

**МАТЕМАТИЧЕСКАЯ БИОЛОГИЯ, БИОИНФОРМАТИКА/MATHEMATICAL BIOLOGY, BIOINFORMATICS**DOI: <https://doi.org/10.60797/jbg.2026.32.5>

EDN: TDGTYB

АНАЛИЗ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЙ ЭКСПРЕССИИ DREB- И АУКСИН-ЗАВИСИМЫХ ГЕНОВ У QUERCUS ROBUR L. В УСЛОВИЯХ ЗАСУХИ

Научная статья

Казьмина А.В.¹, Крылов П.А.^{2,*}¹ORCID : 0009-0006-9034-8714;²ORCID : 0000-0001-9587-5886;^{1,2}Волгоградский государственный университет, Волгоград, Российская Федерация

* Корреспондирующий автор (krylov.pavel[at]volsu.ru)

Предложена: 28.04.2026; Принята: 19.06.2026; Опубликовано: 26.06.2026

Аннотация

Факторы транскрипции семейства DREB (Dehydration-Responsive Element Binding) и ауксин-зависимые гены являются ключевыми регуляторами, координирующими адаптивные реакции растений на абиотические стрессы, включая засуху. Ввиду того, что геном *Quercus robur* L. (дуб черешчатый) секвенирован относительно недавно, комплексная характеристика данных регуляторных элементов и их транскрипционная активность в условиях водного дефицита остаются недостаточно изученными. В данном исследовании в геноме *Q. robur* были идентифицированы 72 гена семейства DREB и 36 генов ауксинового сигналинга, проанализированы их структурные особенности. В структуре транскриптомов подтверждено наличие консервативных доменов AP2/ERF и Auxin_resp, которые определяют их специфическое взаимодействие с промоторами генов-мишеней. Построение взвешенной сети ко-экспрессии с порогом отбора $r > 0,99$ выявило 57 генов. Сеть состоит из 169 функциональных связей, с четким разделением на DREB-зависимые 23 гена и ауксин-зависимые 34 гена модули. Анализ дифференциальной экспрессии показал существенное подавление транскрипции центрального регуляторного хаб-гена *LOC126710403* ($\log_2FC = -2,5$; $-\log_{10}P > 10$). Вероятно, координирующее взаимодействие между защитными и ростовыми программами. Хаб-гены семейства DREB (*LOC126705463*, *LOC126708900*, *LOC126700339*, *LOC126700341*) проявляли умеренную репрессию при засухе (\log_2FC от $-1,32$ до $-2,39$; $FC \approx 0,19-0,40$). В взвешенной сети ко-экспрессии данные гены выступают в роли конститутивных узлов регуляторной сети, поддерживая базальную готовность защитных систем к стрессу. Наибольшую сетевую связность показал хаб-ген семейства ауксин *LOC126725348* с $\log_2FC = -1,78$; $FC \approx 0,29$. Наличие 10 ребер в сети может говорить о выполнении им ключевой регуляторной функции в переключении с ростовых программ на стресс-защитные в условиях засухи. При этом ген *LOC126710403* стал глубоко репрессируемым регулятором гормонального гомеостаза в транскрипционной сети. Результаты исследования имеют как теоретическое значение для понимания молекулярных механизмов стрессоустойчивости древесных растений, так и практическое в рамках разработки биомаркеров для отбора наиболее засухоустойчивых генотипов *Q. robur*.

Ключевые слова: ауксин-зависимые гены, DREB-зависимые гены, *Quercus robur* L., засуха, транскриптомика, экспрессия генов, геномный анализ, ко-экспрессия.

ANALYSIS OF THE DIFFERENTIAL EXPRESSION OF DREB- AND AUXIN-DEPENDENT GENES IN QUERCUS ROBUR L. UNDER DROUGHT CONDITIONS

Research article

Kazmina A.V.¹, Krylov P.A.^{2,*}¹ORCID : 0009-0006-9034-8714;²ORCID : 0000-0001-9587-5886;^{1,2}Volgograd State University, Volgograd, Russian Federation

* Corresponding author (krylov.pavel[at]volsu.ru)

Suggested: 28.04.2026; Accepted: 19.06.2026; Published: 26.06.2026

Abstract

Transcription factors of the DREB (Dehydration-Responsive Element Binding) family and auxin-dependent genes are key regulators that coordinate plants' adaptive responses to abiotic stresses, including drought. As the genome of *Quercus robur* L. (English oak) has only recently been sequenced, a comprehensive characterisation of these regulatory elements and their transcriptional activity under water-deficient conditions remains understudied. In this research, 72 genes of the DREB family and 36 auxin signalling genes were identified in the *Q. robur* genome, and their structural traits were analysed. The presence of conserved AP2/ERF and Auxin_resp domains in the structure of the transcripts was confirmed; these domains determine their specific interaction with the promoters of target genes. The construction of a weighted co-expression network with a selection threshold of $r > 0.99$ identified 57 genes. The network consists of 169 functional links, with a clear division into 23 DREB-dependent genes and 34 auxin-dependent gene modules. Differential expression analysis showed significant suppression of transcription of the central regulatory hub gene *LOC126710403* ($\log_2FC = -2.5$; $-\log_{10}P > 10$). This gene likely coordinates the interaction between defence and growth programmes. Hub genes of the DREB family (*LOC126705463*, *LOC126708900*, *LOC126700339*, *LOC126700341*) exhibited moderate repression under drought conditions (\log_2FC ranging from -1.32 to $-$



2.39; $FC \approx 0.19-0.40$). In the weighted co-expression network, these genes act as constitutive nodes of the regulatory network, maintaining the baseline readiness of defence systems to respond to stress. The auxin family hub gene *LOC126725348* exhibited the highest network connectivity, with $\log_2 FC = -1.78$; $FC \approx 0.29$. The presence of 10 edges in the network may indicate that it performs a key regulatory function in the switch from growth programmes to stress-defence programmes under drought conditions. Meanwhile, the gene *LOC126710403* emerged as a deeply repressed regulator of hormonal homeostasis in the transcriptional network. The results of this research are of both theoretical significance for understanding the molecular mechanisms of stress resistance in woody plants and practical importance in the development of biomarkers for selecting the most drought-tolerant genotypes of *Q. robur*.

Keywords: auxin-dependent genes, DREB-dependent genes, *Quercus robur* L., drought, transcriptomics, gene expression, genomic analysis, co-expression.

Введение

В условиях глобального изменения климата тепловой стресс становится серьёзной проблемой для лесных экосистем, ограничивая рост, выживаемость и размножение древесных пород. Растения выработали сложные регуляторные механизмы, позволяющие своевременно реагировать на внешние стрессовые факторы, чтобы обеспечить оптимальный рост и устойчивость к стрессу. Среди них — гормональные сигнальные пути и стресс-индуцируемые транскрипционные факторы, которые образуют взаимосвязанную систему реакций. На водный дефицит в растениях запускаются сложные каскады молекулярно-генетических реакций, направленные на поддержание клеточного гомеостаза и защиту оргanelл от окислительного стресса [1], [2].

Один из механизмов адаптации к неблагоприятным факторам внешней среды реализуется за счет факторов транскрипции семейства DREB и компонентов ауксинового сигнального пути, взаимодействие которых определяет баланс между стрессовой устойчивостью и темпами вегетативного роста [3]. При засухе факторы DREB, принадлежащие к подсемейству AP2/ERF, распознают консервативные элементы DRE/CRT в промоторах генов раннего ответа, координируют экспрессию защитных белков [4]. Активность факторов транскрипции DREB, в особенности DREB2A, в значительной степени зависит от посттрансляционными механизмов. В нормальных условиях белок DREB2A быстро деградирует через убиквитин-протеасомный путь посредством фосфорилирования негативного регуляторного домена (NRD) и дальнейшего убиквитинирования E3-лигазами DRIP1/DRIP2. При развитии водного дефицита эти процессы ослабевают, в результате чего повышается стабильность DREB2A и усиливается транскрипция генов-мишеней. Для долгоживущих древесных растений в условиях постоянного стресса этот механизм особенно значим для обеспечения быстрого включения защитных программ [3]. Одновременно с этим ауксин-зависимые гены (такие как Auh/IAA и ARF) выступают посредниками в перераспределении ресурсов, часто подавляя ростовые процессы в пользу адаптации, что делает их анализ необходимым для понимания многоуровневого ответа на засуху [5].

Для выявления иерархической структуры этих взаимодействий в современной биоинформатике активно применяются методы анализа взвешенных сетей совместной экспрессии генов (WGCNA), позволяющие группировать гены в функциональные модули [6]. С помощью программных комплексов визуализации, таких как ggraph (R) и iTOL, становится возможным выделение ключевых «узлов» или хаб-генов, обладающих наибольшим количеством регуляторных связей в системе [7]. Такой системный подход позволяет перейти от анализа отдельных генов к пониманию работы целых регуляторных программ.

Дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) является основой лесообразующей пород, используемой в агролесомелиорации и защитном лесоразведении на территориях с засушливым климатом. Однако, несмотря на наличие авторматически аннотированного генома, многие гены, вовлеченные в процесс адаптации к неблагоприятным факторам идентифицированы частично и отсутствует информация об их молекулярных путях взаимодействия друг с другом [8].

В связи с вышесказанным целью данной работы стало проведение идентификации генов DREB и Auh/IAA в геноме *Q. robur* и выявление среди них центральных регуляторов засухоустойчивости методом сетевого анализа.

Методы и принципы исследования

2.1. Идентификация и характеристика DREB- и ауксин-зависимых генов у *Q. robur*

Аминокислотные последовательности белков были получены из информационных базы данных NCBI. Референсом служил геном *Q. robur* v3.1 (GCF_932294415.1) с аннотацией из базы Genome NCBI. Чтобы идентифицировать все потенциальные последовательности DREB и ауксин-зависимых генов у *Q. robur*, мы выполнили поиск HMMER v3.3.2 [9] с использованием скрытых марковских моделей (HMM) для консервативных доменов AP2 (PF00847) и Auhin_resp (PF02309) из базы Pfam [10] против последовательностей всего генома. Значение e больше $1e-5$ или длина последовательности меньше 70 аминокислот использовались в качестве критерия скрининга для фильтрации последовательностей. Для оценки консервативности функционально значимых участков белков и выявления мотивов, характерных для исследуемых семейств, дополнительно применяли анализ MEME v5.5.3 [11].

2.2. Классификация семейств генов и их хромосомная локализация

Локализация генов изученных семейств в хромосомах была получена из аннотации генома *Q. robur*. Визуализация хромосомного распределения выполнена с использованием пакетов ggplot2 [12] и patchwork в среде R v4.x. Идиограмма хромосом построена на основе размеров хромосом референсного генома v3.1 (GCF_932294415.1).

2.3. Анализ распределения мотивов в *Q. robur*

Консервативные мотивы в аминокислотных последовательностях изучаемых белков были идентифицированы с использованием MEME v5.5.3 со следующими параметрами: максимальное количество мотивов — 20, с нулевым или одним появлением на последовательность [11].

2.4. Растительный материал, экстракция РНК, получение данных секвенирования и анализ экспрессии генов

В ранее проведенном эксперименте [13] семена *Q. robur* были разделены на три группы: контрольную (начало эксперимента), полив и засуха через 2 недели после начала эксперимента. Для данной работы были взяты 3-и образца РНК растений, каждый из которых представлял собой общую пробу из 10 биологических повторностей из каждой группы, полученных в ходе пилотных исследований (SRA: SRX27185000, SRX27185001, SRX27185002; BioProject: PRJNA1202660).

Количественная оценка транскрипционной активности генов проводилась путём подсчёта числа прочтений на ген с помощью samtools bedcov с последующей нормализацией данных методом подсчета прочтений на миллион (CPM). После получения данных секвенирования транскриптома *Q. robur* в условиях засухи, были проведены скрининги дифференциально экспрессируемых генов с помощью веб-сервиса Galaxy (<https://usegalaxy.eu/>). Инструмент HISAT2 [14] использовался для картирования прочтений на референсный геном. Для подсчета количества прочтений генов использовалась программа featureCounts [15]. Анализ дифференциальной экспрессии проводился с применением статистического пакета edgeR. В связи с отсутствием биологических повторностей дисперсию невозможно было измерить, поэтому коэффициент вариации был задан вручную и равен $BCV = 0,4$. Данное значение рекомендовано руководством edgeR для аутбредных организмов и полевых образцов с высокой биологической изменчивостью [16]. Гены считались дифференциально экспрессируемыми при соблюдении пороговых значений $FDR < 0.08$ и $|\log_2FC| > 1$. Визуализация результатов выполнялась с использованием инструментов heatmap2 и ggplot2.

2.5. Построение сети ко-экспрессии

Сеть ко-экспрессии построена на основе коэффициента корреляции Пирсона между профилями экспрессии генов в условиях засухи, полива и контроля. Пороговое значение корреляции $r > 0,99$ применено для фильтрации слабых связей и выделения наиболее функционально значимых взаимодействий. Выбор данного порога отбора обусловлен малым количеством образцов в выборке, поэтому в пилотном исследовании только связи с высоким уровнем корреляции можно считать достоверными. Пары генов с корреляцией выше установленного порога соединялись ребром. Хаб-гены определены как узлы с числом связей (degree) ≥ 8 , что соответствует верхнему квартилю распределения связности в сети. Визуализация сети выполнена с использованием пакетов ggraph и igraph в среде R с применением алгоритма раскладки Fruchterman-Reingold.

2.6. Иерархическая кластеризация и филогенетическая визуализация

Иерархическая кластеризация генов выполнена методом Уорда (Ward.D2) на основе евклидова расстояния между \log_2 -трансформированными значениями экспрессии. Круговая дендрограмма ко-экспрессии построена с использованием веб-сервиса Interactive Tree Of Life (iTOL v6, itol.embl.de/) [7]. Дерево экспортировано в формате Newick и загружено в iTOL, где выполнена аннотация: цветовые полосы семейств генов, маркировка хаб-генов и визуализация межмодульных связей.

Основные результаты

3.1. Идентификация и структурная характеристика генов семейств DREB и ауксинового сигналинга

Биоинформатический анализ генома *Q. robur* с использованием скрытых марковских моделей для доменов AP2/ERF и Auxin_resp позволил выявить 72 гена семейства DREB и 36 генов ауксинового сигнального пути. Анализ их локализации показал неравномерную и высокую степень кластеризации в конкретных локусах (рис. 1). Наибольшее число генов DREB выявлено на первой ($n = 17$) и четвёртой ($n = 11$) хромосоме. Гены Aux/IAA же распределены более равномерно с незначительным увеличением числа на 8 хромосоме ($n = 7$) и на 9 хромосоме ($n = 7$).

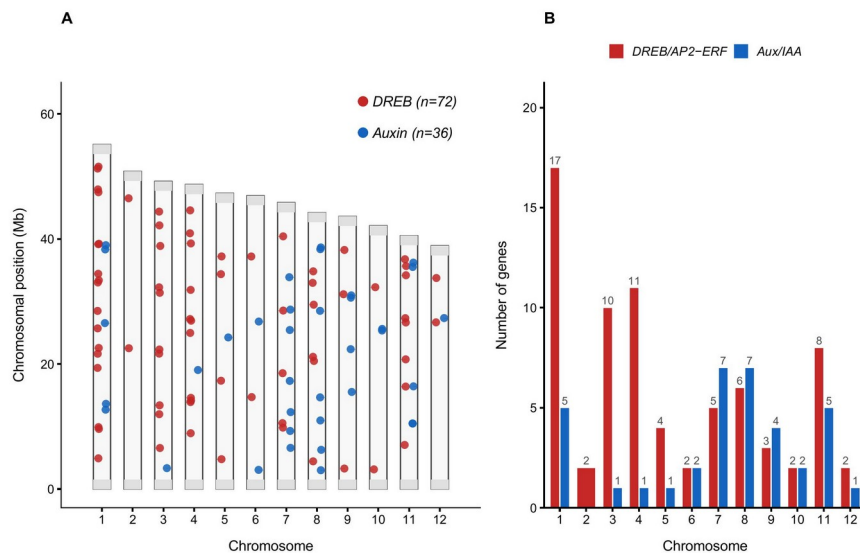


Рисунок 1 - Хромосомное распределение генов семейств DREB и ауксинового сигналинга у *Q. robur*:

А - идиограмма 12 хромосом *Q. robur* с указанием позиций идентифицированных генов; красные точки - гены транскрипционных факторов DREB/AP2-ERF (n = 72); синие точки - гены ауксинового сигналинга Aux/IAA (n = 36), длина хромосом соответствует референсному геному v3.1 (GCF_932294415.1), серые области на концах хромосом обозначают теломерные регионы; Б - количество генов каждого семейства на хромосоме, наибольшая концентрация генов DREB выявлена на Chr1 (n = 17) и Chr4 (n = 11), тогда как гены Aux/IAA распределены относительно равномерно на Chr8 (n = 7) и Chr9 (n = 7)

DOI: <https://doi.org/10.60797/jbg.2026.32.5.1>

Анализ консервативных мотивов с помощью MEME подтвердил структурную архитектуру белков и их принадлежность к семействам DREB и Aux/IAA. У DREB идентифицирован высококонсервативный ДНК-связывающий домен AP2/ERF (Motif 1, p-value = $2,19 \times 10^{-63}$) с консенсусной последовательностью PKRVAGRKKFRETRHPVYRGVRRRGNAGRWEVREVRDHNKKRIWLGTFPT. Он содержит сигнал ядерной локализации (мотив KRV-A-GR), участок контакта с ДНК (KKFRET) и определяющий WLG-мотив подсемейства DREB/CBF. Доменная архитектура хаб-белков LOC126708900, LOC126705463 и LOC126700339 содержит консервативную организацию с идентичным расположением функциональных модулей, что указывает на их общее эволюционное происхождение и функциональную эквивалентность в стрессовом ответе (рис.2).

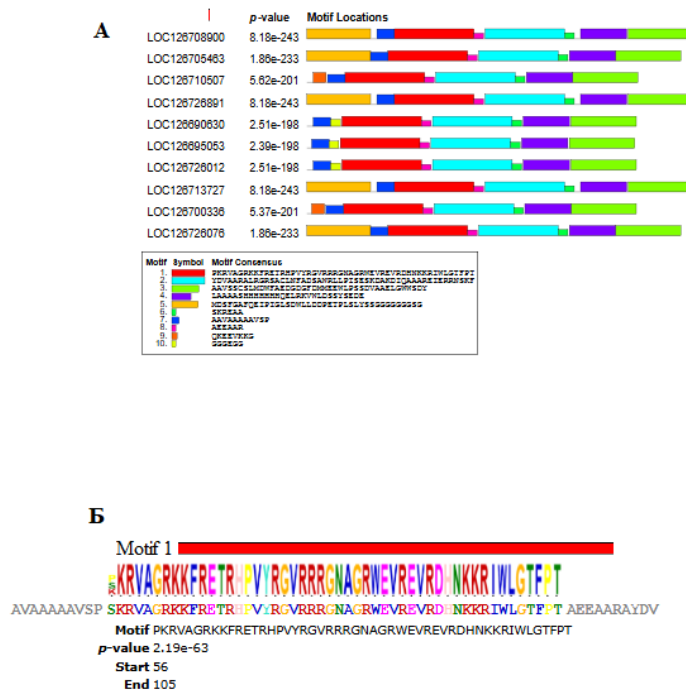
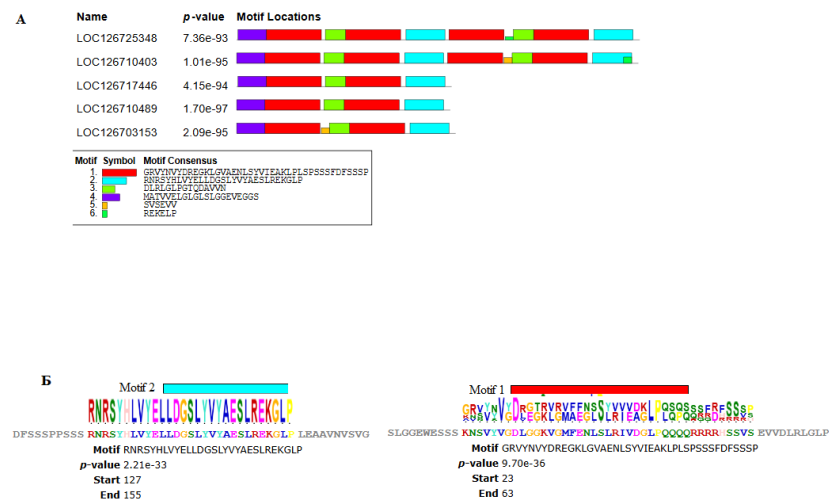


Рисунок 2 - Консервативные домены белков семейства DREB/CBF *Q. robur*:

А - архитектура доменов 10 представителей семейства; *красный* - домен AP2/ERF (Motif 1); *оранжевый* - кислый регион СМIII-1; *зелёный* - область СМIII-3 (WLG-мотив); Б - логотип домена AP2/ERF с выделением функциональных участков: NLS, сайт связывания ДНК, WLG-мотив

DOI: <https://doi.org/10.60797/jbg.2026.32.5.2>

В свою очередь, в группе белков ауксинового сигналинга локализованы два ключевых структурных модуля домена Auxin_resp. Первый модуль (Motif 1, p-value = $9,70 \times 10^{-36}$) с консенсусом GRVYNVYDREGKLGVAENLSYVIEAKLPLSPSSSDFSSP структурно соответствует PB1-подобному интерфейсу связывания с факторами ARF и содержит серин-богатый участок (потенциальные сайты фосфорилирования). Второй модуль (Motif 2, p-value = $2,21 \times 10^{-33}$) с консенсусом RNRSYHLYELLDGSLVYAESLREKGLP включает канонический мотив GDGSL интерфейса димеризации. Высокая степень консервативности доменной архитектуры у всех пяти хаб-белков Aux/IAA (*LOC126725348*, *LOC126710403*, *LOC126717446*, *LOC126710489*, *LOC126703153*) с общими значениями p-value < 10^{-93} подтверждает их способность функционировать в качестве транскрипционных репрессоров, блокирующих активность факторов ARF путем прямого физического взаимодействия (рис.3).

Рисунок 3 - Консервативные домены белков семейства Auh/IAA *Q. robur*:

А - архитектура доменов; цветовые блоки: *красный* - домен РВ1-типа (Motif 1); *фиолетовый* - сайт связывания (Motif 2); *зелёный* - субдомен I; *голубой* - варибельный регион; Б - логотипы ключевых мотивов с указанием p-value и позиций в белке

DOI: <https://doi.org/10.60797/jbg.2026.32.5.3>

3.2. Дифференциальная экспрессия генов в условиях засухи

Анализ транскриптома *Q. robur* в условиях моделируемой засухи показал значительные изменения в экспрессии идентифицированных генов (рис.4). После фильтрации по уровню экспрессии (CPM > 1 хотя бы в двух образцах для дальнейшего анализа) отобрано 42 гена DREB и 36 генов ауксинового сигналинга. При построении сети ко-экспрессии с порогом $r > 0,99$ в сеть вошли 23 гена DREB и 34 гена ауксинового сигналинга, формирующих 169 функциональных связей. При пороговых значениях $FDR < 0,08$ и $|\log_2FC| > 1$ для 23 генов наблюдалось статистически значимое изменение уровня транскрипции. Большинство генов сети относились к категории репрессированных.

Сравнение показателей дифференциальной экспрессии выявило лидирующие гены в каждой из исследуемых групп (Таблица 1). В семействе DREB самую высокую активность имеет ген *LOC126710507* во всех режимах полива. Однако, хаб-гены *LOC126700339* и *LOC126700341* входят в число наиболее активных транскриптов при поливе. В семействе Auh/IAA было отмечено изменение уровня транскрипции конкретных генов в ответ на засуху. В контрольных образцах мажорным транскриптом был *LOC126710489*, а при засухе ген *LOC126717446*, который продемонстрировал максимальные значения по уровню экспрессии среди всех членов семейства. Максимальную же экспрессию выявил ген *LOC126717446*. При этом было обнаружено, что основной регуляторный узел семейства-хаб-ген *LOC126725348* подвергается значимой репрессии ($\log_2FC = -1,78$; $FDR < 0,05$).

Таблица 1 - Ключевые гены семейств DREB и Auh/IAA: дифференциальная экспрессия (edgeR) и роль в сети WGCNA

DOI: <https://doi.org/10.60797/jbg.2026.32.5.4>

ID гена	Семейство	Сетевой статус	\log_2FC^*	FC^*	FDR^*	\log_2FC^{**}	FC^{**}	FDR^{**}	Биологическая роль
LOC126700339	DREB	Хаб (9 связей)	-1,36	0,39	0,004	0,35	1,27	0,12	Конститутивный регулятор, преадаптация
LOC126700341	DREB	Хаб (9 связей)	-1,32	0,41	0,008	0,28	1,21	0,15	Тандемный DREB-хаб Chr6
LOC126708900	DREB	Хаб (8 связей)	-2,39	0,19	0,002	-0,45	0,74	0,32	DREB2A - подобный, глубокая репрессия



ID гена	Семейство	Сетевой статус	\log_2FC^*	FC*	FDR*	\log_2FC^{**}	FC **	FDR**	Биологическая роль
LOC126705463	DREB	Хаб (7 связей)	-1,45	0,37	0,015	0,12	1,09	0,45	Связывание DRE/CRТ элементов
LOC126725348	Aux/IAA	Хаб (10 связей)	-1,78	0,29	0,042	+1,22	2,33	0,032	Центральный регулятор роста/защиты
LOC126710403	Aux/IAA	Центральный хаб	-2,5	0,18	<0,001	-0,67	0,63	0,089	Гормональный гомеостаз
LOC126710507	DREB	Мажорный лидер	-0,15	0,9	0,85	0,08	1,06	0,872	Высокая конститутивная экспрессия
LOC126717446	Aux/IAA	Лидер (засуха)	+2,55	5,86	0,048	0,92	1,89	0,21	Стресс-индуцируемый
LOC126710489	Aux/IAA	Лидер (контроль)	-0,42	0,75	0,32	0,45	1,37	0,41	Ауксиновый сигналинг
LOC126703153	Aux/IAA	Конститутивный	-0,28	0,82	0,56	0,31	1,24	0,38	Стабильная экспрессия

Примечание: * между группами засуха/контроль, ** между группами полив/контроль

Визуализация результатов в формате Volcano plot (рис. 4) позволила идентифицировать ключевые регуляторные гены. Наиболее выраженную репрессию показал ген *LOC126710403* ($\log_2FC = -2,5$; $-\log_{10}P > 10$), функционально аннотированный как регуляторный белок. Данный ген располагается в области пересечения модулей DREB и Auxin на сети ко-экспрессии.

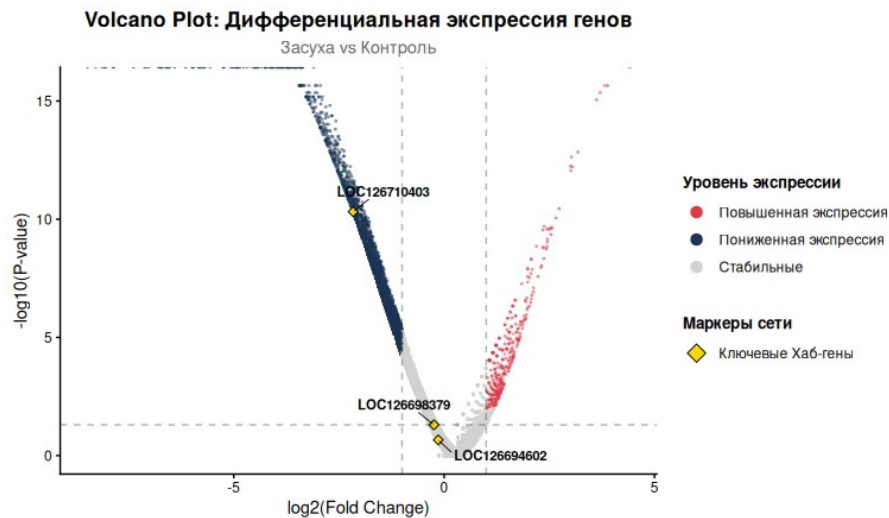


Рисунок 4 - На графике Volcano plot представлена статистическая оценка транскрипционного ответа
DOI: <https://doi.org/10.60797/jbg.2026.32.5.5>

Анализ тепловых карт экспрессии, показал видимые различия между подсемействами DREB/CBF и Aux/IAA и ARF(AP2/ERF) в условиях засухи, полива и контроля (рис. 5). В ходе анализа дифференциальной экспрессии представителей DREB-зависимых генов было выявлено 3 блока, где наглядно продемонстрированы различия в транскрипционной активности в зависимости от условий. Схожая картина наблюдалась и у представителей ауксин-зависимых генов.

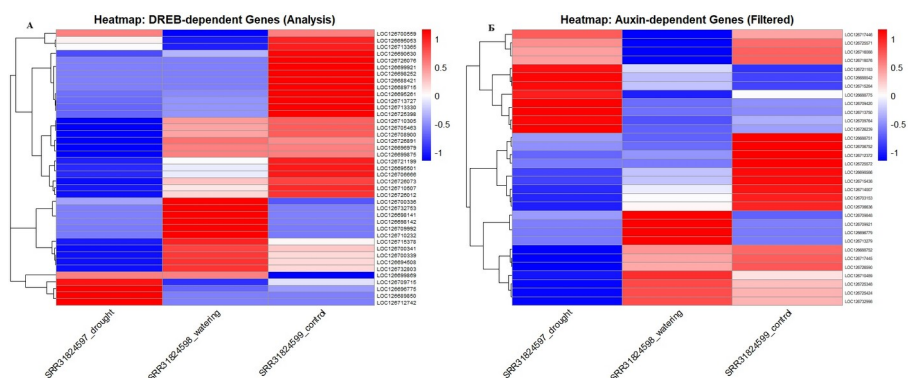


Рисунок 5 - Динамика транскрипционного отклика регуляторных генов *Q. robur* в условиях водного стресса:
А - тепловая карта экспрессии генов семейства DREB *Q. robur* при водном стрессе, На тепловой карте представлены профили экспрессии 42 генов подсемейства DREB/CBF (AP2/ERF) в условиях засухи, полива и контроля; Б - тепловая карта экспрессии генов ауксинового сигналинга *Q. robur*, профили 36 генов семейств Aux/IAA и ARF, кластеризация разделяет гены на группы специфичной индукции и репрессии при засухе, для обработки данных использована нормализация Z-score (красный - активация, синий - супрессия)
DOI: <https://doi.org/10.60797/jbg.2026.32.5.6>

3.3. Построение и анализ сети ко-экспрессии

Для выявления функциональных взаимодействий между генами DREB и ауксинового сигналинга была построена взвешенная сеть ко-экспрессии на основе коэффициента корреляции Пирсона (рис. 6). Топология которой выявляет кластерную организацию с модулями генов подсемейств DREB и Auxin, взаимосвязанными через хаб-гены. Визуализация выполнена с использованием пакета ggraph в среде R (алгоритм Фрухтермана-Рейнгольда). При строгом пороговом значении $r > 0,99$ в сеть вошли 57 генов, формирующих 169 функциональных связей.

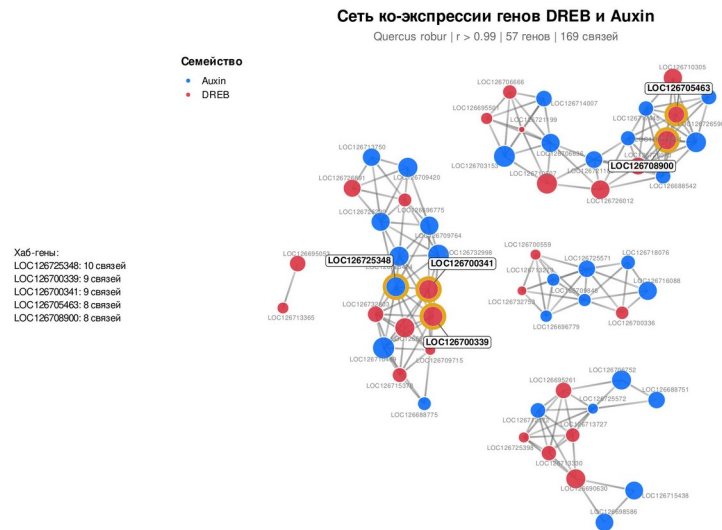


Рисунок 6 - Взвешенная сеть ко-экспрессии генов семейств DREB и ауксинового сигналинга *Q. robur* в условиях водного стресса:

красным отмечены факторы транскрипции DREB/AP2-ERF; синим — компоненты Aux/IAA и ARF

DOI: <https://doi.org/10.60797/jbg.2026.32.5.7>

При анализе взвешенных сетей ко-экспрессии генов, были выделены пять хаб-генов с максимальной связностью ($\text{degree} \geq 8$) в системе. Среди них *LOC126725348* (10 связей), *LOC126700339* (9 связей), *LOC126700341* (9 связей), *LOC126705463* (8 связей) и *LOC126708900* (8 связей). Наиболее высокий же показатель у гена *LOC126725348* (семейства Aux/IAA), при значительной репрессии в условиях засухи. Хаб-гены DREB (*LOC126700339*, *LOC126700341*, *LOC126705463*, *LOC126708900*) характеризовались умеренной репрессией ($\text{FC} = 0,19-0,40$) и выступали в качестве конститутивных узлов регуляторной сети.

3.4. Функциональная характеристика хаб-генов

Центральный регуляторный ген *LOC126725348* семейства Aux/IAA занимает ведущее положение в сети и показывает выраженную реессию при засухе. При снижении его транскрипции характерно уменьшение ингибирования ARF-факторов и переключает метаболизм с ростовой программы на защитную. Хаб-гены семейства DREB (табл. 2) аннотированы в базе данных NCBI, как транскрипционные факторы типов DREB1/CBF, ERF/AP2 и DREB2A. Также их умеренная репрессия при засухе $\log_2\text{FC}$ от $-1,32$ до $-2,39$, в сочетании с высокой связностью, может указывать на роль данных транскриптов как конститутивных активаторов защитных генов.

Такая стратегия характерна для долгоживущих древесных видов. Наиболее глубокую реессию среди них показал *LOC126708900* ($\log_2\text{FC} = -2,39$), что отражает переключение между механизмами роста и развития и адаптации к неблагоприятным факторам внешней среды, в частности засухи. Тандемная локализация генов *LOC126700339* и *LOC126700341* на 6-й хромосоме предполагает их совместную регуляцию в составе единого модуля.

Таблица 2 - Комплексная характеристика ключевых регуляторных генов (хабов) системы ответа на засуху у *Q. robur*

DOI: <https://doi.org/10.60797/jbg.2026.32.5.8>

Идентификатор гена	Семейство	Хромосома	$\log_2\text{FC}$	Связи (Network index)	Функциональная роль и значение
LOC126725348	Aux/IAA	Chr 3*	-1,78	10	Центральный хаб ауксинового сигналинга. Способствует переключению с ростовых программ на стресс-защитные, реализуя гормональный компонент компромисса «рост против защиты» [17]



Идентификатор гена	Семейство	Хромосома	log ₂ FC	Связи (Network index)	Функциональная роль и значение
LOC126700339	DREB	Chr 6*	-1,36	9	Мажорный хаб. Транскрипционный фактор подсемейства DREB/AP2-ERF, активирующий гены раннего ответа на обезвоживание. Соответствует роли конститутивного регулятора, поддерживающего его преадаптацию и долговременную пластичность стрессового ответа у древесных видов [1], [4]
LOC126700341	DREB	Chr 6*	-1,32	9	Тандемный DREB-хаб на Chr6, функционально близкий к LOC126700339. Ко-регулирует защитные каскады в составе одного модуля; совместная активность тандемных DREB-копий связывается с усилением устойчивости к обезвоживанию и формированием эффекта преадаптации у многолетних видов [1], [4].
LOC126708900	DREB	Chr 1	-2,39	8	Транскрипционный фактор типа DREB2A, ключевой регулятор обезвоживания и теплового стресса. Наиболее глубокая репрессия среди



Идентификатор гена	Семейство	Хромосома	log ₂ FC	Связи (Network index)	Функциональная роль и значение
					DREB-хабов отражает переключение ресурсов с активного роста на выживание и соответствует роли DREB2-факторов в каскадах длительной засухи [18].
LOC126710403	Auxin	Chr 8*	-2,15	8	Ауксин-зависимый регулятор гормонального гомеостаза, участвующий перераспределении ресурсов. Его подавление при дефиците влаги согласуется со стратегией торможения вегетативного роста в пользу усиления защитных реакций [17], [19]
LOC126705463	DREB	Chr 4	-1,45	7	DREB-фактор обезвоживания, связывающий DRE/CRT-элементы промоторов стресс-индуцируемых генов. Обеспечивает транскрипционную связь между ранними и поздними этапами ответа на засуху. Способствует работе мажорных DREB-хабов в модуле [1].
LOC126698379	DREB	Chr 4*	-1,02	7	Регулятор с высокой модульной связностью. Вероятный «мастер-регулятор» вторичного метаболизма [4]
LOC126694602	DREB	Chr 8*	-0,54	7	Стабильно

Идентификатор гена	Семейство	Хромосома	log ₂ FC	Связи (Network index)	Функциональная роль и значение
					экспрессирующийся хаб. Поддерживает базальную стрессоустойчивость тканей участвует в формировании стрессовой памяти и преадаптации тканей, что характерно для долгоживущих древесных растений [1], [20]

Примечание: редполагаемая хромосомная локализация согласно аннотации генома v.3.1. log₂FC — логарифм кратности изменения экспрессии (Drought/Control)

В ходе анализа иерархической кластеризации генов методом Уорда также подтвердилось функциональное разделение двух модулей. На дендрограмме представлено (рис. 7) два основных кластера, соответствующих семействам DREB и Aux/IAA, с хаб-генами, занимающими центральные позиции в точках ветвления.

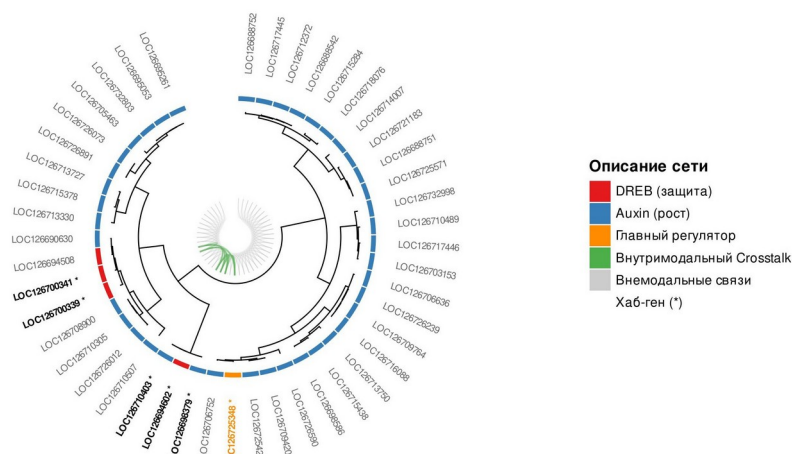


Рисунок 7 - Круговая дендрограмма ко-экспрессии генов семейств DREB и ауксинового сигналинга у *Q. robur* в условиях засухи

DOI: <https://doi.org/10.60797/jbg.2026.32.5.9>

Обсуждение

Адаптация *Q. robur* к засухе является многоуровневым процессом, в котором центральное место занимает координация транскрипционных сетей для выживаемости вида. Геном *Q. robur* содержит 72 семейства DREB и 36 гена ауксинового сигналинга, что согласуется с данными о значительном расширении этих семейств у многолетних древесных растений за счёт дубликаций генома [21]. Неравномерное распределение генов по хромосомам согласуется с гипотезой о ведущей роли тандемных дубликаций в эволюции адаптивной пластичности лесных пород [22].

Анализ консервативных мотивов с помощью MEME подтвердил высокую консервативность доменов AP2/ERF и Auxin_resp. Статистическая значимость обоих мотивов крайне высока (E-value = $5,4 \times 10^{-386}$ для AP2/ERF и $8,6 \times 10^{-212}$ для Auxin_resp), что позволяет судить о правильной идентификации генов в транскриптоме и способности данных факторов точно распознавать регуляторные последовательности ДНК.



Взвешенная сеть ко-экспрессии составила 57 ключевых генов, образующие между собой 169 функциональных связей с чётким разделением на DREB-зависимый и ауксин-зависимый модули. Подробный анализ дифференциальной экспрессии ($FDR < 0,08$) показал значительную репрессию генов ауксинового сигналинга, при повышении экспрессии у DREB-зависимых генов. Рассмотрение межмолекулярных связей между хаб-генами DREB и Auh/IAA в сети ко-экспрессии подтверждает механизм скоординированной регуляции стрессовых и ростовых программ, описанный ранее в литературных источниках для долгоживущих древесных видов. Данный механизм обеспечивает оптимизацию энергетического баланса при водном дефиците [23].

Центральное место в сети ко-экспрессии занимает хаб-ген LOC126725348 семейства Auh/IAA, расположенный на хромосоме 3. Он обладает максимальной связностью (10 рёбер) и сильно репрессирован при засухе ($\log_2FC = -1,78$; $FC = 0,29$). Снижение его транскрипции нарушает ауксиновый гомеостаз, тормозит вегетативный рост и перераспределяет ресурсы в пользу защитных механизмов [24], [25]. Высокая степень связанности данной системы напрямую устанавливает устойчивость всей системы [26]. Гены DREB, локализованные на 6-й хромосоме (LOC126700339 и LOC126700341), сохраняют статус хабов даже при умеренной репрессии. Умеренная репрессия DREB-хабов на фоне их высокой базальной экспрессии при поливе согласуется с экономией ресурсов в условиях стресса, так как транскрипционный аппарат поддерживает уже накопленный пул регуляторов. Кроме того, в ранее проведенных нами исследованиях по изучению транскрипционной активности DREB2A у *Q. robur* с помощью ОТ-ПЦР-РВ было установлено, что данный ген интенсивно экспрессируется в начале засухи, а к поздним срокам эксперимента наблюдается снижение его активности [27]. Высокая конститутивная активность данных генов обеспечивает формирование состояния преадаптации, благодаря которому транскрипционный аппарат *Q. robur* готовность к длительным неблагоприятным условиям среды, за счет базальной экспрессии защитных генов [17].

Настоящее исследование имеет ограничение вследствие отсутствия биологических повторностей, что не позволяет оценить внутригрупповую дисперсию и уменьшает статистическую точность анализа дифференциальной экспрессии. Полученные значения \log_2FC и точная структура сети ко-экспрессии требуют валидации методом ПЦР в реальном времени на независимой выборке растений.

Заключение

В ходе полногеномного анализа транскриптома *Q. robur* были идентифицированы 72 гена семейства DREB и 36 генов семейства Auh/IAA, подтвержденные наличием в них высококонсервативных структурных доменов AP2/ERF и Auhin_resp. Структурный и транскриптомный анализ показал, что расширение этих семейств обусловлено тандемными дупликациями и чёткой кластеризацией генов на 1-й, 4-й, 8-й и 9-й хромосомах. В качестве центрального элемента регуляторной сети идентифицирован хаб-ген LOC126725348 (Auh/IAA), локализованный на хромосоме 3. Его репрессия ($\log_2FC = -1,78$) инициирует замедление вегетативного роста, перераспределяя энергетический ресурс в пользу защитных механизмов. Координированное взаимодействие этого узла с хаб-генами DREB на 6-й хромосоме (LOC126700339, LOC126700341) обеспечивает состояние преадаптации. Характерное для многолетних растений с целью снижения энергетических затрат. Построение сети ко-экспрессии с использованием попарных коэффициентов корреляции Пирсона позволило выявить ключевые хаб-гены, среди которых LOC126725348, LOC126710403, LOC126700339, LOC126700341, LOC126705463 и LOC126708900. Наиболее перспективными кандидатами на роль молекулярных маркеров для селекции засухоустойчивых генотипов *Q. robur* могут служить гены LOC126700339, LOC126700341 и стресс-индуцируемый ген LOC126717446.

Благодарности

Авторы выражают благодарность лаборанту-исследователю Лаборатории геномных и постгеномных технологий Федерального научно-исследовательского центра агроэкологии Российской академии наук Олейникову Александру Александровичу за помощь в анализе первичных данных секвенирования транскриптома.

Конфликт интересов

Не указан.

Рецензия

Все статьи проходят рецензирование. Но рецензент или автор статьи предпочли не публиковать рецензию к этой статье в открытом доступе. Рецензия может быть предоставлена компетентным органам по запросу.

Acknowledgement

The authors express their gratitude to Oleinikov Alexander Alexandrovich, a research laboratory assistant at the Laboratory of Genomic and Post-Genomic Technologies, Federal Research Centre for Agroecology, Russian Academy of Sciences, for his assistance in analysing the raw transcriptome sequencing data.

Conflict of Interest

None declared.

Review

All articles are peer-reviewed. But the reviewer or the author of the article chose not to publish a review of this article in the public domain. The review can be provided to the competent authorities upon request.

Список литературы / References

1. Ding Y. Molecular Regulation of Plant Responses to Environmental Temperatures / Y. Ding, Y. Shi, S. Yang // *Molecular Plant*. — 2020. — № 13 (4). — P. 544–564. — DOI: 10.1016/j.molp.2020.02.004
2. Javed T WRKY transcription factors in plant defense / T Javed, S-J Gao // *Trends in Genetics*. — 2023. — № 39 (10). — P. 787–801. — DOI: 10.1016/j.tig.2023.07.001
3. Xie Z. AP2/ERF Transcription Factor Regulatory Networks in Hormone and Abiotic Stress Responses in Arabidopsis / Z. Xie, T.M. Nolan, H. Jiang et al. // *Frontiers in Plant Science*. — 2019. — № 10. — P. 228. — DOI: 10.3389/fpls.2019.00228



4. Li Q. Genome-Wide Identification of *APETALA2/ETHYLENE RESPONSIVE FACTOR* Transcription Factors in *Cucurbita moschata* and Their Involvement in Ethylene Response / Q. Li, L. Zhang, P. Chen et al. // *Frontiers in Plant Science*. — 2022. — № 13. — P. 847754. — DOI: 10.3389/fpls.2022.847754
5. Wang M. Genome-wide characterization of the Aux/IAA gene family in orchardgrass (*Dactylis glomerata* L.) and the identification of genes involved in drought stress response / M. Wang, G. Feng, Z. Yang et al. // *International Journal of Molecular Sciences*. — 2023. — № 24 (22). — P. 16184. — DOI: 10.3390/ijms242216184
6. Langfelder P. WGCNA: an R package for weighted correlation network analysis / P. Langfelder, S. Horvath // *BMC Bioinformatics*. — 2008. — № 9. — P. 559. — DOI: 10.1186/1471-2105-9-559
7. Letunic I. Interactive Tree Of Life (iTOL) v5: an online tool for phylogenetic tree display and annotation / I. Letunic, P. Bork // *Nucleic Acids Research*. — 2021. — № 49 (W1). — P. W293–W296. — DOI: 10.1093/nar/gkab301
8. Беляев А.И. Анализ наличия геномов древесно-кустарниковых растений, используемых в агролесомелиорации южных регионов России / А.И. Беляев, П.А. Крылов, А.М. Пугачева и др. // *Известия Нижневолжского агроуниверситетского комплекса: Наука и высшее профессиональное образование*. — 2023. — № 2 (70). — С. 30–42. — DOI: 10.32786/2071-9485-2023-02-03
9. Potter S.C. HMMER web server: 2018 update / S.C. Potter, A. Luciani, S.R. Eddy et al. // *Nucleic Acids Research*. — 2018. — № 46 (W1). — P. W200–W204. — DOI: 10.1093/nar/gky448
10. El-Gebali S. The Pfam protein families database in 2019 / S. El-Gebali, J. Mistry, B. Bateman et al. // *Nucleic Acids Research*. — 2019. — № 47 (D1). — P. D427–D432. — DOI: 10.1093/nar/gky995
11. Bailey T.L. MEME Suite: tools for motif discovery and searching / T.L. Bailey, M. Boden, F.A. Buske et al. // *Nucleic Acids Research*. — 2015. — № 43 (W1). — P. W39–W48. — DOI: 10.1093/nar/gkv416
12. Wickham H. ggplot2: Elegant graphics for data analysis / H. Wickham. — New York: Springer-Verlag, 2016. — 259 p. doi: 10.1007/978-3-319-24277-4
13. Зыбинская П.А. Спектральная оценка жизненного состояния *Quercus robur* L. в моделируемых условиях засухи / П.А. Зыбинская, А.В. Третьякова, П.А. Крылов // *Научная визуализация*. — 2025. — № 17 (1). — С. 36–44. — DOI: 10.26583/sv.17.1.04
14. Kim D. HISAT: a fast spliced aligner with low memory requirements / D. Kim, B. Langmead, S.L. Salzberg // *Nature Methods*. — 2015. — № 12 (4). — P. 357–360. — DOI: 10.1038/nmeth.3317
15. Liao Y. featureCounts: an efficient general purpose program for assigning sequence reads to genomic features / Y. Liao, G.K. Smyth, W. Shi // *Bioinformatics*. — 2014. — № 30 (7). — P. 923–930. — DOI: 10.1093/bioinformatics/btt656
16. Robinson M.D. edgeR: a Bioconductor package for differential expression analysis of digital gene expression data / M.D. Robinson, D.J. McCarthy, G.K. Smyth // *Bioinformatics*. — 2010. — № 26 (1). — P. 139–140. — DOI: 10.1093/bioinformatics/btp616
17. Huot B. Growth–defense tradeoffs in plants: a balancing act to optimize fitness / B. Huot, J. Yao, B.L. Montgomery et al. // *Molecular Plant*. — 2014. — № 7 (8). — P. 1267–1287. — DOI: 10.1093/mp/ssu049
18. Буртовой А.С. Филогенетический анализ и поиск гомологии между транскрипционными факторами семейства DREB2 у растений / А.С. Буртовой, П.А. Зыбинская, А.В. Третьякова и др. // *Научно-агрономический журнал*. — 2025. — № 2 (129). — С. 35–41. — DOI: 10.34736/FNC.2025.129.2.004.35-41
19. Verma V. Plant hormone-mediated regulation of stress responses / V. Verma, P. Ravindran, P.P. Kumar // *BMC Plant Biology*. — 2016. — № 16. — P. 86. — DOI: 10.1186/s12870-016-0771-y
20. Lubyanova A.R. Differential expression of stress-responsive genes and stress memory formation in tomato / A.R. Lubyanova, S.V. Osipova, Y.V. Ivanov et al. // *Plant Physiology and Biochemistry*. — 2021. — № 166. — P. 563–578. — DOI: 10.1016/j.plaphy.2021.06.031
21. Plomion C. Oak genome reveals facets of long lifespan / C. Plomion, J.-M. Aury, J. Amsalem et al. // *Nature Plants*. — 2018. — № 4 (7). — P. 440–452. — DOI: 10.1038/s41477-018-0172-3
22. Ye P. Genome-wide identification and characterization of the *AP2/ERF* gene family in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) / P. Ye, X. Che, Y. Liu et al. // *Peer J*. — 2024. — № 12. — P. e17388. — DOI: 10.7717/peerj.17388
23. Le Provost G. Gene expression and genetic divergence in oak species highlight adaptive genes to soil water constraints / G. Le Provost, B. Brachi, I. Lesur et al. // *Plant Physiology*. — 2022. — № 190 (4). — P. 2466–2483. — DOI: 10.1093/plphys/kiac423
24. Zhu J.K. Abiotic Stress Signaling and Responses in Plants / J.K. Zhu // *Cell*. — 2016. — № 167 (2). — P. 313–324. — DOI: 10.1016/j.cell.2016.08.029
25. Yao T. Transcriptional Regulation of Drought Response in Arabidopsis and Woody Plants / T. Yao, J. Zhang, M. Xie et al. // *Frontiers in Plant Science*. — 2021. — № 11. — P. 572137. — DOI: 10.3389/fpls.2020.572137
26. Zhao W. Integrated transcriptomic and WGCNA identify drought-responsive TFs in *Larix olgensis*. / W. Zhao, H. Dong, C. Cui et al. // *BMC plant biology*. — 2025. — № 25 (1). — P. 1553. — DOI: 10.1186/s12870-025-07604-5
27. Крылов П.А. Влияние засухи на транскрипционную активность *DREB2A*, *AAO*, *rbцLi* физиолого-биохимические характеристики дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) / П.А. Крылов, П.А. Зыбинская, А.В. Третьякова и др. // *Живые и биокосные системы*. — 2026. — № 55. — DOI: 10.18522/2308-9709-2026-55-4

Список литературы на английском языке / References in English

1. Ding Y. Molecular Regulation of Plant Responses to Environmental Temperatures / Y. Ding, Y. Shi, S. Yang // *Molecular Plant*. — 2020. — № 13 (4). — P. 544–564. — DOI: 10.1016/j.molp.2020.02.004
2. Javed T WRKY transcription factors in plant defense / T Javed, S-J Gao // *Trends in Genetics*. — 2023. — № 39 (10). — P. 787–801. — DOI: 10.1016/j.tig.2023.07.001



3. Xie Z. AP2/ERF Transcription Factor Regulatory Networks in Hormone and Abiotic Stress Responses in Arabidopsis / Z. Xie, T.M. Nolan, H. Jiang et al. // *Frontiers in Plant Science*. — 2019. — № 10. — P. 228. — DOI: 10.3389/fpls.2019.00228
4. Li Q. Genome-Wide Identification of APETALA2/ETHYLENE RESPONSIVE FACTOR Transcription Factors in *Cucurbita moschata* and Their Involvement in Ethylene Response / Q. Li, L. Zhang, P. Chen et al. // *Frontiers in Plant Science*. — 2022. — № 13. — P. 847754. — DOI: 10.3389/fpls.2022.847754
5. Wang M. Genome-wide characterization of the Aux/IAA gene family in orchardgrass (*Dactylis glomerata* L.) and the identification of genes involved in drought stress response / M. Wang, G. Feng, Z. Yang et al. // *International Journal of Molecular Sciences*. — 2023. — № 24 (22). — P. 16184. — DOI: 10.3390/ijms242216184
6. Langfelder P. WGCNA: an R package for weighted correlation network analysis / P. Langfelder, S. Horvath // *BMC Bioinformatics*. — 2008. — № 9. — P. 559. — DOI: 10.1186/1471-2105-9-559
7. Letunic I. Interactive Tree Of Life (iTOL) v5: an online tool for phylogenetic tree display and annotation / I. Letunic, P. Bork // *Nucleic Acids Research*. — 2021. — № 49 (W1). — P. W293–W296. — DOI: 10.1093/nar/gkab301
8. Belyaev A.I. Analiz nalichiya genomov drevesno-kustarnikovyx rastenij, ispol'zuemyx v agrolesomelioracii yuzhnyx regionov Rossii [Analysis Of The Presence Of The Genomes Of Wood And Shrubs Plants Used In Agro-Forest-Melioration In The Southern Regions Of Russia] / A.I. Belyaev, P.A. Kry'lov, A.M. Pugacheva et al. // *Proc. of the Lower Volga Agro-University Comp: Science and Higher Professional Education*. — 2023. — № 2 (70). — P. 30–42. — DOI: 10.32786/2071-9485-2023-02-03 [in Russian]
9. Potter S.C. HMMER web server: 2018 update / S.C. Potter, A. Luciani, S.R. Eddy et al. // *Nucleic Acids Research*. — 2018. — № 46 (W1). — P. W200–W204. — DOI: 10.1093/nar/gky448
10. El-Gebali S. The Pfam protein families database in 2019 / S. El-Gebali, J. Mistry, B. Bateman et al. // *Nucleic Acids Research*. — 2019. — № 47 (D1). — P. D427–D432. — DOI: 10.1093/nar/gky995
11. Bailey T.L. MEME Suite: tools for motif discovery and searching / T.L. Bailey, M. Boden, F.A. Buske et al. // *Nucleic Acids Research*. — 2015. — № 43 (W1). — P. W39–W48. — DOI: 10.1093/nar/gkv416
12. Wickham H. ggplot2: Elegant graphics for data analysis / H. Wickham. — New York: Springer-Verlag, 2016. — 259 p. doi: 10.1007/978-3-319-24277-4
13. Zy'binskaya P.A. Spektral'naya ocenka zhiznennogo sostoyaniya *Quercus robur* L. v modeliruemyx usloviyax zasuxi [Spectral Evaluation of the Vital State of *Quercus Robur* L. Under Simulated Drought Conditions] / P.A. Zy'binskaya, A.V. Tret'yakova, P.A. Kry'lov // *Scientific Visualization*. — 2025. — № 17 (1). — P. 36–44. — DOI: 10.26583/sv.17.1.04 [in Russian]
14. Kim D. HISAT: a fast spliced aligner with low memory requirements / D. Kim, B. Langmead, S.L. Salzberg // *Nature Methods*. — 2015. — № 12 (4). — P. 357–360. — DOI: 10.1038/nmeth.3317
15. Liao Y. featureCounts: an efficient general purpose program for assigning sequence reads to genomic features / Y. Liao, G.K. Smyth, W. Shi // *Bioinformatics*. — 2014. — № 30 (7). — P. 923–930. — DOI: 10.1093/bioinformatics/btt656
16. Robinson M.D. edgeR: a Bioconductor package for differential expression analysis of digital gene expression data / M.D. Robinson, D.J. McCarthy, G.K. Smyth // *Bioinformatics*. — 2010. — № 26 (1). — P. 139–140. — DOI: 10.1093/bioinformatics/btp616
17. Huot B. Growth–defense tradeoffs in plants: a balancing act to optimize fitness / B. Huot, J. Yao, B.L. Montgomery et al. // *Molecular Plant*. — 2014. — № 7 (8). — P. 1267–1287. — DOI: 10.1093/mp/ssu049
18. Burtovoj A.S. Filogeneticheskij analiz i poisk gomologii mezhdru transkripcionnyimi faktorami semejstva DREB2 u rastenij [Phylogenetic analysis and homology search among transcription factors of the DREB2 family in plants] / A.S. Burtovoj, P.A. Zy'binskaya, A.V. Tret'yakova et al. // *Scientific Agronomy Journal*. — 2025. — № 2 (129). — P. 35–41. — DOI: 10.34736/FNC.2025.129.2.004.35-41 [in Russian]
19. Verma V. Plant hormone-mediated regulation of stress responses / V. Verma, P. Ravindran, P.P. Kumar // *BMC Plant Biology*. — 2016. — № 16. — P. 86. — DOI: 10.1186/s12870-016-0771-y
20. Lubyanova A.R. Differential expression of stress-responsive genes and stress memory formation in tomato / A.R. Lubyanova, S.V. Osipova, Y.V. Ivanov et al. // *Plant Physiology and Biochemistry*. — 2021. — № 166. — P. 563–578. — DOI: 10.1016/j.plaphy.2021.06.031
21. Plomion C. Oak genome reveals facets of long lifespan / C. Plomion, J.-M. Aury, J. Amselem et al. // *Nature Plants*. — 2018. — № 4 (7). — P. 440–452. — DOI: 10.1038/s41477-018-0172-3
22. Ye P. Genome-wide identification and characterization of the AP2/ERF gene family in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) / P. Ye, X. Che, Y. Liu et al. // *Peer J*. — 2024. — № 12. — P. e17388. — DOI: 10.7717/peerj.17388
23. Le Provost G. Gene expression and genetic divergence in oak species highlight adaptive genes to soil water constraints / G. Le Provost, B. Brachi, I. Lesur et al. // *Plant Physiology*. — 2022. — № 190 (4). — P. 2466–2483. — DOI: 10.1093/plphys/kiac423
24. Zhu J.K. Abiotic Stress Signaling and Responses in Plants / J.K. Zhu // *Cell*. — 2016. — № 167 (2). — P. 313–324. — DOI: 10.1016/j.cell.2016.08.029
25. Yao T. Transcriptional Regulation of Drought Response in Arabidopsis and Woody Plants / T. Yao, J. Zhang, M. Xie et al. // *Frontiers in Plant Science*. — 2021. — № 11. — P. 572137. — DOI: 10.3389/fpls.2020.572137
26. Zhao W. Integrated transcriptomic and WGCNA identify drought-responsive TFs in *Larix olgensis*. / W. Zhao, H. Dong, C. Cui et al. // *BMC plant biology*. — 2025. — № 25 (1). — P. 1553. — DOI: 10.1186/s12870-025-07604-5
27. Kry'lov P.A. Vliyaniye zasuxi na transkripcionnyuyu aktivnost' DREB2A, AAO, RBCLi fiziologo-bioximicheskie xarakteristiki duba chereschatogo (*QUERCUS ROBURL.*) [Effects of drought stress on the transcriptional activity of DREB2A, AAO, RBCL and physiological characteristics of the pedunculate oak (*Quercus robur* L.)] / P.A. Kry'lov, P.A. Zy'binskaya, A.V. Tret'yakova et al. // *Live and bio-abiotic systems*. — 2026. — № 55. — DOI: 10.18522/2308-9709-2026-55-4 [in Russian]