



Изменения в экспрессии генов у чувствительного к засухе генотипа *Quercus robur* под воздействием стресса дефицита влаги

Анна А. Попова¹✉, logachevaaa@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4711-5377>

Татьяна А. Гродецкая¹, tatyana.pokusina@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5448-2792>

Елена О. Видягина², vidjagina@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4259-8293>

Вадим Г. Лебедев², vglebedev@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8891-1719>

¹Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова», ул. Тимирязева, д. 8, Воронеж, 394087, Российская Федерация

²Филиал института биоорганической химии им. академиков М. М. Шемякина и Ю. А. Овчинникова РАН (ФИБХ), Проспект науки, 6, Пущино, 142290, Российская Федерация

В данной работе был проведен транскриптомный анализ образцов чувствительного к засухе генотипа *Q. robur* L, в ходе которого было выявлено 60 генов, экспрессия которых была изменена относительно контроля в условиях водного дефицита. Данные гены принимают участие в метаболизме и биосинтезе липидов, регуляции синтеза малых молекул и фитогормонов, транспорте ионов металлов, антиоксидантной активности, а также в росте и развитии. Чувствительность к дефициту влаги у рассматриваемого генотипа *Q. robur* L обусловлена снижением эффективности утилизации активных форм кислорода (АФК) и поддержания целостности мембран, а также дисбалансом биосинтеза фитогормонов, ответственных за запуск каскадных реакций на абиотические стрессы. Среди генов с пониженным уровнем экспрессии особый интерес представляют белки СОРТ6 и металлотионеин-подобный белок. СОРТ6 принимают участие в трансмембранном транспорте ионов меди, что опосредованно влияет на биосинтез абцизовой кислоты – ключевого фитогормона, ответственного за адаптацию к засухе. В свою очередь снижение экспрессии гена металлотионеин-подобного белка в значительной степени влияет на концентрацию АФК и гомеостаз ионов Na⁺. Следует также отметить WAT1-связанный белок At1g70260 и N-подобный белок устойчивости к вирусу табачной мозаики (TMV), изменение экспрессии которых в образцах рассматриваемого генотипа *Q. robur* L потенциально провоцирует запуск каскадных реакций, ассоциированных с салициловой кислотой. Полученные данные вносят вклад в понимание молекулярно-генетических основ адаптации древесных растений к абиотическим стрессам и открывают перспективы для применения молекулярных маркеров в селекционных программах.

Ключевые слова: *Quercus robur*, дуб, засуха, транскриптом, дифференциальный анализ экспрессии генов

Финансирование: Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 22-64-00036).

Благодарности: авторы благодарят рецензентов за вклад в экспертную оценку статьи.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Попова А.А., Гродецкая Т.А., Видягина Е.О., Лебедев В.Г. Изменения в экспрессии генов у чувствительного к засухе генотипа *Quercus robur* под воздействием стресса дефицита влаги // Лесотехнический журнал. – 2025. – Т. 15. – № 4 (60). – С. 234–255. – Библиогр.: с. 243–250 (56 назв.). – DOI: <https://doi.org/10.34220/issn.2222-7962/2025.4/14>.

Поступила 06.10.2025. Пересмотрена 10.12.2025. Принята 12.12.2025. Опубликована онлайн 26.12.2025.

Article

Changes in gene expression in the drought-sensitive genotype *Quercus robur* under moisture stress

Anna A. Popova¹✉, logachevaaa@rambler.ru,  <https://orcid.org/0000-0003-4711-5377>

Titiana A. Grodetskaya¹, tatyana.pokusina@yandex.ru,  <https://orcid.org/0000-0002-5448-2792>

Elena O. Vidyagina², vidjagina@mail.ru,  <https://orcid.org/0000-0003-4259-8293>

Vadim G. Lebedev², vglebedev@mail.ru,  <https://orcid.org/0000-0002-8891-1719>

¹*Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov, ul. Timiryazeva 8, Voronezh, 394087, Российская Федерация*

²*Branch of Shemyakin-Ovchinnikov Institute of Bioorganic Chemistry, Russian Academy of Sciences, Prospect Nauki 6, Pushchino, Moscow Region, 142290, Российская Федерация*

Abstract

This study investigated the response of a drought-sensitive *Quercus robur* L. genotype, revealing 60 differentially expressed genes (DEGs) (15 upregulated and 45 downregulated). Functional enrichment analysis indicated the involvement of these DEGs in diverse biological processes, including lipid metabolism and biosynthesis, regulation of small molecule and phytohormone biosynthesis, metal ion transport, antioxidant activity, and growth and development. The results suggest that sensitivity to water deprivation in this *Q. robur* L. genotype may be associated with compromised reactive oxygen species (ROS) utilization and impaired membrane integrity maintenance, as well as imbalances in the biosynthesis of phytohormones relevant to abiotic stress responses, specifically abscisic acid (ABA) and jasmonic acid. Notably, downregulated DEGs encoding COPT6 and metallothionein-like protein type 2 were identified as potentially significant. COPT6, involved in transmembrane copper ion transport, may indirectly influence the biosynthesis of ABA, an important phytohormone in drought stress response. Furthermore, reduced expression of the metallothionein-like protein type 2 gene likely impacts ROS content and Na⁺ ion homeostasis. Altered expression of WAT1-related protein At1g70260 and a TMV resistance protein N-like protein suggests potential activation of salicylic acid-mediated signaling pathways. These findings contribute to a more comprehensive understanding of the molecular genetic mechanisms of woody plant adaptation to abiotic stress and highlight potential candidate molecular markers for use in breeding programs aimed at enhancing drought tolerance.

Keywords: *Quercus robur*, oak, drought, transcriptome, differentially expressed genes

Funding: the work was carried out with the financial support of the Russian Science Foundation (project No. 22-64-00036).

Acknowledgments: authors thanks the reviewers for their contribution to the peer review.

Conflict of interest: the authors declares no conflict of interest.

For citation: Popova A.A., Grodetskaya T.A., Vidyagina E.O., Lebedev V.G. (2025). Changes in gene expression in the drought-sensitive genotype *Quercus robur* under moisture stress. Forestry Engineering journal, Vol. 15, No. 4 (60), pp. 234-255 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.34220/issn.2222-7962/2025.4/14>.

Received 06.10.2025. *Revised* 10.12.2025. *Accepted* 12.12.2025. *Published online* 26.12.2025.

Введение

Возрастающая частота и интенсивность засух, обусловленные изменением климата, представляют собой ключевой фактор глобальной

гибели деревьев [1]. Основными механизмами, снижающими жизненные показатели, выступают сбой в водоснабжении ксилемы и углеродное голодание при уменьшении проведения

питательных веществ от флоэмы. Состояние таких ослабленных растений также может усугубляться поражением различными фитопатогенами [2]. Такая наблюдаемая тенденция свидетельствует о возрастающей уязвимости лесных экосистем к климатическим стрессорам, что несет риски для их углерод-депонирующей функции и стабильности.

Дефицит влаги индуцирует у растений комплекс физиолого-биохимических ответных реакций, направленных на минимизацию потерь воды, что включает в себя закрытие устьиц для снижения транспирации, подавление ростовых процессов и фотосинтеза, а также активацию антиоксидантных систем для борьбы с окислительным стрессом, вызванным накоплением активных форм кислорода (АФК) [3]. Интенсивность и специфичность этих реакций варьируются в зависимости от вида растения, продолжительности и тяжести водного дефицита. Однако при экстремальных или продолжительных засухах эти компенсаторные механизмы оказываются недостаточными, что и приводит к патологическим процессам и дальнейшей гибели растений. При этом реакция на стресс демонстрирует значительную вариабельность на внутривидовом уровне, что определяет различия в засухоустойчивости между отдельными генотипами. В связи с этим задача сохранения и восстановления лесных экосистем, а также потребность в устойчивом лесопользовании обуславливают необходимость в поиске генотипов с повышенной засухоустойчивостью.

Среди древесных пород Северного полушария представители рода *Quercus* занимают особое положение, выступая доминантами в широком спектре лесных экосистем – от умеренных листопадных до тропических горных лесов [4,5]. В частности, дуб черешчатый *Quercus robur* L. является лесобразующим видом дубов в смешанных широколиственных лесах Европы [6]. Несмотря на то, что для представителей данного вида характерна наибольшая засухоустойчивость среди *Quercus* [7], современные наблюдения указывают на стремительное сокращение также и их популяций обусловленное засухой [8]. Это

свидетельствует о наличии в природных популяциях чувствительных к дефициту влаги генотипов, изучение которых представляет особый интерес [7, 9, 10-12]. Их анализ позволяет не только идентифицировать маркеры низкой устойчивости для селекционной отбраковки, но и выявить «критические точки» сбой защитных механизмов, что затруднительно при исследовании устойчивых форм, успешно компенсирующих стресс. Прямой отбор по фенотипическим признакам у дубов затруднен из-за длительного ювенильного периода, низкой семенной продуктивности, слабой корреляции признаков на разных этапах онтогенеза и сложностями вегетативного размножения [13]. Перспективной альтернативой выступает маркер-опосредованная селекция, основанная на идентификации генов-кандидатов, экспрессия которых изменяется в условиях водного дефицита [14].

Целью настоящего исследования явился транскриптомный анализ молекулярного ответа на засуху у ранее идентифицированного чувствительного генотипа дуба черешчатого *Q. robur* L. с применением технологии RNA-seq. В задачи входило выявление дифференциально экспрессирующихся генов, анализ их функционального профиля с использованием GO-классификации и KEGG-путей, а также идентификация ключевых генов-кандидатов, потенциально ответственных за повышенную чувствительность к дефициту влаги.

Материалы и методы

Растительный материал

В работе были использованы растения, выращенные из желудей 46-летнего дуба черешчатого *Q. robur* L из Семилукского лесного питомника в Воронежской области (Центральная часть Российской Федерации, 51°42'47" с.ш.; 38°57'08" в.д.). Дерево 339/57, являющееся потомком дуба из Шипова леса, расположенного на границе степной и лесостепной зон, было отобрано на основе многолетних наблюдений, включая сильные засухи 1992 и 2010 годов, как генотип, толерантный к водному стрессу. Сеянцы

культивировали в условиях теплицы в 4-литровых горшках с использованием смеси нейтрализованного верхового торфа с перлитом (3:1).

Условия выращивания

Условия водного дефицита на однолетних сеянцах моделировали, поддерживая опытные растения при низком содержании почвенной влаги (СПВ). Контрольные растения поддерживали при $80 \pm 5\%$ СПВ, в опытных вариантах – до $45 \pm 5\%$ СПВ. Для поддержания заданного СПВ каждый горшок взвешивали три раза в неделю и добавляли количество воды, равное убыли массы. Дефицит воды поддерживали в течение 60 суток эксперимента. Листовой материал собирали до и после эксперимента, фиксировали методом мгновенного замораживания в жидком азоте и хранили при температуре -80°C до дальнейших исследований.

RNA-Seq

Собранные ткани листьев быстро замораживали в жидком азоте и измельчали, после чего проводили выделение РНК с использованием модифицированного протокола СТАВ [48]. Данный метод широко применяется для выделения ДНК, поскольку обеспечивает удаление полисахаридов и полифенолов, присутствие которых в растительных клетках может затруднить последующие эксперименты. Измельченные образцы растворяли в экстракционной среде, содержащей 2% поливинилпирролидона (ПВП), 100 мМ Трис-НСl (рН 8,0), 20 мМ ЭДТА, 1,4 М NaCl, и помещали в твердотельный термостат на 40 минут при температуре 65°C . Соотношение образца и экстракционного буфера составляло 1:10, что обеспечивало достаточную текучесть. Выделенные образцы растворяли в 50 мкл деионизированной воды и хранили при температуре -80°C до дальнейшего использования.

Качество РНК оценивали методом электрофореза в 1% агарозном геле с бромистым этидием. Визуализацию образцов РНК проводили с помощью системы VilberLourmat (Франция). Концентрацию РНК определяли на флуориметре Qubit 2.0 с

использованием набора RNA BR Assay Kit (Thermo Fisher Scientific, США).

Библиотеки для RNA-Seq были подготовлены с помощью набора TruSeq Stranded mRNA (Illumina) в соответствии с протоколом производителя. Полученную библиотеку секвенировали на платформе Illumina Novaseq 6000. Исходные данные секвенирования были преобразованы в необработанные риды.

Анализ данных

Необработанные риды были отфильтрованы для удаления последовательностей низкого качества с помощью FastQC (v. 0.74) [49] и Trimmomatic (v. 0.39) [50]. Риды высокого качества были сопоставлены с референсным геномом GCF_932294415.1 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCF_932294415.1/) с использованием публичного сервера Galaxy [51] и hisat2 (v. 2.2.1) [52] как инструмента выравнивания последовательностей.

Статистический анализ дифференциальной экспрессии проводили с помощью пакета featureCounts (v. 2.0.3) [53] и DESeq2 (v. 1.44.0) [54]. На основании матрицы счетов прочтений был создан объект «DESeqDataSet» с формулой дизайна [design = ~ condition], где фактор «condition» разделял образцы на контрольную группу и экспериментальную группу (образцы, подвергнутые засушливому стрессу). Перед анализом были отфильтрованы гены с суммарным количеством ридов менее 10 по всем четырем образцам. Дифференциально экспрессированными считались гены, удовлетворяющие двум критериям. Скорректированный p-value (padj) < 0.05 использовался для оценки статистической значимости, в то время как абсолютное значение $\log_2\text{FC} > 1$ – для оценки биологической значимости. Мера $\log_2\text{FC}$ рассчитывалась как двоичный логарифм отношения средних нормализованных уровней экспрессии между экспериментальной и контрольной группами. Данная метрика позволяет симметрично оценивать как активацию ($\log_2\text{FC} > 0$), так и репрессию ($\log_2\text{FC} < 0$) генов. Установленный порог $|\log_2\text{FC}| > 1$ отбирает гены двукратным

изменением экспрессии, что считается минимальным биологически релевантным эффектом.

Анализ обогащения Gene Ontology (GO-анализ) и принадлежности генов тому или иному метаболическому пути (KEGG) были выполнены с помощью онлайн-инструмента DAVID (<https://davidbioinformatics.nih.gov/>) [55]. Для выявления статистически значимо обогащенных GO-терминов использовался гипергеометрический тест. Полученные p-value были скорректированы для контроля уровня ложных открытий методом Бенджамини-Хохберга. Порог значимости для скорректированного p-value был установлен на уровне < 0.05 .

Визуализация результатов GO-анализа и результатов DESeq2 была выполнена с использованием пакетов ggplot2 (v. 3.5.0) и GOplot (v. 1.0.2) [56] в R (v. 4.4.0) и библиотек matplotlib (v. 3.10) и pandas (v. 2.2.3) в Python3 (v. 3.13.0).

Результаты

Для изучения ответа на водный дефицит у чувствительного к засухе генотипа *Q. robur* L. и идентификации маркерных генов был проведен транскриптомный анализ однолетних сеянцев. Характеристика данных РНК-секвенирования и качество сопоставления с референтным геномом (GCF_932294415.1) приведены ниже (табл. 1, табл. S1).

Оценка качества Q30 полученных ридов составила $\geq 87.48\%$, что соответствует эталонным стандартам в секвенировании нового поколения. Данный показатель свидетельствует о высокой точности определения нуклеотидов и обеспечивает надежность последующего биоинформатического анализа. Результаты картирования на референсный геном показали удовлетворительные значения ($\geq 90.33\%$) и были использованы для анализа дифференциальной экспрессии генов.

Анализ дифференциальной экспрессии генов между контрольными образцами и образцами, подвергшимися засухе

Опытные сеянцы чувствительного к засухе генотипа *Q. robur* L. культивировали в течение 60 дней в условиях дефицита влаги. Выбранные условия эксперимента соответствовали сухой и жаркой погоде второй половины лета в умеренном климатическом поясе. В ходе анализа дифференциальной экспрессии генов было идентифицировано 97 ДЭГ (37 с повышенной и 60 с пониженной экспрессией) при $\text{padj} < 0.05$, из которых 46 генов (13 с повышенной и 33 с пониженной экспрессией) были значимыми при $\text{padj} < 0.01$ (рис. 1, табл. S2).

После фильтрации генов по условиям $\text{padj} < 0.05$ и $|\log_2\text{FC}| \geq 1.5$, количество ДЭГ было сокращено до 73 (28 с повышенным уровнем экспрессии и 45 с пониженным). Для визуализации глубин картирования ридов между контрольными и засушливыми образцами была построена кластеризованная тепловая карта (рис. 2).

Среди ДЭГ с повышенным уровнем экспрессии 13 генов (XR_007653907.1, XR_007655126.1, XM_050400395.1, XM_050406261.1, XM_050385441.1, XR_007655025.1, XM_050417287.1, XM_050416667.1, XM_050403688.1, XM_050404725.1, XM_050406199.1, XM_050400711.1, XM_050409266.1) являются артефактами, обусловленными их перепредставленностью лишь в одном образце, в то время как в двух других их экспрессия была сопоставима с контролем (рис. 2). Таким образом, общее количество достоверно определенных ДЭГ составило 60 (15 с повышенным уровнем экспрессии и 45 с пониженным). Ниже представлены ДЭГ, для которых значение $-\log_{10}(\text{padj}) > 5$ (рис. 1), а также ДЭГ с максимально измененной экспрессией ($\log_2\text{FC} < -7$ и $\log_2\text{FC} > 6$ для генов с пониженной и повышенной экспрессией, соответственно) (табл. 2).

Среди наиболее достоверных ДЭГ с пониженной экспрессией интерес представляют

белки-переносчика ионов меди СОРТ6 (XM_050393461.1, XM_050413937.1), GDSL-эстераза/липаза APG (XM_050429922.1), металлотионеин-подобный белок 2 (XM_050386643.1), транс-ресвератрол-ди-О-метилтрансфераза (XM_050423937.1) и транскрипционный фактор ERF107 (XM_050398437.1). Согласно литературным данным, эти белки принимают активное участие в реакциях растений на различные абиотические стрессы. СОРТ6 входит в семейство переносчиков ионов меди, локализованных преимущественно на плазматической мембране сосудистых тканей и репродуктивных органов растений [15]. В условиях низкого содержания меди экспрессия СОРТ6 значительно усиливается, что способствует биосинтезу абсцизовой кислоты (АБК) [16]. С другой стороны, члены семейства GDSL-эстераз/липаз (GELPs), характеризующиеся консервативным GDSL-мотивом на N-конце, широко распространены в тканях растений и играют важную роль в поддержании целостности мембран за счет модуляции липидного обмена и регулировании биосинтеза компонентов защитного барьера [17]. Кроме того, GELPs принимают участие в реакции на окислительный стресс. В частности, подавление гена *GhirGDSL26* в *Gossypium hirsutum* способствовало накоплению малонового диальдегида (МДА) и H_2O_2 , а также снижению содержания пролина и активности супероксиддисмутазы (SOD) [18]. С другой стороны, сверхэкспрессия гена *AmGDSL1* из *Agropyron mongolicum* привела к повышенной засухоустойчивости трансгенного *Nicotiana benthamiana*, что выражалось в повышенном содержании пролина, высокой активности антиоксидантных ферментов (POD, SOD, CAT) и сниженной концентрации МДА [19].

Богатый цистеином металлотионеин-подобный белок 2 (MT2) выполняет роль поглотителя АФК, уменьшая окислительные повреждения в условиях абиотического стресса и поддерживая окислительно-восстановительный баланс клеток. В частности, воздействие засухи на проростки *Avena sativa* L способствовало

повышению экспрессии MT2 в побегах и корнях [20]. Сверхэкспрессия гена *PdMT2A* из *Phoenix dactylifera* L. повышала толерантность трансгенного *Arabidopsis* к абиотическим стрессам [21]. Для трансгенных сеянцев были характерны более длинные корни, крупные листья и интенсивное накопление биомассы по сравнению с растениями дикого типа в условиях засухи, засоления и окислительного стресса. В условиях дефицита влаги содержание ионов Na^+ в тканях трансгенных растениях не отличалось от такового у диких растений, что указывает на важность MT2 в гомеостазе натрия. Кроме того, в условиях высокой солености и засухи наблюдалось снижение концентрации H_2O_2 , высокая активность SOD, повышенное содержание хлорофилла и пролина.

Согласно базе данных KEGG, ген транс-ресвератрол-ди-О-метилтрансферазы участвует в синтезе птеростильбена и пицеатаннола из ресвератрола (KEGG ec00945). Ресвератрол и его структурные аналоги являются природными фитоалексинами, вырабатываемыми растениями, которые играют решающую роль в реакции растений на УФ-излучение [22] и недостаток воды [23]. Экзогенный ресвератрол значительно смягчил симптомы длительного воздействия высоких концентраций калийных удобрений у *Malus hupehensis* Rehd., поддерживая содержание хлорофилла, снижая содержание МДА и положительно влияя на активность POD, SOD и CAT [24,25].

Транскрипционный фактор ERF107 относится к подсемейству факторов чувствительности к этилену (ERF). Представители данного семейства активируются в ответ на различные абиотические стрессы и связываются со специфическими элементами ДНК (например, GCC-боксом) в промоторах стресс-чувствительных генов, что приводит к изменениям их экспрессии [26]. В настоящее время роль ERF107 в данном процессе остается неясной. Однако было показано, что сверхэкспрессия ERF107 повышала толерантность трансгенного *Arabidopsis* к оксилепинам, в частности к 9-гидрокси-10,12,15-октадекатриеновой кислоте (9-HOT, производное линоленовой

кислоты) [27]. Оксипирины являются продуктами окисления полиненасыщенных жирных кислот и накапливаются в клетках растений под действием стресса, что может приводить к частичной остановке клеточного цикла и ингибированию роста корневой системы [28]. В данном случае ERF107, предположительно активируя гены детоксикации, ослаблял ингибирующее действие 9-NOT на рост корней трансгенного *Arabidopsis*.

Таким образом, суммируя данные о функции генов, экспрессия которых в рассматриваемом генотипе *Q. robur* L. достоверно снижена (табл. 2), можно предварительно заключить, что его реакция на дефицит влаги обусловлена нарушением ионного гомеостаза (Ca, Na), влекущим за собой снижение синтеза АБК, а также ослаблением целостности мембран и усилением окислительного стресса, что в совокупности угнетает рост и развитие.

Среди ДЭГ с наибольшим изменением экспрессии следует отметить WAT1-связанный белок At1g70260 (XM_050422356.1) и N-подобный белок устойчивости к вирусу табачной мозаики (TMV) (XM_050398779.1).

WAT1-связанный белок At1g70260, экспрессия которого снижена у чувствительного к засухе генотипа *Q. robur* L., относится к семейству трансмембранных транспортеров. Его роль в реакции растений на абиотический стресс в настоящее время до конца не изучена. Однако было обнаружено, что WAT1 участвует в ремоделировании клеточной стенки у *Arabidopsis thaliana* за счет транспорта ауксина из вакуолей в цитоплазму [29]. Подавление гена *WAT1* у *A. thaliana* приводило к конститутивному повышению уровня салициловой кислоты в корнях, что обеспечивало устойчивость к сосудистым патогенам [30].

N-подобный белок устойчивости к TMV, повышенная экспрессия которого наблюдается у чувствительного к засухе генотипа *Q. robur* L. (табл. 2), опосредует защитный ответ растения на патогены, инициируя локальную реакцию гиперчувствительности. Данный защитный

механизм, представляющий собой специализированную форму программируемой клеточной смерти, направлен на ограничение распространения патогена в месте заражения [31]. Его активация сопровождается индукцией биосинтеза салициловой кислоты, которая усиливает защитный сигналинг. С другой стороны, было показано, что N-подобный белок негативно регулирует толерантность *Nicotiana tabacum* к солевому стрессу, подавляя биосинтез абсцизовой и жасмонной кислот [32]. В экспериментах с трансгенным *N. tabacum* cv. Petite Havana SR1, характеризующимся отсутствием гена N-подобного белка чувствительности к TMV, и *N. tabacum* cv. Samsun NN, последний демонстрировал раннее пожелтение и увядание листьев после обработки раствором NaCl. Уровни МДА и H₂O₂ были значительно выше, чем у трансгенного табака, в то время как содержание воды и хлорофилла в листьях снизилось. Таким образом, активация N-подобного белка устойчивости к TMV в условиях высокой солености может приводить к окислительному повреждению клеточных мембран, нарушению водного гомеостаза и угнетению фотосинтеза.

Учитывая выше сказанное, можно сделать вывод, что снижение уровня экспрессии гена WAT1-связанный белок At1g70260 и увеличение экспрессии гена N-подобного белка устойчивости к TMV в образцах рассматриваемого генотипа *Q. robur* L. формирует гормональный дисбаланс, который может лежать в основе его повышенной чувствительности к водному дефициту. Наблюдаемый перекоп в сторону салициловой кислоты может также объяснять повышенную экспрессию цистеин-богатой рецептороподобной протеинкиназы 10 (CRK10) (XM_050432786.1) (табл. 2). CRK10 относится к обширному семейству рецептороподобных киназ (RLK), участвующих в иммунном ответе, реакциях на абиотический стресс, а также в росте и развитии растений [33]. В работе [34] было показано, что при инфицировании суспензией *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 или обработкой салициловой кислотой в клетках *Arabidopsis* активируется сигнальный каскад с участием транскрипционных факторов WRKY,

которые, в свою очередь, связываются с промоторной областью гена CRK10, обеспечивая быстрое накопления его мРНК.

Таким образом, выявленное смещение экспрессии генов создает условия для конститутивной активации элементов иммунного ответа, что в условиях засухи может обуславливать чувствительность к дефициту влаги генотипа *Q. robur* L.

GO-анализ для выявленных ДЭГ

Анализ обогащения Gene Ontology (GO-анализ) служит для статистической оценки функциональной принадлежности генов. В его основе лежит идентификация GO-категорий, частота встречаемости которых в целевом наборе генов статистически значимо превышает ожидаемую. Результатом анализа является ключевые биологические процессы, молекулярные функции и клеточные компоненты, ассоциированные с рассматриваемым набором генов.

В ходе GO-анализа ДЭГ для чувствительного к засухе генотипа *Q. robur* L. было определено, что 37 GO-терминов и путей KEGG были значимо обогащены (рис. 3, табл. S3-4).

Согласно полученным результатам, наиболее статистически значимые GO-термины в категории биологических процессов в основном были связаны с биосинтезом компонентов клеточной стенки (биосинтез липидов (GO:0008610), метаболизм липидов (GO:0006629)) и регуляцией синтеза малых молекул и фитогормонов (регуляция биосинтеза абсцизовой кислоты (GO:0010115), регуляция метаболизма изопреноидов (GO:0019747), регуляция биосинтеза спиртов (GO:1902930)). Статистически значимые GO-термины из категории молекулярной функции были связаны с оксидоредуктазной активностью, действующей на парных донорах, с включением или восстановлением молекулярного кислорода (GO:0016705), а также трансмембранным транспортом ионов металлов (активность трансмембранного переносчика ионов переходных металлов (GO:0046915), активность

трансмембранного транспорта ионов меди (GO:0005375)). С транспортом также ассоциированы категории клеточных компонентов (апопласты (GO:0048046), внеклеточные регионы (GO:0005576)). Такая реакция не является типичной для дубов, у которых под воздействием засухи изменяется экспрессия генов, вовлеченных в реакцию на стимулы, оксидоредуктазную активность, регуляцию устьичной проводимости, биосинтез осмопротекторов и фотосинтез [7,10]. Данное обстоятельство делает рассматриваемый генотип *Q. robur* L. перспективным объектом для дальнейших исследований.

Следует также отметить гены гиббереллин-20-оксидазы 1 (XM_050397600.1), метилстеролмонооксигеназы 1-1 (XM_050408936.1), нодулин-связанных белков 1 и 2 (XM_050421370.1 и XM_050421373.1, соответственно), а также ЭПР-подобной омега-3-ацил-липидной десатуразы (XM_050383959.1), длинноцепочечной еноил-КоА редуктазы (VLCER) (XM_050386648.1).

Гиббереллин-20-оксидаза 1 и метилстеролмонооксигеназы 1-1 были отнесены к наибольшему количеству GO-терминов, что подчеркивает их критическую важность в реакции на дефицит влаги у рассматриваемого генотипа *Q. robur* L. Гиббереллин-20-оксидаза 1, экспрессия которой была снижена (табл. S2), участвует в биосинтезе дитерпеноидов, а именно гибберелиновых кислот (ГК) (KEGG ec00904). ГК синтезируются во всех сосудистых растениях и играют важную роль в росте и развитии растений [35]. В частности, сверхэкспрессия гена *PdGA20ox1* из *Pinus densiflora* в трансгенном тополе способствовала улучшению роста ствола и формирования древесины [36]. С другой стороны, подавление гена *OsGA20ox1* у *Oryza sativa* L. приводило к снижению уровня биологически активных ГК в вегетативных тканях, что вызывало полукарликовый фенотип растения [37]. Однако в условиях абиотического стресса, экспрессия гиббереллин-20-оксидазы 1 обычно снижается у различных видов растений, что приводит к снижению уровня ГК, замедлению роста и

повышению устойчивости к неблагоприятным условиям окружающей среды за счёт перераспределения ресурсов. Так, сверхэкспрессия гена *EgGA20ox1* из *Eucalyptus* в трансгенном *A. thaliana* значительно повышала чувствительность к солевому стрессу, что выражалось в сильном угнетении роста, хлорозе и увядании листьев, а также в двукратном снижении максимальной скорости транспорта электронов в фотосистеме II [38].

В свою очередь, метилстеролмонооксигеназа 1-1, экспрессия которой повышена у чувствительного к засухе генотипа *Q. robur* L., является важным ферментом в биосинтезе стеролов, ответственным за деметилирование промежуточных продуктов (KEGG ec00100). Содержание стеролов в растительных клетках увеличивается при тепловом стрессе, высокой засоленности, УФ-облучении и засухе [39]. В частности, накопление β -ситостерола, в синтезе которого принимает участие метилстеролмонооксигеназа, в клетках *Calotropis procera* индуцировалось засухой и интенсивным УФ [40]. Кроме того, было обнаружено, что стеролы участвуют в росте и развитии, регулируя морфологию растений, влияя на синтез и транспорт ауксинов [39].

Нодулин-связанные белки 1 и 2 также были отнесены к большому количеству GO-терминов (табл. S3). Экспрессия генов данных белков в значительной степени зависит факторов окружающей среды. В частности, сверхэкспрессия гена *NRP1* у трансгенного *A. thaliana* в условиях теплового стресса снижала содержание АБК [41]. Как известно, АБК-зависимый контроль устьичной проводимости является одной из реакций растений на недостаток воды.

Таким образом, наблюдаемое у чувствительного к засухе генотипа *Q. robur* L. снижение экспрессии генов гиббереллин-20-оксидазы 1 и нодулин-связанных белков 1 и 2, а также умеренное увеличение экспрессии гена метилстеролмонооксигеназы 1-1 согласуется с общепринятой стратегией адаптации к абиотическому стрессу у растений.

С другой стороны, роль обогащенных GO-терминами генов ЭПР-подобной омега-3-ацил-липидной десатуразы и VLCER в реакции рассматриваемого генотипа *Q. robur* L. на засуху представляет интерес. Данные ДЭГ, экспрессия которых снижена (табл. S2), принимают участие в метаболизме липидов, а именно в биосинтезе ненасыщенных жирных кислот (KEGG ko01040) и удлинении цепи жирных кислот (KEGG ec00062). В частности, омега-3-ацил-липидной десатураза катализирует присоединение третьей двойной связи в глицеролипиде, содержащем (9Z,12Z)-октадекадиеноил, в синтезе 18:3 жирных кислот, таких как альфа-линоленовая кислота, которая участвует в биосинтезе жасмоновой кислоты. Жасмоновая кислота является важным стресс-индуцированным фитогормоном, участвующим в многочисленных путях передачи сигналов, регуляции устьичной проводимости и поддержании ионного гомеостаза [42,43]. Для большинства видов *Quercus* spp. усиленный биосинтез жасмоната является одним из предпочтительных способов реагирования на недостаток воды [10]. Однако у рассматриваемого генотипа *Q. robur* L. этот тип стрессовой реакции был частично подавлен, что можно объяснить продолжительностью воздействия засухи, поскольку интенсивный биосинтез жасмоната является частью ранней реакции на стресс, а повышение его уровня в клетках носит временный характер [44,45]. С другой стороны, VLCER также участвует в биосинтезе кутикулярных восков, таких как кутин и суберин, которые являются важными компонентами клеточной стенки сосудистых растений. Эти компоненты образуют гидрофобный слой, который предотвращает потерю воды и ионов Na^+ и регулирует теплопроводность, влияя на развитие устьиц [46,47]. Учитывая ранее упомянутое снижение экспрессии генов GDSL-эстеразы/липазы APG и WAT1-связанного белка At1g70260 (табл. 2), а также результаты GO-анализа (рис. 3), можно сделать вывод, что нарушения механизма поддержания целостности мембран вносит значительный вклад в чувствительность к засухе рассматриваемого генотипа *Q. robur* L.

Таким образом, комплексное нарушение экспрессии генов липидного и гормонального метаболизма приводит к каскаду физиологических нарушений: от сбоев в работе устьичного аппарата до разрушения клеточных мембран, что в совокупности объясняет повышенную чувствительность генотипа к засухе.

Заключение

Анализ функций ДЭГ с наиболее измененным уровнем экспрессии и наибольшей статистической достоверностью показал, что повышенная чувствительность к дефициту влаги у рассматриваемого генотипа дуба черешчатого *Q. robur* L. может быть связана с комплексом нарушений в системе гормональной регуляции и антиоксидантной защите. Снижение синтеза АБК, вызванное нарушением гомеостаза ионов меди, наряду со снижением синтеза жасмоновой кислоты, ослабляет эффективности связанных с этими фитогормонами каскадных реакций на абиотические стрессы. Одновременно наблюдается снижение эффективности удаления АФК и поддержания целостности мембран, что ведет к окислительному стрессу и нарушению гомеостаза ионов Na^+ . На этом фоне предполагаемое повышение синтеза салициловой кислоты, с одной стороны, может отражать активацию альтернативных компенсаторных механизмов, а с другой – учитывая ее роль в ответе на биотические стрессы – потенциально вступать в конфликт с АБК-зависимыми путями формирования адаптации к засухе, что в совокупности делает этот ответ неадекватным.

Выводы о генах-кандидатах, ответственных за чувствительность дубов к засухе (СОРТ6, WAT1-связанный белок At1g70260, металлотиюнеин-подобный белок 2, GDSL-эстераза/липаза APG, N-

подобный белок устойчивости к TMV, ЭПР-подобная омега-3-ацил-липидная десатураза и длинноцепочечная еноил-КоА редуктаза), закладывают основу для практического применения. В селекции растений эти гены могут быть использованы для разработки молекулярных маркеров для негативного отбора чувствительных к дефициту влаги генотипов дуба черешчатого. В области охраны природы они позволяют оценивать генетическую уязвимость естественных популяций дуба для разработки конкретных стратегий защиты.

Следует учитывать, что данные получены для одного чувствительного генотипа в контролируемых условиях, и для подтверждения диагностической ценности маркеров требуется их валидация на более широкой панели генотипов и дальнейшие функциональные исследования. Важным ограничением также является учет возможной посттранскрипционной регуляции, которая может влиять на конечную функциональную активность идентифицированных генов-кандидатов. В связи с этим, перспективным направлением дальнейших исследований является переход к глубокому системному анализу, включающему изучение ко-экспрессионных сетей и белковых взаимодействий. Такой подход может способствовать выявлению ключевых элементов регуляторных каскадов и уточнению молекулярных механизмов, лежащих в основе наблюдаемой чувствительности.

Список литературы

1. Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.H. (Ted), Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J.-H., Allard G., Running S.W., Semerci A. Rapid increase in log populations in drought-stressed mixed-conifer and ponderosa pine forests in Northern Arizona. *Forest Ecology and Management*, 2010; 259: 660–684. – DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>

2. Hartmann H. Carbon starvation during drought-induced tree mortality – are we chasing a myth? *Journal of Plant Hydraulics*, 2015; 2: e005–e005. – DOI: <https://doi.org/10.20870/jph.2015.e005>
3. Xu Z., Zhou G., Shimizu H. Plant responses to drought and rewating. *Plant Signal Behav*, 2010; 5: 649–654. – DOI: <https://doi.org/10.4161/psb.5.6.11398>
4. Vieitez A.M., Corredoira E., Martínez M.T., San-José M.C., Sánchez C., Valladares S., Vidal N., Ballester A. Application of biotechnological tools to *Quercus* improvement. *Eur J Forest Res*, 2012; 131: 519–539. – DOI: <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0526-0>
5. Denk T., Grimm G.W., Manos P.S., Deng M., Hipp A.L. An updated infrageneric classification of the oaks: review of previous taxonomic schemes and synthesis of evolutionary patterns// *Oaks Physiological Ecology. Exploring the Functional Diversity of Genus Quercus L.* ed. Gil-Pelegrín E., Peguero-Pina J.J., Sancho-Knapik D. Cham: Springer International Publishing, 2017. P. 13–38. – DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-69099-5_2
6. Mölder A., Sennhenn-Reulen H., Fischer C., Rumpf H., Schönfelder E., Stockmann J., Nagel R.-V. Success factors for high-quality oak forest (*Quercus robur*, *Q. petraea*) regeneration. *Forest Ecosystems*, 2019; 6: 49. – DOI: <https://doi.org/10.1186/s40663-019-0206-y>
7. 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 genes genomes genet. *G3 Genes|Genomes|Genetics*, 2019; 9: 3181–3199. – DOI: <https://doi.org/10.1534/g3.119.400456>
8. Macháčová M., Nakládal O., Samek M., Bařa D., Zúmr V., Peřková V.: Oak decline caused by biotic and abiotic factors in Central Europe: a case study from the Czech Republic. *Forests. Multidisciplinary Digital Publishing Institute*, 2022; 13: 1223. – DOI: <https://doi.org/10.3390/f13081223>
9. Krutovsky K.V., Popova A.A., Yakovlev I.A., Yanbaev Y.A., Matveev S.M. Response of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) to adverse environmental conditions in genetic and dendrochronological studies plants. *Plants*, 2025; 14: 109. – DOI: <https://doi.org/10.3390/plants14010109>
10. Tikhomirova T.S., Krutovsky K.V., Shestibratov K.A. Molecular traits for adaptation to drought and salt stress in birch, oak and poplar species. *Forests. Multidisciplinary Digital Publishing Institute*, 2023; 14: 7. – DOI: <https://doi.org/10.3390/f14010007>
11. Le Provost G., Brachi B., Lesur I., Lalanne C., Labadie K., Aury J.-M., Da Silva C., Postolache D., Leroy T., Plomion C. Gene expression and genetic divergence in oak species highlight adaptive genes to soil water constraints. *Plant Physiol*, 2022; 190: 2466–2483. – DOI: <https://doi.org/10.1093/plphys/kiac420>
12. Trudić B., Draškić G., Provost G.L., Stojnić S., Pilipović A., Ivezić A. Expression profiles of 11 candidate genes involved in drought tolerance of pedunculate oak (*Quercus robur* L.). Possibilities for genetic monitoring of the species. *Silvae Genetica*, 2021; 70: 226–234. – DOI: <https://doi.org/10.2478/sg-2021-0020>
13. Wilhelm E. Somatic embryogenesis in oak (*Quercus spp.*) *In Vitro Cell.Dev.Biol. Plant*, 2000; 36: 349–357. – DOI: <https://doi.org/10.1007/s11627-000-0062-y>
14. Guimaraes, E.P., Ruane, J., Sonnino A., Scherf B., Dargie J. Marker assisted selection: current status and future perspectives, in crops, livestock, forestry and fish. ed. Butcher P., Southerton S. Rome: FAO, 2007. P. 284–328
15. Chen G., Li J., Han H., Du R., Wang X. Physiological and molecular mechanisms of plant responses to copper stress. *International Journal of Molecular Sciences. Multidisciplinary Digital Publishing Institute*, 2022; 23: 12950. – DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms232112950>
16. Busoms S., Terés J., Yant L., Poschenrieder C., Salt D.E. Adaptation to coastal soils through pleiotropic boosting of ion and stress hormone concentrations in wild *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol.*, 2021; 232: 208–220. – DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.17569>
17. Shen G., Sun W., Chen Z., Shi L., Hong J., Shi J. Plant GDSL esterases/lipases: evolutionary, physiological and molecular functions in plant development. *Plants. Multidisciplinary Digital Publishing Institute*, 2022; 11: 468. – DOI: <https://doi.org/10.3390/plants11040468>

18. Liu J., Liu J., Wang H., Khan A., Xu Y., Hou Y., Wang Y., Zhou Z., Zheng J., Liu F., Cai X. Genome wide identification of GDSL gene family explores a novel GhirGDSL26 gene enhancing drought stress tolerance in cotton. *BMC Plant Biology*, 2023; 23: 14. – DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-022-04001-0>
19. Yan X., Wu X., Sun F., Nie H., Du X., Li X., Fang Y., Zhai Y., Zhao Y., Fan B., Ma Y. Cloning and Functional Study of AmGDSL1 in *Agropyron mongolicum*. *Int J Mol Sci.*, 2024; 25: 9467. – DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms25179467>
20. Konieczna W., Warchoł M., Mierek-Adamska A., Skrzypek E., Waligórski P., Piernik A., Dąbrowska G.B. Changes in physio-biochemical parameters and expression of metallothioneins in *Avena sativa* L. in response to drought. *Sci Rep.*, 2023; 13: 2486. – DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-023-29394-2>
21. Patankar H.V., Al-Harrasi I., Al Kharusi L., Jana G.A., Al-Yahyai R., Sunkar R., Yaish M.W. Overexpression of a metallothionein 2A gene from date palm confers abiotic stress tolerance to yeast and *Arabidopsis thaliana*. *Int J Mol Sci*, 2019; 20: 2871. – DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms20122871>
22. Ogneva Z.V., Aleynova O.A., Suprun A.R., Karetin Y.A., Dubrovina A.S., Kiselev K.V. Tolerance of *Arabidopsis thaliana* plants overexpressing grapevine VaSTS1 or VaSTS7 genes to cold, heat, drought, salinity, and ultraviolet irradiation. *Biologia plantarum*, 2021; 65: 111–117. – DOI: <https://doi.org/10.32615/bp.2020.139>
23. Sun Y., Xi B., Dai H.: Effects of Water Stress on Resveratrol Accumulation and Synthesis in ‘Cabernet Sauvignon’ Grape Berries. *Agronomy. Multidisciplinary Digital Publishing Institute*, 2023; 13: 633. – DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy13030633>
24. Aleynova O.A., Ogneva Z.V., Suprun A.R., Ananov A.A., Nityagovsky N.N., Beresh A.A., Dubrovina A.S., Kiselev K.V. The effect of external treatment of *Arabidopsis thaliana* with plant-derived stilbene compounds on plant resistance to abiotic stresses. *Plants*, 2024; 13: 184. – DOI: <https://doi.org/10.3390/plants13020184>
25. Li T., Li Y., Sun Z., Xi X., Sha G., Ma C., Tian Y., Wang C., Zheng X. Resveratrol alleviates the KCl salinity stress of *Malus hupehensis* Rhed. *Front Plant Sci.*, 2021; 12: 650485. – DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.650485>
26. Y., Li X., Zhang J., Zhao H., Tan S., Xu W., Pan J., Yang F., Pi E. ERF subfamily transcription factors and their function in plant responses to abiotic stresses. *Front. Plant Sci. Frontiers*, 2022; 13: 1042084. – DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1042084>
27. Walper E., Weiste C., Mueller M.J., Hamberg M., Dröge-Laser W. Screen Identifying Arabidopsis Transcription Factors Involved in the Response to 9-Lipoxygenase-Derived Oxylipins. *PLOS ONE. Public Library of Science*, 2016; 11: e0153216. – DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0153216>
28. Savchenko T.V., Zastrijnaja O.M., Klimov V.V. Oxylipins and plant abiotic stress resistance. *Biochemistry (Mosc.)*, 2014; 79: 362–375. – DOI: <https://doi.org/10.1134/S0006297914040051>
29. Ranocha P., Dima O., Nagy R., Felten J., Corratgé-Faillie C., Novák O., Morreel K., Lacombe B., Martinez Y., Pfrunder S., Jin X., Renou J.-P., Thibaud J.-B., Ljung K., Fischer U., Martinoia E., Boerjan W., Goffner D. Arabidopsis WAT1 is a vacuolar auxin transport facilitator required for auxin homeostasis. *Nat. Commun.*, 2013; 4: 2625. – DOI: <https://doi.org/10.1038/ncomms3625>
30. Denancé N. et al. Arabidopsis wat1 (walls are thin1)-mediated resistance to the bacterial vascular pathogen, *Ralstonia solanacearum*, is accompanied by cross-regulation of salicylic acid and tryptophan metabolism. *The Plant Journal*, 2013; 73: 225–239. – DOI: <https://doi.org/10.1111/tpj.12027>
31. Balint-Kurti P. The plant hypersensitive response: concepts, control and consequences. *Mol Plant Pathol.*, 2019; 20: 1163–1178. – DOI: <https://doi.org/10.1111/mpp.12821>
32. Yang T., Xu Z.-P., Lv R., Zhu L.-S., Peng Q.-D., Qiu L., Tian Z.-H., Lin H.-H., Xi D.-H. N gene enhances resistance to Chilli veinal mottle virus and hypersensitivity to salt stress in tobacco. *J Plant Physiol.*, 2018; 230: 92–100. – DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.08.013>
33. Zhang Y., Tian H., Chen D., Zhang H., Sun M., Chen S., Qin Z., Ding Z., Dai S. Cysteine-rich receptor-like protein kinases: emerging regulators of plant stress responses. *Trends Plant Sci.*, 2023; 28: 776–794. – DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2023.03.028>

34. Du L., Chen Z. Identification of genes encoding receptor-like protein kinases as possible targets of pathogen- and salicylic acid-induced WRKY DNA-binding proteins in Arabidopsis. *The Plant Journal*, 2000; 24: 837–847. – DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2000.00923.x>
35. Hedden P. The Current Status of Research on Gibberellin Biosynthesis. *Plant Cell Physiol.*, 2020; 61: 1832–1849. – DOI: <https://doi.org/10.1093/pcp/pcaa092>
36. Park E.-J., Kim H.-T., Choi Y.-I., Lee C., Nguyen V.P., Jeon H.-W., Cho J.-S., Funada R., Pharis R.P., Kurepin L.V., Ko J.-H. Overexpression of gibberellin 20-oxidase1 from *Pinus densiflora* results in enhanced wood formation with gelatinous fiber development in a transgenic hybrid poplar. *Tree Physiol.*, 2015; 35: 1264–1277. – DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv099>
37. Oikawa T., Koshioka M., Kojima K., Yoshida H., Kawata M. A role of OsGA20ox1, encoding an isoform of gibberellin 20-oxidase, for regulation of plant stature in rice. *Plant Mol Biol.*, 2004; 55: 687–700. – DOI: <https://doi.org/10.1007/s11103-004-1692-y>
38. Wu W., Zhu L., Wang P., Liao Y., Duan L., Lin K., Chen X., Li L., Xu J., Hu H., Xu Z.-F., Ni J. Transcriptome-Based Construction of the Gibberellin Metabolism and Signaling Pathways in *Eucalyptus grandis* × *E. urophylla*, and Functional Characterization of GA20ox and GA2ox in Regulating Plant Development and Abiotic Stress Adaptations. *Int J Mol Sci.*, 2023; 24: 7051. – DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms24087051>
39. Du Y., Fu X., Chu Y., Wu P., Liu Y., Ma L., Tian H., Zhu B.: Biosynthesis and the Roles of Plant Sterols in Development and Stress Responses. *International Journal of Molecular Sciences. Multidisciplinary Digital Publishing Institute*, 2022; 23: 2332. – DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms23042332>
40. Ramadan A.M., Azeiz A.A., Baabad S., Hassanein S., Gadalla N.O., Hassan S., Algandaby M., Bakr S., Khan T., Abouseadaa H.H., Ali H.M., Al-Ghamdi A., Osman G., Edris S., Eissa H., Bahieldin A. Control of β -sitosterol biosynthesis under light and watering in desert plant *Calotropis procera*. *Steroids*, 2019; 141: 1–8. – DOI: <https://doi.org/10.1016/j.steroids.2018.11.003>
41. Fu Q., Li S., Yu D. Identification of an Arabidopsis Nodulin-Related Protein in Heat Stress. *Molecules and Cells*, 2010; 29: 77–84. – DOI: <https://doi.org/10.1007/s10059-010-0005-3>
42. Ali Md.S., Baek K.-H. Jasmonic Acid Signaling Pathway in Response to Abiotic Stresses in Plants. *Int J Mol Sci.*, 2020; 21: 621. – DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms21020621>
43. Riemann M., Dhakarey R., Hazman M., Miro B., Kohli A., Nick P. Exploring Jasmonates in the hormonal network of drought and salinity responses. *Front. Plant Sci. Frontiers*, 2015; 6: 1077. – DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01077>
44. Glauser G., Grata E., Dubugnon L., Rudaz S., Farmer E.E., Wolfender J.-L. Spatial and temporal dynamics of jasmonate synthesis and accumulation in *Arabidopsis* in response to wounding. *Journal of Biological Chemistry*, 2008; 283: 16400–16407. – DOI: <https://doi.org/10.1074/jbc.M801760200>
45. Li P., Liu H., Li F., Liao X., Ali S., Hou M. A virus plays a role in partially suppressing plant defenses induced by the viruliferous vectors. *Scientific Reports. Nature Publishing Group*, 2018; 8: 9027. – DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27354-9>
46. Yang J., Isabel Ordiz M., Jaworski J.G., Beachy R.N. Induced accumulation of cuticular waxes enhances drought tolerance in Arabidopsis by changes in development of stomata. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2011; 49: 1448–1455. – DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.09.006>
47. de Silva N.D.G., Murmu J., Chabot D., Hubbard K., Ryser P., Molina I., Rowland O. Root suberin plays important roles in reducing water loss and sodium uptake in *Arabidopsis thaliana*. *Metabolites*, 2021; 11: 735. – DOI: <https://doi.org/10.3390/metabo11110735>
48. Grodetzkaya T., Fedorova O., Evlakov P. Optimized method for RNA extraction from leaves of forest tree species. *Voronezh: IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.*, 2021; 875: 012008. – DOI: <https://doi.org/10.1088/1755-1315/875/1/012008>
49. Andrews S. URL: <http://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc/> (accessed: 26.04.2023)

50. Bolger A.M., Lohse M., Usadel B. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data *Bioinformatics*, 2014; 30: 2114–2120. – DOI: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu170>
51. Afgan E. et al. The Galaxy platform for accessible, reproducible and collaborative biomedical analyses: 2016 update. *Nucleic Acids Res.*, 2016; 44: W3–W10. – DOI: <https://doi.org/10.1093/nar/gkw343>
52. Kim D., Langmead B., Salzberg S.L.: HISAT: a fast spliced aligner with low memory requirements. *Nat Methods*. Nature Publishing Group, 2015; 12: 357–360. – DOI: <https://doi.org/10.1038/nmeth.3317>
53. Liao Y., Smyth G.K., Shi W. FeatureCounts: an efficient general purpose program for assigning sequence reads to genomic features *Bioinformatics*, 2014; 30: 923–930. – DOI: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btt656>
54. Love M.I., Huber W., Anders S. Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-seq data with DESeq2. *Genome Biology*, 2014; 15: 550. – DOI: <https://doi.org/10.1186/s13059-014-0550-8>
55. Sherman B.T., Hao M., Qiu J., Jiao X., Baseler M.W., Lane H.C., Imamichi T., Chang W. DAVID: a web server for functional enrichment analysis and functional annotation of gene lists (2021 update). *Nucleic Acids Res.*, 2022; 50: W216–W221. – DOI: <https://doi.org/10.1093/nar/gkac194>
56. Walter W., Sánchez-Cabo F., Ricote M. GOplot: an R package for visually combining expression data with functional analysis. *Bioinformatics*, 2015; 31: 2912–2914. – DOI: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btv300>

References

1. Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.H. (Ted), Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J.-H., Allard G., Running S.W., Semerci A. Rapid increase in log populations in drought-stressed mixed-conifer and ponderosa pine forests in Northern Arizona. *Forest Ecology and Management*, 2010; 259: 660–684. – DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
2. Hartmann H. Carbon starvation during drought-induced tree mortality – are we chasing a myth? *Journal of Plant Hydraulics*, 2015; 2: e005–e005. – DOI: <https://doi.org/10.20870/jph.2015.e005>
3. Xu Z., Zhou G., Shimizu H. Plant responses to drought and rewatering. *Plant Signal Behav*, 2010; 5: 649–654. – DOI: <https://doi.org/10.4161/psb.5.6.11398>
4. Vieitez A.M., Corredoira E., Martínez M.T., San-José M.C., Sánchez C., Valladares S., Vidal N., Ballester A. Application of biotechnological tools to *Quercus* improvement. *Eur J Forest Res*, 2012; 131: 519–539. – DOI: <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0526-0>
5. Denk T., Grimm G.W., Manos P.S., Deng M., Hipp A.L. An updated infrageneric classification of the oaks: review of previous taxonomic schemes and synthesis of evolutionary patterns// *Oaks Physiological Ecology. Exploring the Functional Diversity of Genus Quercus L.* ed. Gil-Pelegrín E., Peguero-Pina J.J., Sancho-Knapik D. Cham: Springer International Publishing, 2017. P. 13–38. – DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-69099-5_2
6. Mölder A., Sennhenn-Reulen H., Fischer C., Rumpf H., Schönfelder E., Stockmann J., Nagel R.-V. Success factors for high-quality oak forest (*Quercus robur*, *Q. petraea*) regeneration. *Forest Ecosystems*, 2019; 6: 49. – DOI: <https://doi.org/10.1186/s40663-019-0206-y>
7. 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 genes genomes genet. *G3 Genes|Genomes|Genetics*, 2019; 9: 3181–3199. – DOI: <https://doi.org/10.1534/g3.119.400456>
8. Macháčová M., Nakládal O., Samek M., Bařa D., Zúmr V., Peřková V.: Oak decline caused by biotic and abiotic factors in Central Europe: a case study from the Czech Republic. *Forests*. Multidisciplinary Digital Publishing Institute, 2022; 13: 1223. – DOI: <https://doi.org/10.3390/f13081223>
9. Krutovsky K.V., Popova A.A., Yakovlev I.A., Yanbaev Y.A., Matveev S.M. Response of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) to adverse environmental conditions in genetic and dendrochronological studies plants. *Plants*, 2025; 14: 109. – DOI: <https://doi.org/10.3390/plants14010109>

10. Tikhomirova T.S., Krutovsky K.V., Shestibratov K.A. Molecular traits for adaptation to drought and salt stress in birch, oak and poplar species. *Forests. Multidisciplinary Digital Publishing Institute*, 2023; 14: 7. – DOI: <https://doi.org/10.3390/f14010007>
11. Le Provost G., Brachi B., Lesur I., Lalanne C., Labadie K., Aury J.-M., Da Silva C., Postolache D., Leroy T., Plomion C. Gene expression and genetic divergence in oak species highlight adaptive genes to soil water constraints. *Plant Physiol*, 2022; 190: 2466–2483. – DOI: <https://doi.org/10.1093/plphys/kiac420>
12. Trudić B., Draškić G., Provost G.L., Stojnić S., Pilipović A., Ivezić A. Expression profiles of 11 candidate genes involved in drought tolerance of pedunculate oak (*Quercus robur* L.). Possibilities for genetic monitoring of the species. *Silvae Genetica*, 2021; 70: 226–234. – DOI: <https://doi.org/10.2478/sg-2021-0020>
13. Wilhelm E. Somatic embryogenesis in oak (*Quercus spp.*) *In Vitro Cell.Dev.Biol. Plant*, 2000; 36: 349–357. – DOI: <https://doi.org/10.1007/s11627-000-0062-y>
14. Guimaraes, E.P., Ruane, J., Sonnino A., Scherf B., Dargie J. Marker assisted selection: current status and future perspectives, in crops, livestock, forestry and fish. ed. Butcher P., Southerton S. Rome: FAO, 2007. P. 284–328
15. Chen G., Li J., Han H., Du R., Wang X. Physiological and molecular mechanisms of plant responses to copper stress. *International Journal of Molecular Sciences. Multidisciplinary Digital Publishing Institute*, 2022; 23: 12950. – DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms232112950>
16. Busoms S., Terés J., Yant L., Poschenrieder C., Salt D.E. Adaptation to coastal soils through pleiotropic boosting of ion and stress hormone concentrations in wild *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol.*, 2021; 232: 208–220. – DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.17569>
17. Shen G., Sun W., Chen Z., Shi L., Hong J., Shi J. Plant GDSL esterases/lipases: evolutionary, physiological and molecular functions in plant development. *Plants. Multidisciplinary Digital Publishing Institute*, 2022; 11: 468. – DOI: <https://doi.org/10.3390/plants11040468>
18. Liu J., Liu J., Wang H., Khan A., Xu Y., Hou Y., Wang Y., Zhou Z., Zheng J., Liu F., Cai X. Genome wide identification of GDSL gene family explores a novel GhirGDSL26 gene enhancing drought stress tolerance in cotton. *BMC Plant Biology*, 2023; 23: 14. – DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-022-04001-0>
19. Yan X., Wu X., Sun F., Nie H., Du X., Li X., Fang Y., Zhai Y., Zhao Y., Fan B., Ma Y. Cloning and Functional Study of AmGDSL1 in *Agropyron mongolicum*. *Int J Mol Sci.*, 2024; 25: 9467. – DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms25179467>
20. Konieczna W., Warchoń M., Mierek-Adamska A., Skrzypek E., Waligórski P., Piernik A., Dąbrowska G.B. Changes in physio-biochemical parameters and expression of metallothioneins in *Avena sativa* L. in response to drought. *Sci Rep.*, 2023; 13: 2486. – DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-023-29394-2>
21. Patankar H.V., Al-Harrasi I., Al Kharusi L., Jana G.A., Al-Yahyai R., Sunkar R., Yaish M.W. Overexpression of a metallothionein 2A gene from date palm confers abiotic stress tolerance to yeast and *Arabidopsis thaliana*. *Int J Mol Sci*, 2019; 20: 2871. – DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms20122871>
22. Ogneva Z.V., Aleynova O.A., Suprun A.R., Karetin Y.A., Dubrovina A.S., Kiselev K.V. Tolerance of *Arabidopsis thaliana* plants overexpressing grapevine VaSTS1 or VaSTS7 genes to cold, heat, drought, salinity, and ultraviolet irradiation. *Biologia plantarum*, 2021; 65: 111–117. – DOI: <https://doi.org/10.32615/bp.2020.139>
23. Sun Y., Xi B., Dai H.: Effects of Water Stress on Resveratrol Accumulation and Synthesis in ‘Cabernet Sauvignon’ Grape Berries. *Agronomy. Multidisciplinary Digital Publishing Institute*, 2023; 13: 633. – DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy13030633>
24. Aleynova O.A., Ogneva Z.V., Suprun A.R., Ananov A.A., Nityagovsky N.N., Beresh A.A., Dubrovina A.S., Kiselev K.V. The effect of external treatment of *Arabidopsis thaliana* with plant-derived stilbene compounds on plant resistance to abiotic stresses. *Plants*, 2024; 13: 184. – DOI: <https://doi.org/10.3390/plants13020184>
25. Li T., Li Y., Sun Z., Xi X., Sha G., Ma C., Tian Y., Wang C., Zheng X. Resveratrol alleviates the KCl salinity stress of *Malus hupehensis* Rhed. *Front Plant Sci.*, 2021; 12: 650485. – DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.650485>

26. Y., Li X., Zhang J., Zhao H., Tan S., Xu W., Pan J., Yang F., Pi E. ERF subfamily transcription factors and their function in plant responses to abiotic stresses. *Front. Plant Sci. Frontiers*, 2022; 13: 1042084. – DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1042084>
27. Walper E., Weiste C., Mueller M.J., Hamberg M., Dröge-Laser W. Screen Identifying Arabidopsis Transcription Factors Involved in the Response to 9-Lipoxygenase-Derived Oxylipins. *PLOS ONE. Public Library of Science*, 2016; 11: e0153216. – DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0153216>
28. Savchenko T.V., Zastrijnaja O.M., Klimov V.V. Oxylipins and plant abiotic stress resistance. *Biochemistry (Mosc.)*, 2014; 79: 362–375. – DOI: <https://doi.org/10.1134/S0006297914040051>
29. Ranocha P., Dima O., Nagy R., Felten J., Corratgé-Faillie C., Novák O., Morreel K., Lacombe B., Martinez Y., Pfrunder S., Jin X., Renou J.-P., Thibaud J.-B., Ljung K., Fischer U., Martinoia E., Boerjan W., Goffner D. Arabidopsis WAT1 is a vacuolar auxin transport facilitator required for auxin homeostasis. *Nat. Commun.*, 2013; 4: 2625. – DOI: <https://doi.org/10.1038/ncomms3625>
30. Denancé N. et al. Arabidopsis wat1 (walls are thin1)-mediated resistance to the bacterial vascular pathogen, *Ralstonia solanacearum*, is accompanied by cross-regulation of salicylic acid and tryptophan metabolism. *The Plant Journal*, 2013; 73: 225–239. – DOI: <https://doi.org/10.1111/tbj.12027>
31. Balint-Kurti P. The plant hypersensitive response: concepts, control and consequences. *Mol Plant Pathol.*, 2019; 20: 1163–1178. – DOI: <https://doi.org/10.1111/mpp.12821>
32. Yang T., Xu Z.-P., Lv R., Zhu L.-S., Peng Q.-D., Qiu L., Tian Z.-H., Lin H.-H., Xi D.-H. N gene enhances resistance to Chilli veinal mottle virus and hypersensitivity to salt stress in tobacco. *J Plant Physiol.*, 2018; 230: 92–100. – DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.08.013>
33. Zhang Y., Tian H., Chen D., Zhang H., Sun M., Chen S., Qin Z., Ding Z., Dai S. Cysteine-rich receptor-like protein kinases: emerging regulators of plant stress responses. *Trends Plant Sci.*, 2023; 28: 776–794. – DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2023.03.028>
34. Du L., Chen Z. Identification of genes encoding receptor-like protein kinases as possible targets of pathogen- and salicylic acid-induced WRKY DNA-binding proteins in Arabidopsis. *The Plant Journal*, 2000; 24: 837–847. – DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113X.2000.00923.x>
35. Hedden P. The Current Status of Research on Gibberellin Biosynthesis. *Plant Cell Physiol.*, 2020; 61: 1832–1849. – DOI: <https://doi.org/10.1093/pcp/pcaa092>
36. Park E.-J., Kim H.-T., Choi Y.-I., Lee C., Nguyen V.P., Jeon H.-W., Cho J.-S., Funada R., Pharis R.P., Kurepin L.V., Ko J.-H. Overexpression of gibberellin 20-oxidase1 from *Pinus densiflora* results in enhanced wood formation with gelatinous fiber development in a transgenic hybrid poplar. *Tree Physiol.*, 2015; 35: 1264–1277. – DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv099>
37. Oikawa T., Koshioka M., Kojima K., Yoshida H., Kawata M. A role of OsGA20ox1, encoding an isoform of gibberellin 20-oxidase, for regulation of plant stature in rice. *Plant Mol Biol.*, 2004; 55: 687–700. – DOI: <https://doi.org/10.1007/s11103-004-1692-y>
38. Wu W., Zhu L., Wang P., Liao Y., Duan L., Lin K., Chen X., Li L., Xu J., Hu H., Xu Z.-F., Ni J. Transcriptome-Based Construction of the Gibberellin Metabolism and Signaling Pathways in *Eucalyptus grandis* × *E. urophylla*, and Functional Characterization of GA20ox and GA2ox in Regulating Plant Development and Abiotic Stress Adaptations. *Int J Mol Sci.*, 2023; 24: 7051. – DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms24087051>
39. Du Y., Fu X., Chu Y., Wu P., Liu Y., Ma L., Tian H., Zhu B.: Biosynthesis and the Roles of Plant Sterols in Development and Stress Responses. *International Journal of Molecular Sciences. Multidisciplinary Digital Publishing Institute*, 2022; 23: 2332. – DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms23042332>
40. Ramadan A.M., Azeiz A.A., Baabad S., Hassanein S., Gadalla N.O., Hassan S., Algandaby M., Bakr S., Khan T., Abouseadaa H.H., Ali H.M., Al-Ghamdi A., Osman G., Edris S., Eissa H., Bahieldin A. Control of β -sitosterol biosynthesis under light and watering in desert plant *Calotropis procera*. *Steroids*, 2019; 141: 1–8. – DOI: <https://doi.org/10.1016/j.steroids.2018.11.003>

41. Fu Q., Li S., Yu D. Identification of an Arabidopsis Nodulin-Related Protein in Heat Stress. *Molecules and Cells*, 2010; 29: 77–84. – DOI: <https://doi.org/10.1007/s10059-010-0005-3>
42. Ali Md.S., Baek K.-H. Jasmonic Acid Signaling Pathway in Response to Abiotic Stresses in Plants. *Int J Mol Sci.*, 2020; 21: 621. – DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms21020621>
43. Riemann M., Dhakarey R., Hazman M., Miro B., Kohli A., Nick P. Exploring Jasmonates in the hormonal network of drought and salinity responses. *Front. Plant Sci. Frontiers*, 2015; 6: 1077. – DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01077>
44. Glauser G., Grata E., Dubugnon L., Rudaz S., Farmer E.E., Wolfender J.-L. Spatial and temporal dynamics of jasmonate synthesis and accumulation in *Arabidopsis* in response to wounding. *Journal of Biological Chemistry*, 2008; 283: 16400–16407. – DOI: <https://doi.org/10.1074/jbc.M801760200>
45. Li P., Liu H., Li F., Liao X., Ali S., Hou M. A virus plays a role in partially suppressing plant defenses induced by the viruliferous vectors. *Scientific Reports. Nature Publishing Group*, 2018; 8: 9027. – DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27354-9>
46. Yang J., Isabel Ordiz M., Jaworski J.G., Beachy R.N. Induced accumulation of cuticular waxes enhances drought tolerance in *Arabidopsis* by changes in development of stomata. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2011; 49: 1448–1455. – DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.09.006>
47. de Silva N.D.G., Murmu J., Chabot D., Hubbard K., Ryser P., Molina I., Rowland O. Root suberin plays important roles in reducing water loss and sodium uptake in *Arabidopsis thaliana*. *Metabolites*, 2021; 11: 735. – DOI: <https://doi.org/10.3390/metabo11110735>
48. Grodet'skaya T., Fedorova O., Evlakov P. Optimized method for RNA extraction from leaves of forest tree species. *Voronezh: IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.*, 2021; 875: 012008. – DOI: <https://doi.org/10.1088/1755-1315/875/1/012008>
49. Andrews S. URL: <http://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc/> (accessed: 26.04.2023)
50. Bolger A.M., Lohse M., Usadel B. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data *Bioinformatics*, 2014; 30: 2114–2120. – DOI: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu170>
51. Afgan E. et al. The Galaxy platform for accessible, reproducible and collaborative biomedical analyses: 2016 update. *Nucleic Acids Res.*, 2016; 44: W3–W10. – DOI: <https://doi.org/10.1093/nar/gkw343>
52. Kim D., Langmead B., Salzberg S.L.: HISAT: a fast spliced aligner with low memory requirements. *Nat Methods. Nature Publishing Group*, 2015; 12: 357–360. – DOI: <https://doi.org/10.1038/nmeth.3317>
53. Liao Y., Smyth G.K., Shi W. FeatureCounts: an efficient general purpose program for assigning sequence reads to genomic features *Bioinformatics*, 2014; 30: 923–930. – DOI: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btt656>
54. Love M.I., Huber W., Anders S. Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-seq data with DESeq2. *Genome Biology*, 2014; 15: 550. – DOI: <https://doi.org/10.1186/s13059-014-0550-8>
55. Sherman B.T., Hao M., Qiu J., Jiao X., Baseler M.W., Lane H.C., Imamichi T., Chang W. DAVID: a web server for functional enrichment analysis and functional annotation of gene lists (2021 update). *Nucleic Acids Res.*, 2022; 50: W216–W221. – DOI: <https://doi.org/10.1093/nar/gkac194>
56. Walter W., Sánchez-Cabo F., Ricote M. GPlot: an R package for visually combining expression data with functional analysis. *Bioinformatics*, 2015; 31: 2912–2914. – DOI: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btv300>

Сведения об авторах

✉ *Попова Анна Александровна* – доктор с.-х. наук, и.о. зав. кафедрой Лесной генетики, биотехнологии и физиологии растений, ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова», ул. Тимирязева, 8, г. Воронеж, Российская Федерация, 394087, ORCID: <http://orcid.org/0000-00034711-5377>, e-mail: logachevaaa@rambler.ru.

Гродецкая Татьяна Александровна – канд. биол. наук, научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Воронежский государственный

лесотехнический университет им. Г.Ф. Морозова», ул. Тимирязева, 8, г. Воронеж, Российская Федерация, 394087, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5448-2792>, e-mail: tatyana.pokusina@yandex.ru

Видягина Елена Олеговна – кандидат биологических наук, н.с. группы лесной биотехнологии, Филиал ГНЦ ФГБУН Института биоорганической химии им. академиков М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова Российской академии наук (ФИБХ), Проспект науки 6, г. Пущино, Российская Федерация, 142290, ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4259-8293>, vidjagina@mail.ru.

Лебедев Вадим Георгиевич – кандидат биологических наук, с.н.с. группы лесной биотехнологии, Филиал ГНЦ ФГБУН Института биоорганической химии им. академиков М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова Российской академии наук (ФИБХ), Проспект науки 6, г. Пущино, Российская Федерация, 142290, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8891-1719>, vglebedev@mail.ru.

Information about the authors

✉ *Anna A. Popova* – Doctor of Agricultural Sciences, Acting Head of the Department of Forest Genetics, Biotechnology, and Plant Physiology, Voronezh State Forest Engineering University named after G.F. Morozov, Voronezh, Russian Federation, ORCID: <http://orcid.org/0000-00034711-5377>, e-mail: logachevaa@rambler.ru.

Titiana A. Grodetzkaya – Cand. Sci. (Biol.) Laboratory, Voronezh State Forest Engineering University named after G.F. Morozov" Voronezh, Russian Federation, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5448-2792>, e-mail: tatyana.pokusina@yandex.ru.

Elena O. Vidyagina – Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Forest biotechnology, Branch of Shemyakin-Ovchinnikov Institute of Bioorganic Chemistry, Russian Academy of Sciences, Prospect Nauki 6, Pushchino, Moscow Region, 142290 Russia, ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4259-8293>, vidjagina@mail.ru.

Vadim G. Lebedev – Ph.D. in Biology, Senior Researcher Branch of the Institute of Bioorganic Chemistry named after Acad. M. M. Shemyakin and Yu. A. Ovchinnikov Institute of Bioorganic Chemistry of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russian Federation, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8891-1719>, e-mail: vglebedev@mail.ru

✉ Для контактов | Corresponding author

Таблица 1

Статистика секвенирования и качество картирования для образцов чувствительного к засухе генотипа *Quercus robur*

Table 1

RNA-seq statistics and mapping quality for drought-sensitive genotype *Quercus robur* L samples

Название образца Sample	Условия культивирования Conditions	Общее число видов Number of reads	Средний GC-состав, % Average GC-content, %	Качество картирования, % Mapping quality, %
S9655Nr13	Контроль, 60 д	37 712 792	45	90.48
S9655Nr16	Дефицит влаги, 60 д	34 779 652	43	91.08
S9655Nr18	Дефицит влаги, 60 д	31 337 128	44	90.57
S9655Nr19	Дефицит влаги, 60 д	36 910 472	42	90.33

Таблица 2

ДЭГ с максимально измененной экспрессией и наибольшей статистической достоверностью

Table 2

DEGs with the most altered expression and the highest statistical significance

ID	Продукт Product	Log ₂ FC	padj	-log ₁₀ (padj)
XM_050398437.1	LOC126706893, мРНК СОРТ6-подобный белок эстераза/липаза APG СОРТ6-подобный белок			
	LOC126722704, некодирующая РНК Металлотioneин-подобный белок, тип 2 LOC126708890, некодирующая РНК Транс-ресвератрол-ди-О-метилтрансфераза			
X	LOC126708810, мРНК Транскрипционный фактор ERF107	-2.222 -1.929	2.59E-07 8.71E-07	6.587 6.060
	LOC126707050, мРНК LOC126720058, некодирующая РНК WAT1-связанный белок At1g70260 LOC126718368, мРНК Серин-треониновая протеинкиназа PBL9 (вероятная) N-подобный белок устойчивости к вирусу табачной мозаики (TMV) Цистеин-богатая рецептороподобная протеинкиназа 10 (vX3)			

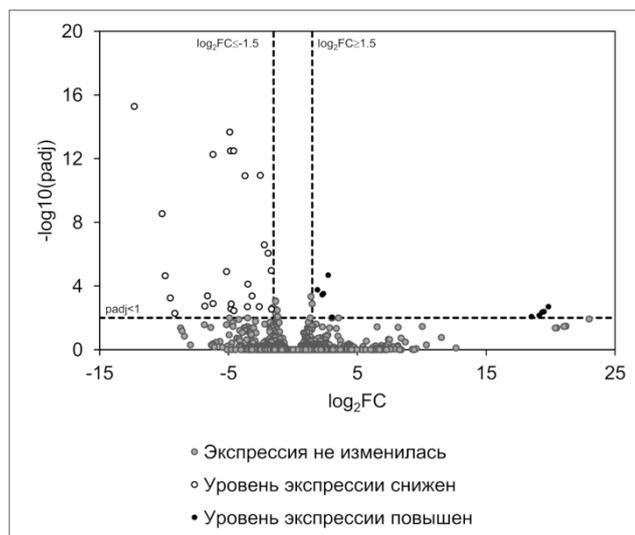


Рисунок 1. Диаграмма типа «вулкан» для визуализации результатов анализа дифференциальной экспрессии для чувствительного к засухе генотипа *Quercus robur* L. Белые и черные точки на диаграмме обозначают ДЭГ с пониженной и повышенной экспрессией, соответственно. Серые точки обозначают отсутствие дифференциальной экспрессии между образцами, подвергшимися засухе, и контрольными образцами. Отбор ДЭГ проводился при $padj < 0.01$ и $|\log_2FC| \geq 1.5$.

Источник: собственная композиция авторов

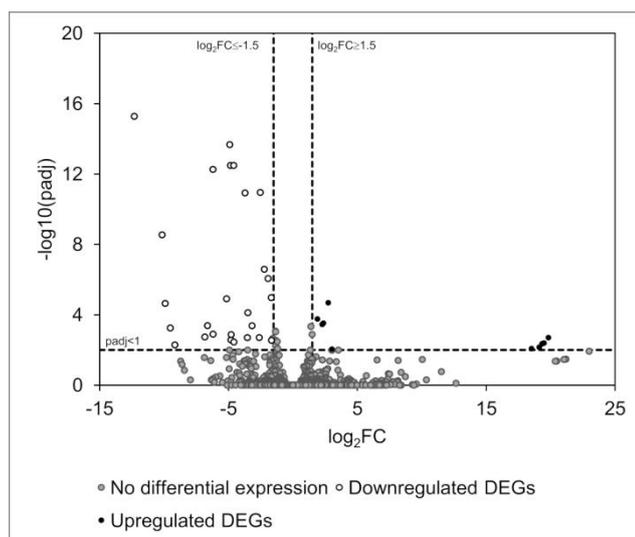


Figure 1. Volcano plot visualizing the results of differential expression analysis for the drought-sensitive genotype of *Quercus robur* L. White and black dots in the plot represent downregulated and upregulated DEGs, respectively. Gray dots indicate no differential expression between drought-stressed and control samples. DEGs were selected at $padj \leq 0.01$ and $|\log_2FC| \geq 1.5$.

Source: author's composition

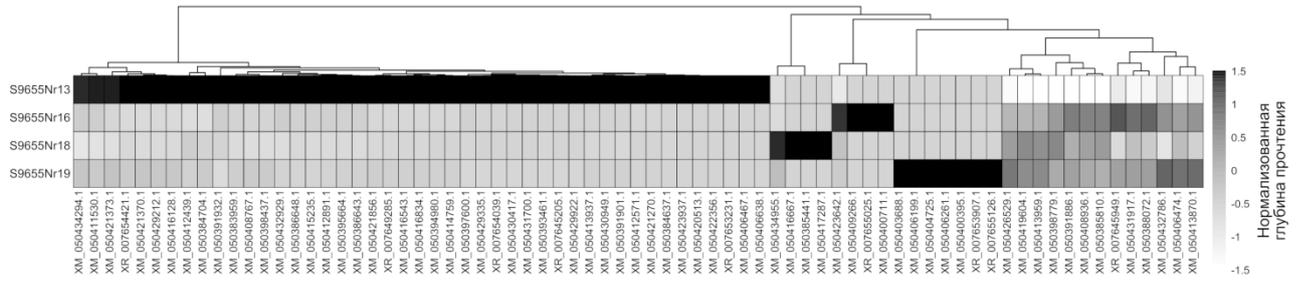


Рисунок 2. Кластеризованная тепловая карта глубин картирования ДЭГ для чувствительного к засухе генотипа *Quercus robur* L. Каждая строка тепловой карты представляет один образец, показывающий профиль экспрессии для каждого ДЭГ. Цвета на карте отображают нормализованную глубину прочтений. Кластеризация выполнялась методом k-средних.

Источник: собственная композиция авторов

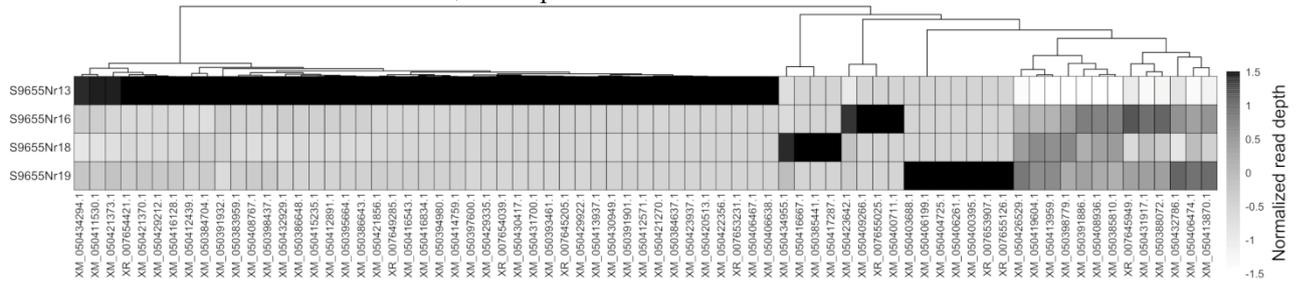


Figure 2. Clustered heatmap of DEGs mapping depths for the drought-sensitive genotype of *Quercus robur* L. Each row of the heatmap represents one sample, showing the expression profile for each DEG. Colors on the map indicate normalized read depth. Clustering was performed using the k-means method.

Source: author's composition

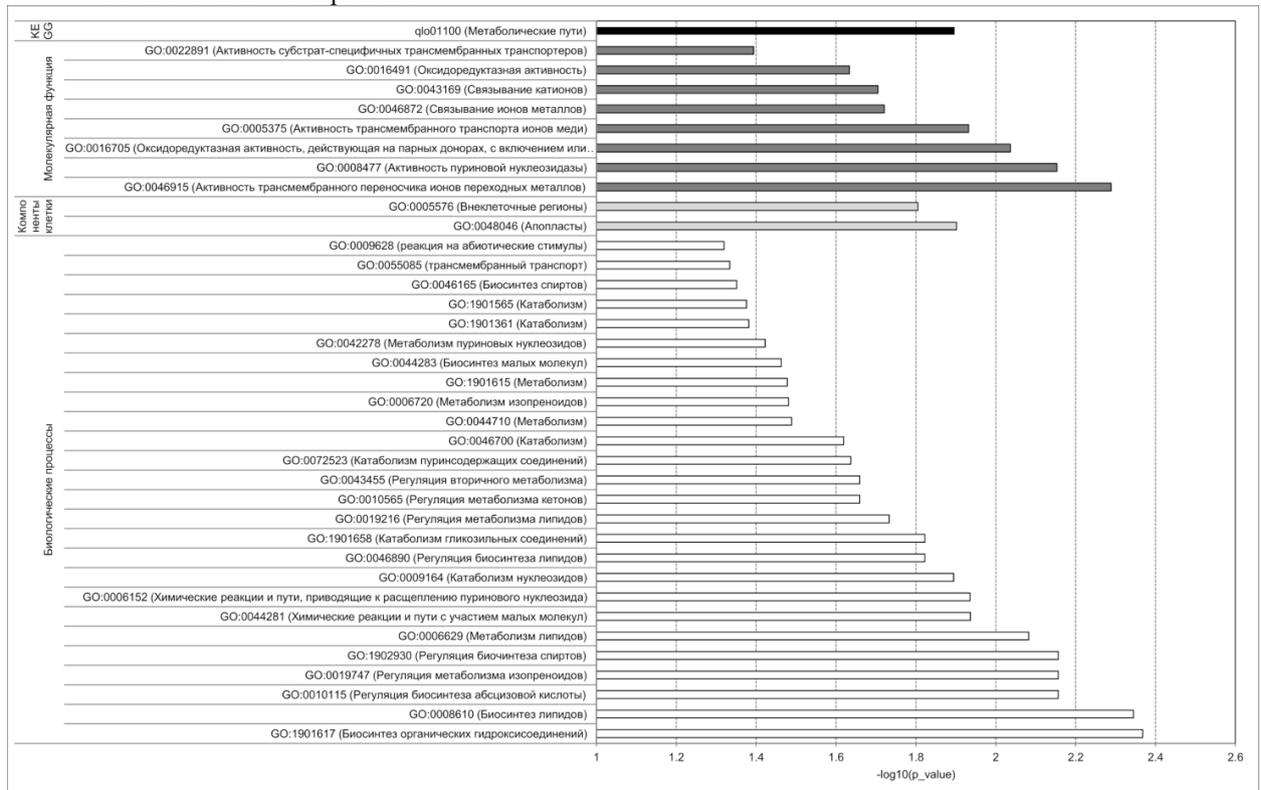


Рисунок 3. Значимые GO-термины и метаболические пути (KEGG) для ДЭГ чувствительного к засухе генотипа *Q. robur* L. Вероятность того, что конкретный путь действительно обогащен во входном наборе генов определяется p-value. Для приведенных GO-терминов p-value ≤ 0.05.

Источник: собственная композиция авторов

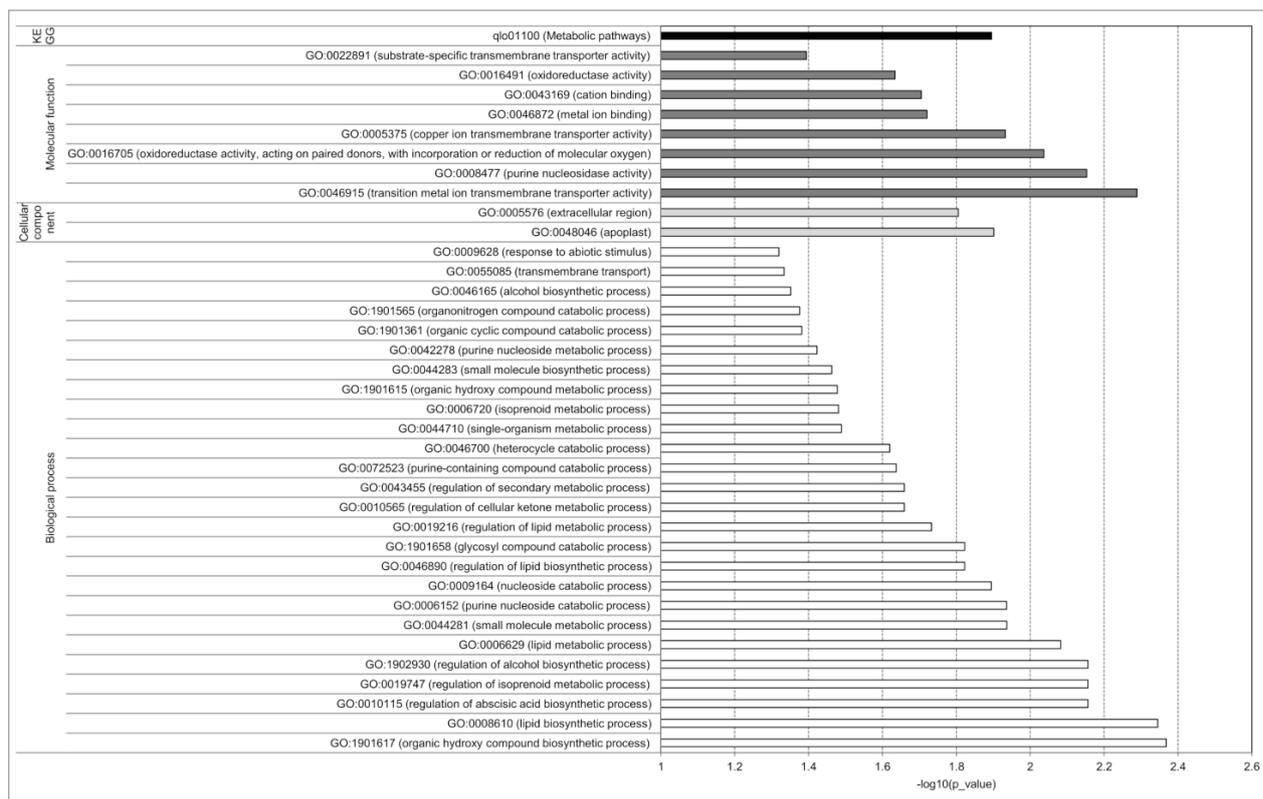


Figure 3. GO terms and metabolic pathways (KEGG) for DEGs of the drought-sensitive genotype of *Q. robur* L. The probability that a particular pathway is truly enriched in the gene set is determined by the p-value. For the given GO terms, the p-value ≤ 0.05 .

Source: author's composition