

УДК 575

DOI: 10.18522/2308-9709-2026-55-8

## ТКАНЕСПЕЦИФИЧЕСКАЯ ЭКСПРЕССИЯ ГЕНОВ ДЕГИДРИНОВ У *QUERCUS ROBUR* L. В ОТВЕТ НА ЗАСУХУ

Олейников Александр Александрович<sup>1,2\*</sup>, Крылов Павел Андреевич<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный научный центр агроэкологии, комплексных мелиораций и защитного лесоразведения Российской академии наук», пр-кт Университетский, д. 97, г. Волгоград, 400062, Россия.

<sup>2</sup>E-mail: olejnikov.a@vfanc.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0009-0002-8225-6001>, тел: 79053959851

<sup>3</sup>E-mail: krylov-p@vfanc.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-9587-5886>, тел: 79173332921

\* Автор для переписки

### Аннотация

Дуб черешчатый (*Quercus robur* L), является одной из основных лесообразующих пород лесостепной зоны, подверженных воздействию широкого спектра абиотических стрессов, среди которых наиболее значимым негативным фактором является засуха, ограничивающая его рост и развитие. Несмотря на значимость вида, молекулярные механизмы его адаптации, в частности роль белков позднего эмбриогенеза, а именно дегидринов, остаются недостаточно изученными в контексте тканеспецифического ответа. В связи с этим целью данного исследования стала оценка дифференциальной экспрессии дегидринов у *Q. robur*, участвующих в ответе на водный дефицит, путем анализа данных РНК-секвенирования для трёх типов тканей: листьев, боковых и стержневых корней. Анализ данных RNA-seq производился с помощью DEseq2. Построенные матрицы дифференциальной экспрессии дегидринов у *Q. robur* показали наличия ярко выраженной тканеспецифичности. В боковых и стержневых корнях повысилась экспрессия дегидринов типов K<sub>14</sub>, SK<sub>3</sub>, Y<sub>2</sub>SK<sub>2</sub> и Y<sub>2</sub>K<sub>7</sub>, а в листьях - Y<sub>2</sub>SK<sub>2</sub>, Y<sub>2</sub>K<sub>7</sub>, SK<sub>2</sub>. Построенные тепловые карты подтвердили наличие чётких паттернов тканеспецифической экспрессии. В целом, наиболее высокая индукция экспрессии наблюдалась для дегидринов типов Y<sub>2</sub>SK<sub>2</sub>, Y<sub>2</sub>K<sub>7</sub> и K<sub>14</sub> в корнях и SK<sub>2</sub> в листьях, что может указывать на их ключевую роль в адаптации *Q. robur* к засухе.

**Ключевые слова:** *Q. robur*, дегидрины, засуха, транскриптомный анализ, тканеспецифическая экспрессия, адаптация растений.

## Введение

*Quercus robur* L. является лесообразующей породой, используемой в агролесомелиорации и защитном лесоразведении засушливых территорий Юга России (Epron, Dreyer, 1993; Кулик, 2013; Манаенков, Шкуринский, 2015).

Поддержание оптимального водного баланса имеет решающее значение для выживания растений. В условиях дефицита влаги клетки подвергаются осмотическому стрессу (Зыбинская, 2025). В таких условиях активируется экспрессия дегидринов — белков семейства позднего эмбриогенеза (LEA-белки, группа II), которые стабилизируют мембраны, белки и клеточные структуры, предотвращая необратимые повреждения при обезвоживании. LEA-белки были первоначально обнаружены на поздних стадиях созревания семян, а затем были обнаружены также в сеянцах, корнях, стеблях и других органах растений. Исследования показали, что LEA-белки участвуют в росте, развитии растений и реакции на стресс (Sun, 2021). Несколько дегидринов, включая *RD29A*, *RD29B* и *RAB18*, демонстрируют динамические изменения в своей экспрессии в ответ на абиотический стресс растений; эти изменения являются индикаторами устойчивости растений к абиотическому стрессу (Sun, 2021). Недавнее открытие взаимодействий между дегидринами и другими белками продемонстрировало разнообразие их физиологических функций (Hernández-Sánchez, 2017; Maryan, 2019; Hernández-Sánchez, 2019).

Изучение молекулярных механизмов адаптации *Q. robur* к абиотическому стрессу на системном уровне стало возможным благодаря внедрению технологий высокопроизводительного секвенирования РНК. В отличие от традиционных методов анализа экспрессии отдельных генов, полнотранскриптомное профилирование позволяет получить комплексное представление о функциональном состоянии генома *Q. robur* в различных экологических условиях (Madritsch, 2019). Применение РНК-профилирования для анализа древесных растений открывает уникальные возможности для идентификации тканеспецифичных транскриптов и регуляторных сетей, вовлеченных в ответ на дефицит влаги, в том числе через взаимодействие микроРНК и таргетных генов (Kościelniak-Wawro, 2025).

В связи с этим, целью работы стало определение тканеспецифичной экспрессии генов дегидринов у *Q. robur* в условиях моделируемой засухи на основе открытых данных РНК-секвенирования. В настоящей работе под

тканеспецифичностью понимается дифференциальная экспрессия генов дегидринов в различных вегетативных органах растения, а именно в листьях, боковых и стержневых корнях.

### Материалы и принципы исследования

Данные РНК-секвенирования были взяты из общедоступной базы данных Национального центра биотехнологической информации Gene Expression Omnibus (NCBI GEO). Комплексный поиск в GEO был выполнен с использованием поискового запроса: ("Quercus robur"[Organism] OR "pedunculate oak"[All Fields]) AND ("drought"[All Fields] OR "water deficit"[All Fields]) AND "RNA-Seq"[All Fields]. В выборку были включены исследования, в которых проводилось секвенирование РНК из различных тканей *Q. robur*, подвергавшихся стрессу засухи, а также соответствующие контрольные образцы. В анализ включены три типа тканей: листья, боковые корни и стержневые корни. Тип данных — профилирование экспрессии с помощью высокопроизводительного секвенирования на платформе Illumina. Всего было найдено 2 исследования, показанные в таблице 1.

Таблица 1 – SRR данные, использованные для обработки.

Биопроект	Эксперимент	Контрольные образцы	Экспериментальные образцы	Биологический материал	Ссылка
PRJNA1254183	SRX28499782	SRR33253991	SRR33253985	Стержневой корень	(Kościelniak-Wawro, 2025)
		SRR33253990	SRR33253984		
		SRR33253989	SRR33253983		
		SRR33253988	SRR33253980	Боковые корни	
		SRR33253987	SRR33253981		
		SRR33253986	SRR33253982		
PRJNA450334	SRX4735747	SRR7898316	SRR7898315	Листья	(Madritsch, 2019)
		SRR7898317	SRR7898318		
			SRR7898319		

Необработанные данные SRA загружали с использованием инструмента prefetch из пакета SRA Toolkit (v3.0.0). Для извлечения данных из архивов, преобразования в формат fastq, сжатия в формат gz и обработки парных чтений применялась команда fastq-dump --gzip --split-3 SRR\*/\*.sra. Качество

прочтений оценивалось с использованием Falco (0.12.0), обобщение результатов — с помощью MultiQC (1.27.1) (Ewels, 2016; de Sena Brandine, Smith, 2021). Для поиска и удаления адаптеров и низкокачественных последовательностей из считываний использовалась программа Trimmomatic (версия 0.39) (Bolger, 2014). Очищенные чтения выравнивали на референсный геном *Q. robur* (GCF\_001573755.1) с помощью STAR (v2.7.10a) (Dobin, 2013). Также в геноме *Q. robur* были выявлены гены-гомологи *DHN*, для этого со страницы NCBI был загружен протеом *Q. robur* и с помощью инструмента hmmsearch (v3.3) (Potter, 2018) проведен поиск мотивов *DHN* исходя из модели PF00257. Для анализа мотивов Y-, S-, K-сегментов использовалась Clustal Omega (v1.2.4) (Sievers, Higgins, 2014). Физико-химическая характеристика производилась с помощью инструмента ExPASy (Gasteiger, 2005). Количественная оценка транскриптов *DHN* была посчитана с помощью программы featureCounts (v.2.0.3) (Liao, Smyth, Shi, 2014) с аннотацией GTF. Дифференциальный анализ проводили в среде R (v4.3) с использованием пакета DESeq2 (v1.42.0) (Liu, 2021). Для объединённого анализа трёх тканей применяли условие  $\text{design} = \sim \text{tissue} + \text{condition}$ , что позволило скорректировать тканевые различия как batch-эффект. Гены считались дифференциально экспрессируемыми при  $|\log_2\text{FoldChange}| \geq 1$  и  $\text{padj} < 0.05$ .

## Результаты и обсуждение

### Структурная организация генов дегидринов у *Q. robur*

Исходя из данных поиска hmmsearch в геноме *Q. robur* были найдены 7 генов дегидринов, кодирующих 164 различных изоформ белков. Все уникальные белки были проверены на наличие хотя бы одного K-сегмента, который сигнализирует о принадлежности белка к семейству дегидринов (рисунок 1).

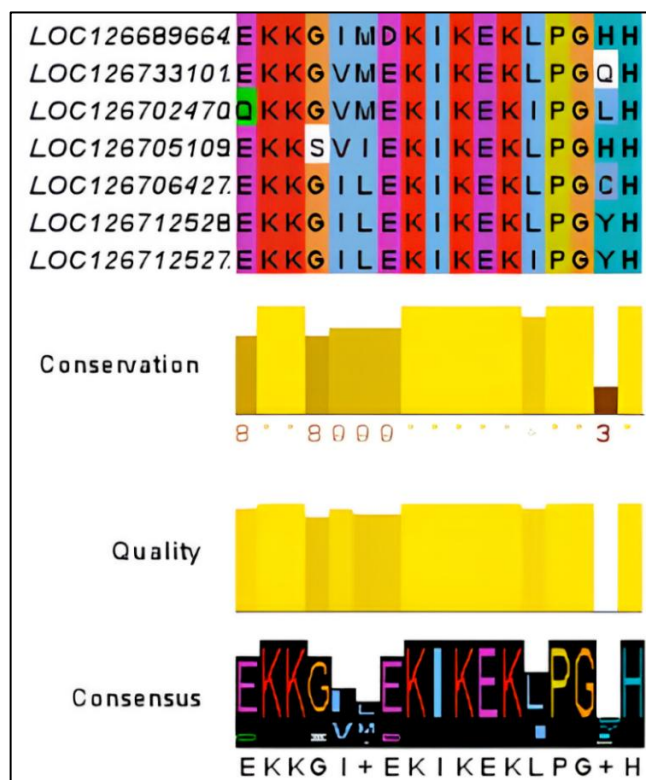


Рисунок 1 – Выравнивание K-сегментов всех найденных белков дегидринов

Для идентификации и описания сегментов дегидринов был использован инструмент MAFFT, результаты работы которого представлены в таблице 2.

Таблица 2 – Характеристика выявленных дегидринов

Название гена	Количество изоформ белка	Тип дегидринов	Длина белка, aa	Молекулярная масса, кДа	Изоэлектрическая точка, pH
LOC126689664	10	Y <sub>2</sub> SK <sub>2</sub>	168	18	6.63
LOC126705109	2	Y <sub>2</sub> K <sub>7</sub>	180	19	5.65
LOC126706427	2	K <sub>4</sub>	191	21	5.24
LOC126712528	2	SK <sub>2</sub>	375	43	5.75
LOC126733101	140	SK <sub>3</sub>	462	51	6.82
LOC126712527	5	K <sub>5</sub> SK <sub>4</sub>	737	87	5.80
LOC126702470	3	K <sub>14</sub>	162	17	9.52

В результате анализа данных РНК-секвенирования у *Q. robur* были выявлены и описаны семь генов, кодирующих дегидринов, различающиеся по количеству и комбинации консервативных мотивов Y-, S- и K-типа. На основании аминокислотных последовательностей и структуры белков гены были классифицированы как: Y<sub>2</sub>SK<sub>2</sub> (LOC126889664), Y<sub>2</sub>K<sub>7</sub> (LOC126705109), K<sub>14</sub> (LOC126702470), SK<sub>3</sub> (LOC126733101), K<sub>4</sub> (LOC126706427), SK<sub>2</sub> (LOC126712528) и K<sub>5</sub>SK<sub>4</sub> (LOC126712527). Белки различались по длине (от

120 до 370 аминокислот), молекулярной массе (от 15 до 42 кДа) и изоэлектрической точке (от 4,7 до 6,1), что отражает функциональную дивергенцию внутри семейства дегидринов. Далее в работе гены и белки дегидринов будут называться исходя из их сегментарного типа.

У *Q. robur* выявлены дегидрины различных типов. Ученые из Словакии (Sunderlikova et al., 2009) описали три дегидрина: QrDhn1 (тип  $Y_nSK_n$ ) и QrDhn2/3 (тип  $K_n$ ), которые в разной степени отвечают на осмотический и десикационный стресс. В частности, дегидрин  $Y_nSK_n$  (QrDhn1) экспрессировался преимущественно при осмотическом/десикационном стрессе, а  $K_n$ -дегидрины (QrDhn2/3) – при высыхании ткани. Согласно анализу данных РНК-секвенирования (сравнение контроль/засуха в листьях, боковых и стержневых корнях) четыре гена дегидринов – LOC126889664, LOC126705109, LOC126702470 и LOC126733101 – показали достоверное повышение экспрессии при засухе. Это согласуется с общей картиной: ген LOC126889664 относится к  $Y_2SK_2$ -типу, LOC126705109 – к  $Y_2K_7$ , LOC126702470 – к  $K_{14}$ , LOC126733101 – к  $SK_3$ . Например,  $Y_2SK_2$ -дегидрин по аналогии с QrDhn1 должен включаться при снижении осмотического потенциала, а присутствие S-сегмента может приводить к его ядерной транспортировке и регуляции стрессовых генов (Sunderlikova et al., 2009). Физико-химическая характеристика этого белка (pI ~6.6, нейтрально-кислотный) и короткая длина (168 aa) соответствуют «типичному» YSK-дегидрину средней молекулярной массы.

### **Анализ дифференциальной экспрессии *DHN***

Матрицы нормализованных значений, полученные с помощью RDESeq2, были использованы для построения графиков «вулкан» с осями  $-\log_{10}Pvalue$  и  $\log_2foldchange$  для всех трех тканей (рисунок 2), на которых отражены достоверно и недостоверно экспрессируемые дегидрины.

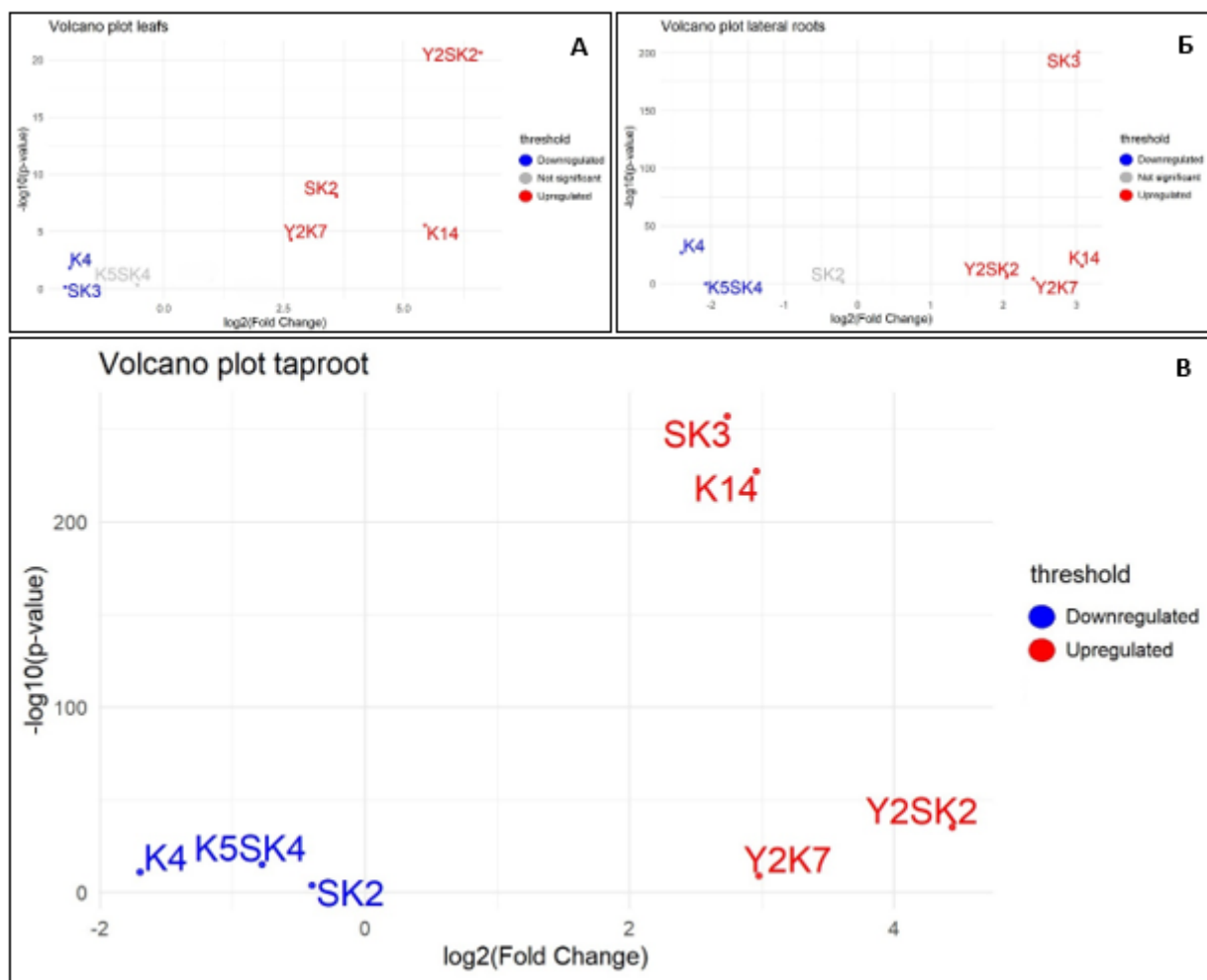


Рисунок 2 - Volcano plot дифференциально экспрессируемых дегидринов в листьях (А), в боковых корнях (Б) и в стержневых корнях (В): upregulated - гены, увеличившие экспрессию; downregulated - гены, снизившие экспрессию, not significant – гены, экспрессия которых не была достоверно изменена.

Исходя из нормализованных данных  $\log_2\text{foldchange}$  все дегидрины были достоверно дифференциально экспрессированы при засухе, кроме гена SK<sub>2</sub> в боковых корнях и гена K<sub>5</sub>SK<sub>4</sub> в листьях. Далее была получена тепловая карта экспрессии дегидринов при воздействии засухи в трех различных тканях (рисунок 3).

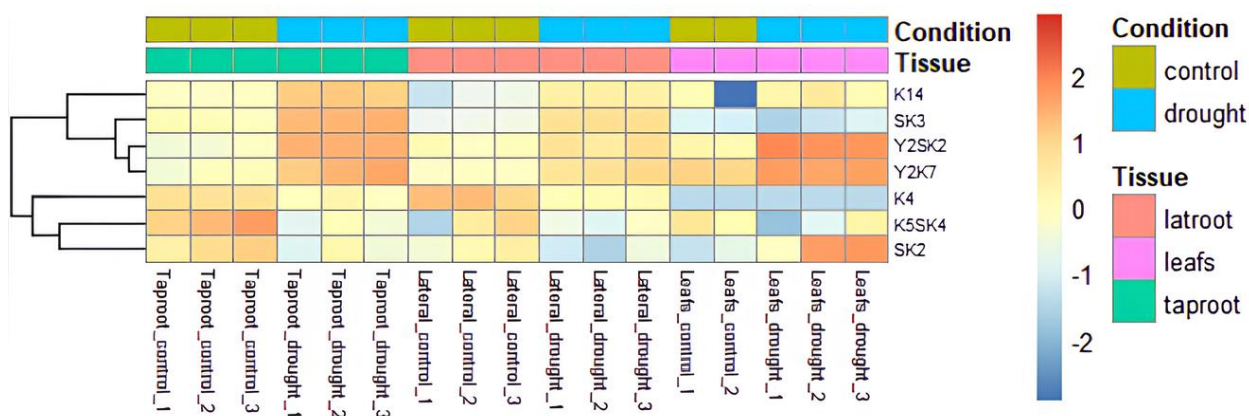


Рисунок 3 – Тепловая карта экспрессии дегидринов у *Q. robur* в трех тканях при воздействии стресса засухи

Сравнение РНК-профилей экспрессии у *Q. robur* между контролем и засухой показало, что реакция дегидринов на водный дефицит имеет выраженный тканеспецифический характер.

Во время засухи в листьях наблюдалось значительное повышение экспрессии генов, кодирующих дегидрины типов Y<sub>2</sub>SK<sub>2</sub>, Y<sub>2</sub>K<sub>7</sub>, K<sub>14</sub> и SK<sub>2</sub> по сравнению с контролем, при этом было зафиксировано подавление типов K<sub>4</sub> и SK<sub>3</sub>. Такое разнонаправленное изменение экспрессии может отражать функциональную специализацию отдельных типов дегидринов, где белки, содержащие Y- и SK- структуры преимущественно участвуют в защите клеточных структур и стабилизации мембран в условиях водного дефицита, тогда как K-доминирующие формы могут выполнять более узкие или тканеспецифические функции (Graether, Boddington, 2014). Ранее показано, что экспрессия ряда дегидринов в листьях существенно индуцируется засухой и коррелирует с их повышением устойчивости к последствиям абиотического стресса у *Triticum* L. (Kosova, Vitamvas, Prasil, 2014; Hao, 2022).

Анализ тепловой карты показал, что в боковых и стержневых корнях при засухе повышается экспрессия тех же дегидринов, что и в листьях по сравнению с контролем, кроме дегидрина SK<sub>3</sub>. При этом так же, как и в листьях происходило подавление экспрессии дегидрина K<sub>4</sub>. Было обнаружено, что при засухе в боковых и стержневых корнях происходило подавление дегидрина K<sub>5</sub>SK<sub>4</sub>, в то время как в листьях его изменение экспрессии по сравнению с контролем было статистически недостоверно. Подобные различия могут отражать специфичность ответа на засуху в корневых тканях, которые первыми воспринимают водный дефицит и

требуют перестройки защитных механизмов, включая изменение профиля экспрессии дегидринов, что ранее показано для корней пшеницы при обезвоживании и осмотическом стрессе (Hassan, et al. 2015).

В ходе анализа тканеспецифичной дифференциальной экспрессии дегидринов было выявлено что из 7 генов, 5 вовлечены в адаптацию *Q. robur* к засухе. Подобная неоднородность отвечающих генов дегидринов наблюдалась и у других растений. Так, у *Agapanthus L.* и *Cynodon dactylon L.* дегидрины типов  $Y_2SK_2$ - и  $SK_3$  повышают устойчивость к абиотическому стрессу в трансгенных растениях, причём  $Y_2SK_2$  лучше защищает ферменты, а  $SK_3$  – сильнее связывает катионы металлов (Lv, 2017; Yang, 2019). Согласно анализу данных РНК-секвенирования дегидрин типа  $SK_3$  возможно, обеспечивает ионный гомеостаз или антиоксидантную защиту тканей в корнях, что согласуется с результатами других исследований (Huang, 2022)

При этом отмечено участие дегидрина  $SK_2$ -типа в листьях, возможно, вовлеченного в регуляцию устьичного аппарата или защиты фотосистем (Sun, 2021). Снижение экспрессии двух типов дегидринов  $K_4$ - и  $K_5SK_4$ , возможно, связано с тем, что они участвуют в ростовых процессах, которые при засухе подавляются (Liu, 2017). Анализ тепловой карты показал явные тканеспецифические кластеры экспрессии и разделение образцов по группам «контроль»/«засуха», что говорит о перестроении транскрипционной активности в условиях стресса.

Известно, что дегидрины при отсутствии стресса чаще локализируются в быстрорастущих или меристемных тканях: корневые меристемы, флоэмы, ростковые точки и т. п. (Szlachtowska, Rurek, 2023). Под действием неблагоприятных факторов экспрессия дегидринов может повышаться в различных органах и тканях.

Согласно данным RNA-seq, выделяется паттерн экспрессии дегидринов типов  $Y_2SK_2$ ,  $YSK_2$  и  $K_{14}$ , который увеличивался во всех тканях, а экспрессия дегидрина типа  $SK_3$  — главным образом в корнях. Такое различие, вероятно, связано с физиологией *Q. robur*: листья быстро реагируют на снижение влажности, запуская АВА-сигналинг и другие молекулярно-генетические механизмы адаптации к засухе (Yoshida, Mogami, Yamaguchi-Shinozaki, 2014), тогда как корни реагируют преимущественно на длительный дефицит воды, укрепляя корневые структуры (Kuromori, Seo M, Shinozaki, 2018). Различия в ответах бокового и стержневого корня могут отражать градиент влажности в почве: при сильной засухе мелкие боковые корни первыми

испытывают стресс, тогда как стержневой корень может изначально иметь доступ к большим запасам воды.

Результаты проведенного нами биоинформатического анализа данных дифференциальной экспрессии дегидринов у *Q. robur* в дальнейшем необходимо валидировать как в моделируемых, так и естественных условиях засухи с использованием РНК-профилирования и ОТ-ПЦР-РВ.

### **Заключение**

Проведенный анализ данных RNA-seq показал, что *DHN* у *Q. robur* обладают выраженной тканеспецифичностью экспрессии в ответ на водный дефицит. Различные типы *DHN* обладают дифференциальной транскрипционной активностью в листьях и корнях. Наиболее сильную реакцию на засуху проявили гены, кодирующие *DHN* типов Y<sub>2</sub>SK<sub>2</sub>, Y<sub>2</sub>K<sub>7</sub>, K<sub>14</sub> и SK<sub>3</sub>, экспрессия которых существенно возросла в корнях и листьях. Это может указывать на их ключевую роль в стабилизации клеточных структур и поддержании водного баланса в условиях стресса. *DHN* типов K<sub>4</sub>, SK<sub>2</sub> и K<sub>5</sub>SK<sub>4</sub> демонстрировали снижение уровня транскрипционной активности, что может отражать их участие преимущественно в физиологических процессах, не связанных с засухоустойчивостью. Структурный анализ аминокислотных последовательностей показал, что активные при стрессе дегидрины характеризуются повышенным содержанием К-сегментов, формирующих амфифильные α-спирали, что обеспечивает их способность связываться с мембранами и предотвращать денатурацию белков.

Выявленные различия в экспрессии и структуре *DHN* отражают их функциональную специализацию у *Q. robur* в ответ на засуху. Полученные результаты расширяют представления о механизмах адаптации древесных видов к водному стрессу и могут служить основой для дальнейших исследований регуляции экспрессии *DHN* и их биотехнологического использования для повышения устойчивости *Q. robur* к засухе.

### **Благодарности и финансирование**

Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации № FNFE-2025-0013 «Управление экспрессией генов, вовлеченных в процесс адаптации к неблагоприятным факторам внешней среды, для улучшения хозяйственно-ценных признаков древесно-кустарниковых и культурных растений, используемых в агролесомелиорации».

## Список литературы

- Зыбинская П. А. Транскрипционная активность генов, вовлеченных в биосинтез антоцианов и флавонолов у *Quercus robur* L. в условиях засухи / Зыбинская П. А. // Научно-агрономический журнал. – 2025. – №. 4 (131). – С. 58-64.
- Кулик К. Н. Лесомелиорация и опыт борьбы с опустыниванием в России / К. Н. Кулик // Материалы Международной конф. «Экология Арала: устойчивое развитие и международное сотрудничество», 27-28 марта 2013 г. — Дашогуз, 2013. — С. 86-88.
- Манаенков А. С., Шкуринский В. А. Основные закономерности роста дуба в культурах на комплексных почвах плакоров сухой степи и полупустыни ЕТР / Манаенков А. С., Шкуринский В. А. // Агролесомелиорация в 21 веке: состояние, проблемы, перспективы. Фундаментальные и прикладные исследования. – 2015. – С. 167-170.
- Analysis of Brassica napus dehydrins and their Co-Expression regulatory networks in relation to cold stress / Maryan K. E. et al. / Gene expression patterns. – 2019. – Т. 31. – С. 7-17.
- Bolger A. M., Lohse M., Usadel B. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data / Bolger A. M., Lohse M., Usadel B. // Bioinformatics. – 2014. – № 30 (15). – С. 2114–2120.
- de Sena Brandine G., Smith A. D. Falco: high-speed FastQC emulation for quality control of sequencing data / de Sena Brandine G., Smith A. D. / F1000Research. – 2021. – Т. 8. – С. 1874.
- Dehydrin genes and their expression in recalcitrant oak (*Quercus robur*) embryos / Sunderlikova V. et al. / Plant Cell Reports. – 2009. – Т. 28. – №. 7. – С. 1011-1021.
- Epron D., Dreyer E. Photosynthesis of oak leaves under water stress: maintenance of high photochemical efficiency of photosystem II and occurrence of non-uniform CO<sub>2</sub> assimilation / Epron D., Dreyer E. / Tree physiology. – 1993. – Т. 13. – №. 2. – С. 107-117.
- Evidence for in vivo interactions between dehydrins and the aquaporin AtPIP2B / Hernández-Sánchez I. E. et al. / Biochemical and biophysical research communications. – 2019. – Т. 510. – №. 4. – С. 545-550.

Expression of CdDHN4, a novel YSK2-type dehydrin gene from bermudagrass, responses to drought stress through the ABA-dependent signal pathway / Lv A. et al. / *Frontiers in Plant Science*. – 2017. – Т. 8. – С. 748.

Genome-wide survey of the dehydrin genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) and its relatives: identification, evolution and expression profiling under various abiotic stresses / Hao Y. et al. / *BMC genomics*. – 2022. – Т. 23. – №. 1. – С. 73.

Graether S. P., Boddington K. F. Disorder and function: a review of the dehydrin protein family / Graether S. P., Boddington K. F. / *Frontiers in plant science*. – 2014. – Т. 5. – С. 576.

HMMER web server: 2018 update / Potter S. C. et al. / *Nucleic acids research*. – 2018. – Т. 46. – №. W1. – С. W200-W204.

In vivo evidence for homo-and heterodimeric interactions of *Arabidopsis thaliana* dehydrins AtCOR47, AtERD10, and AtRAB18 / Hernández-Sánchez I. E. et al. / *Scientific reports*. – 2017. – Т. 7. – №. 1. – С. 17036.

In vivo protective effect of late embryogenesis abundant protein (ApSK3 dehydrin) on *Agapanthus praecox* to promote post-cryopreservation survival / Huang T. et al. / *Biocell*. – 2022. – Т. 46. – №. 11. – С. 2507.

Kosova K., Vitamvas P., Prasil I. T. Proteomics of stress responses in wheat and barley—search for potential protein markers of stress tolerance / Kosova K., Vitamvas P., Prasil I. T. // *Frontiers in plant science*. – 2014. – Т. 5. – С. 711.

Kuromori T., Seo M., Shinozaki K. ABA transport and plant water stress responses / Kuromori T., Seo M., Shinozaki K. // *Trends in plant science*. – 2018. – Т. 23. – №. 6. – С. 513-522.

Liao Y., Smyth G. K., Shi W. featureCounts: an efficient general-purpose program for assigning sequence reads to genomic features / Liao Y., Smyth G. K., Shi W. / *Bioinformatics*. – 2014. – Т. 30. – №. 7. – С. 923-930.

MultiQC: summarize analysis results for multiple tools and samples in a single report / Ewels P. et al. / *Bioinformatics*. – 2016. – № 32 (19). – С. 3047–3048.

Multifunctional roles of plant dehydrins in response to environmental stresses / Liu Y. et al. / *Frontiers in plant science*. – 2017. – Т. 8. – С. 1018.

Oak's drought-induced responses under root types: gene and microRNA cooperation / Koscielniak-Wawro P. et al. / *BMC Plant Biology*. – 2025. – Т. 25. – №. 1. – С. 1262.

Plant dehydrins: expression, regulatory networks, and protective roles in plants challenged by abiotic stress / Sun Z. et al. / *International Journal of Molecular Sciences*. – 2021. – Т. 22. – №. 23. – С. 12619.

Protein Identification and Analysis Tools on the ExPasy Server / Gasteiger E. et al. / *The Proteomics Protocols Handbook*. – 2005. – С. 571-607.

Roles of dehydrin genes in wheat tolerance to drought stress / Hassan N. M. et al // *Journal of advanced research*. – 2015. – Т. 6. – №. 2. – С. 179-188.

Sievers F., Higgins D. G. Clustal omega / Sievers F., Higgins D. G. / *Current protocols in bioinformatics*. – 2014. – Т. 48. – №. 1. – С. 3.13. 1-3.13. 16.

STAR: ultrafast universal RNA-seq aligner / Dobin A. et al. / *Bioinformatics*. – 2013. – Т. 29. – №. 1. – С. 15-21.

Szlachtowska Z., Rurek M. Plant dehydrins and dehydrin-like proteins: characterization and participation in abiotic stress response / Szlachtowska Z., Rurek M. / *Frontiers in Plant Science*. – 2023. – Т. 14. – С. 1213188.

Three differential expression analysis methods for RNA sequencing: limma, EdgeR, DESeq2 / Liu S. et al. / *Journal of Visualized Experiments (JoVE)*. – 2021. – №. 175. – С. e62528.

Y2SK2 and SK3 type dehydrins from *Agapanthus praecox* can improve plant stress tolerance and act as multifunctional protectants / Yang Z. et al. / *Plant Science*. – 2019. – Т. 284. – С. 143-160.

Yoshida T., Mogami J., Yamaguchi-Shinozaki K. ABA-dependent and ABA-independent signaling in response to osmotic stress in plants / Yoshida T., Mogami J., Yamaguchi-Shinozaki K. // *Current opinion in plant biology*. – 2014. – Т. 21. – С. 133-139.

## References

Zybinskaya, P. A. Transcriptional activity of genes involved in the biosynthesis of anthocyanins and flavonols in *Quercus robur* L. under drought conditions. *Nauchno-agronomicheskiiy zhurnal* / Zybinskaya, P. A. // *Scientific Agronomy Journal*, 4(131), 58-64.

Kulik, K. N. Forest reclamation and experience in combating desertification in Russia. Proceedings of the International Conference "Ecology of the Aral Sea: Sustainable Development and International Cooperation", March 27-28, 2013, Dashoguz, 86-88.

Manaenkov, A. S., Shkurinskiy, V. A. Basic patterns of oak growth in cultures on complex soils of the dry steppe and semi-desert placors of the European territory of Russia. *Agrolesomelioratsiya v 21 veke: sostoyanie, problemy, perspektivy. Fundamental'nye i prikladnye issledovaniya* / Manaenkov, A. S., Shkurinskiy, V. A. // *Agroforestry in the 21st Century: Status, Problems, Prospects. Fundamental and Applied Research*, 167-170.

Analysis of Brassica napus dehydrins and their Co-Expression regulatory networks in relation to cold stress / Maryan K. E. et al. / *Gene expression patterns*. – 2019. – Т. 31. – С. 7-17.

Bolger A. M., Lohse M., Usadel B. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data / Bolger A. M., Lohse M., Usadel B. // *Bioinformatics*. – 2014. – № 30 (15). – С. 2114–2120.

de Sena Brandine G., Smith A. D. Falco: high-speed FastQC emulation for quality control of sequencing data / de Sena Brandine G., Smith A. D. / *F1000Research*. – 2021. – Т. 8. – С. 1874.

Dehydrin genes and their expression in recalcitrant oak (*Quercus robur*) embryos / Sunderlíkova V. et al. / *Plant Cell Reports*. – 2009. – Т. 28. – №. 7. – С. 1011-1021.

Epron D., Dreyer E. Photosynthesis of oak leaves under water stress: maintenance of high photochemical efficiency of photosystem II and occurrence of non-uniform CO<sub>2</sub> assimilation / Epron D., Dreyer E. / *Tree physiology*. – 1993. – Т. 13. – №. 2. – С. 107-117.

Evidence for in vivo interactions between dehydrins and the aquaporin AtPIP2B / Hernández-Sánchez I. E. et al. / *Biochemical and biophysical research communications*. – 2019. – Т. 510. – №. 4. – С. 545-550.

Expression of CdDHN4, a novel YSK2-type dehydrin gene from bermudagrass, responses to drought stress through the ABA-dependent signal pathway / Lv A. et al. / *Frontiers in Plant Science*. – 2017. – Т. 8. – С. 748.

Genome-wide survey of the dehydrin genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) and its relatives: identification, evolution and expression profiling under various abiotic stresses / Hao Y. et al. / *BMC genomics*. – 2022. – Т. 23. – №. 1. – С. 73.

Graether S. P., Boddington K. F. Disorder and function: a review of the dehydrin protein family / Graether S. P., Boddington K. F. / *Frontiers in plant science*. – 2014. – Т. 5. – С. 576.

HMMER web server: 2018 update / Potter S. C. et al. / *Nucleic acids research*. – 2018. – Т. 46. – №. W1. – С. W200-W204.

In vivo evidence for homo-and heterodimeric interactions of *Arabidopsis thaliana* dehydrins AtCOR47, AtERD10, and AtRAB18 / Hernández-Sánchez I. E. et al. / *Scientific reports*. – 2017. – Т. 7. – №. 1. – С. 17036.

In vivo protective effect of late embryogenesis abundant protein (ApSK3 dehydrin) on *Agapanthus praecox* to promote post-cryopreservation survival / Huang T. et al. / *Biocell*. – 2022. – Т. 46. – №. 11. – С. 2507.

Kosova K., Vitamvas P., Prasil I. T. Proteomics of stress responses in wheat and barley—search for potential protein markers of stress tolerance / Kosova K., Vitamvas P., Prasil I. T. // *Frontiers in plant science*. – 2014. – Т. 5. – С. 711.

Kuromori T., Seo M., Shinozaki K. ABA transport and plant water stress responses / Kuromori T., Seo M., Shinozaki K. // *Trends in plant science*. – 2018. – Т. 23. – №. 6. – С. 513-522.

Liao Y., Smyth G. K., Shi W. featureCounts: an efficient general purpose program for assigning sequence reads to genomic features / Liao Y., Smyth G. K., Shi W. / *Bioinformatics*. – 2014. – Т. 30. – №. 7. – С. 923-930.

MultiQC: summarize analysis results for multiple tools and samples in a single report / Ewels P. et al. / *Bioinformatics*. – 2016. – № 32 (19). – С. 3047–3048.

Multifunctional roles of plant dehydrins in response to environmental stresses / Liu Y. et al. / *Frontiers in plant science*. – 2017. – Т. 8. – С. 1018.

Oak's drought-induced responses under root types: gene and microRNA cooperation / Koscielniak-Wawro P. et al. / *BMC Plant Biology*. – 2025. – Т. 25. – №. 1. – С. 1262.

Plant dehydrins: expression, regulatory networks, and protective roles in plants challenged by abiotic stress / Sun Z. et al. / *International Journal of Molecular Sciences*. – 2021. – Т. 22. – №. 23. – С. 12619.

Protein Identification and Analysis Tools on the ExPASy Server / Gasteiger E. et al. / *The Proteomics Protocols Handbook*. – 2005. – С. 571-607.

Roles of dehydrin genes in wheat tolerance to drought stress / Hassan N. M. et al // *Journal of advanced research*. – 2015. – Т. 6. – №. 2. – С. 179-188.

Sievers F., Higgins D. G. Clustal omega / Sievers F., Higgins D. G. / *Current protocols in bioinformatics*. – 2014. – Т. 48. – №. 1. – С. 3.13. 1-3.13. 16.

STAR: ultrafast universal RNA-seq aligner / Dobin A. et al. / *Bioinformatics*. – 2013. – Т. 29. – №. 1. – С. 15-21.

Szlachtowska Z., Rurek M. Plant dehydrins and dehydrin-like proteins: characterization and participation in abiotic stress response / Szlachtowska Z., Rurek M. / *Frontiers in Plant Science*. – 2023. – Т. 14. – С. 1213188.

Three differential expression analysis methods for RNA sequencing: limma, EdgeR, DESeq2 / Liu S. et al. / *Journal of Visualized Experiments (JoVE)*. – 2021. – №. 175. – С. e62528.

Y2SK2 and SK3 type dehydrins from *Agapanthus praecox* can improve plant stress tolerance and act as multifunctional protectants / Yang Z. et al. / *Plant Science*. – 2019. – Т. 284. – С. 143-160.

Yoshida T., Mogami J., Yamaguchi-Shinozaki K. ABA-dependent and ABA-independent signaling in response to osmotic stress in plants / Yoshida T., Mogami J., Yamaguchi-Shinozaki K. // *Current opinion in plant biology*. – 2014. – Т. 21. – С. 133-139.

## TISSUE-SPECIFIC EXPRESSION OF DEHYDRIN GENES IN *QUERCUS ROBUR* L. IN RESPONSE TO DROUGHT

A. A. Oleynikov<sup>1,2</sup>, P. A. Krylov<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>Federal State Budget Scientific Institution “Federal Scientific Centre of Agroecology, Complex Melioration and Protective Afforestation of the Russian Academy of Sciences” pr-t Universitetskij, 97d, Volgograd, 400062, Russian Federation.

<sup>2</sup>E-mail: olejnikov.a@vfanc.ru; *ORCID iD*: <https://orcid.org/0009-0002-8225-6001>

<sup>3</sup>E-mail: krylov-p@vfanc.ru; *ORCID iD*: <https://orcid.org/0000-0001-9587-5886>

### Abstract

English oak (*Quercus robur* L.) is one of the main forest-forming species in the forest-steppe zone, subject to a wide range of abiotic stresses, among which drought is the most significant negative factor, limiting its growth and development. Despite the species' importance, the molecular mechanisms of its adaptation, in particular the role of late embryogenesis abundant (LEA) proteins, namely dehydrins, remain insufficiently studied in the context of tissue-specific response. Therefore, the aim of this study was to assess the differential expression of dehydrins in *Q. robur* involved in the response to water deficit by analyzing RNA-sequencing data for three tissue types: leaves, lateral roots, and taproots.

RNA-seq data analysis was performed using DEseq2. The constructed differential expression matrices for dehydrins in *Q. robur* revealed pronounced tissue specificity. In lateral and taproots, the expression of K<sub>14</sub>, SK<sub>3</sub>, Y<sub>2</sub>SK<sub>2</sub>, and Y<sub>2</sub>K<sub>7</sub> type dehydrins increased, while in leaves, the expression of Y<sub>2</sub>SK<sub>2</sub>, Y<sub>2</sub>K<sub>7</sub>, and SK<sub>2</sub> types increased. The constructed heatmaps confirmed clear patterns of tissue-specific expression. Overall, the highest induction of expression was observed for Y<sub>2</sub>SK<sub>2</sub>, Y<sub>2</sub>K<sub>7</sub>, and K<sub>14</sub> type dehydrins in roots and for SK<sub>2</sub> in leaves, which may indicate their key role in the adaptation of *Q. robur* to drought.

**Keywords:** *Q. robur*, dehydrins, drought, transcriptomic analysis, tissue-specific expression, plant stress adaptation

Статья поступила в редакцию 7 февраля 2026 г.

Поступила после доработки 21 февраля 2026 г.

Принята к печати 15 марта 2026 г.

Received 7, February, 2026

Revised 21, February, 2026

Accepted 15, March, 2026