и в конечном итоге увеличивала его одревеснение.

Был также изучен профиль экспрессии однолетних семян ясеня (*Fraxinus mandshurica* Rupr.) при азотном голодании [Zhao et al., 2021]. Было идентифицировано 157 дифференциально экспрессируемых генов (DEG), связанных с дефицитом азота. Корень *F. mandshurica* сильнее реагировал на недостаток азота, чем листья. Гены-мишени, которые реагировали на дефицит азота в корнях, были в основном регуляторными генами (факторы транскрипции, гормоны и протеинкиназы), и характер их реакции повышался.

В исследовании Cheng L. et al. [2021] у березы (*B. luminifera*) была идентифицирована экспрессия десяти генов BINFYA, которая увеличивалась при дефиците азота. В это же время экспрессия BlmiR169 ингибировалась, среди них BlmiR169с и соответствующий ему ген-мишень BINFYA10, которые могут играть важную регуляторную роль в доступности азота. Авторы исследовали экспрессию генов BlmiR169с-BINFYA10 в ответ на дефицит азота и определили его регуляторную роль в ответ на азотное голодание путем анализа паттернов экспрессии, взаимодействий miRNA-mRNA, фенотипов, а также физиологических и транскриптомных ответов трансгенных *Arabidopsis* и корней березы при дефиците азота. Сверхэкспрессия BINFYA10, которая наблюдалась при дефиците азота, связана с механизмом

толерантности путем обеспечения компромисса между ростом растений и подавлением фотосинтетической активности. С другой стороны, этот процесс компенсировался повышенным поглощением и ассимиляцией азота. Полученные данные показали, что потенциальный регуляторный механизм BlmiR169c-BINFYA10 участвует в стрессовой реакции на дефицит азота, обеспечивая основу для повышения эффективности использования азота *B. luminifera* и/или других видов лесных деревьев.

Заключение.

Большое генетическое разнообразие березы и дуба, обусловленное их широким географическим и, особенно, экологическим ареалом произрастания, делает их перспективными для изучения механизмов адаптации к условиям внешней среды, в частности, абиотическим стрессам – дефициту воды и азота.

На основе проведенного анализа литературных данных были определены основные механизмы ответа на рассмотренные абиотические стрессы у березы и дуба. Во многом молекулярные ответные реакции схожи, включая антиоксидантную активность, восстановление клеточной стенки, подключение гормональной системы регуляции и удаление АФК.

По сравнению с *Betula sp.*, ранний ответ *Quercus sp.* на засуху менее интенсивный и выражается в подавлении метаболической активности и активации систем поддержания роста после стресса. Интенсивное восстановление клеточной стенки, ассоциированное с синтезом целлюлозы и лигнина, наблюдается при длительном воздействии засухи. В течение данного периода становятся наиболее активными процессы нейтрализации АФК и биосинтез антиоксидантов. Во время раннего ответа *Betula sp.* на засуху наблюдается высокий уровень экспрессии ТФ семейств ERF, NAC, WRKY и AGL, связанных со снижением потерь воды. Защита от засухи также включает контроль закрытия устьиц и активацию генов, ассоциированных с ответом на осмотический стресс. Среди генов-кандидатов ответа на засуху у видов дуба были идентифицированы транскрипционные факторы, белки теплового шока, белки-транспортеры и др. Если молекулярно-генетические механизмы засухоустойчивости древесных растений изучены в достаточной степени, определено множество генов-кандидатов, участвующих в реакции на стресс, и могут быть в дальнейшем рекомендованы для целенаправленной селекции, то вопрос адаптации древесных растений к дефициту азота слабо изучен и представляется весьма актуальным для дальнейших исследований.

Благодарность. Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского научного фонда (Соглашение № 22-64-00036).

Библиографический список

Королева Т.С., Константинов А.В., Шунькина Е.А. Угрозы и социально-экономические последствия изменения климата для лесного сектора // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. 2015. № 3. С. 55–71.

Лукина Н.В., Исаев А.С., Крышень А.М. и др. Приоритетные направления развития лесной науки как основы устойчивого управления лесами // Лесоведение. 2015. № 4. С. 243–254.

Морковина С.С. Торжков И.О. Экономическая оценка возможности создания лесных плантаций на землях лесного фонда // Социально-экономические явления и процессы. 2016. Т. 11. № 6. С. 46–50.

Неофитов Ю.А. Краткая хронология потери лесистости планеты // Научные труды Чебоксарского филиала Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. 2018. № 10. С. 29–40.

Шейкина О.В. Применение молекулярных маркеров в лесном селекционном семеноводстве в России: опыт и перспективы (обзор) // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2022. № 2(54). С. 64–79.

Штукин С.С. Лесные плантации в современном мире // Лесное и охотничье хозяйство. 2015. № 3. С. 2–6.

Chen Z.-Q., Baison J., Pan B. et al. Accuracy of genomic selection for growth and wood quality traits in two control-pollinated progeny trials using exome capture at the genotyping platform in Norway spruce // BMC Genomics. 2018. No. 19. P. 946.

Cheng L. et al. A miR169c-NFYA10 module confers tolerance to low-nitrogen stress to *Betula luminifera* // Industrial Crops and Products. 2021. Vol 172. P. 113988.

De León I.P., Sanz A., Hamberg M., Castresana C. Involvement of the Arabidopsis-DOX1 fatty acid dioxygenase in protection against oxidative stress and cell death // The Plant Journal. 2002. No. 29(1). P. 61–72.

Ganie A. H., Ahmad A., Yousuf P.Y., Pandey R., Ahmad S., Aref I.M., et al. Nitrogen-regulated changes in total amino acid profile of maize genotypes having contrasting response to nitrogen deficit // Protoplasma. 2017. No. 254. P. 2143–2153.

Gong S., Ding Y., Hu S., Ding L., Chen Z., Zhu C. The role of HD-Zip class I transcription factors in plant response to abiotic stresses // Physiologia Plantarum. 2019. No. 167(4). P. 516–525.

Isik F., Bartholomé J., Farjat A. et al. Genomic selection in maritime pine // Plant Science. 2016. Vol. 242. P. 108–119.

Jia Y., Niu Y., Zhao H., Wang Z., Gao C., Wang C., Chen S., Wang Y. Hierarchical transcription factor and regulatory network for drought response in *Betula platyphylla* // Horticulture Research. 2022. No. 9. P. uhac040.

Krutovsky K.V. From population genetics to population genomics of forest trees: Integrated population genomics approach // Russian Journal of Genetics. 2006. Vol. 42. No 10. P. 1088–1100.

Lu L., Zhang Y., Li L., Yi N., Liu Y., Qaseem M.F. et al. Physiological and Transcriptomic Responses to Nitrogen Deficiency in *Neolamarckia cadamba* // Front. Plant Sci., 2021. C. 2488.

Lenz P.R., Nadeau S., Mottet M.-J. et al. Multi-trait genomic selection for weevil resistance, growth, and wood quality in Norway spruce // Evolutionary Application. 2019. Vol. 13, no 1. P. 76–94.

Li D., Li Y., Qian J., Liu X., Xu H., Zhang G., Ren J., Wang L., Zhang L., Yu H. Comparative Transcriptome Analysis Revealed Candidate Genes Potentially Related to Desiccation Sensitivity of Recalcitrant *Quercus variabilis* Seeds // Frontiers in Plant Science. 2021. No. 12. P. 717563.

Ling L.-Z., Zhang S.-D. Comparative proteomic analysis between mature and germinating seeds in *Paris polyphylla* var. *yunnanensis* // PeerJ. 2022. No. 10. P. e13304.

Liu C., Chen S., Wang S. et al. A genome wide transcriptional study of *Populus alba* x *P. tremula* var. *glandulosa* in response to nitrogen deficiency stress // Physiol Mol Biol Plants. 2021. No. 27. P. 1277–1293.

Ma P., Zhang X., Luo B. et al. Transcriptomic and genome-wide association study reveal long noncoding RNAs responding to nitrogen deficiency in maize // BMC Plant Biol. 2021. No. 21. P. 93 (2021)

Madritsch S., Wischnitzki E., Kotrade P., Ashoub A., Burg A., Fluch S., Brügge-mann W., Sehr E.M. Elucidating Drought Stress Tolerance in European Oaks Through Cross-Species Transcriptomics // G3: Genes|Genomes|Genetics. 2019. No. 9(10). P. 3181–3199.

Mamashita T., Larocque G.R., DesRochers A., Beaulieu J., Thomas B.R., Mosseler A., et al. Short-term growth and morphological responses to nitrogen availability and plant density in hybrid poplars and willows // Biomass Bioenergy. 2015. No. 81. P. 88–97.

Martin T., Oswald O., Graham I. A. Arabidopsis seedling growth, storage lipid mobilization, and photosynthetic gene expression are regulated by carbon:nitrogen availability // Plant Physiol. 2002. No. 128. P. 472–481.

Mevy J.-P., Lloriod B., Liu X., Corre E., Torres M., Büttner M., Hagenauer A., Reiter I.M., Fernandez C., Gauquelin T. Response of Downy Oak (*Quercus pubescens* Willd.) to Climate Change: Transcriptome Assembly, Differential Gene Analysis and Targeted Metabolomics // Plants. 2020. No. 9(9). P. 1149.

Miller A.J., Xu G., Fan X. Plant nitrogen assimilation and use efficiency // Annu. Rev. Plant Biol. 2012. No. 63. P. 153–182.

Pantelić A., Stevanović S., Komić S.M., Kilibarda N., Vidović M. In Silico Characterisation of the Late Embryogenesis Abundant (LEA) Protein Families and Their Role in Desiccation Tolerance in *Ramonda serbica* Panc // International Journal of Molecular Sciences. 2022. No. 23(7). P. 3547.

Qin Y., Li Q., An Q., Li D., Huang S., Zhao Y., Chen W., Zhou J., Liao H. A phenylalanine ammonia lyase from *Fritillaria unibracteata* promotes drought tolerance by

regulating lignin biosynthesis and SA signaling pathway // International Journal of Biological Macromolecules. 2022. No. 213. P. 574–588.

Resende M.F., Munoz P., Acosta J.J. et al. Accelerating the domestication of trees using genomic selection: accuracy of prediction models across ages and environments // New Phytologist. 2012. Vol. 193, no. 3. P. 617–624.

Sadhukhan A., Prasad S.S., Mitra J., Siddiqui N., Sahoo L., Kobayashi Y., Koyama H. How do plants remember drought? // Planta. 2022. No. 256(1). P. 7.

Scheible W.R., Morcuende R., Czechowski T., Fritz C., Osuna D., Palacios-Rojas N. et al. Genome-wide reprogramming of primary and secondary metabolism, protein synthesis, cellular growth processes, and the regulatory infrastructure of arabidopsis in response to nitrogen // Plant Physiol. 2004. No. 136. P. 2483–2499.

Shin S.Y. et al. Transcriptomic analyses of rice (*Oryza sativa*) genes and non-coding RNAs under nitrogen starvation using multiple omics technologies // BMC genomics. 2018. Vol. 19, no. 1. P. 1–20.

Singh A., Mehta S., Yadav S., Nagar G., Ghosh R., Roy A., Chakraborty A., Singh I.K. How to Cope with the Challenges of Environmental Stresses in the Era of Global Climate Change: An Update on ROS Scavenging in Plants // International Journal of Molecular Sciences. 2022. No. 23(4). P. 1995

Singh P., Arif Y., Miszczuk E., Bajguz A., Hayat S. Specific Roles of Lipoxygenases in Development and Responses to Stress in Plants // Plants. 2022. No. 11(7). P. 979.

Sun Y., Liu L., Sun S., Han W., Irfan M., Zhang X., Zhang L., Chen L. AnDHN, a Dehydrin Protein From *Ammopiptanthus nanus*, Mitigates the Negative Effects of Drought Stress in Plants // Frontiers in Plant Science. 2021. No. 12. P. 788938.

Taji T., Ohsumi C., Iuchi S., Seki M., Kasuga M., Kobayashi M., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. Important roles of drought- and cold-inducible genes for galactinol synthase in stress tolerance in *Arabidopsis thaliana* // The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology. 2002. No. 29(4). P. 417–426.

Tan Z., Wen X., Wang Y. *Betula platyphylla* BpHOX2 transcription factor binds to different cis-acting elements and confers osmotic tolerance // Journal of Integrative Plant Biology. 2020. No. 62(11). P. 1762–1779.

Ukrainetz N.K., Mansfield S.D. Assessing the sensitivities of genomic selection for growth and wood quality traits in lodgepole pine using Bayesian models // Tree Genetics & Genomes. 2020. Vol. 16, no. 1. P. 14.

Wang Y., Feng G., Zhang Z., Liu Y., Ma Y., Wang Y., Ma F., Zhou Y., Gross R., Xu H., Wang R., Xiao F., Liu Y., Niu X. Overexpression of Pti4, Pti5, and Pti6 in tomato to promote plant defense and fruit ripening // Plant Science: An International Journal of Experimental Plant Biology. 2021. No. 302. P. 110702.

Wang C., Zhou Y., Yang X., Zhang B., Xu F., Wang Y., Song C., Yi M., Ma N., Zhou X., He J. The Heat Stress Transcription Factor LHsfA4 Enhanced Basic Thermotolerance through Regulating ROS Metabolism in Lilies (*Lilium Longiflorum*) // International Journal of Molecular Sciences. 2022. No. 23(1). P. 572.

Wen X., Wang J., Zhang D., Wang Y. A Gene Regulatory Network Controlled by BpERF2 and BpMYB102 in Birch under Drought Conditions // International Journal of Molecular Sciences. 2019. No. 20(12). P. 3071.

Yang Z., Wang Z., Yang C., Yang Z., Li H., Wu Y., et al. Physiological responses and small rnas changes in maize under nitrogen deficiency and resupply // Genes Genomics, 2019. No. 41. P. 1183–1194.

Zapata-Valenzuela J., Whetten R.W., Neale D. et al. Genomic estimated breeding values using genomic relationship matrices in a cloned population of loblolly pine // G3: Genes, Genomes, Genetics. 2013. Vol. 3, no. 5. P. 909–916.

Zhang J., Qian J.-Y., Bian Y.-H., Liu X., Wang C.-L. Transcriptome and Metabolite Conjoint Analysis Reveals the Seed Dormancy Release Process in Callery Pear // International Journal of Molecular Sciences. 2022. No. 23(4). P. 2186.

Zhao W.T., Feng S.J., Li H., Faust F., Kleine T., Li L.N., Yang Z.M. Salt stress-induced ferrochelatase 1 improves resistance to salt stress by limiting sodium accumulation in *Arabidopsis thaliana* // Scientific Reports. 2017. No. 7(1). P. 14737.

Zhao X. et al. Transcriptome analysis for *Fraxinus mandshurica* Rupr. seedlings from different carbon sequestration provenances in response to nitrogen deficiency // Forests. 2021. Vol. 12, no. 2. P. 257.

Zhou H., Zhao J., Cai J., Patil S.B. Ubiquitin-specific proteases function in plant development and stress responses // Plant Molecular Biology. 2017. No. 94(6). P. 565–576.

References

Koroleva T.S., Konstantinov A.V., Shun'kina E.A. Ugrozy i social'no-ekonomicheskie posledstviya izmeneniya klimata dlya lesnogo sektora. *Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo hozyajstva*, 2015, no. 3, pp. 55–71. (In Russ.)

Lukina N.V., Isaev A.S., Kryshen' A.M. i dr. Prioritetnye napravleniya razvitiya lesnoj nauki kak osnovy ustojchivogo upravleniya lesami. *Lesovedenie*, 2015, no. 4, pp. 243–254. (In Russ.)

Morkovina S.S. Torzhkov I.O. Ekonomicheskaya ocenka vozmozhnosti sozdaniya lesnyh plantacij na zemlyah lesnogo fonda. *Social'no-ekonomicheskie yavleniya i process*, 2016, vol. 11, no. 6, pp. 46–50. (In Russ.)

Neofitov Yu.A. Kratkaya hronologiya poteri lesistosti planet. *Nauchnye trudy Cheboksarskogo filiala Glavnogo botanicheskogo sada im. N.V. Cicina RAN*, 2018, no. 10, pp. 29–40. (In Russ.)

Shejkina O.V. Primenenie molekulyarnykh markerov v lesnom selekcionnom semenovodstve v Rossii: opyt i perspektivy (obzor). *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie*, 2022, no. 2(54), pp. 64–79. (In Russ.)

Shtukin S.S. Lesnye plantacii v sovremenном mire. *Lesnoe i ohotnich'e hozyajstvo*, 2015, no. 3, pp. 2–6. (In Russ.)

Chen Z.-Q., Baison J., Pan B. et al. Accuracy of genomic selection for growth and wood quality traits in two control-pollinated progeny trials using exome capture as the genotyping platform in Norway spruce. *BMC Genomics*, 2018, no. 19, p. 946.

Cheng L. et al. A miR169c-NFYA10 module confers tolerance to low-nitrogen stress to *Betula luminifera*. *Industrial Crops and Products*, 2021, vol. 172, p. 113988.

De León I.P., Sanz A., Hamberg M., Castresana C. Involvement of the Arabidopsis DOX1 fatty acid dioxygenase in protection against oxidative stress and cell death. *The Plant Journal*, 2002, no. 29(1), pp. 61–72.

Ganie A.H., Ahmad A., Yousuf P.Y., Pandey R., Ahmad S., Aref I.M. et al. Nitrogen-regulated changes in total amino acid profile of maize genotypes having contrasting response to nitrogen deficit. *Protoplasma*, 2017, no. 254, pp. 2143–2153.

Gong S., Ding Y., Hu S., Ding L., Chen Z., Zhu C. The role of HD-Zip class I transcription factors in plant response to abiotic stresses. *Physiologia Plantarum*, 2019, no. 167(4), pp. 516–525.

Isik F., Bartholomé J., Farjat A. et al. Genomic selection in maritime pine. *Plant Science*, 2016, vol. 242, pp. 108–119.

Jia Y., Niu Y., Zhao H., Wang Z., Gao C., Wang C., Chen S., Wang Y. Hierarchical transcription factor and regulatory network for drought response in *Betula platyphylla*. *Horticulture Research*, 2022, no. 9, p. uhac040.

Krutovsky K.V. From population genetics to population genomics of forest trees: Integrated population genomics approach. *Russian Journal of Genetics*, 2006, vol. 42, no. 10, pp. 1088–1100.

Lu L., Zhang Y., Li L., Yi N., Liu Y., Qaseem M.F. et al. Physiological and Transcriptomic Responses to Nitrogen Deficiency in *Neolamarckia cadamba*. *Front. Plant Sci.*, 2021, p. 2488.

Lenz P.R., Nadeau S., Mottet M.-J. et al. Multi-trait genomic selection for weevil resistance, growth, and wood quality in Norway spruce / Evolutionary Application. 2019, vol. 13, no. 1, pp. 76–94.

Li D., Li Y., Qian J., Liu X., Xu H., Zhang G., Ren J., Wang L., Zhang L., Yu H. Comparative Transcriptome Analysis Revealed Candidate Genes Potentially Related to Desiccation Sensitivity of Recalcitrant *Quercus variabilis* Seeds. *Frontiers in Plant Science*, 2021, no. 12, p. 717563.

Ling L.-Z., Zhang S.-D. Comparative proteomic analysis between mature and germinating seeds in *Paris polyphylla* var. *yunnanensis*. *PeerJ*, 2022, no. 10, p. e13304.

Liu C., Chen S., Wang S. et al. A genome wide transcriptional study of *Populus alba* x *P. tremula* var. *glandulosa* in response to nitrogen deficiency stress. *Physiol Mol Biol Plants*, 2021, no. 27, pp. 1277–1293.

Ma P., Zhang X., Luo B. et al. Transcriptomic and genome-wide association study reveal long noncoding RNAs responding to nitrogen deficiency in maize. *BMC Plant Biol*, 2021, no. 21, p. 93.

Madritsch S., Wischnitzki E., Kotrade P., Ashoub A., Burg A., Fluch S., Brüggemann W., Sehr E.M. Elucidating Drought Stress Tolerance in European Oaks

Through Cross-Species Transcriptomics. *G3: Genes|Genomes|Genetics*, 2019, no. 9(10), pp. 3181–3199.

Mamashita T., Larocque G.R., DesRochers A., Beaulieu J., Thomas B.R., Mosseler A. et al. Short-term growth and morphological responses to nitrogen availability and plant density in hybrid poplars and willows. *Biomass Bioenergy*, 2015, no. 81, pp. 88–97.

Martin T., Oswald O., Graham I.A. Arabidopsis seedling growth, storage lipid mobilization, and photosynthetic gene expression are regulated by carbon:nitrogen availability. *Plant Physiol.*, 2002, no. 128, pp. 472–481.

Mevy J.-P., Llorid B., Liu X., Corre E., Torres M., Büttner M., Hagenauer A., Reiter I.M., Fernandez C., Gauquelin T. Response of Downy Oak (*Quercus pubescens* Willd.) to Climate Change: Transcriptome Assembly, Differential Gene Analysis and Targeted Metabolomics. *Plants*, 2020, no. 9(9), p. 1149.

Miller A.J., Xu G., Fan X. Plant nitrogen assimilation and use efficiency. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2012, no. 63, pp. 153–182.

Pantelić A., Stevanović S., Komić S.M., Kilibarda N., Vidović M. In Silico Characterisation of the Late Embryogenesis Abundant (LEA) Protein Families and Their Role in Desiccation Tolerance in *Ramonda serbica* Panc. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, no. 23(7), p. 3547.

Qin Y., Li Q., An Q., Li D., Huang S., Zhao Y., Chen W., Zhou J., Liao H. A phenylalanine ammonia lyase from *Fritillaria unibracteata* promotes drought tolerance by regulating lignin biosynthesis and SA signaling pathway. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2022, no. 213, p. 574–588.

Resende M.F., Munoz P., Acosta J.J. et al. Accelerating the domestication of trees using genomic selection: accuracy of prediction models across ages and environments. *New Phytologist*. 2012, vol. 193, no. 3, pp. 617–624.

Sadhukhan A., Prasad S.S., Mitra J., Siddiqui N., Sahoo L., Kobayashi Y., Koyama H. How do plants remember drought? *Planta*, 2022, no. 256(1), p. 7.

Scheible W.R., Morcuende R., Czechowski T., Fritz C., Osuna D., Palacios-Rojas N. et al. Genome-wide reprogramming of primary and secondary metabolism, protein synthesis, cellular growth processes, and the regulatory infrastructure of arabidopsis in response to nitrogen. *Plant Physiol.*, 2004, no. 136, pp. 2483–2499.

Shin S.Y. et al. Transcriptomic analyses of rice (*Oryza sativa*) genes and non-coding RNAs under nitrogen starvation using multiple omics technologies. *BMC genomics*, 2018, vol. 19, no. 1, pp. 1–20.

Singh A., Mehta S., Yadav S., Nagar G., Ghosh R., Roy A., Chakraborty A., Singh I.K. How to Cope with the Challenges of Environmental Stresses in the Era of Global Climate Change: An Update on ROS Scavenging in Plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, no. 23(4), p. 1995.

Singh P., Arif Y., Mischczuk E., Bajguz A., Hayat S. Specific Roles of Lipooxygenases in Development and Responses to Stress in Plants. *Plants*, 2022, no. 11(7), p. 979.

Sun Y., Liu L., Sun S., Han W., Irfan M., Zhang X., Zhang L., Chen L. AnDHN, a Dehydrin Protein From *Ammopiptanthus nanus*, Mitigates the Negative Effects of Drought Stress in Plants. *Frontiers in Plant Science*, 2021, no. 12, p. 788938.

Taji T., Ohsumi C., Iuchi S., Seki M., Kasuga M., Kobayashi M., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. Important roles of drought- and cold-inducible genes for galactinol synthase in stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology*, 2002, no. 29(4), pp. 417–426.

Tan Z., Wen X., Wang Y. *Betula platyphylla* BpHOX2 transcription factor binds to different cis-acting elements and confers osmotic tolerance. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020, no. 62(11), pp. 1762–1779.

Ukrainetz N.K., Mansfield S.D. Assessing the sensitivities of genomic selection for growth and wood quality traits in lodgepole pine using Bayesian models / Tree Genetics & Genomes. 2020, vol. 16, no. 1, p. 14.

Wang Y., Feng G., Zhang Z., Liu Y., Ma Y., Wang Y., Ma F., Zhou Y., Gross R., Xu H., Wang R., Xiao F., Liu Y., Niu X. Overexpression of *Pti4*, *Pti5*, and *Pti6* in tomato promote plant defense and fruit ripening. *Plant Science: An International Journal of Experimental Plant Biology*, 2021, no. 302, p. 110702.

Wang C., Zhou Y., Yang X., Zhang B., Xu F., Wang Y., Song C., Yi M., Ma N., Zhou X., He J. The Heat Stress Transcription Factor *LIHsfA4* Enhanced Basic Thermotolerance through Regulating ROS Metabolism in Lilies (*Lilium Longiflorum*). *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, no. 23(1), p. 572.

Wen X., Wang J., Zhang D., Wang Y. A Gene Regulatory Network Controlled by *BpERF2* and *BpMYB102* in Birch under Drought Conditions. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, no. 20(12), p. 3071

Yang Z., Wang Z., Yang C., Yang Z., Li H., Wu Y., et al. Physiological responses and small rnas changes in maize under nitrogen deficiency and resupply. *Genes Genomics*, 2019, no. 41, pp. 1183–1194.

Zapata-Valenzuela J., Whetten R.W., Neale D. et al. Genomic estimated breeding values using genomic relationship matrices in a cloned population of loblolly pine / G3: Genes, Genomes, Genetics. 2013, vol. 3, no. 5, pp. 909–916.

Zhang J., Qian J.-Y., Bian Y.-H., Liu X., Wang C.-L. Transcriptome and Metabolite Conjoint Analysis Reveals the Seed Dormancy Release Process in Callery Pear. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, no. 23(4), p. 2186.

Zhao W.T., Feng S.J., Li H., Faust F., Kleine T., Li L.N., Yang Z.M. Salt stress-induced ferrochelatase 1 improves resistance to salt stress by limiting sodium accumulation in *Arabidopsis thaliana*. *Scientific Reports*, 2017, no. 7(1), p. 14737.

Zhao X. et al. Transcriptome analysis for *Fraxinus mandshurica* Rupr. seedlings from different carbon sequestration provenances in response to nitrogen deficiency. *Forests*, 2021, vol. 12, no. 2, p. 257.

Zhou H., Zhao J., Cai J., Patil S.B. Ubiquitin-specific proteases function in plant development and stress responses. *Plant Molecular Biology*, 2017, no. 94(6), pp. 565–576.

Ромашкина И.В., Тихомирова Т.С., Шестибратов К.А. Анализ молекулярно-генетических механизмов устойчивости березы и дуба к дефициту воды и азота // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2022. Вып. 241. С. 120–141. DOI: 10.21266/2079-4304.2022.241.120-141

В статье представлен обзор литературных данных по вопросу молекулярно-генетических механизмов устойчивости березы и дуба к дефициту воды и азота. Анализ транскриптомной активности генов, реагирующих на абиотические стрессы, дает возможность осуществления целенаправленной селекции генетически улучшенных форм для нужд эффективного лесовосстановления, а также создания лесных плантаций. Молекулярно-генетический ответ на засуху более изучен для древесных растений, чем дефицит азота. По сравнению с *Betula sp.*, ранний ответ *Quercus sp.* на засуху менее интенсивный и выражается в подавлении метаболической активности и активации систем поддержания роста после стресса. При длительном воздействии засухи наблюдается интенсивное восстановление клеточной стенки, связанное с биосинтезом целлюлозы и лигнина. Наблюдаются активные процессы нейтрализации активных форм кислорода и биосинтез антиоксидантов. Во время раннего ответа *Betula sp.* на засуху наблюдается высокий уровень экспрессии генов, связанных со снижением потерь воды. Защита от засухи также включает контроль закрытия устьиц и активацию генов, ассоциированных с ответом на осмотический стресс. Среди генов-кандидатов ответа на засуху у видов дуба были идентифицированы транскрипционные факторы, белки теплового шока, белки-транспортеры и др. По результатам аналитического обзора литературы составлен список дифференциально экспрессируемых генов (ДЭГ), идентифицированных у березы и дуба в ответ на засуху. Если молекулярно-генетические механизмы засухоустойчивости древесных растений изучены в достаточной степени, определено множество генов-кандидатов, участвующих в реакции на стресс, и могут быть в дальнейшем рекомендованы для целенаправленной селекции, то вопрос адаптации древесных растений к дефициту азота слабо изучен и представляется весьма актуальным для дальнейших исследований.

Ключевые слова: абиотический стресс, засуха, дефицит азота, береза, дуб, транскриптом, дифференциальная экспрессия генов.

Romashkina I.V., Tikhomirova T.S., Shestibratov K.A. Analysis of Molecular Genetic Mechanisms of Birch and Oak Resistance to Water and Nitrogen Deficiency. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotehnicheskoj Akademii*, 2022, iss. 241, pp. 120–141 (in Russian with English summary). DOI: 10.21266/2079-4304.2022.241.120-141

The article presents a review of the literature about molecular and genetic mechanisms of birch and oak resistance to water and nitrogen deficiency. Analysis of the transcriptome activity of genes that respond to abiotic stresses makes it possible to carry out targeted selection for the purpose of effective reforestation, as well as the creation of forest plantations. The molecular genetic response to drought has been more studied in woody plants than nitrogen deficiency. Compared to *Betula sp.*, the early response of *Quercus sp.* to drought is less intense and is expressed in the suppression of metabolic activity and activation of growth maintenance systems after stress. With prolonged exposure to drought, intensive cell wall remodeling is observed, associated with the biosynthesis of cellulose and lignin. Active processes of neutralization of reactive oxygen species and biosynthesis of antioxidants are observed. During the early response of *Betula sp.* drought, a high level of expression of genes associated with a decrease in water loss is observed. Drought protection also includes control of stomatal closure and activation of genes associated with the response to osmotic stress. Among candidate genes for response to drought in oak species, transcription factors, heat shock proteins, transporter proteins, etc. were identified. Based on the results of an analytical review of the literature, a list of differentially expressed genes (DEGs) identified in birch and oak in response to drought was compiled. If the molecular genetic mechanisms of drought resistance in woody plants have been studied to a sufficient extent, many candidate genes involved in the stress response have been identified and can be further recommended for targeted breeding, then the issue of adaptation of woody plants to nitrogen deficiency is poorly studied and seems to be very relevant for further research.

Keywords: abiotic stress; drought; nitrogen deficiency; birch; oak; transcriptome; deciduous woody plants.

РОМАШКИНА Ирина Владимировна – ведущий научный сотрудник ФБУ Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, научный сотрудник ФГБУН Филиал Института биоорганической химии им. академиков М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова РАН, кандидат биологических наук. SPIN-код: 4610-0361, Web of Science ResearcherID: E-8696-2014.

141202, ул. Институтская, д. 15, г. Пушкино, Московская область, Россия. E-mail: densiflora@mail.ru

ROMASHKINA Irina V. – PhD (Biology), Leading Researcher All-Russian Research Institute for Silviculture and Mechanization of Forestry, research assistant Shemyakin-Ovchinnikov Institute of Bioorganic Chemistry of the Russian Academy of Sciences. SPIN-code: 4610-0361, Web of Science ResearcherID: E-8696-2014.

141202, Institutskaya str. 15, Pushkino, Moscow region, Russia. E-mail: densiflora@mail.ru

ТИХОМИРОВА Татьяна Сергеевна – научный сотрудник ФГБУН ФИЦ ПНЦБИ РАН Институт биологического приборостроения с опытным производством РАН, научный сотрудник ФГБУН Филиал Института биоорганической химии им. академиков М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова РАН. SPIN-код: 7634-7517, Web of Science ResearchID: R-7871-2016, Scopus AuthorID: 57202858627, ORCID: 0000-0002-8491-2888.

142290, ул. Институтская, д. 7, г. Пушкино, Московская обл., Россия. E-mail: tts1210@yandex.ru

ТИХОМИРОВА Tatyana S. – research assistant Institute for Biological Instrumentation, FRC PSCBR Russian Academy of Sciences, Federal Research Center «Pushchino Scientific Center for Biological Research of the Russian Academy of Sciences», research assistant Shemyakin-Ovchinnikov Institute of Bioorganic Chemistry of the Russian Academy of Sciences. SPIN-code: 7634-7517, Web of Science ResearchID: R-7871-2016, Scopus AuthorID: 57202858627, ORCID: 0000-0002-8491-2888.

142290. Institutskaya str. 7. Pushchino. Moscow Region. Russia. E-mail: tts1210@yandex.ru

ШЕСТИБРАТОВ Константин Александрович – руководитель группы лесной биотехнологии ФГБУН Филиал Института биоорганической химии им. академиков М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова РАН, кандидат биологических наук. ORCID 0000-0002-1996-6433, SPIN-код: 4610-0361, Web of Science ResearcherID: J-5288-2018.

142290, пр. Науки, д. 6, г. Пушкино, Московская область Россия. E-mail: schestibratov.k@yandex.ru

SHESTIBRATOV Konstantin A. – PhD (Bilology), Head of forest biotechnology group, Shemyakin-Ovchinnikov Institute of Bioorganic Chemistry of the Russian Academy of Sciences. ORCID 0000-0002-1996-6433, SPIN-код: 4610-0361, Web of Science ResearcherID: J-5288-2018.

142290. Science av. 6. Puschino. Moscow region. Russia. E-mail: schestibratov.k@yandex.ru