



综述 Reviews

植物脱水素的生物学功能与调控机制研究进展

王西子², 信欣², 张方亦琢², 余沁源², 陈熙², 庞秋颖^{1,*}, 张爱琴^{1,*}

¹东北盐碱植被恢复与重建教育部重点实验室, 东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨150040

²东北林业大学奥林学院, 哈尔滨150040

*共同通信作者: 庞秋颖(qiuying@nefu.edu.cn)、张爱琴(aiqinaegean@nefu.edu.cn)

摘要: 植物脱水素(dehydrins)是一种广泛存在于生物体中的亲水性蛋白, 类型复杂且组织表达模式和亚细胞定位多样。近年来, 随着脱水素生物学功能研究的不断深入, 发现其参与植物激素响应、极端环境应答和免疫防御反应等多个途径, 在维持植物细胞正常生理状态和功能中发挥重要作用。本文简要介绍了脱水素的蛋白质结构, 对脱水素在不同生物学途径中的功能和作用机制及其表达调控的研究进行了系统综述, 为深入了解脱水素基因家族在植物生长发育和与环境互作中的生物学功能提供参考。

关键词: 脱水素; 激素响应; 逆境应答; 表达调控

Advances in biological function and regulation mechanism of plant dehydrins

WANG Xizi², XIN Xin², ZHANG Fangyizhuo², YU Qinyuan², CHEN Xi², PANG Qiuying^{1,*}, ZHANG Aiqin^{1,*}

¹Key Laboratory of Saline-alkali Vegetation Ecology Restoration, Ministry of Education, College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

²College of Aulin, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

*Co-corresponding authors: Pang QY (qiuying@nefu.edu.cn), Zhang AQ (aiqinaegean@nefu.edu.cn)

Abstract: Dehydrins are a complex class of highly hydrophilic proteins that are among the most commonly observed proteins, possessing different tissue expression patterns and subcellular localization. Being intensively studied in the biological functions for the past few years, dehydrins have been found to modulate these responses of plants to hormone, extreme environment and immune defense. In addition, dehydrins have crucial roles in maintaining normal physiological state and function of plant cells. In this review, we discuss the structure characterization of dehydrins, and systematically summarizes recent advances in our understanding of the functions and mechanisms in multiple biological pathways as well as expression regulation, which will help us to further understand the biological function of the dehydrin gene family in normal plant growth and development and interactions with environmental factors.

Key words: dehydrins; hormone response; stress response; expression regulation

收稿 2022-04-20 修定 2022-05-17

资助 国家自然科学基金(32070350)和东北林业大学国家级大学生创新创业项目(202110225188)。

脱水素(dehydrins, DHNs)是一类晚期胚胎丰富(late embryogenesis abundant, LEA)的高亲水性蛋白质,广泛存在于生物体内,包括高等植物、藻类、酵母和蓝藻等(Close 1997)。过去的研究发现,被子植物脱水素有K、Y、S三段保守序列,分为5种类型 K_n 、 SK_n 、 K_nS 、 Y_nK_n 和 Y_nSK_n ,这些类型结构在不同种类的植物中存在差异(Close 1997; Rorat 2006)。许多研究表明,脱水素在植物生长发育过程中分布在不同的组织中,亚细胞定位也呈现多样性(Hernández-Sánchez等2015)。正常生长条件下几乎所有营养器官中都能检测到脱水素的表达,并在导致细胞脱水(如干旱、低温和盐度)的应激反应中迅速积累(Yang等2015),表明这些蛋白质可能在植物生长发育和环境胁迫中发挥重要作用。尽管体外研究数据清楚地表明,不同种类的脱水素具有不同的功能,如包括螯合金属离子(Hara等2005)、稳定细胞膜(Gupta等2019)或作为抗氧化剂(Hara等2004)、分子伴侣(Kovacs等2008)等,但是目前植物脱水素确切的生物学功能还尚未明确。相关研究表明,脱水素响应外源脱落酸(abscisic acid, ABA),且存在着复杂的调控过程(Yu等2018)。在温度、干旱和盐等非生物胁迫中,植物表达脱水素以减少自身损伤(Yang等2012; Sun等2021)。另外,部分植物脱水素能够对一些植物病原细菌、真菌和病毒等生物胁迫发挥免疫防御作用(Drira等2015; Musser等2014)。由此可见,植物生长发育及应对不同胁迫时,脱水素可能存在表达和功能上的差异,探究植物脱水素的生物学功能,有利于我们深入认识植物脱水素的作用机制。此外,不同脱水素的表达调控也不尽相同,如选择性剪接、磷酸化修饰等,在植物的生命进程中都发挥了重要的作用(Zhang等2020a, b)。本文简要介绍了脱水素的结构,对植物脱水素的生物学功能、表达调控等方面的最新研究进展进行了系统的归纳,以期对系统认知和深入了解植物脱水素生物学功能提供参考。

1 植物脱水素的基本结构

植物脱水素结构比较保守,分子量大小范围为9~200 kDa,结构多呈松散无序状,没有明显的二、三级结构,这种结构特征使脱水素具有高度的结

构适应性和较强的水合能力(Tompa等2006)。研究发现,被子植物脱水素有K、Y和S三个保守序列,根据保守序列的数量和排列顺序,脱水素被分为 K_n 、 SK_n 、 K_nS 、 Y_nK_n 和 Y_nSK_n 5种类型(图1)。被子植物含有全部5种类型结构,而裸子植物只有 K_n 和 SK_n 。裸子植物脱水素不具有Y片段,在一些科中含有非保守的A片段和E片段(Perdiguero等2012)。在所有脱水素中普遍存在富含赖氨酸、由15个氨基酸组成的K片段,位于C端,含有高度保守的带电和非极性残基。在被子植物中K片段序列高度保守,而松柏科植物及其变种的K片段序列则具有较高的可变性(Perdiguero等2014)。K片段在非极性环境中可以形成两亲性的 α 螺旋,其侧翼组氨酸残基作为pH依赖性开关,调节脱水素与膜的亲和力,有利于稳定细胞膜,在不利环境下保护膜结构(Eriksson等2011)。大多数脱水素缺乏半胱氨酸和色氨酸残基,含有较多的带电和极性氨基酸残基(Tompa等2005)。对海岸松(*Pinus pinaster*)中3个新蛋白的研究打破了脱水素中必存在K片段的认知,它们具有截短或缺失的K片段,虽然因同源性被视为脱水素,但与过去研究的脱水素具有一定区别,其N端含有修饰,具有极短的S片段,这类脱水素被证实也存在于其他松科植物中(Perdiguero等2014)。Y片段T/VDEYGNP位于N端,富含酪氨酸,通常有1~3个紧密间隔的拷贝。S片段是由3~13个丝氨酸残基组成的串联序列,之后通常连接D、E或K残基(Mouillon等2006),S片段被酪蛋白激酶2(casein kinase, CK2)磷酸化后,可在信号肽的引导下进入细胞核(Battaglia等2008),缺失S片段会影响脱水素的细胞核定位(Hernández-Sánchez等2015)。在这些保守基序之间分布有保守性较弱的 Φ 片段,是由长度可变的序列组成的延伸序列,虽然保守性较低,但大部分都含有极性和带电的氨基酸残基, Φ 片段含较多的脯氨酸、丙氨酸和甘氨酸。研究发现,许多 SK_n 型脱水素有一段保守序列DRGLFDLGGK,位于N末端。由于其含有一对疏水的F残基,被命名为F片段(Strimbeck 2017),在核心F片段的旁侧存在一些保守序列(Wei等2019)。大多数已知的 SK_n 型脱水素均含有F片段,因此这些类型的蛋白可以重新归类为FSK_n型。F片段可以形成短的两亲性螺旋,可能

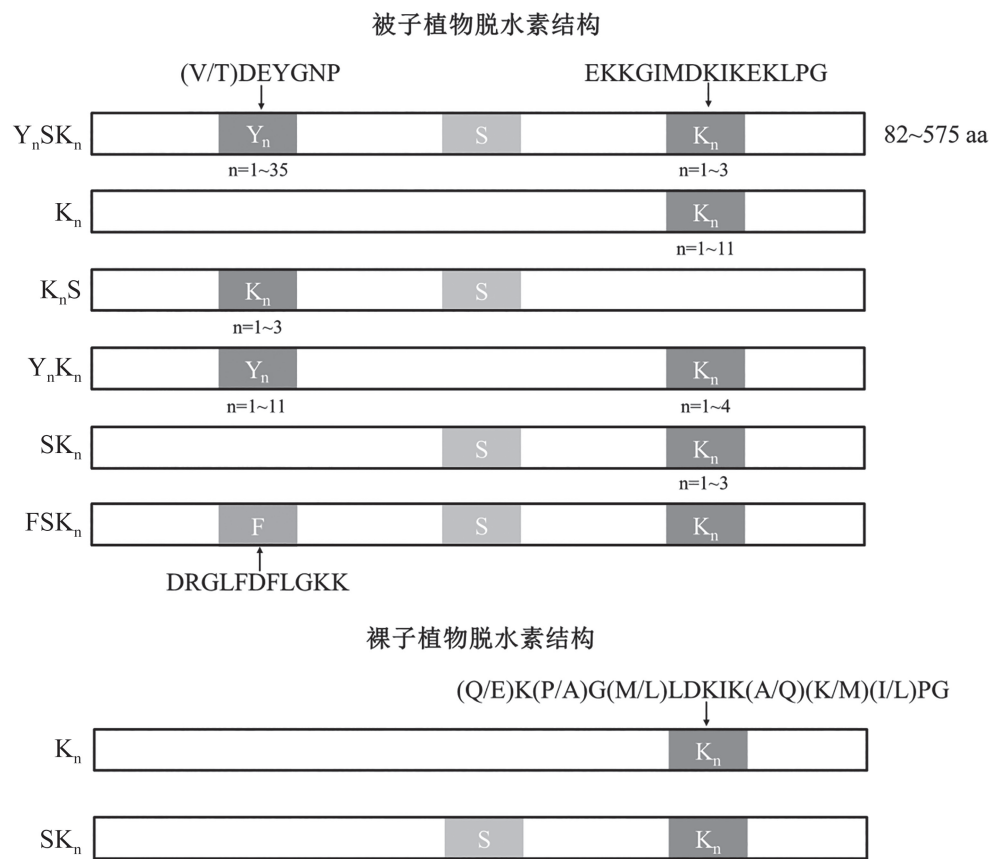


图1 植物脱水素结构

Fig. 1 Plant dehydrin structure

根据Aziz等(2021)一文修改。

具有类似于K片段的膜或蛋白结合特性(Strimbeck 2017)。尽管脱水素的功能尚未确定,但是每种脱水素结构类型可能与其发挥特定的功能有关。

2 脱水素参与植物激素信号响应

植物的生长发育及环境应答受到多种激素的调节,多项研究表明脱水素基因参与响应一系列激素信号并在不同生物学过程中发挥了一定作用。通过对不同种植物进行外源ABA处理,分析其脱水素表达变化,发现不同类型的脱水素对ABA信号的响应方式存在差异,KnS、Kn和SKn型脱水素表达存在ABA依赖与ABA非依赖2种方式,YnSKn和YnKn型脱水素表达则只存在ABA依赖型方式(表1)。ABA依赖型脱水素的表达受到ABA信号的调节,是因为这些脱水素基因的启动子中存在ABA应答

元件(ABA-responsive element, ABRE)或偶联元件(coupling element, CE),ABA能够靶向这些元件,从而调节其表达(Maruyama等2012)。其中,某些ABA依赖型脱水素的表达受到ABA处理时间及浓度的影响。Ochoa-Alfar等(2012)对一种仙人掌(*Opuntia streptacantha*)施用不同浓度ABA处理不同时间后发现,ABA能在较短时间(1.5 h)内诱导脱水素基因*OpsDHNI*大量表达,且低浓度ABA (0.1 μmol·L⁻¹)对*OpsDHNI*基因表达的诱导效果更好。脱水素对ABA信号的响应与植物本身含水量有关。干旱胁迫诱导观赏海棠(*Malus micromalus*)中脱水素的积累受到ABA的抑制,并且此抑制作用与品种间抗旱性呈正相关(胡玉净等2012)。另外,ABA诱导脱水素表达的过程中可能存在反馈调节。研究表明,用ABA处理小麦(*Triticum aestivum*),脱水素基因*WZY2* (Gen-

表1 不同类别的植物脱水素对外源ABA的响应
Table 1 Responses of different types of plant dehydrins to exogenous ABA

脱水素类型	来源植物	脱水素	ABA依赖/非依赖	参考文献
K _n S	大豆(<i>Glycine max</i>)	Glyma17g24193.1	ABA依赖	Yamasaki等2013
		Glyma16g04190.4	ABA非依赖	Yamasaki等2013
Y _n SK _n	小麦(<i>Triticum aestivum</i>)	TaDHN1	ABA非依赖	Wang等2014
	狗牙根(<i>Cynodon dactylon</i>)	CdDHN4	ABA依赖	Lv等2017
	葡萄(<i>Vitis vinifera</i>)	VvDHN1	ABA依赖	Yang等2012
	水稻(<i>Oryza sativa</i>)	OsDhn-Rab16D	ABA依赖	Tiwari等2019
	<i>Craterostigma plantagineum</i>	Cp05381	ABA依赖	Giarola等2015
	马铃薯(<i>Solanum tuberosum</i>)	pcC27-04	ABA依赖	Giarola等2015
		StDHN1、TAS14、 StLEA27	ABA依赖	Charfeddine等2016
K _n	小麦	TaDHN7、TaDHN17、 TaDHN25、TaDHN26	ABA依赖	Wang等2014
		GtDHN2	ABA依赖	Imamura等2013
		PpDHNB	ABA依赖	Ruibal等2012
SK _n	三花龙胆(<i>Gentiana triflora</i>)	TaDHN23	ABA非依赖	Wang等2014
	小立碗藓(<i>Physcomitrella patens</i>)	GtDHN1	ABA依赖	Imamura等2013
	小麦	OpsDHN1	ABA依赖	Ochoa-Alfaro等2012
	三花龙胆	VvDHN2	ABA依赖	Yang等2012
	<i>Opuntia streptacantha</i>	Cp00256	ABA依赖	Giarola等2015
	葡萄	StDHN2a	ABA依赖	Charfeddine等2016
	<i>Craterostigma plantagineum</i>	StDHN25	ABA非依赖	Charfeddine等2016
	马铃薯	TaDHN2	ABA依赖	Wang等2014
Y _n K _n	小麦	CaDHN1	ABA非依赖	Chen等2015
	辣椒(<i>Capsicum annuum</i>)	Glyma04g01130.1	ABA非依赖	Yamasaki等2013
	大豆	VrDhn1	ABA依赖	Lin等2012
	绿豆(<i>Vigna radiata</i>)	PpDHNA	ABA依赖	Ruibal等2012
	小立碗藓			

Bank登录号EU395844)表达被诱导且在6 h达到最大值, 然后出现下降, 12 h后有所上升, 在48 h出现另一高诱导峰值(Zhu等2014)。这些研究表明, 脱水素对ABA信号的响应与多种因素有关, 并且存在着复杂的调控过程。脱水素响应ABA信号后, 可以解除ABA对植物的生长抑制作用。研究发现, 受到ABA处理后的野生型拟南芥幼苗和根的生长速度比过表达DHN-5的株系慢(Drira等2016)。Tiwari等(2019)研究表明, ABA处理后, 过表达*OsDhn-Rab16D*水稻植株的茎和根比野生型更长, 表明脱水素响应ABA, 且能够解除ABA对植物根和茎生长的抑制作用。另外, 脱水素响应ABA信号后可能在干旱胁迫响应中发挥作用。研究发现, 拟南芥脱

水素AtLTI30 (*Arabidopsis* low temperature-induced 30)正调节植物对ABA的敏感性, 且过表达*AtLTI30*的植株比*lti30-1*和*lti30-2*突变体株表现出更强的抗旱性(Shi等2015)。Tiwari等(2019)也观察到了类似的现象, 即过表达*OsDhn-Rab16D*的转基因株系在聚乙二醇加脱落酸的联合胁迫下比野生型植株及二者单独胁迫的植株均表现出相对更好的存活率和生长趋势。

除ABA信号外, 脱水素还参与响应水杨酸(salicylic acid, SA)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)等激素信号, 并可能在植物应答非生物及生物胁迫中发挥作用。研究发现, 脱水素在SA处理过的小麦植株中受到诱导, 并参与SA诱导的防御反应来保护

小麦植株免受镉胁迫带来的负面影响(Shakirova等2016b)。此外, 野生番茄(*Solanum habrochaites*)脱水素基因*ShDHN*在茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA)处理后迅速上调表达, 并可能通过调节活性氧(reactive oxygen species, ROS)清除和JA信号通路相关基因来提高番茄对多种非生物胁迫的耐受性(Liu等2015)。Drira等(2016)研究发现, 与野生型拟南芥植株相比, 过表达小麦*DHN-5*的植株对JA的敏感性降低, 且转基因植株中与生物胁迫应答相关基因(vegetative storage protein 2, *VSP2*; lipoxygenase 3, *LOX3*; pathogenesis-related protein 1, *PR1*; plant defensin 1.2, *PDF1.2*)的表达量也发生相应变化, 表明脱水素可能参与了JA介导的植物防御反应。

3 脱水素参与非生物胁迫应答

大量研究表明, 植物脱水素的表达受到不同环境胁迫因素的诱导, 在适应低温、高温、干旱和盐等非生物胁迫过程中发挥重要作用。

3.1 低温胁迫

低温破坏了根系水分吸收和叶片水分蒸腾之间的平衡, 从而导致植物脱水, 研究表明低温胁迫下脱水素基因的表达受到高度诱导。辣椒在低温(6°C)条件下, 处理12 h后叶片中脱水素基因*CaDHN7*表达量达到峰值, 24 h后*CaDHN1*、*CaDHN2*、*CaDHN3*和*CaDHN4*的表达量达到峰值。该研究中除*CaDHN5*和*CaDHN6*基因外, 其余*CaDHNs*表达均明显上调, 特别是*CaDHN4*在胁迫24 h后的表达量增加了260倍(Jing等2016)。王俊娟等(2016)对抗冷品种的棉花(*Gossypium hirsutum*)进行低温(4°C)处理, 分析了*GhDHN1*的动态表达模式, 发现该基因可参与棉花对低温的适应性调控, 且其表达量与棉花的抗冷性呈正相关。Wei等(2019)在杜鹃(*Rhododendron catawbiense*)中鉴定出5个脱水素基因*RcDhn1~5*, 并检测其季节性表达变化。结果表明, *RcDhn1~5*在冷驯化过程中有5~10倍的上调表达, 春季温度上升后5个脱水素的表达显著下调, 表明脱水素基因可能参与调控植物耐寒性。在拟南芥中分别异源表达沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)细胞膜定位的AmDHN200、核定位的AmDHN154、胞质和核定位的AmDHN132, 提高了植

物的耐寒性, 其中AmDHN132的作用最显著, 而且对转基因植物的生长没有负面影响(Cui等2020)。同样, 在拟南芥中过表达扭刺仙人掌(*Opuntia streptacantha*) *OpsDHN1*基因提高了拟南芥对低温(4°C)的耐受性(Ochoa-Alfaro等2012)。

以转录因子C-repeat binding factors (CBFs)/dehydration-responsive element-binding protein 1s (DREB1s)为核心的信号转导是植物响应低温的重要调控通路, CBFs在低温条件下被快速诱导, 通过识别基因启动子中的C-repeat (CRT)/DRE元件(即CBF调控子)发挥调控作用。Fernandez-Caballero等(2012)发现, 在低温条件下, 有些脱水素形成了CBF调控子的一部分, 参与植物的低温适应。另有研究表明, 脱水素和膜的结合提高了植物的耐寒性。低温诱导拟南芥脱水素基因*Lti30*表达, *Lti30*的K片段通过静电相互作用与脂头基团结合, 在膜表面局部折叠成 α 螺旋段, 脂质和结合蛋白分子的流动性受到限制, 形成了保护细胞膜的聚集体, 提高了植物对低温的抗性(Eriksson等2016; Gupta等2019)。

3.2 干旱胁迫

干旱引起细胞脱水, 诱导植物脱水素的表达。从野生油橄榄(*Olea europaea* var. *sylvestris*)中分离得到的脱水素基因*OesDHN*, 受干旱胁迫诱导表达, 并提高了转基因拟南芥的抗旱性(Chiappetta等2015)。在云杉(*Picea glauca*)中鉴定出41个完整的脱水素编码序列, 其中*PgDHN10*、*PgDHN16*、*PgDHN33*和*PgDHN35*在干旱胁迫后表达量增加数倍(Sena等2018)。狗牙根脱水素基因*CdDHN4*在高温、低温、干旱、盐和ABA胁迫下均上调表达, 且*CdDHN4*受ABA依赖的信号通路调控, *CdDHN4*对ABA的高敏感性可能是狗牙根耐旱性增强的重要机制(Lv等2017)。由于选择性剪接, 在狗牙根中检测到2个*CdDHN4*转录本(非剪接的*CdDHN4-L*和剪接的*CdDHN4-S*), *CdDHN4-S*和*CdDHN4-L*蛋白都是YSK₂型的脱水素, 在拟南芥中过表达*CdDHN4-L*和*CdDHN4-S*均提高了植株的干旱和盐胁迫耐受性(Zhang等2020a)。脱水素可以通过降低气孔密度, 提高叶绿素含量, 保护光系统II和电子传递链, 维持类囊体及叶绿体膜的稳定性来维持鲜重并改善干旱胁迫下的光合作用, 保护植物细胞(Xie等2012;

Yang等2019; Hanin等2011; Shakirova等2016; Guo等2017)。干旱相关的bHLH转录因子中的TabHLH49蛋白可以响应干旱胁迫,同时可以与小麦脱水素基因*WZY2*的启动子结合并相互作用,正向调节*WZY2*的表达,提高植物的抗旱能力(Liu等2020)。脱水素在干旱胁迫下的诱导受到其启动子区相关顺式作用元件的调控。研究发现,马铃薯(‘Nicola’)脱水素基因*StDHN1*启动子区存在干旱和冷响应元件(DRE/CRT),且其在茎中经聚乙二醇处理6 h后上调表达,在叶中经聚乙二醇处理24 h后上调表达(Charfeddine等2016)。基于脱水素在抗旱方面的作用,其在种子萌发过程中也起到关键作用(Riyazuddin等2021)。

脱水素已被报道作为分子伴侣来对抗干旱胁迫。水稻YSK₂型脱水素编码基因*OsDhn-Rab16D*受干旱胁迫诱导表达,过表达*OsDhn-Rab16D*通过维持水分平衡和细胞稳态提高了植株对干旱胁迫的耐受性(Verma等2017)。研究人员发现*OsDhn-Rab16D*与细胞核中的OsFKBP (Os02g52290)相互作用,并在水稻中鉴定到了一个新的FKBP和YSK₂型脱水素蛋白复合体OsFKBP-OsDhn-Rab16D,该复合体可能与ABA信号转导有关,从而提高了水稻对干旱的耐受能力(Tiwari等2019)。

3.3 盐胁迫

高盐浓度会引起渗透变化,抑制根系水分吸收,最终损害植物细胞。脱水素可以保护细胞免受水分的过度流失,提高植物耐盐性。Burrieza等(2011)在盐胁迫下的藜麦(*Chenopodium quinoa*)胚中检测到4种脱水素(30、34、50和55 kDa),盐度的增加触发了ABA介导的反应,30 kDa脱水素在300和500 mmol·L⁻¹ NaCl胁迫条件下显著积累并在细胞核中组成型积累,推测在细胞脱水的过程中,脱水素可作为DNA的保护剂。盐胁迫诱导了辣椒脱水素的表达,*CaDHN5*和*CaDHN7*的表达量分别增加了134倍和420倍(Jing等2016)。在高盐浓度下,过表达辣椒*CaDHN4*和*CaDHN5*的拟南芥种子发芽率显著高于野生型(Luo等2019; Zhang等2019),另外在拟南芥中过表达小麦*DHN-5*也可提高转基因植物的耐盐性(Saibi等2016)。Zhang等(2020a)发现病毒诱导的狗牙根*CdDHN4*基因沉默(VIGS)降低了植

株对盐应激的耐受性。和干旱胁迫相同,脱水素在盐胁迫下也常常会减弱ROS在植物细胞中积累,抑制丙二醛的积累和脂质的过氧化,促进抗氧化酶的积累,如抗坏血酸过氧化物酶和过氧化氢酶。同时,脱水素的伴侣性质使得CmLEA-S蛋白可以结合和保护ROS清除酶,在应激过程中不发生聚集和变性,从而保证其正常功能(Poku等2020)。在盐胁迫下发现转*VvDhn*株系与野生型株系相比, Ca²⁺浓度下降不明显,推测脱水素可能通过维持Ca²⁺浓度来保护细胞膜和细胞壁(Hadi和Karimi 2012; Jardak-Jamoussi等2016)。

3.4 其他非生物胁迫

植物脱水素的表达还会受到其他多种非生物环境因素的影响,比如氧化胁迫、高温胁迫等。Liu等(2017)发现脱水素玉米*ZmDHN13* (KS型)的表达受到氧化应激、高渗、低温和ABA的影响,过表达*ZmDHN13*增强了转基因烟草对氧化应激的耐受性。为了确认*ZmDHN13*中不同片段的作用,分别从*ZmDHN13*中删除了K、NLS和S片段,结果发现K片段对于体外氧化应激过程中乳酸脱氢酶(lactate dehydrogenase, LDH)活性的保护作用至关重要。Halder等(2018)研究发现在烟草中过表达高粱(*Sorghum bicolor*)的脱水素基因*SbDhn1* (YSK₂型)或*SbDhn2* (SK₃型)能对氧化应激产生保护作用。实验结果表明,在甲基紫精(methyl violet, MV)氧化胁迫条件下,脱水素对叶绿体电子传递链具有保护作用,脱水素的膜结合活性可能参与其中。同时,转基因烟草植株的ROS积累量也显著低于对照,脱水素可以通过清除活性氧或稳定负责自由基分解的酶来起到保护作用。

脱水素的表达也会受到高温胁迫的诱导。Singh等(2015)将过表达珍珠粟(*Pennisetum glaucum*) DHN的大肠杆菌暴露于热激条件并监测其生长速率,发现在热胁迫(45°C)下,含有pET28a-pgDHN的大肠杆菌的生长速度明显高于对照组,说明脱水素参与了高温应答。珍珠粟*PgDhn pro*在高温胁迫胁迫(45°C)下的转基因烟草幼苗、叶、茎和根组织中被特异性诱导表达(Divya等2019)。温度敏感的LDH在高温条件下会失去活性, Halder等(2016)从高粱(*Sorghum bicolor*)中分离出一种新的SK₃型脱水素

命名为SbDHN2, 通过体外实验验证在SbDHN2蛋白存在的条件下, 乳酸脱氢酶即使暴露在高温条件(54°C, 10 min)仍能保持活性。综上说明, 脱水素的合成可能有助于提高植物的高温抗性。

许多报道表明, 脱水素可以与重金属结合, 但这种金属结合的生理作用尚未被很好地理解。Hara等(2016)发现Cu²⁺能抑制LDH活性, 而在拟南芥KS型脱水素(AtHIRD11)作用下LDH的活性得以恢复, 且呈剂量依赖性。这一结果表明, 脱水素可以防止重金属胁迫对植物产生的生理损害, 可能参与调节植物重金属抗性。

4 脱水素参与免疫防御反应

除响应非生物胁迫外, 植物脱水素在植物应对生物胁迫引起的免疫防御反应中发挥着至关重要的作用, 一些植物脱水素参与应答特定的植物病原细菌、真菌和病毒。小麦DHN-5对革兰氏阳性金黄色葡萄球菌(*Staphylococcus aureus*)和革兰氏阴性大肠埃希氏菌(*Escherichia coli*)、根癌土壤杆菌(*Agrobacterium tumefaciens*)细菌菌株, 以及禾谷镰孢菌(*Fusarium graminearum*)和黑曲霉(*Aspergillus niger*)等真菌均具有显著的抗菌活性, 且用完整的DHN-5或K1ΦK2片段进行抗菌实验, 发现其抗菌效果明显好于YS片段, 表明DHN-5中K片段发挥主要抗菌作用(Drira等2015)。Musser等(2014)研究发现, 通过携带辣椒金色花叶病毒(*Pepper golden mosaic virus* distortion strain, PepGMV-Di)的粉虱处理后, 番茄植株中脱水素基因表达显著上调。此外, 一些脱水素也能与生物防治剂一起发挥协同作用拮抗植物病原真菌。已有研究表明, 狭长孢灵芝(*Ganoderma boninense*)引起的茎基腐病是油棕中最具破坏性的病害之一(Paterson 2007), 将哈茨木霉T32 (*Trichoderma harzianum* T32)应用于接种了*Ganoderma boninense*的油棕幼苗上, 可以延缓并减轻病害的发展(Ho等2018), 并发现哈茨木霉T32处理后油棕脱水素EgDHN表达量显著上调(Tan等2015)。然而, 在应对生物胁迫时, 植物脱水素也并非只有积极的一面。有研究表明, 过表达蔓花生(*Arachis duranensis*)脱水素AdDHN1增强了转基因拟南芥对南方根结线虫(*Meloidogyne incognita*)的敏感性(Mota

等2019)。

有研究表明, 植物脱水素参与免疫防御反应与JA通路相关。过表达小麦脱水素DHN-5通过上调表达抗病基因PR1和PDF1.2, 并下调表达物理伤害反应基因VSP2、LOX3, 从而使拟南芥获得了病原真菌灰霉(*Botrytis cinerea*)和番茄早疫病菌(*Alternaria solani*)的抗性(Drira等2016)。过表达AdDHN1通过抑制JA通路中核心转录因子基因MYC2的表达, 进而导致了octadecanoid-responsive AP2/ERF 59 (ORA59)和负调控因子jasmonate-zim-domain protein 1 (JAZ1)的表达下调并促使了PDF1.2的表达, 削弱了JA通路及创伤反应基因的调控, 从而增加了拟南芥植株对线虫的易感性(Mota等2019)。

5 脱水素的表达调控

5.1 选择性剪接

选择性剪接又名可变剪接, 指真核生物同种前体mRNA (pre-mRNA)通过不同的剪接方式产生多种成熟的mRNA亚型, 进而产生多种结构特性不同、功能不同的蛋白质产物, 是在脱水素基因表达调控中常见的转录后调控方式。在葡萄(*Vitis vinifera*)果皮中发现的5个脱水素基因有4个经历选择性剪接(Navarro等2015)。选择性剪接不仅能够增加脱水素变异性, 还能调节其mRNA水平, 进而影响植物生长发育和非生物胁迫响应。进行选择性剪接的脱水素基因在结构上具有共同特点: 由2个外显子和1个S片段内含子构成, 外显子被S片段内含子隔开。在前体mRNA剪接过程中, 内含子保留(intron retention events)导致mRNA中提前出现终止密码子, 进而产生2种不同的转录本(含或不含内含子)(Rosales等2014)。

虽然脱水素的选择性剪接已广为人知, 但其在植物胁迫响应和耐受性中的生物学功能尚不完全清楚。选择性剪接可能为单个脱水素基因的各种功能属性变化提供了一种作用机制, 使单个脱水素基因产生的剪接变体具有不同的生物学功能(Zhang等2020a)。葡萄('Cardinal') YSK₂型脱水素基因VvcDHN1a由2个外显子和1个84 bp的内含子组成。进行选择性剪接后形成2种剪接变体DHN1a_s (进行剪接, 不含内含子)和DHN1a_u (未剪接, 含内

含子)。DHN1a_u缺乏Φ段和K段,由于内含子中存在提前终止密码子而表现为截短的YS型脱水素蛋白,而剪接后的DHN1a_s不含内含子,并正常编码形成YSK₂型脱水素蛋白。这两种转录本结构上的差异导致它们的功能略有不同,与DHN1a_u相比,DHN1a_s对乳酸脱氢酶活性具有冷冻保护作用,保护苹果酸脱氢酶免受脱水,并能部分抑制灰霉菌的生长(Rosales等2014)。这项工作首次强调了Φ段和K段在脱水素功能中对非生物胁迫反应中的关键作用。狗牙根脱水素基因*CdDHN4*也能形成2个选择性剪接转录本,未剪接的*CdDHN4-L* (含由48个核苷酸编码的Φ段)和剪接的*CdDHN4-S* (不含Φ段),二者都能提高植物对多种非生物胁迫的耐受性,但相比之下*CdDHN4-S*抗渗透胁迫、清除ROS的能力更强(Zhang等2020a)。

5.2 翻译后修饰

蛋白质翻译后修饰主要通过氨基酸侧链、蛋白质的C末端或N末端共价结合一些化学小分子基团,修饰现有的功能基团或引入新的基团以丰富蛋白质的种类和功能。磷酸化修饰是脱水素主要的翻译后修饰之一,可能与胁迫耐受机制密切相关。研究表明,藜麦的34和30 kDa脱水素(Burrieza等2011),甘蔗变种SP80.3280 (*Saccharum officinarum*×*spontaneum*)中的52、49和43 kDa脱水素(Burrieza等2012),鲜食葡萄中的44和22 kDa脱水素(Navarro等2015),大豆GmERD14 (Yamasaki等2013),玉米ZmDHN13 (Liu等2017)均存在脱水素磷酸化修饰作用。Brini等(2007)发现,在2种突尼斯硬质小麦(*Triticum durum*)中,相比于敏感品种(S),抗性品种(R)种子中的脱水素DHN-5磷酸化程度更高。这种差异磷酸化模式可作为小麦种质对干旱和盐胁迫耐受性/敏感性分子筛选的基础。另外,干旱处理下,高羊茅(*Festuca arundinacea*)脱水素HIRD11的磷酸化水平显著增强(Zhang等2020b)。

脱水素中与磷酸化修饰有关的结构是由丝氨酸残基组成的S片段,包含潜在的磷酸化位点。S片段可被多种蛋白激酶磷酸化,Y_nSK_n型脱水素主要由蛋白激酶C (protein kinase C, PKC)磷酸化,而SK_n型脱水素主要由酪蛋白激酶II (Casein Kinase II, CKII)磷酸化(Burrieza等2012)。此外,在Y_nSK_n和SK_n型中,

还有一个额外的保守基序(LXRXXS)可以被Snf1相关激酶(SnRK2-10)磷酸化(Abedini等2017)。研究表明脱水素在非维管植物中的磷酸化发生频率高于其他物种,且在S_nKS型中更普遍,但在K_nS型中很少发生(Abedini等2017)。

磷酸化修饰水平影响脱水素与金属离子的结合活性(Vaseva等2014)、核定位(Burrieza等2012)、以及与肌动蛋白丝(actin filaments)的相互作用(Abu-Abied等2006),这些功能在植物应答胁迫过程中可能发挥关键作用。

5.3 表观遗传调控

在表观遗传修饰包括DNA甲基化、组蛋白翻译后修饰等过程中,DNA的核苷酸序列不发生变化,而基因的表达发生了可逆的、可遗传的改变,对植物在多种环境压力下的基因表达调控非常重要(Tiwari和Chakrabarty 2021)。脱水素基因的表达亦受表观遗传修饰的调控,主要调控方式为组蛋白修饰。

Zong等(2013)结合染色质免疫沉淀测序(ChIP seq)和转录组测序(RNA-Seq),对干旱胁迫下水稻组蛋白H3K4三甲基化(H3K4me3)在基因组范围内的富集分布及胁迫应答基因表达模式进行关联分析。结果显示,H3K4me3修饰水平与水稻脱水素基因及其他部分干旱响应基因的表达水平变化呈正相关。进一步研究表明,在干旱胁迫下转录因子OsbZIP23中组蛋白H3K4me3的修饰水平,参与调控脱水素基因簇(LOC_Os11g26790、LOC_Os11g26780、LOC_Os11g26760和LOC_Os11g26750)的表达调控。在干旱胁迫条件下,正常植株中H3K4me3修饰水平升高时,脱水素基因表达受到诱导而升高,同时发现OsbZIP23与脱水素基因启动子的结合水平也增强,证明在干旱胁迫下,H3K4me3修饰正向调控OsbZIP23与脱水素启动子的结合,从而促进脱水素基因的表达(Zong等2020)。值得注意的是,该研究中冷处理后脱水素基因的H3K4me3修饰水平没有改变,表明在不同环境因素下,脱水素基因的表达调控可能经历不同机制(Zong等2020)。

6 结语

植物脱水素在激素信号响应、环境胁迫应答、

免疫防御等方面发挥重要功能。但是, 目前的研究距离解析脱水素在植物生长发育及环境互作过程中的生物学功能仍有一定差距, 许多关于植物脱水素的问题尚未解决。结构上, 被子植物脱水素具有保守序列Y、S和K片段, 裸子植物具有A、E、S和K片段。一般认为所有脱水素蛋白共同包含K片段, 但是通过海岸松脱水素序列的研究, 打破了脱水素具有K片段的规律, 这类不规则的脱水素如何行使其功能还不清楚。另外, 不同类型脱水素F片段的功能还需要进一步的深入研究。生物学功能上, 尽管大量研究表明植物脱水素响应干旱、低温、高盐等环境胁迫, 其相关分子机制的研究还很分散, 具体作用机制仍不明确。此外, 植物激素间复杂的调控网络及串扰能力赋予了植物抵抗各种非生物及生物胁迫的能力, 植物脱水素也能够响应植物激素和各种非生物、生物胁迫, 但目前大部分研究集中于探究施用外源植物生长调节物质后脱水素含量的变化情况, 少有研究涉及脱水素参与植物激素信号通路的具体调控机制, 相关精准调控网络的构建与完善仍需进一步深入研究。尽管大量研究者将脱水素转入农作物以求提高植物的抗逆性和产量, 但相关分子机制的研究还不够透彻, 农业上尚无法应用, 所以进行脱水素的深入研究对于农业生产具有重要意义。

参考文献(References)

- Abedini R, GhaneGolmohammadi F, PishkamRad R, et al (2017). Plant dehydrins: shedding light on structure and expression patterns of dehydrin gene family in barley. *J Plant Res*, 130: 747–763
- Abu-Abied M, Golomb L, Belausov E, et al (2006). Identification of plant cytoskeleton-interacting proteins by screening for actin stress fiber association in mammalian fibroblasts. *Plant J*, 48: 367–379
- Aziz MA, Sabeem M, Mullath SK, et al (2021). Plant group II LEA proteins: intrinsically disordered structure for multiple functions in response to environmental stresses. *Biomolecules*, 11 (11): 1662
- Battaglia M, Olvera-Carrillo Y, Garcarrubio A, et al (2008). The enigmatic LEA proteins and other hydrophilins. *Plant Physiol*, 148: 6–24
- Brini F, Hanin M, Lumbreras V, et al (2007). Functional characterization of DHN-5, a dehydrin showing a differential phosphorylation pattern in two Tunisian durum wheat (*Triticum durum* Desf.) varieties with marked differences in salt and drought tolerance. *Plant Sci*, 172: 20–28
- Burrieza HP, Koyro HW, Tosar LM, et al (2011). High salinity induces dehydrin accumulation in *Chenopodium quinoa* Willd. cv. Hualhuas embryos. *Plant Soil*, 354: 69–79
- Burrieza HP, Lopez-Fernandez MP, Chiquieri TB, et al (2012). Accumulation pattern of dehydrins during sugarcane (var. SP80.3280) somatic embryogenesis. *Plant Cell Rep*, 31: 2139–2149
- Charfeddine S, Charfeddine M, Saïdi MN, et al (2016). Potato dehydrins present high intrinsic disorder and are differentially expressed under ABA and abiotic stresses. *Plant Cell Tiss Org Cult*, 128: 423–435
- Chen RG, Jing H, Guo WL, et al (2015). Silencing of dehydrin *CaDHN1* diminishes tolerance to multiple abiotic stresses in *Capsicum annuum* L. *Plant Cell Rep*, 34: 2189–2200
- Chiappetta A, Muto A, Bruno L, et al (2015). A dehydrin gene isolated from feral olive enhances drought tolerance in *Arabidopsis* transgenic plants. *Front Plant Sci*, 6: 392
- Close TJ (1997). Dehydrins: a commonality in the response of plants to dehydration and low temperature. *Physiol Plant*, 100: 291–296
- Cui H, Wang Y, Yu T, et al (2020). Heterologous expression of three *Ammopiptanthus mongolicus* dehydrin genes confers abiotic stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Plants (Basel)*, 9: 193
- Divya K, Kavi Kishor PB, Bhatnagar-Mathur P, et al (2019). Isolation and functional characterization of three abiotic stress-inducible (*Apx*, *Dhn* and *Hsc70*) promoters from pearl millet (*Pennisetum glaucum* L.). *Mol Biol Rep*, 46: 6039–6052
- Drira M, Hanin M, Masmoudi K, et al (2016). Comparison of full-length and conserved segments of wheat dehydrin DHN-5 overexpressed in *Arabidopsis thaliana* showed different responses to abiotic and biotic stress. *Funct Plant Biol*, 43: 1048–1060
- Drira M, Saibi W, Amara I, et al (2015). Wheat dehydrin K-segments ensure bacterial stress tolerance, antiaggregation and antimicrobial effects. *Appl Biochem Biotechnol*, 175: 3310–3321
- Eriksson S, Eremina N, Barth A, et al (2016). Membrane-induced folding of the plant stress dehydrin Lti30. *Plant Physiol*, 171: 932–943
- Eriksson SK, Kutzer M, Procek J, et al (2011). Tunable membrane binding of the intrinsically disordered dehydrin Lti30, a cold-induced plant stress protein. *Plant Cell*, 23: 2391–2404
- Fernandez-Caballero C, Rosales R, Romero I, et al (2012). Unraveling the roles of *CBF1*, *CBF4* and dehydrin 1

- genes in the response of table grapes to high CO₂ levels and low temperature. *J Plant Physiol*, 169: 744–748
- Giarola V, Challabathula D, Bartels D (2015). Quantification of expression of dehydrin isoforms in the desiccation tolerant plant *Craterostigma plantagineum* using specifically designed reference genes. *Plant Sci*, 236: 103–115
- Guo X, Zhang L, Zhu J, et al (2017). Cloning and characterization of *SiDHN*, a novel dehydrin gene from *Saussurea involucreata* Kar. et Kir. that enhances cold and drought tolerance in tobacco. *Plant Sci*, 256: 160–169
- Gupta A, Marzinek JK, Jefferies D, et al (2019). The disordered plant dehydrin Lti30 protects the membrane during water-related stress by cross-linking lipids. *J Biol Chem*, 294: 6468–6482
- Hadi MR, Karimi (2012). The role of calcium in plants' salt tolerance. *J Plant Nutr*, 35: 2037–2054
- Halder T, Agarwal T, Ray S (2016). Isolation, cloning, and characterization of a novel *Sorghum* dehydrin (*SbDhn2*) protein. *Protoplasma*, 253: 1475–1488
- Halder T, Upadhyaya G, Basak C, et al (2018). Dehydrins impart protection against oxidative stress in transgenic tobacco plants. *Front Plant Sci*, 9: 136
- Hanin M, Brini F, Ebel C, et al (2011). Plant dehydrins and stress tolerance. *Plant Signal Behav*, 6: 1503–1509
- Hara M, Fujinaga M, Kuboi T (2004). Radical scavenging activity and oxidative modification of citrus dehydrin. *Plant Physiol Biochem*, 42: 657–662
- Hara M, Fujinaga M, Kuboi T (2005). Metal binding by citrus dehydrin with histidine-rich domains. *J Exp Bot*, 56: 2695–2703
- Hara M, Monna S, Murata T, et al (2016). The *Arabidopsis* KS-type dehydrin recovers lactate dehydrogenase activity inhibited by copper with the contribution of His residues. *Plant Sci*, 245: 135–142
- Hernandez-Sanchez IE, Maruri-Lopez I, Ferrando A, et al (2015). Nuclear localization of the dehydrin OpsDHN1 is determined by histidine-rich motif. *Front Plant Sci*, 6: 702
- Ho CL, Tan YC, Yeoh KA, et al (2018). Transcriptional response of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) inoculated simultaneously with both *Ganoderma boninense* and *Trichoderma harzianum*. *Plant Gene*, 13: 56–63
- Hu YJ, Deng LJ, Zhang J, et al (2012). Effects of exogenous ABA on accumulation of the soluble proteins and dehydrins in leaves of ornamental crabapples under soil drought stress. *Sci Silv Sin*, 48: 35–42 (in Chinese with English abstract) [胡玉净, 邓丽娟, 张杰等(2012). 干旱胁迫下外源ABA对观赏海棠叶片可溶性蛋白和脱水素积累的影响. *林业科学*, 48: 35–42]
- Imamura T, Higuchi A, Takahashi H (2013). Dehydrins are highly expressed in overwintering buds and enhance drought and freezing tolerance in *Gentiana triflora*. *Plant Sci*, 213: 55–66
- Jardak-Jamoussi R, Zarrouk O, Salem AB, et al (2016). Overexpressing *Vitis vinifera* YSK₂ dehydrin in tobacco improves plant performance. *Agr Water Manage*, 164: 176–189
- Jing H, Li C, Ma F, et al (2016). Genome-Wide identification, expression diversification of dehydrin gene family and characterization of *CaDHN3* in pepper (*Capsicum annuum* L.). *PLOS One*, 11: e0161073
- Kovacs D, Kalmar E, Torok Z, et al (2008). Chaperone activity of ERD10 and ERD14, two disordered stress-related plant proteins. *Plant Physiol*, 147: 381–390
- Lin CH, Peng PH, Ko CY, et al (2012). Characterization of a novel Y₂K-type dehydrin VrDhn1 from *Vigna radiata*. *Plant Cell Physiol*, 53: 930–942
- Liu H, Yang Y, Liu D, et al (2020). Transcription factor TabHLH49 positively regulates dehydrin *WZY2* gene expression and enhances drought stress tolerance in wheat. *BMC Plant Biol*, 20: 259
- Liu H, Yu C, Li H, et al (2015). Overexpression of *ShDHN*, a dehydrin gene from *Solanum habrochaites* enhances tolerance to multiple abiotic stresses in tomato. *Plant Sci*, 231: 198–211
- Liu Y, Wang L, Zhang T, et al (2017). Functional characterization of KS-type dehydrin ZmDHN13 and its related conserved domains under oxidative stress. *Sci Rep*, 7: 7361
- Luo D, Hou X, Zhang Y, et al (2019). *CaDHN5*, a dehydrin gene from pepper, plays an important role in salt and osmotic stress responses. *Int J Mol Sci*, 20: 1989
- Lv A, Fan N, Xie J, et al (2017). Expression of *CdDHN4*, a novel YSK₂-type dehydrin gene from bermudagrass, responses to drought stress through the ABA-dependent signal pathway. *Front Plant Sci*, 8: 748
- Maruyama K, Todaka D, Mizoi J, et al (2012). Identification of *cis*-acting promoter elements in cold- and dehydration-induced transcriptional pathways in *Arabidopsis*, rice, and soybean. *DNA Res*, 19: 37–49
- Mota APZ, Oliveira TN, Vinson CC, et al (2019). Contrasting effects of wild *Arachis* dehydrin under abiotic and biotic stresses. *Front Plant Sci*, 10: 497
- Mouillon JM, Gustafsson P, Harryson P (2006). Structural investigation of disordered stress proteins. Comparison of full-length dehydrins with isolated peptides of their conserved segments. *Plant Physiol*, 141: 638–650
- Musser RO, Hum-Musser SM, Gallucci M, et al (2014). Microarray analysis of tomato plants exposed to the nonviruliferous or viruliferous whitefly vector harboring *Pepper golden mosaic virus*. *J Insect Sci*, 14: 230

- Navarro S, Vazquez-Hernandez M, Rosales R, et al (2015). Differential regulation of dehydrin expression and trehalose levels in Cardinal table grape skin by low temperature and high CO₂. *J Plant Physiol*, 179: 1–11
- Ochoa-Alfaro AE, Rodriguez-Kessler M, Perez-Morales MB, et al (2012). Functional characterization of an acidic SK₃ dehydrin isolated from an *Opuntia streptacantha* cDNA library. *Planta*, 235: 565–578
- Paterson RRM (2007). *Ganoderma* disease of oil palm—a white rot perspective necessary for integrated control. *Crop Prot*, 26: 1369–1376
- Perdiguero P, Barbero MC, Cervera MT, et al (2012). Novel conserved segments are associated with differential expression patterns for Pinaceae dehydrins. *Planta*, 236: 1863–1874
- Perdiguero P, Collada C, Soto A (2014). Novel dehydrins lacking complete K-segments in pinaceae. The exception rather than the rule. *Front Plant Sci*, 5: 682
- Poku SA, Chukwurah PN, Aung HH, et al (2020). Over-expression of a melon Y3SK2-type *LEA* gene confers drought and salt tolerance in transgenic tobacco plants. *Plants*, 9: 1749
- Riyazuddin R, Nisha N, Singh K, et al (2021). Involvement of dehydrin proteins in mitigating the negative effects of drought stress in plants. *Plant Cell Rep*, 41: 519–533
- Rorat T (2006). Plant dehydrins—tissue location, structure and function. *Cell Mol Biol Lett*, 11: 536–556
- Rosales R, Romero I, Escribano MI, et al (2014). The crucial role of Φ- and K-segments in the *in vitro* functionality of *Vitis vinifera* dehydrin DHN1a. *Phytochemistry*, 108: 17–25
- Ruibal C, Salamo IP, Carballo V, et al (2012). Differential contribution of individual dehydrin genes from *Physcomitrella patens* to salt and osmotic stress tolerance. *Plant Sci*, 190: 89–102
- Saibi W, Zouari N, Masmoudi K, et al (2016). Role of the durum wheat dehydrin in the function of proteases conferring salinity tolerance in *Arabidopsis thaliana* transgenic lines. *Int J Biol Macromol*, 85: 311–316
- Shakirova F, Allagulova C, Maslennikova D, et al (2016a). Involvement of dehydrins in 24-epibrassinolide-induced protection of wheat plants against drought stress. *Plant Physiol Biochem*, 108: 539–548
- Shakirova FM, Allagulova CR, Maslennikova DR, et al (2016b). Salicylic acid-induced protection against cadmium toxicity in wheat plants. *Environ Exp Bot*, 122: 19–28
- Shi H, Chen Y, Qian Y, et al (2015). *Low Temperature-Induced 30 (LTI30)* positively regulates drought stress resistance in *Arabidopsis*: effect on abscisic acid sensitivity and hydrogen peroxide accumulation. *Front Plant Sci*, 6: 893
- Singh J, Reddy PS, Reddy CS, et al (2015). Molecular cloning and characterization of salt inducible dehydrin gene from the C4 plant *Pennisetum glaucum*. *Plant Gene*, 4: 55–63
- Stival Sena J, Giguere I, Rigault P, et al (2018). Expansion of the dehydrin gene family in the Pinaceae is associated with considerable structural diversity and drought-responsive expression. *Tree Physiol*, 38: 442–456
- Strimbeck GR (2017). Hiding in plain sight: the F segment and other conserved features of seed plant SKn dehydrins. *Planta*, 245: 1061–1066
- Sun Z, Li S, Chen W, et al (2021). Plant dehydrins: expression, regulatory networks, and protective roles in plants challenged by abiotic stress. *Int J Mol Sci*, 22 (23): 12619
- Tan YC, Wong MY, Ho CL (2015). Expression profiles of defence related cDNAs in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) inoculated with mycorrhizae and *Trichoderma harzianum* Rifai T32. *Plant Physiol Biochem*, 96: 296–300
- Tiwari P, Chakrabarty D (2021). *Dehydrin* in the past four decades: From chaperones to transcription co-regulators in regulating abiotic stress response. *Curr Res Biotechnol*, 3: 249–259
- Tiwari P, Indoliya Y, Singh PK, et al (2019). Role of dehydrin-FK506-binding protein complex in enhancing drought tolerance through the ABA-mediated signaling pathway. *Environ Exp Bot*, 158: 136–149
- Tompa P, Banki P, Bokor M, et al (2006). Protein-water and protein-buffer interactions in the aqueous solution of an intrinsically unstructured plant dehydrin: NMR intensity and DSC aspects. *Biophys J*, 91: 2243–2249
- Tompa P, Szasz C, Buday L (2005). Structural disorder throws new light on moonlighting. *Trends Biochem Sci*, 30: 484–489
- Vaseva, II, Anders I, Feller U (2014). Identification and expression of different dehydrin subclasses involved in the drought response of *Trifolium repens*. *J Plant Physiol*, 171: 213–224
- Verma G, Dhar YV, Srivastava D, et al (2017). Genome-wide analysis of rice dehydrin gene family: its evolutionary conservedness and expression pattern in response to PEG induced dehydration stress. *PLOS One*, 12: e0176399
- Wang JJ, Mu M, Wang S, et al (2016). Molecular clone and expression of *GhDHN1* gene in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Sci Agric Sin*, 49: 2867–2878 (in Chinese with English abstract) [王俊娟, 穆敏, 王帅等(2016). 棉花脱水素 *GhDHN1* 的克隆及其表达. *中国农业科学*, 49: 2867–2878]
- Wang Y, Xu H, Zhu H, et al (2014). Classification and expression diversification of wheat dehydrin genes. *Plant Sci*, 214: 113–120

- Wei H, Yang Y, Himmel ME, et al (2019). Identification and characterization of five cold stress-related rhododendron dehydrin genes: spotlight on a FSK-type dehydrin with multiple F-segments. *Front Bioeng Biotechnol*, 7: 30
- Xie C, Zhang R, Qu Y, et al (2012). Overexpression of *Mt-CAS31* enhances drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* by reducing stomatal density. *New Phytol*, 195: 124–135
- Yamasaki Y, Koehler G, Blacklock BJ, et al (2013). Dehydrin expression in soybean. *Plant Physiol Biochem*, 70: 213–220
- Yang W, Zhang L, Lv H, et al (2015). The K-segments of wheat dehydrin WZY2 are essential for its protective functions under temperature stress. *Front Plant Sci*, 6: 406
- Yang YZ, He MY, Zhu ZG, et al (2012). Identification of the dehydrin gene family from grapevine species and analysis of their responsiveness to various forms of abiotic and biotic stress. *BMC Plant Biol*, 12: 140
- Yang Z, Sheng JY, Lv K, et al (2019). Y₂SK₂ and SK₃ type dehydrins from *Agapanthus praecox* can improve plant stress tolerance and act as multifunctional protectants. *Plant Sci*, 284: 143–160
- Yu Z, Wang X, Zhang L (2018). Structural and functional dynamics of dehydrins: a plant protector protein under abiotic stress. *Int J Mol Sci*, 19: 3420
- Zhang D, Lv A, Yang T, et al (2020a). Protective functions of alternative splicing transcripts (*CdDHN4-L* and *CdDHN4-S*) of *CdDHN4* from bermudagrass under multiple abiotic stresses. *Gene*, 763: 100033
- Zhang HF, Liu SY, Ma JH, et al (2019). *CaDHN4*, a salt and cold stress-responsive dehydrin gene from pepper decreases abscisic acid sensitivity in *Arabidopsis*. *Int J Mol Sci*, 21: 26
- Zhang X, Zhuang L, Liu Y, et al (2020b). Protein phosphorylation associated with drought priming-enhanced heat tolerance in a temperate grass species. *Hortic Res*, 7: 207
- Zhu W, Zhang L, Lv H, et al (2014). The dehydrin *wzy2* promoter from wheat defines its contribution to stress tolerance. *Funct Integr Genomics*, 14: 111–125
- Zong W, Yang J, Fu J, et al (2020). Synergistic regulation of drought-responsive genes by transcription factor OsbZIP23 and histone modification in rice. *J Integr Plant Biol*, 62: 723–729
- Zong W, Zhong X, You J, et al (2013). Genome-wide profiling of histone H3K4-tri-methylation and gene expression in rice under drought stress. *Plant Mol Biol*, 81: 175–188