

CZU: 581.134.4

[https://doi.org/10.59295/sum6\(176\)2024_01](https://doi.org/10.59295/sum6(176)2024_01)

DEHIDRINELE PLANTELOR. CARACTERISTICA GENERALĂ ȘI FUNCȚII IPOTETICE

Angela RUDACOVA, Ala CHERDIVARĂ, Serghei RUDACOV,

Universitatea de Stat din Moldova

Proteinele de stres - dehidrinele sunt o familie de proteine caracterizate prin hidrofilitate ridicată și stabilitate termică. Acestea aparțin proteinelor LEA (Late Embryogenesis Abundant) clasa II. Caracteristicile structurale ale dehidrinelor includ prezența secvențelor conservative în ele, care au fost desemnate ca segmente K, S, Y, F, în timp ce prezența segmentului K este obligatorie pentru toate dehidrinele. Numărul și combinația segmentelor K-, S-, Y- și F- au format baza clasificării dehidrinelor, ceea ce a făcut posibilă distingerea a șase clase de dehidrine: Y_nSK_n , K_n , K_nS , SK_n , Y_nK_n și F_nSK_n .

Se presupune că dehidrinele pot preveni denaturarea și coagularea proteinelor în timpul deshidratării, acestea sunt capabile să lege o cantitate semnificativă de apă, prevenind pierderea acesteia. Una dintre funcțiile presupuse ale dehidrinelor este capacitatea lor de a participa la detoxifierea de excesul ionilor de sare. Unele dintre dehidrine au activitate antigel.

Cuvinte-cheie: *dehidrine, deshidratare, factori de stres, detoxifiere, acidul abscizic.*

PLANT DEHYDRINS.

GENERAL CHARACTERISTICS AND HYPOTHETICAL FUNCTIONS

Stress proteins - dehydrins are a family of proteins characterized by high hydrophilicity and thermal stability. They belong to LEA (Late Embryogenesis Abundant) class II proteins, The structural features of dehydrins include the presence of conservative sequences in them, which were designated as K-, S-, Y-, F- segments, while the presence of a K-segment is mandatory for all dehydrins. The number and combination of K-, S-, Y- and F- segments formed the basis for the classification of dehydrins, which made it possible to distinguish six classes of dehydrins: Y_nSK_n , K_n , K_nS , SK_n , Y_nK_n and F_nSK_n .

It is assumed that dehydrins can prevent the denaturation and coagulation of proteins during dehydration; they are able to bind a significant amount of water, preventing its loss. One of the putative functions of dehydrins is their ability to participate in detoxification from excess salt ions. Some of the dihydrins have antifreeze activity.

Keywords: *dehydrins, dehydration, stress factors, detoxification, abscisic acid.*

Plantele utilizează o combinație complexă de mecanisme genético-moleculare și fiziologice pentru a face față stresului hidric și pentru a supraviețui în medii cu cantități limitate de apă (seceta, temperaturile scăzute și salinitatea etc.). Un rol important revine sintezei diferitor tipuri de proteine hidrofile, inclusiv:

- *proteinele de șoc termic (HSP)*, care ajută la refoldarea și protejarea altor proteine împotriva denaturării cauzate de condițiile de stres și pot contribui la protejarea integrității membranelor celulare [1, 2];

- *proteinele de stres osmotic (osmotinele)*, implicate în reglarea răspunsului la stresul osmotic ajutând la menținerea homeostaziei apei în celule [3];

- *proteinele de legare a apei (aquaporinele)*, care facilitează transportul apei prin membranele celulare și pot juca un rol crucial în reglarea bilanțului de apă în timpul stresului hidric [4];

- *proteinele de desicare (dehidrinele)*, specializate în protecția celulelor împotriva deshidratației și a stresului hidric [5, 6].

O verigă importantă în reacțiile de protecție ale plantelor în condiții de stres abiotic, dintre care multe provoacă perturbări în metabolismul hidric, este sinteza proteinelor hidrofile [6,7].

Aceste proteine au fost mai întâi descoperite în bumbac în stadiile târzii ale embriogenezei și au fost numite proteine LEA (*Late Embryogenesis Abundant*). Ulterior, proteine omoloage proteinelor LEA din bumbac au fost identificate în semințele multor plante superioare [8]. Toate proteinele LEA se caracterizează prin conținut ridicat de glicină, hidrofilitate ridicată și structură secundară slab exprimată.

Una dintre primele abordări de clasificare a proteinelor LEA a fost dezvoltată de L. Dure și colab. săi în 1989, care ulterior a devenit clasică. La baza acestei clasificări stau particularitățile organizării structurale și proprietățile fizico-chimice ale proteinelor LEA [9].

Proteinele LEA din clasa I includ proteina Em din grâu [10] și proteina omoloagă D-19 din bumbac [11]. Majoritatea proteinelor LEA din clasa I sunt proteine neutre mici și se caracterizează printr-un conținut ridicat de resturi de glicină (-20%) și resturi de aminoacizi încărcăți (-40%).

Proteinele LEA din clasa III, numite și proteine D-7, asemenea proteinelor LEA din clasa I, se găsesc în plante, ciuperci, microorganisme și unele animale [8]. Majoritatea proteinelor LEA din clasa III sunt caracterizate prin proprietăți neutre sau bazice. O trăsătură caracteristică a proteinelor din această clasă este prezența unei secvențe din 11 unități care se repetă. În unele proteine, se observă duplicarea sau divergența ulterioară a secvenței din 22 unități, rezultând copii suplimentare ale secvenței din 11 unități [12].

Dehidrinele aparțin proteinelor LEA din clasa II. Inițial, termenul „dehidrine” a fost propus de către T. Close (1989) pentru a desemna proteinele induse de deshidratare. Însă, mai târziu, când a devenit disponibilă o vastă bază de date a secvențelor acestor proteine, la dehidrine au fost atribuite proteinele, în care erau prezente secvențele conservative [13]. De obicei, secvența aminoacidică a dehidrinelor include proporții relativ mari de glicină și aminoacizi hidrofilii, în special treonină, cu o absență aproape completă a cisteinei și triptofanului. Această compoziție determină hidrofilitatea ridicată a moleculelor de dehidrină [14, 15, 16]. Într-adevăr, dehidrinele sunt foarte solubile în diferite tipuri de soluții tampon apoase și nu se coagulează la fierbere [13].

În plus, o trăsătură distinctivă a tuturor proteinelor LEA din diferite familii, inclusiv a dehidrinelor, este structurizarea scăzută a moleculelor lor: într-o soluție apoasă sunt prezentate predominant sub formă de inele arbitrare. Aproape toate proteinele LEA hidrofile studiate sunt caracterizate printr-un grad ridicat de dezordonare a structurii proteinei [17].

În structura dehidrinelor a fost identificată prezența secvențelor conservative, desemnate ca segmente K, S, Y. Segmentul K reprezintă o regiune foarte conservativă, bogată în lizină, ce constă din 15 aminoacizi (EKKGIMDKIKEKLP), de obicei situată aproape de capătul C-terminal, care este identificat în toate tipurile de dehidrine [14]. Numărul de repetări ale segmentelor K poate varia de la 1 la 12. Folosind analiza computerizată a secvențelor de aminoacizi ale segmentelor K, a fost prezisă posibilitatea formării unui α -helix amfofil [11].

Proprietățile amfipatice ale segmentului K cu resturi hidrofile și hidrofobe îi permit să formeze structuri α -helicoidale secundare numai în prezența unui ligand, în caz contrar proteina devine complet dezordonată [18]. Proprietățile segmentului K sunt considerate necesare pentru interacțiunea dehidrinei cu alte proteine [19] și cu membranele fosfolipidice [20], precum și pentru a preveni agregarea proteinelor [21].

Multe dehidrine conțin un segment S [LHR(S/T)GS4-6(S/D/E) (D/E)3], bogat în resturi de serină, care pot fi fosforilate. De obicei, acesta precede segmentul K [13,22]. Nu departe de capătul N-terminal, unele dehidrine conțin un alt segment conservativ Y, cu secvența de aminoacizi (V/T) DEYGNP. În plus, în dehidrine au fost depistate și regiuni mai puțin conservative, bogate în glicină și aminoacizi polari, desemnate ca segmente ϕ , care pot conferi hidrofilitate dehidrinelor [22].

Recent, a fost identificat un segment F ce constă din 18 resturi care, la fel ca și segmentul K, conține resturi hidrofobe în secvența [EXXDRGXFDX(G/K)] [23, 24]. Este prezent în diferite subtipuri de dehidrine, din multe genuri, inclusiv *Rhododendron* și *Camelina* [25].

Prezența segmentului F în dehidrinele gimnospermelor și angiospermelor sugerează că acesta poate fi mai vechi din punct de vedere evolutiv decât segmentele Y care se găsesc exclusiv în angiosperme [24].

Prezența segmentului F (precum și a segmentelor K, Y și S) a fost, de asemenea, confirmată și în rândul dehidrinelor din plantele halofite [26]. S-a sugerat că segmentul F poate juca un rol esențial în legarea membranelor și proteinelor [23]. În general, pe baza aranjamentului domeniilor și a numărului acestora, toate dehidrinele cunoscute pot fi clasificate în 6 subtipuri de dehidrine: K_n , SK_n , K_nS , Y_nK_n , Y_nSK_n și F_nSK_n [23, 24].

Sinteza proteinelor LEA, în special a dehidrinelor, în țesuturile embrionului este direct dependentă de conținutul de acid abscisic endogen (ABA), al cărui nivel crește în timpul formării semințelor, ceea ce face posibilă clasificarea acestor proteine ca ABA-induse. De exemplu, în embrionii maturi de bumbac au fost identificate 18 tipuri de LEA-ARNm, însă la tratare cu ABA, în embrionii imaturi a fost indusă sinteza a 13 LEA-ARNm [27].

Astfel, în plantele superioare, dehidrinele se acumulează în semințe în stadiile târzii ale embriogenezei, în plus, cantitatea dehidrinelor crește considerabil în țesuturile vegetative când plantele sunt expuse la diverși factori de stres sau când sunt tratate cu acid abscisic (ABA) [28]. Această legătură s-a constatat și la plantele inferioare, inclusiv la ferigă *Polipodium virginianum* [29] și la algele albastre-verzi *Anabaena* și *Calothrix* [30].

Dehidrinele sunt localizate în diferite compartimente celulare, inclusiv citosol, nucleu, în vecinătatea membranei plasmice, mitocondrii și vacuole. Cu toate acestea, ele sunt localizate predominant în citoplasmă și nucleu [31 - 34]. Nu s-a depistat nicio corelație între tipul de dehidrine și localizarea tisulară. Mai multe tipuri de dehidrine pot fi localizate într-un singur țesut.

Se presupune că dehidrinele pot preveni denaturarea și coagularea proteinelor în timpul deshidratării; ele sunt capabile să lege cantități semnificative de apă, prevenind pierderea acesteia [15]. În plus, s-a relevat o legătură între nivelul de dehidrine și rezistența plantelor la deficitul de apă. De exemplu, stresul hidric a crescut activitatea transcripțională a genei dehidrinei HaDhn2 la floarea-soarelui (*Heliantus annuus L.*) mult mai puternic la plantele soiului tolerant la secetă, comparativ cu soiul sensibil la secetă [35]. Pentru plantele de sorg (*Sorghum bicolor (L) Moench*), a fost de asemenea identificată o corelație între rezistența la secetă a soiurilor și acumularea de dehidrine în țesuturile acestora [36].

Împreună cu aceasta, dehidrinele protejează celulele plantelor de stresul oxidativ participând la neutralizarea radicalilor. S-a demonstrat că dehidrina CuCOR19 din *Citrus unshiu*, de tipul K_3S , crește rezistența la frig a plantelor transgenice de tutun și previne peroxidarea lipozomilor *in vitro* [37]. Activitatea sa inhibitorie împotriva peroxidării lipidelor este mult mai mare decât cea a albuminei, glutationului și prolinei. Autorii sugerează că această dehidrină facilitează aclimatizarea la frig a plantei, acționând ca o proteină de captare a radicalilor pentru a proteja structurile membranare.

Pentru multe plante, s-a identificat o relație directă între nivelul de acumulare a dehidrinei și rezistența la frig. Soiurile de iarnă de grâu (*Triticum aestivum L.*), comparativ cu culturile de primăvară, au un mecanism de aclimatizare mai bun, care le permite să supraviețuiască la temperaturi extrem de scăzute. Sarhan F. et al (1997) au izolat și caracterizat familia de gene WCS120 (tip K_n), care codifică un grup de proteine (dehidrine) cu masa moleculară de la 12 până la 200 kDa. După cum s-a dovedit, această familie este specifică plantelor cerealiere, în plus, s-a constatat că acumularea de proteine WCS corelează direct cu dezvoltarea rezistenței la îngheț [38].

Acumularea dehidrinelor și participarea acestora la protejarea celulelor de efectele negative ale temperaturilor scăzute a fost observată în *Arabidopsis* [39], grâu [40 - 42], orz [41] și mazăre [43].

Proteinele de stres joacă un rol important în dobândirea rezistenței plantelor la efectele factorilor de temperatură nefavorabili [44, 45]. Folosind anticorpi specifici, au fost studiate caracteristicile compoziționale ale proteinelor de stres - dehidrinelor ale unor specii de mesteacăn din genul *Betula L.*, care cresc în condițiile climatice extreme din zona de permafrost din Iakutia Centrală [46]. S-a evidențiat o asemănare semnificativă în compoziția dehidrinelor la diferite specii de mesteacăn: au fost identificate două grupe de dehidrine: cu masa moleculară mică de 15-21 kD și cu masa moleculară medie de 56-73 kD. Dehidrinele cu masa moleculară mică (17 kD) sunt supuse celor mai mari schimbări sezoniere. Niveluri ridicate ale acestor proteine au fost detectate în timpul repausului de iarnă la cele mai scăzute temperaturi, iar vara ele au dispărut, ceea ce poate indica rolul lor important în formarea rezistenței la îngheț.

Wisniewski M. și colab. (1999) au efectuat o analiză funcțională a activității crioprotectoare și antigel a dehidrinei purificate PCA 60 din piersici (*Prunus persica L. Batsch*). PCA 60 menține activitatea enzimatică a lactatdehidrogenazei *in vitro* după mai multe cicluri de îngheț-dezgeț în azot lichid. În plus, PCA 60 a prezentat, de asemenea, activitate antigel semnificativă, așa cum este evidențiat de morfologia cristalelor de gheață. Aceste teste *in vitro* sugerează că unele dehidrine pot proteja enzimele de stresul temperaturilor scăzute *in vivo* [47].

Dovezi directe ale capacității dehidrinelor de a lega lipidele au servit studiile asupra dehidrinei DHN1 (RAB17; tip YSK₂) din porumb (*Zea mays*) obținută din semințele mature [48]. S-a demonstrat că DHN1 se leagă *in vitro* în mod preferențial cu veziculele lipidice care conțin fosfolipide acide, iar la legare există o schimbare semnificativă a spectrului CD în intervalul de la 208 la 222 nm, ceea ce sugerează că proteina după legare capătă o structură α -helicoidală. Creșterea spiralizării DHN1 din porumb la legarea cu veziculele

fosfolipide *in vitro* poate indica faptul că DHN1 dobândește, de asemenea, structuri α -helicoidale la legarea de vezicule *in vivo* și că cele două segmente K prezente în proteină sunt implicate în legarea membranară.

Datorită prezenței segmentelor K și a segmentelor ϕ , dehidrinele pot ajuta la prevenirea denaturării și agregării ulterioare a macromoleculilor parțial denaturate în condiții nefavorabile, formând un înveliș protector în jurul lor [13].

Una dintre funcțiile presupuse ale dehidrinelor este capacitatea lor de a participa în detoxifierea de ioni de sare în exces, adesea observată în timpul deshidratării celulelor.

În ameliorarea clasică a orezului indian (*Oriza sativa L.*), două soiuri: Pokkali și Nona Bokra sunt cunoscute pe scară largă ca donori de toleranță la salinitate. Pentru a înțelege baza moleculară a toleranței lor, au fost studiate aspectele fiziologice și genetice. Efectul acidului abscisic asupra proteinei totale din rădăcinile plantulelor de 12 zile a trei culturi de orez au fost analizate prin electroforeză bidimensională. Imunoblotul proteinelor a arătat că nivelul de expresie a dehidrinelor induse de ABA este semnificativ mai mare în rădăcinile soiurilor de orez tolerante la salinitate (*Oriza sativa L.*) comparativ cu plantele soiurilor sensibile. Nivelurile endogene de ABA au arătat o creștere tranzitorie a rădăcinilor supuse șocului osmotic (150 mM NaCl). Concentrațiile maxime de ABA au fost de 30 de ori mai mari în Nona Bokra și de 6 ori mai mari în Pokkali, comparativ cu soiul Taichung. Atât nivelurile induse de sare de ABA endogen, cât și răspunsurile moleculare mai mari ale țesutului radicular la ABA au fost asociate cu diferențele de soi la toleranță [49].

La *Arabidopsis thaliana* s-au depistat dehidrine care pot interacționa cu ionii Cu^{2+} și Ni^{2+} , precum și cu ionii Co^{2+} și Zn^{2+} . Capacitatea acestor dehidrine de a lega ionii metalelor este determinată aparent de prezența unui număr mare de resturi de histidină în ele [50].

Dehidrina din mandarina (*Citrus unshiu*), de tip KS, are, de asemenea, capacitatea de a lega metalele. S-a descoperit că această dehidrină CuCOR 15 este capabilă să lege 16 ioni Cu^{2+} [51]. Autorii au identificat în secvența proteinei un domeniu de legare a metalelor, bogat în resturi de histidină.

Tabelul 1. Unii reprezentanți ai claselor de dehidrine și funcțiile acestora.

Clasa	Reprezentanții	Mr, kD	Funcția	Link
Y_nSK_2	Dehidrine din orz DHN1-4 YSK ₂	14-24	Rezistență la secetă	[52]
	Dehidrina din sorg DHN1 YSK ₂	16	Rezistență la secetă	[36]
	Dehidrina din arabidopsis (RAB18) Y ₂ SK ₂	18	Capacitate de legare a metalelor	[50]
K_n	Dehidrina din mure K ₅	60	Aclimatizarea la temperaturi scăzute	[53]
	Dehidrina din orz Dhn5 K ₉	59	Rezistența la frig	[52]
	Dehidrina din grâu WCS120 K ₆	50	Rezistența la frig	[38]
	Dehidrina din arabidopsis LTI 30 - K ₆	21	Rezistența la frig	[50]
K_nS	Dehidrina din țelină VBA45	45	Activitate de legare a Ca	[34]
	Dehidrina din mandarine CuCOR15	15	Capacitate de legare a metalelor	[51]
	Dehidrina din mandarine CuCOR19	19	Activitate de legare a radicalilor	[37]
SK_n	Dehidrina din orz Dhn8 - SK ₃	28	Rezistența la frig	[52]
	Dehidrina din molid canadian PgDhn1 - SK ₄	24	Salinitate, secetă, hipotermie	[54]
	Dehidrine din arabidopsis LTI29, COR 47 - SK ₃	30	Capacitate de legare a metalelor	[50]
Y_2K_n	Dihidrina din piersic Y ₂ K ₉	60	Crioprotectoare	[47]
FSK_n	Dehidrine din <i>Eutrema salsugenum</i> FSK ₂ și FSK ₃		Rezistența la salinitate	[26]
	Dehidrina din <i>Camelina sativa</i> (tip F ₂ S ₂ K _n)	36	Rezistența la frig	[25]
	Dehidrina din <i>Rhododendron catawbiense</i> RcDhn2 (tip F ₃ SK _n)	34	Rezistența la frig	[25]

Concluzii

Funcțiile exacte ale dehidrinelor din plante nu au fost încă stabilite, dar multe studii *in vitro* au arătat în mod clar că dehidrinele aparținând diferitelor subclase își prezintă funcțiile specific. Clasa de dehidrine YSKn leagă veziculele lipidice care conțin fosfolipide acide, în timp ce dehidrinele KnS leagă metalele și au capacitatea de a elimina radicalii hidroxil. Ele pot proteja lipidele membranei de peroxidare și pot prezenta activitate crioprotectoare împotriva enzimelor sensibile la îngheț. S-a constatat că clasele SKn și K sunt direct implicate în procesele de aclimatizare la frig.

Referințe:

1. WATERS, E. R. *The evolution, function, structure and expression of the plant sHSPs* // *J. Exp. Bot.* 2013, v. 64(2), p. 391-403.
2. ZENG, J. K., LI, X., ZHANG, J. G., YIN, X.-r., CHEN, K.-s. *Regulation of loquat fruit low temperature response and lignification involves interaction of heat shock factors and genes associated with lignin biosynthesis* // *Plant Cell Environ.*, 2016, 39(8), p. 1780-1789.
3. BRAY, E. A. *Plant responses to water deficit* // *Trends Plant Sci.*, 1997. V. 2. p. 48-54.
4. BIENERT, G. P., MOLLER, A. L. B., KRISTIANSEN, K. A., SCHULZ, A., MOLLER, I. M., SCHJOERRING, J. K., JAHN, T. P. *Specific aquaporins facilitate the diffusion of hydrogen peroxidase across membranes* // *J. Biol. Chem.*, 2007, v. 282 (2), p. 1183-1192.
5. INGRAM, J., BARTELS D. *The molecular basis of dehydration tolerance in plants* // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1996, v. 47, p. 377-403.
6. АЛЛАГУЛОВА, Ч. Р., ГИМАЛОВ, Ф. Р., ШАКИРОВА, Ф. М., ВАХИТОВ, В. А. *Дегидрины растений: их структура и предполагаемые функции* // *Биохимия*, 2003, т. 68. вып. 9, с. 1157-1165.
7. GARAY-ARROYO, A., COLMENORO-FLOREST, J. M., GARCARRUBIO, A., COVARRUBIAS, A. A. *Highly hydrophilic proteins in prokaryotes and eucaryotes are common during conditions of water deficit* // *J. Biol. Chem.*, 2000, v. 275, p. 5668-5674.
8. DURE, L., CROUCH, M., HARADA, J., HO, T. H. D., MUNDY, J., QUATRANO, R., THOMAS, T., SUNG, Z. R. *Common amino acid sequence domains among the LEA proteins of higher plants* // *Plant Mol. Biol.*, 1989, v. 12, p. 475-486.
9. DURE, L. *Structural motifs in LEA proteins of higher plants* // «*Response of plants to cellular dehydration during environmental stress*» (Eds. T.J. Close and E. Bray). Rockville: Amer. Soc. Plant Physiol., 1993, p. 91-103.
10. CUMMING, A. C. *Developmental regulation of gene expression in wheat embryos. Molecular cloning of a DNA sequence encoding the early methionine labelled (Em) polypeptide* // *Eur. J. Biochem.*, 1984, v. 145, p. 351-357.
11. BEKER, J., STEELE, C., DURE, L. *Sequence and characterization of six Lea protein and their genes from cotton* // *Plant.Mol.Biol.*, 1988, v. 11, p. 277-291.
12. DURE, L. *Occurance of a repeating 11-mer amino acid sequence motif in diverse organisms* // *Protein Pept. Lett.*, 2001, v. 8, p. 115-122.
13. CLOSE, T. J. *Dehydrins: A commonality in the response of plants to dehydration and low temperature* // *Physiol. Plant.*, 1997, v. 100, p. 291-296.
14. CLOSE, T. J. *Dehydrins: emergence of a biochemical role of a family of plant dehydration proteins* // *Physiol. Plant.*, 1996, v. 97, p. 795-803.
15. BATAGLIA, M., OLVERA-CARRILLO, GARCIRUBO, A., CAMPOS, F., COVARRUBIAS, A. A. *The enigmatic LEA proteins and other hydrophilins* // *Plant. Physiol.*, 2008, v. 148, p. 6-24.
16. ERIKSSON, S. K., KUTZER, M., PROCEK, J., GROBNER, G., HARRYSON, P. *Tunable membrane binding of the intrinsically disordered dehydrin Lti 30, a cold-induced plant stress protein* // *The Plant Cell.*, 2011, v. 23, p. 2391-2404.
17. KOVACS, D., AGOSTON, B., TOMPA, P. *Disordered plant LEA proteins as molecular chaperones* // *Plant Signaling Behav.*, 2008, v. 3(9), p. 710-713.
18. KOAG, M. S., WILKENS, S., FENTON, R. D., RESNIK, J. Vo. E., CLOSE, T. J. *The K-segment of maize*

- DHN1 mediates binding to anionic phospholipid vesicles and concomitant structural changes // Plant Physiol.*, 2009, v. 150, p. 1503-1514.
19. LIU, Y., SONG, Q., LI, D., YANG, X. *Multifunctional roles of plant dehydrins in response to environmental stresses // Front. Plant Sci.*, 2017, v. 8, p. 1-4.
 20. CLARKE, M. W., BODDINGTON, K. F., WARNICA, J. M., ATKINSON, J., McKENNA, S., MADGE, J. *Structural and functional insights into the cryoprotection of membranes by the intrinsically disordered dehydrins // J.Biol. Chem.*, 2015, v. 290, p. 26900-26913.
 21. DRIRA, M., SAIBI, W., AMARA, I., MASMOUDI, K., HANIN, M., BRINI, F. *Wheat dehydrin K-segment ensure bacterial stress tolerance, antiaggregation and antimicrobial effects // Appl. Biochem. Biotech.*, 2015, v. 175, p. 3310-3321.
 22. MALIK, A. A., VELTRI, M., BODDINGTON, K. F., SIMGH, K. K., GRAETHER, S. P. *Genome analysis of conserved dehydrin motifs in vascular plants // Front. Plant. Sci.*, 2017, v. 8, p. 1-18.
 23. RICHARD STRIMBECK, G. *Hiding in plain sight: the F segment and other conserved features of seed plant SKn dehydrins // Planta*, 2017, v. 245, p. 1061-1066.
 24. RILEY, A. C., ASHLOCK, D. A., GRAETHER, S. P. *Evolution of the modular, disordered stress proteins known as dehydrins // PLOS One*, 2019, 14(2), p. 1-20.
 25. WEY, H. et al. *Identification and characterization of five cold stress-related rhododendron dehydrin genes: spotlight on a FSK-type dehydrin with multiple f-segments // Front. Bioeng. Biotechnol.*, 2019, 7, p. 1-14.
 26. GHANMI, S., GRAETHER, S. P., HANIN, M. *The halophyte dehydrin sequence landscape // Biomolecules*, 2022, 12(2), p. 1-12.
 27. GALAU, G. A., HUGHES, D. W., DURE, L. *Abscisic acid induction of cloned cotton late embryogenesis-abundant (Lea) mRNAs // Plant Molecular Biology*, 1986, v. 7, p. 155-170.
 28. MUNDY, J., CHUA, N. H. *Abscisic acid and water stress induce the expression of a novel rice gene // EMBO J.*, 1988, v. 7, p. 2279-2286.
 29. REYNOLDS, T. L., BEWLEY, J. D. *Abscisic acid enhances the ability of the desiccation tolerant fern *Polipodium virginianum* to withstand drying // J.Exp. Bot.*, 1993, v. 269, p. 1771-1779.
 30. CLOSE, T. J., LAMMERS, P. J. *An osmotic stress protein of cyanobacteria is immunologically related to plant dehydrins // Plant Physiol.*, 1993, v. 101, p. 773-779.
 31. HOUDE, M., DANIEL, C., LACHAPPELLE, M., ALLARD, F., LALIBERTE, S., SARHAN, F. *Immunolocalization of freezing-tolerance-associated proteins in the cytoplasm and nucleoplasm of wheat crown tissues // Plant J.*, 1995, v. 8, p. 583-593.
 32. DANYLUK, J., PERRON, A., HOUDE M., LIMIN, A., FOWLER, B., BENHAMOU, N., SARHAN, F. *Accumulation of an acidic dehydrin in the vicinity of the plasma membrane during cold acclimation of wheat // Plant Cell*, 1998, v. 10, p. 623-638.
 33. BOROVSCHII, G. B., STUPNIKOVA, I. V. ANTPINA, A. I., VOINIKOV, V. K. *Accumulation of protein, immunochemically related to dehydrins in the mitochondria of cold treated plants // Dokl. Akad. Nauk*, 2000, v. 371, p. 251-254.
 34. HEYEN, B. J., ALSHEKH, M. K., AMITH, E. A., TORVIK, C. F., SEALS, D. F., RANDALL, S. K. *The calcium-binding activity of a vacuole-associated, dehydrin-like protein is regulated by phosphorylation // Plant Physiol.*, 2002, v. 130, p. 675-87.
 35. CELLIER, F., CONEJERO, G., BREITLER, J., CASSE, F. *Molecular and physiological responses to water deficit in drought-tolerant and drought-sensitive lines of sunflower // Plant Physiol.*, 1998, v. 116, p. 319-328.
 36. WOOD, A. J., GOLDSBROUGH, P. B. *Characterization and expression of dehydrins in water-stressed *Sorghum bicolor*. // Physiol. Plantarum.*, 1997, v. 99, p. 144-152.
 37. HHARA, M., TERASHIMA, S., FUKAYA, T., KUBOI, T. *Enhancement of cold tolerance and inhibition of lipid peroxidation by citrus dehydrin in transgenic tobacco // Planta*, 2003, v. 217, p. 290-298.
 38. SARHAN, F., QUELLET, F., VAZQUEZ-TELLO, A. *The wheat *wcs120* gene family. A useful model to understand the molecular genetics of freezing tolerance in cereals // Physiol. Plantarum.*, 1997, v. 101, p. 439-445.

39. ГАМБУРГ, К. З., КОРСТАЕВА, Н. Е., БАДУЕВ, Б. К., БОРОВСКИЙ, Г. Б., ВОЙНИКОВ, В. К. *Взаимосвязь различий в устойчивости к заморозкам арабидопсиса и теллунгеллы с содержанием белков теплового шока и дегидринов // Физиология растений*, 2014, т. 61(3), с. 343-349.
40. БОРОВИК, О. А., ГРАБЕЛЬНЫХ, О. И., КОРОЛЕВА, Н. А., ПОБЕЖИМОВА, Т. П., ВОЙНИКОВ, В. К. *Связь между активностью альтернативного пути дыхания, содержанием сахаров и морозоустойчивостью озимой пшеницы // J. Stress Physiol. Biochem.*, 2013, v. 9(4), p. 241-250.
41. KOSOVA, K., VITAMVAS, P., PRASILOVA, P., PREASIL, I. T. *Accumulation of WCS120 and DHN5 proteins in differently frost-tolerant wheat and barley cultivars grown under a broad temperature scale // Biol. Plant.*, 2013, v. 57, p. 105-112.
42. АЛЛАГУЛОВА, Ч. Р., ШАКИРОВА, Ф. М. *Вклад дегидринов в антиоксидантную защиту растений // Материалы II международного симпозиума «Молекулярные аспекты редокс-метаболизма растений»*, 2017, с. 48-51.
43. КОНАКОВА, М. А., УКОЛОВА, И. В., ВОЙНИКОВ, В. К., БОРОВСКИЙ, Г. В. *Ассоциация дегидринов проростков гороха с суперкомплексами дыхательной цепи митохондрий в период гипертермии // J. Stress Physiol. Biochem.*, 2013, v. 9(4), с. 279-288.
44. RORAT, T. *Plant dehydrins – tissue location, structure and function // Cellular Mol. Biol. Letters*, 2006, v. 11, p. 536-556.
45. KOSOVA, K., PRASIL, I. T., VITAMVAS, P. *Role of dehydrins in plant stress response // Handbook of plant and crop stress*. Pessarakli M. (ed)-Tucson: CRC, 2010, p. 239-285.
46. Татарина Т. Д., Перк А. А., Пономарев А. Г., Васильева И. В. *Особенности стрессовых белков-дегидринов березы Betula L. в условиях криолитозоны // Сибирский лесной журнал*, 2020, № 2, с. 21-30.
47. WISNIEWSKI, M., WEBB, R., BALSAMO, R., CLOSE, T. J., YU, X. M., GRIFFITH, M. *Purification, immunolocalization, crioprotective, and antifreeze activity of PCA 60: a dehydrin from peach (Prunus persica) // Physiol. Plant.* 1999, v. 105, p. 600-608.
48. KOAG, M. S., FENTON, R. D., WILKENS, S., CLOSE, T. J. *The binding of maize DHN1 to lipid vesicles. Gain of structure and lipid specificity // Plant Physiol.*, 2003, v. 131, p. 309-316.
49. MOONS, A., BAUW, G., PRINSEN, E., MONTAGU, M. V., STRAETEN, V. D. *Molecular and physiological responses to abscisic acid and salts in roots of salt-sensitive and salt-tolerant indica rice varieties // Plant Physiol.* 1995, v. 107, p. 177-186.
50. SVENSSON, J., PALVA, E. T., WELIN, B. *Purification of recombinant Arabidopsis thaliana dehydrins by metal ion affinity chromatography // Prot. Express. Purif.*, 2000, v. 20, p. 169-178.
51. HARA, M., FUJINAGA, M., KUBOI, T. *Metal binding by citrus dehydrin with histidine-rich domains // J. Exp. Bot.*, 2005, v. 56, p. 2695-2703.
52. ZHU, B., CHOI, D. W., FENTON, R., CLOSE, T. J. *Expression of the barley dehydrin multigene family and the development of freezing tolerance // Mol. Gen. Genet.*, 2000, v. 264, p. 145-153.
53. LEVI, A., PANTA, G. R., PARMENTIER, C. M., MUTHALIF, M. M., ARORA, R., SHANKER, S., ROWLAND, L. *Complementary DNA cloning, sequencing and expression of an unusual dehydrin from blueberry floral buds // Physiol. Plant.*, 1999, v. 107, p. 98-109.
54. RICHARD, S., MORANCY, M. J., DREVET, C., JOUANIN, L., SEGUIN, A. *Isolation and characterization of a dehydrin gene from white spruce induce upon wounding, drought and cold stresses // Plant. Mol. Biol.*, 2000, v. 1, p. 1-10.

Notă: Lucrarea a fost realizată în cadrul Subprogramului 011101 Abordări genetice și biotehnologice de management al agroecosistemelor în condițiile schimbărilor climatice, finanțat de Ministerul Educației și Cercetării.

Date despre autori:

Angela RUDACOVA, doctor în științe biologice, cercetător coordonator, Centrul Genetică Funcțională, Universitatea de Stat din Moldova.

ORCID: 0000-0001-9638-2151

E-mail: rud-as@mail.ru

Ala CHERDIVARĂ, doctor în științe biologice, cercetător științific superior, Centrul Genetică Funcțională, Universitatea de Stat din Moldova.

ORCID: 0000-0003-1276-4959

E-mail: ala.cherdivara@usm.md

Serghei RUDACOV, cercetător științific, Centrul Genetică Funcțională, Universitatea de Stat din Moldova.

ORCID: 0000-0003-2591-6114

E-mail: Rudacov@yahoo.com

Prezentat la 17.09.2024