ژنتیک نوین
دوره پنجم، شماره ٤، زمستان ۱۳۸۹
صفحه ۱۷-۵

نقش پروتیین‌های دهیدرین در تحمل گیاهان به تنش‌های دمایی

مونا خزائی*[۱]، رضا معالی‌امیری[۲]

۱- دانشجوی کارشناسی ارشد بیوتکنولوژی کشاورزی، دانشگاه تهران
۲- استادیار گروه زراعت و اصلاح نباتات، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه تهران
* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: khazaei.m@ut.ac.ir

(تاریخ دریافت: ۸۹/۱/۲۴ - تاریخ پذیرش:)

چکیده

تنش‌های محیطی یکی از مهمترین عوامل خسارت به محصولات کشاورزی هستند. گیاهان باتوجه به اینکه توانایی جابجایی ندارند، تغییر در تظاهر، تجمع و سنتز پروتئین در کنار دیگر تغییرات متابولیسم سلولی، به پایداری و سازگاری آنها کمک می‌کند. پروتئین‌های دهیدرین (گروه دوم پروتئین‌های LEA) در طیف وسیعی از موجودات زنده و در بخش‌های مختلف سلولی در شرایط تنش‌های دمای پایین و خشکی تولید می‌شوند. دهیدرین‌ها بوسیله سه دومن حفاظت شده K، Y و S قابل شناسایی هستند. تعداد تکرار و نحوه قرارگیری قطعات K، Y و S زیر کلاس‌های مختلفی نظیر K_n، YnK_n، SK، Y_nS، K_nS و K_n را برای دهیدرین‌ها مشخص می‌کند که برای هر یک عملکرد ویژه‌ای پیشنهاد شده است. اگرچه عملکرد واقعی دهیدرین هنوز مشخص نیست، آنها در حفاظت انجمادی پروتئین‌ها، تنظیم اسمزی، حذف رادیکال‌های آزاد، نقش چاپرونی و اتصال به لیپیدهای غشا و فلزات فعالیت دارند. دراینجا ما به خلاصه‌ایی از انواع و نقش دهیدرین‌های گیاهی در پاسخ به تنش‌های دمایی می‌پردازیم.

واژه‌های کلیدی

دهیدرین،
تنش خشکی،
پروتئین LEA،
تنش سرما

مقدمه

تغییر در تظاهر، تجمع و سنتز پروتئین در پاسخ به تنش‌های محیطی از مکانیسم‌های مهم گیاهان در جهت حفاظت از متابولیسم سلولی و ایجاد سازگاری تلقی می‌شود (۴۰). سنتز پروتئین‌های هیدروفیل، LEA[۱] پروتئین‌ها، بخشی از این نوع پاسخ‌ها است که در گیاهان، جلبک‌ها، قارچ‌ها و باکتری‌ها دیده شده و بعنوان یکی از مولفه‌های برجسته سازگاری گیاهان تحت شرایط تنش است (۹۷). پروتئین‌های LEA بر اساس توالی و عملکرد ساختمانی به گروه‌های مجزایی تقسیم بندی می‌شوند: گروه یک که در گندم به نام پروتئین-های E_m بوده که فقط در گیاهان دیده شده و دارای خانواده موتیف ۲۰ آمینواسیدی است. گروه سه با یک موتیف ۱۱ آمینواسیدی که در گیاهان و موجودات دیگر نیز کشف شده‌اند.

[1] Late embryogenesis abundant

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-18]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1389.5.4.1.8]

دهیدرین‌ها، گروه دوم پروتئین‌های LEA یا پروتئین‌های D-11 یا پروتئین‌های پاسخ دهنده به آبسیزیک اسید[1] (RAB) هستند که در سلول‌های گیاهی در پاسخ به محرک‌های محیطی موثر در دهیدراسیون شامل خشکی، سرما، شوری و مراحل نموی همچون بلوغ بذر و دانه گرده تولید می‌شود. دهیدرین‌ها به طور معمول بوسیله سه دومن خیلی حفاظت شده به نام‌های قطعات K، Y و S شناسایی می‌شوند. دومن K با توالی EKKGIMDKIKEKLPG تنها قطعه حاضر در همه دهیدرین‌ها غنی از لیزین بوده و معمولا در نزدیکی انتهای کربوکسیلی پروتئین قرار می‌گیرد. حضور دنباله آزاد سرین (قطعه S) و به طور عمده یک موتیف توافقی Y/VDEYGNP بنام قطعه Y در نزدیکی انتهای آمینی از یک تا سه نسخه و نیز یک ناحیه کمتر حفاظت شده، اما غنی از اسیدهای آمینه قطبی و آبدوست بنام قطعه Q مابین قطعات حفاظت شده در دهیدرین‌ها مشاهده شده است. قطعه Q با دومن‌های آب گریز ماکرومولکول‌ها واکنش داده و در نتیجه از تجمع آنها جلوگیری می‌کند (۸۶). قطعه S، جایگاه‌های بالقوه برای فسفریله شدن دارد (۲۷، ۲۸). دهیدرین‌ها فاقد اسیدهای آمینه سیستئین و تریپتوفان، اما غنی از اسیدهای آمینه باردار و قطبی (آبدوست) بوده و قادر به حفظ ساختار خود در محلول حتی در دماهای بالا هستند که بدین سبب به آنها مقاوم به گرما[2] گویند. دسته‌بندی جزئی‌تر دهیدرین‌ها به تعداد و نحوه قرارگیری قطعات K، Y و S بستگی دارد که بر این اساس به پنج دسته مهم K_n، $YnSK_n$، SK، Y_nS، K_nS و K_n گروه‌بندی می‌شوند. برای مثال دهیدرین نوع Y_nSK_n شامل n کپی از قطعه Y به دنبال یک کپی از قطعه S و n کپی از قطعه K می‌باشد. آزمایشات نشان می‌دهند که دهیدرین‌های متعلق به زیرکلاس‌های مختلف، تا حدودی عملکردهای متفاوتی دارند. برای مثال، انواع SK_n و K_n بنظر می‌رسد که به‌طور مستقیم در فرایندهای سازگاری به سرما[3] در گیاهان درگیر هستند. نوع Y_nSK_n به وزیکول‌های لیپیدی حاوی فسفولیپیدهای اسیدی متصل می‌شود و نوع K_nS به فلزات متصل شده و توانایی تجزیه کردن رادیکال‌های هیدروکسیل را دارند. انواع دیگر در حفاظت لیپیدها بر علیه پراکسیداسیون یا حفاظت انجمادی برخی آنزیم‌ها نقش دارند. برای مثال حضور Y_2K_2 در نخودفرنگی، Y_2K در سویا و نخود، Y_3K_2 در *Betula pubescens* و Yk_{11} در اسفناج نشان دهنده تنوع زیرکلاس‌های دهیدرین در گیاهان مختلف است (۹۷، ۶۷، ۶۴، ۳۰، ۱۱) و همه این نوع دهیدرین‌ها مشخص شده که بوسیله سرما در گیاهان القا می‌شوند (۷۹، ۱۱). محققین نشان دادند که دهیدرین‌هایی که در حفاظت انجمادی فعالیت دارند باید حداقل ۳ قطعه K داشته باشند، اما با این حال، حضور ۴ قطعه K در یونجه بهاره پیشنهاد می‌کند که تعداد قطعات K ممکن است در تحمل به سرما کافی نباشد (۹۱). *Pennycooke* در سال ۲۰۰۸ مدارکی بدست آورد که اختلافات در تعداد عناصر فعال کننده سیس در ناحیه بالا دست دهیدرین‌های Y_2K_4 یونجه با تعداد نسخه‌های ژنی ممکن است عامل شرکت کننده در تحمل به سرما باشند (۷۵).

قطعه Y تصور می‌شود که در اثرمتقابل دهیدرین با مولکول‌های دیگر مهم باشند زیرا کشف شده که در گیاهان و باکتری‌ها این قطعات با جایگاه اتصال به نوکلئوتیدهای چاپرون‌ها هومولوگ هستند. تجزیه بیوانفورماتیکی POPP[4] نیز نقش احتمالی دهیدرین‌ها را در اتصال به DNA نشان می‌دهد (۷۸، ۳۴).

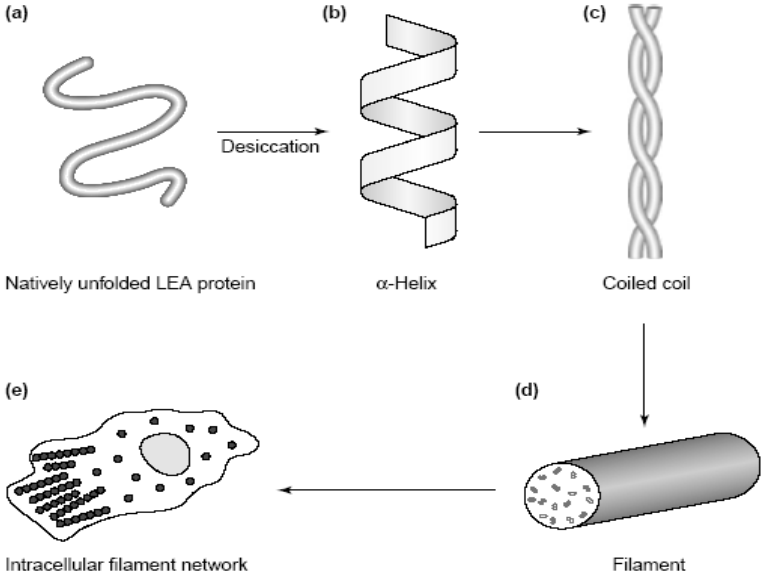
CuCOR15 به کمک فلز روی، به اسیدهای نوکلئیک متصل می‌شود و اتصال آن به DNA اختصاصی نیست زیرا آن به DNA و RNA متصل می‌شود. دومن اتصالی CuCOR15 غنی از هیستیدین و یک توالی پلی K می‌باشد که اگرچه در همه دهیدرین‌ها وجود ندارند اما در برخی از آنها حداقل یکی از این دو توالی وجود دارد.

دهیدرین‌های ERD10 و COR47 بعنوان پروتئین‌های درگیر در واکنش با اسکلت سلولی شناسایی شده‌اند (۵۸، ۳۴). ERD10 به فیلامنت‌های اکتین متصل شده و در فرآیند پلیمریزاسیون[5] شرکت می‌کند و از تخریب اسکلت‌های سلولی اکتین بوسیله توکسین‌ها در برگ گیاهان جلوگیری می‌کند (شکل۱). فسفولیپیدها، اسیدهای نوکلئیک و اسکلت‌های سلولی ماکرومولکول‌های بین

[1] Responsive to abscisic acid
[2] Thermostabale
[3] Cold acclimation
[4] Protein or Oligonucleotid Probability Profile
[5] Polymerization

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-18]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1389.5.4.1.8]

شکل۱- نقش اسکلتی پروتئین‌های LEA، این پروتئین‌ها در سلول‌های تحت تنش خشکی ساختارهای فیلامنت تشکیل داده و این ساختارها ممکن است قدرت مکانیکی این سلول‌ها را تحت شرایط تنش افزایش دهد (۹۸).



سلولی‌اند که به تنش حساس بوده و اتصال دهیدرین‌ها به آنها موید حفاظت این مولکول‌ها در برابر تنش است. دهیدرین‌های اسیدی از طریق فسفریلاسیون منطقه اتصالی نزدیک قطع S به Ca^{2+} متصل می‌شوند. فعالیت اتصال به Ca^{2+} پیشنهاد می‌کند که ممکن است آنها بعنوان بافر یونی یا پروتئین‌های چاپرون وابسته به Ca^{2+} عمل کنند (۹۲، ۸۰، ۷۹، ۷۰، ۳۴، ۳).

دهیدرین‌ها در قسمت‌های متنوع سلولی مانند سیتوسل، هسته، میتوکندری، واکوئل و در نزدیکی غشا سلولی تجمع می‌یابند. (۸۶، ۴۶، ۲۱، ۲۰). برای مثال پروتئین Rab17(DHN1) حساس به ABA در هسته و سیتوپلاسم تجمع می‌یابد (۲۷) و در هسته با یوکروماتین‌ها ارتباط داشته (۱۵) که این تجمع متکی به فسفریلاسیون قطعه *S* می‌باشد. عقیده است که قطعه S در دهیدرین‌ها جایگاه فسفریله شدن می‌باشند (۸۰، ۵۱، ۴۲). مشاهده شده که برخی از دهیدرین‌ها مانند *WCS120 (K_6)* گندم فاقد قطعه *S* می‌باشند اما از طریق توالی تکراری غنی از لیزین قادر به تجمع در هسته هستند. *(YK)* PCA60 هلو در سیتوسل، هسته و همچنین در کلروپلاست یافت شده‌اند. برخی از دهیدرین‌های دارای قطعه S مانند *DSP16(YSK_2)*، *RAB21 (YSK_2)*، *RAB16*، *DHN24(SK_3)* فقط در سیتوسل تجمع می‌یابند (۶۵، ۶۸، ۷۶، ۸۲، ۸۱).

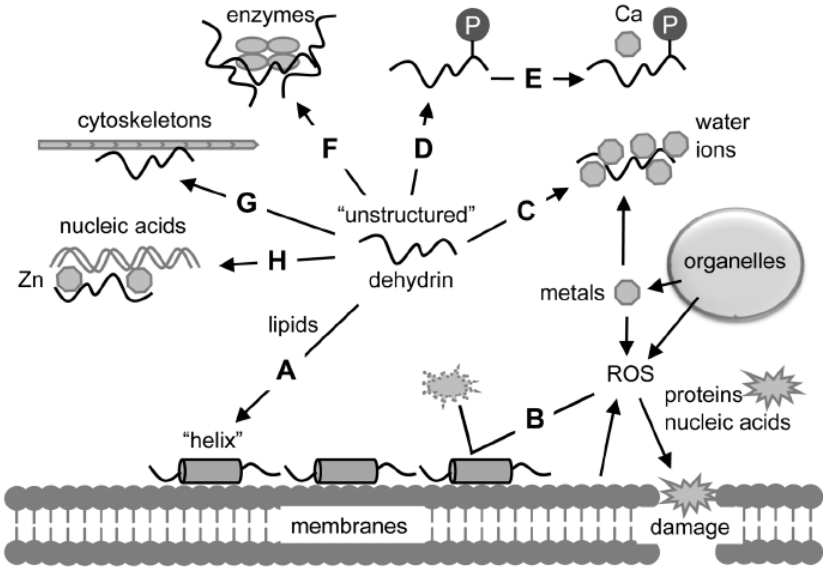
دهیدرین WCOR410(SK_3) در نزدیکی غشا پلاسمایی سلول‌های منطقه انتقالی بافت‌های آوندی تجمع می‌یابد. بنابراین حضور پروتئین‌های دهیدرین در قسمت‌های مختلف سلولی موید نقش مهم و متنوع آن در فعالیت‌های سلولی در شرایط طبیعی و تنشی می‌باشد. اما با این وجود اطلاعات در خصوص ارتباط بالقوه این پروتئین‌ها با بخش‌های سلولی هنوز محدود است و نیاز به بررسی‌های بیشتری دارد (۸۰).

دهیدرین‌ها چندکاره[6] هستند، اما همه آنها لزوما دارای تمامی فعالیت‌ها نیستند بنابراین شناسایی فعالیت‌های معمول دهیدرین‌ها و اینکه این فعالیت‌ها در کدام یک از دهیدرین‌های خاص محصورند ضروری بنظر می‌رسد. در حال حاضر اتصال به فسفولیپیدهای اسیدی و یون‌ها و فعالیت حفاظت انجمادی کاندیدای فعالیت‌های معمول دهیدرین هستند (شکل۲). بدلیل اینکه دهیدرین‌ها جزء پروتئین‌های بدون ساختمان‌اند دومن‌های کارکردی یا توالی‌ها می‌توانند بدون محدودیت ساختاری تحت

[6] Multifunctional

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-18]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1389.5.4.1.8]

شکل ۲- نقش‌های عمومی دهیدرین‌ها در سلول گیاهان، بعضی از دهیدرین ممکن است هیچ یک از نقش‌های شکل زیر را نداشته باشد و یا این‌که هر دهیدرینی ممکن است یکی از این نقش‌ها را داشته باشد (۳۴).



شرایط فیزیکوشیمیایی محیط عمل کنند. بنابراین مطالعات دومن برای توضیح مکانیزم‌های عمل دهیدرین‌ها بسیار موثر است. اگر همبستگی بین دومن‌ها و فعالیت‌ها مشخص شود عملکرد بسیاری از دهیدرین‌ها از ساختمان دومن شان قابل پیش بینی است. اگرچه بسیاری از فعالیت‌های دهیدرین‌ها درشرایط آزمایشگاهی مشخص شده، اما این موارد برای تصدیق نقش فیزیولوژیکی دهیدرین‌ها کافی نیست زیرا فعالیت در شرایط آزمایشگاهی، همیشه در شرایط طبیعی بیان نمی‌شوند. از طریق مقایسه بین گیاهان تراریخته‌ایی که دهیدرین جهش یافته فاقد قطعه ی از دومن را بیان می‌کنند، با گیاهانی که دهیدرین وحشی دارند در صورت وجود تفاوت‌های فیزیولوژیکی می‌توان رابطه مستقیمی بین دومن و نقش فیزیولوژیکی آن برقرار کرد (۳۴). در اینجا به تعدادی از نقش‌های مهم دهیدرین‌ها اشاره می‌شود. این نقش‌ها در فهم اینکه چطور دهیدرین‌ها از نظر بیولوژیکی کار می‌کنند و چطور این پروتئین‌ها می‌توانند برای اهداف مختلف در کشاورزی، بیوتکنولوژی و صنعت بکار روند، کمک می‌کند. مطالعات نشان می‌دهد که دهیدرین‌ها، پروتئین‌های با ساختار نامشخص[۷] هستند و این وضعیت بطور پایدار در آنها دیده شده است و به علت این ویژگی آنها می‌توانند پیرامون سطح ماکرومولکول‌ها قرار گیرند و این ارتباط انعطاف پذیر IUPs با مولکول‌های هدف برای فعالیت دهیدرین‌ها مانند اتصال به ماکرومولکول‌ها و حفاظت آنزیمی ضروری است. مثلا در اتصال با ماکرومولکول‌ها، ساختار دوم دهیدرین‌ها از وضعیت نامنظم[۸] به وضعیت منظم[۹] تغییر می‌کند، همچنین آنها با مولکول‌هایی اتصال برقرار می‌کنند که می‌توانند ساختارهای ثانویه‌شان را تغییر دهند. برای مثال یون‌های روی که متصل به دهیدرین CuCOR15 می‌شود ساختار هلیکسی پروتئین را افزایش داده و اتصال آنرا به اسیدهای نوکلئیک تحریک می‌کنند (۵۱، ۱۶). محققین نشان داده‌اند که دهیدرین‌ها ممکن است به وسیله موتیف حفاظت شده K به ماکرومولکول‌ها متصل شوند و عقیده است که قطعه K تشکیل یک فرم هلیکس اسیدی بازی می‌دهد، اتصال دهیدرین‌ها به غشای سلولی در ذرت جزء اولین اطلاعات در این خصوص بود (۵۴). به این ترتیب که دهیدرین‌ها به وزیکول‌های لیپیدی که حاوی فسفولیپیدهای اسیدی هستند متصل شده و این اتصال بیشتر با وزیکول‌های کوچک ساخته شده از فسفولیپیدهای بار منفی مثل اسیدفسفاتیدیک، فسفاتیدیل سرین و فسفاتیدیل گلیسرول برقرار می‌شود ولیکن با وزیکول‌های

[7] Intrinsically Unstructured Proteins

[8] Disordered state
[9] Ordered state

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-18]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1389.5.4.1.8]

فسفاتیدیل کولین و فسفاتیدیل اتانول آمین متصل نمی‌شود. تحقیقات نشان داده که وزیکول‌های اسیدی فسفولیپید، فرم هلیکسی قطعه K را تحریک می‌کنند. پیشنهاد شده که این وضعیت هلیکسی ممکن است به پایداری اجزاء سلولی مثل غشاءها تحت شرایط تنش کمک کند (۵۴).

عقیده است که قطعه Y یا توالی‌های مشابه این قطعه در نزدیکی انتهای آمینی دومن اتصال به اسیدهای نوکلئیک هستند (۵۵). مثلا CuCOR15 در شکل وابسته به روی به اسیدهای نوکلئیک متصل می‌شود (۱۸) و دومن غنی از هیستسدین و یک توالی با چندین لیزین در این اتصال همکاری می‌کنند و دومن هیستیدینی اتصال به یون‌های فلزی را بر عهده دارد (۳۵). اگرچه این دو دومن در همه توالی‌های دهیدرین یافت نمی‌شوند اما معمولا همه دهیدرین‌ها یکی از آن دو را دارند. بنابراین این پروتئین‌ها ویژگی بالقوه برای اتصال به اسیدهای نوکلئیک را دارند.

ویژگی اتصال به فلزات در دهیدرین‌ها، کمک می‌کند که دهیدرین‌ها سبب کاهش اثرات سمی فلزات در شرایط تنش شوند و این ویژگی در مطالعات هدایت الکترولیتی در شرایط تنش سرما، خشکی و شوری که سبب نشت یون‌های فلزی از ارگانل‌ها و غشاء و افزایش غلظت فلزات درفضای سلول می‌شود، دیده شده است (۴۰، ۳۴). گیاهان تراریخته توتون که ژن‌های دهیدرین را بیان می‌کنند تحمل بیشتری به تنش‌های فلزی در مقایسه با گیاهان کنترل نشان دادند (۳۶).

تحقیقات نشان می‌دهد که دهیدرین‌ها می‌توانند بعنوان مولکول-های ضد اکسید کننده عمل کنند و رادیکال‌های تولید شده در سلول تحت شرایط تنش را از بین برده و سبب تحمل بیشتر گیاه به شرایط تنش شوند و این وضعیت در گیاهان تراریخته حامل ژن‌های دهیدرینی دیده شده است (۱۰۰) که آنها توانایی حذف رادیکال‌های هیدروکسیل و پروکسیل را دارند اما قادر به حذف رادیکال‌های سوپراکسید و هیدروژن پراکسید نیستند (۳۷). مشخص شده که ویژگی حذف رادیکال‌ها در دهیدرین‌ها به توالی‌های اسیدآمینه لیزین، گلیسین و هیستیدین در آنها مرتبط است زیرا بعد از حذف رادیکال‌ها این زیر واحدهای دهیدرینی تغییر می‌کنند. همانطور که می‌دانید رادیکال‌های آزاد تمایل شدیدی در اتصال به ماکرومولکول‌های مختلف دارند برای مثال با اتصال به لیپیدها سبب اختلال در سیالیت غشاء و تغییر فاز از حالت مایع به جامد و در نهایت مرگ سلول می‌شود. غیر فعال سازی ماکرومولکول‌ها در سطح نوکلئوتیدها و پروتئین نیز از عوامل مهم مرگ سلول تلقی می‌شود. حذف رادیکال‌های آزاد همچنین بر عهده آنزیم‌های ضداکسید کننده سلول مثل کاتالاز و لاکتات دهیدروژناز و غیره نیز است که در شرایط تنش ایفای نقش می‌کنند. در خصوص این آنزیم‌ها نیز، دهیدرین می‌تواند نقش حمایتی داشته باشد. برای مثال در شرایط تنش سرما، دهیدرین‌ها فعالیت حفاظت انجمادی برای این آنزیم‌ها دارند و بدین ترتیب موجب حفظ فعالیت آنها در شرایط تنش شده و ویژگی حمایتی آنها در حفاظت سلولی از ساکارز، گلایسین بتائین و پرولین نیز بیشتر است (۱۰۰، ۸۰، ۶۹، ۴۰، ۳۷، ۳۴).

نقش دهیدرین‌ها در تحمل گیاهان به سرما

پاسخ گیاهان به دمای پایین یکی از عوامل مهمی است که محدوده اکولوژیکی و پراکنش گیاهان را تعیین کرده و در بسیاری از موارد بر تولید بیولوژیکی آن‌ها تأثیر می‌گذارد. دما در اثر تغییر شدت نور، چرخه نور/تاریکی و در نتیجه تغییرات آب و هوایی و فصلی از دقیقه‌ها تا ماه‌ها نوسان می‌یابد (۶۰، ۴۰) و بر همه فرایندهای متابولیکی و سلولی اثر می‌گذارد. تحمل به دمای پایین اغلب به تحمل یخزدگی و تحمل به سرما تقسیم بندی می‌شود که اولی به نجات در دماهای زیرصفر و دومی به نجات و رشد در دماهای سرد اما بالای صفر اشاره می‌کند. بطورکلی تحمل گیاهان به سرما چند ژنی و یک صفت کمی است و مشخص نیست که چند جایگاه ژنی در تعیین تحمل یخزدگی یا ظرفیت سازگاری به سرما در گونه‌های گیاهی درگیر است.

در شرایط سرد سلول‌ها باید در مقابل تغییرات کشنده بالقوه، که بعد از تنش و یا در حین تنش ایجاد می‌شود، حفاظت شوند. بسیاری از گیاهان می‌توانند تحمل به شرایط سرد را در خود توسعه دهند، پدیده‌ایی که سازگاری به سرما یا خوسرمایی نام دارد (۴۱). مطالعه تظاهر ژن نشان می‌دهد که سازگاری به سرما در گیاهان شامل تغییر در بیان ژن‌ها و در مسیرهای متابولیکی مثل بیوسنتز چربی‌ها، تجمع کربوهیدرات‌ها و محلول‌های

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-18]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1389.5.4.1.8]

سازگارکننده و غیره می‌باشد. پروتئین‌های القاء شده بوسیله سرما نیز کاندیداهای آشکاری در تحمل به سرما می‌باشند (۴۰). دهیدرین‌ها به نظر می‌رسد که به‌طور مستقیم در فرآیند سازگاری به سرما درگیر هستند و تفاوت زیادی در میزان بیان آن‌ها در ژنوتیپ‌های یک گونه اما متفاوت در تحمل به سرما وجود دارد (۵۶). این مساله در گیاهان مختلف و در تظاهر این پروتئین‌ها در گیاهان تراریخته به اثبات رسیده است (۱۰۱، ۷۸، ۷۵، ۶۳، ۶۲، ۵۰، ۴۵، ۲۱، ۱۳، ۸).

همچنین در گیاهان میزان mRNA دهیدرین‌ها و نقش آنها در سازگاری به سرما در فصول مختلف به اثبات رسیده است (۵۳، ۳۸، ۶، ۴). شرایط خوسرمایی سبب افزایش میزان mRNA دهیدرین‌های BPUDhn1 و BPUDhn2 تا بیشترین مقدار خود شده و در فصل بهار بعد از شرایط غیر خوسرمایی کاهش تدریجی می‌یابد (۵). این مساله در مورد ژن *HVA_1* گروه LEA (غیر دهیدرینی) نیز در جو دیده شده است که پس از دو ساعت شرایط غیر خوسرمایی mRNA های آن ناپدید می‌شود (۱۰۱). شرایط غیر خوسرمایی بهاره ژنوتیپ‌های هلو نیز با کاهش پلی پپتیدهای ۶۰، ۱۹، ۱۶ کیلودالتون همراه است که در شرایط خوسرمایی تجمع می‌یابند (۸۸) که پروتئین ۶۰ کیلو دالتون دهیدرینی است که بوسیله *$PPdhn_1$* کد می‌شود (۸۵). روش‌های بیولوژیکی نشان می‌دهند که تجمع پروتئین‌های دی هیدرین تحت تنش سرما در بافت آوندی و اپیدرمی که مناطق ترجیحی هسته یخ سازی هستند، دیده شده است (۷۱).

دی هیدرین‌های نوع K_n و SK_n در سازوکارهای حفاظتی در برابر سرما و در فرایندهای سازگاری گیاهان به سرما شرکت می‌کنند (۷۲، ۳۴، ۲). سیستم آوندی و مریستم انتهایی برای رشد و بقای گیاهان بسیار مهم هستند. تجمع دی هیدرین‌های SK_n در بافت‌های آوندی در تنش سرما سبب افزایش توانایی حفاظت مکانیزم‌های انتقال آب و مولکول‌ها در قسمت‌های انتهایی گیاه و برگ‌ها برای سازگاری مناسب می‌شوند (۸۰).

در طول دوره یخزدگی شکل‌گیری کریستال‌های یخ بین سلولی در بافت‌های زیر اپیدرم و پیش آوندی با هم آغاز می‌شود. سلول‌های مجاور با این مناطق بیشتراحتمال دارد که تحت تاثیر تنش دهیدراسیون وتنش یونی قرار گیرند که نتیجه آن مهاجرت آب برای رشد بین سلولی کریستال‌های یخی است. بنابراین منطقی به‌نظر می‌رسد که تحمل گیاهان به تنش‌های غیر زنده عمدتا وابسته به توانایی آنها در حفاظت نواحی آوندی در برابر دهیدراسیون باشد (۷۲، ۸۰)

اگر چه شواهد مستقیمی در خصوص نقش بالقوه دهیدرین‌های نوع K وجود ندارد اما آنها نیز مانند دی هیدرین‌های نوع SK_n در مناطق انتقالی بافت آوندی تجمع می‌یابند و می‌توانند نقش‌های مشابه داشته باشند (۷۲، ۳۴).

سه ژن القا شده به‌وسیله سرما به نام *WCS120* (دهیدرین نوع K_6)، *Wcor410* (دهیدرین نوع SK_3) و *Wcor14* به جزئیات در گندم مورد مطالعه قرار گرفته‌اند. تجمع پروتئین WCS همبستگی مستقیم با گسترش تحمل به یخزدگی در گندم دارد و حداکثر انباشتگی این پروتئین همراه با حداکثر تحمل به یخزدگی در گیاهان است (۴۱). این پروتئین‌ها بیشتر در مریستم‌های راسی و در بافت‌های متحمل به یخزدگی تجمع می‌یابند و این مشاهدات با این حقیقت که ابقای گندم پاییزه در زمستان بوسیله ظرفیت بافت‌های مرسیستم راسی ارتباط دارد، سازگار است (۸۰) تحقیقات نشان می‌دهد که دو ژن *WCS120* و *Wcor14* در ناحیه آغازگر خود CBF دارند و بوسیله عوامل رونویسی CBF فعال می‌شوند. همچنین پاسخ اولیه به دمای پایین با یک افزایش شدید در تظاهر ژن‌های فوق الذکر همراه می‌شود که با گذشت زمان کاهش می‌یابد (۲۵).

تجزیه میکروسکوپی ایمنوالکترون دی هیدرین WCOR410 گندم نشان داد که تجمع این پروتئین‌ها در نزدیکی غشاء پلاسمایی سلول‌ها (محلی که دهیدراسیون القایی موجب یخزدگی می‌شود) صورت می‌گیرد (۸۰، ۷۱، ۲۰).

پروتئین‌های LT130 (دی هیدرین نوع K_6) و CAP85 (دی هیدرین نوع K_{11}) نیز در پاسخ به سرما در گیاهان تظاهر می‌یابند بطوریکه تجمع LT130 در گیاهان بدون تنش دیده نشده است. ویژگی‌ها، فراوانی و محل تجمع آنها نشان می‌دهد که آنها در حفاظت از یخزدگی غشاء پلاسمایی در مقابل تنش‌های یخزدگی

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-18]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1389.5.4.1.8]

و دهیدراسیون، فعال هستند. بنابراین این پروتئین‌ها از ناپایداری غشاء پلاسمایی در شرایط تنش جلوگیری می‌کنند (۲۰).

پروتئین‌های ERD10 (دهیدرین نوع SK_3) و ERID14 (دهیدرین نوع SK_2) (در پاسخ به دهیدراسیون) نیز متعلق به گروه دهیدرین می‌باشند که از آرابیدوپسیس جداسازی شده‌اند. تحقیقات نشان می‌دهد که این پروتئین‌ها در فازهای انتهایی توسعه بذر و در بافت‌های درحال تقسیم نوک ریشه و ساقه تظاهر می‌یابد اما تظاهر آن در پاسخ به تنش سرما و دیگر تنش‌های دهیدراسیون بواسطه مسیر ABA افزایش می‌یابد. این پروتئین‌ها فعالیت چاپرونی دارند و بیان آنها از تجمع[10] القا شده پروتئین‌ها و یا غیرفعال شدن سوبستراهای مختلف مثل لیزوزیم، الکل دهیدروژناز و سیترات سنتاز جلوگیری می‌کند. همچنین گزارشاتی مبنی بر اتصال این دو نوع دهیدرین با وزیکول‌های فسفولیپیدی، بدون اثر معنی‌دار بر سیالیت غشاء وجود دارد. این پروتئین‌ها معمولاً ساختار کاملاً مشخصی ندارند و انعطاف پذیر هستند و قابلیت اتصال یونی بالایی از خود نشان داده و می‌توانند به غشاء-ها متصل شده و فعالیت چاپرونی برای RNA و پروتئین داشته باشند. همه این ویژگی‌ها و یافته‌ها، اصولی فراهم می‌آورد که چطور این پروتئین‌ها اثرات متعدد تنش‌های دهیدراسیون را دفع می‌کنند (۴۰).

COR15A و *COR15B* ازتکرار پشت سرهم ژن‌های بسیار مشابه در آرابیدوپسیس شکل گرفته و هر دو ژن توسط سرما بسیار تحریک پذیرند. بیان ژن *COR15A* در آرابیدوپسیس موجب افزایش تحمل به یخزدگی کلروپلاست بعد یخزدگی و آب‌شدگی برگ‌های سالم و پروتوپلاست‌های یخزده و آب‌شده در شرایط آزمایشگاهی شده است و به‌نظر می‌رسد که محصول این ژن‌ها در حفاظت لاکتات دهیدروژناز نیز درگیر باشند (۹۵، ۱۲).

در جو، ۱۳ ژن دهیدرین (از *dhn1* تا *dhn13*) شناسایی شده که تحت شرایط تنش سرمایی، القاء ژن‌های *dhn5* و *dhn8* در سطح رونویسی کشف شده است (۵۶، ۴۰). پروتئین DHN8 بوسیله سرما و به میزان کمتری بوسیله خشکی و ABA القاء می‌شود و مشابه با پروتئین WCS۴۱۰ است که به‌طور قابل توجهی میزان آن در گندم‌های زمستانه بیشتر از انواع بهاره می‌باشد (۲). همچنین در جو ارقام حد واسط (I) و زمستانه (W)، سطح بالاتری از تجمع DHN5 (دهیدرین نوع K_9) و در نتیجه تحمل به یخزدگی نسبت به ارقام بهاره (S) را نشان می‌دهند (۵۶). ژن *dhn5* بزرگترین ژن دهیدرین القاءپذیر بوسیله سرما در جو می‌باشد که مشابه ژن WCS120 در گندم است. پروتئین WCS120 فقط بوسیله سرما القاءپذیر است و میزان تجمع آن با میزان سازگاری به سرما در بافت گندم مرتبط است و به‌همین دلیل این پروتئین (WCS120) بعنوان یک مارکر در تحمل به سرمازدگی در گندم مطرح شده است (۵۶). تحقیقات نشان می‌دهد که اختصاصی بودن سنتز این پروتئین (WCS120) به‌دلیل حضور موتیف غنی از گلیسین می-باشد که از دیگر دی هیدرین‌ها متفاوت است و مشابه DHN5 جو می‌باشد (۲).

گوجه‌فرنگی در طی دوره رشد رویشی، میوه دهی، بلوغ و رسیدگی نسبت به سرما حساس است. مطالعات نشان می‌دهد که بیان ژن دهیدرین در این گیاه تحت تنش سرما تغییر می‌کند. بنابراین دهیدرین گوجه (*FC11Cao82*) می‌تواند به عنوان مارکر رونویسی تنش سرما در برگ و میوه قابل استفاده شود. این دهیدرین به‌عنوان عضو مجموعه ژنی *SL-CBF1* در گوجه‌فرنگی است. عامل رونویسی SL-CBF1 حساس به سرما در برگ و میوه در دمای $6\ ^{\circ}C$ مشاهده شده و برگ‌های گوجه‌فرنگی در مقایسه با میوه‌ها سطح بالایی از SL-CBF1 نشان داده‌اند (۹۵).

مطالعات پروتئومیکس نشان می‌دهد که القاء دهیدرین‌ها، پروتئین-های شوک دمایی[11]، پروتئین‌های آلرژن و سایر پروتئین‌های درگیر در پاسخ به تنش و همچنین مهار پلی فنل اکسیداز بوسیله تنش گرمایی، ممکن است سبب تشکیل اساس مولکولی در حفاظت در برابر تنش سرمازدگی نیز شود (۵۹).

تحمل به سرما در گیاهان وابسته به میزان تجمع نشاسته است. نشاسته منبع اصلی مونوساکارید و دی ساکاریدهایی است که سلول را در برابر تخریب ناشی از دهیدراسیون حفاظت می‌کند. بنابراین حفظ فعالیت α آمیلاز عامل بسیار مهمی در تجزیه نشاسته است. در گیاهان چوبی تجزیه نشاسته حتی در دماهای

[10] Aggregation

[11] Heat Shock Proteins

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-18]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1389.5.4.1.8]

زیر صفر درجه سانتی گراد نیز رخ می‌دهد. سازگاری به سرما در گیاهچه‌های توس با تجمع دهیدرین در آمیلوپلاست همبستگی دارد. آزمایشات نشان داده‌اند که حضور این پروتئین حفظ فعالیت کاتالیتیکی α آمیلاز و میزان مناسبی از هیدرولیز نشاسته در طول دمای پایین را تحریک می‌کند (۷۹، ۲). دهیدرین باعث تمرکز آب در مجاورت α آمیلاز می‌شود که یک پیش زمینه برای شکل‌گیری کمپلکس آنزیم سوبسترا و تجزیه نشاسته است (۲).

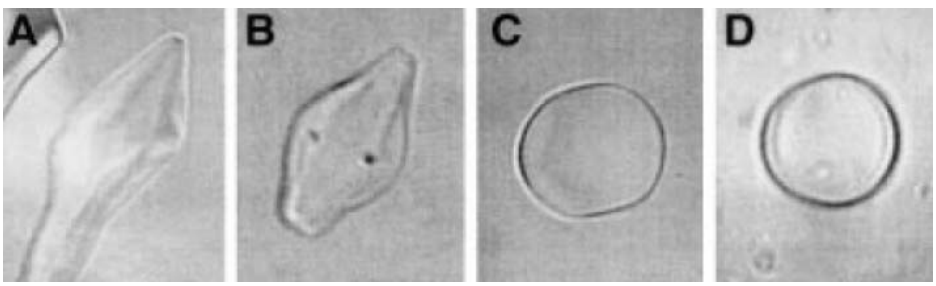
بدلیل وجود خاصیت آب دوستی و توانایی اتصال به آب در دهیدرین‌ها، آنها به سطوح کریستال‌های یخ تشکیل شده در سلول‌ها در تنش سرما متصل شده و از پیوستن مولکول‌های آب به یخ‌جلوگیری می‌کند، به‌همین دلیل این نوع دی هیدرین‌ها از جمله پروتئین‌های ضد یخ[12] محسوب می‌شوند. پروتئین‌های ضد یخ اولین بار در ماهی شناسایی شدند. بعدها در نتیجه مطالعات انجام شده متوجه شدند که در آپوپلاست برگ‌های چاودار پاییزه (جایی که کریستال‌های یخ در طول دوران یخ‌زدگی شکل می‌گیرند) و در گیاهان مقاوم به سرما وجود دارند. در واقع AFPs در عوض تشکیل یک کریستال یخ بزرگ، چندین کریستال یخ کوچک ایجاد کرده که رشد و توسعه بین سلولی آهسته‌تری نیز دارند پدیده‌ای که کریستاله شدن مجدد[13] نام دارد و هم در فرایند یخ‌زدگی و هم در فرایند ذوب کریستال‌های یخی امکان خسارت فیزیکی را در سلول‌ها و بافت‌ها افزایش می‌دهد (شکل ۳) (۴۰). دهیدرین PCA60 در سیتوپلاسم و نوکلئوپلاسم سلول‌ها تجمع می‌یابد و دارای نقشی مشابه AFPs در تغییر شکل و جلوگیری از توسعه کریستال‌های یخی می‌باشد و تشکیل کریستال‌های یخی شش ضلعی مضاعف در محلول‌های حاوی PCA60 نشان دهنده این نوع فعالیت است (۳۱).

نقش دهیدرین‌ها در تحمل گیاهان به خشکی

اگر یک عامل زنده به‌عنوان اصلی‌ترین عامل در محدود کردن رشد و تولید گیاهان زراعی شناسایی شود، آن احتمالاً تنش خشکی می‌باشد (۸۹). گیاهان، پاسخ‌های مقتضی در سطح ژنومیکی و پروتئومی در مدت سازگاری به تنش خشکی نشان می‌دهند. یکی از آن‌ها تولید اسمولیت‌های سلولی مثل ساکارز، پرولین و بتائین می‌باشد (۹٤، ۳۹). در نتیجه تولید فزاینده آن‌ها، بخش درونی سلول غلیظ‌تر می‌شود و این افزایش تراکم سلولی از ٤۰۰-۳۰۰ گرم بر لیتر در شرایط طبیعی به بالاتر از ۹۰۰ گرم بر لیتر تحت شرایط خشکی شدید می‌تواند برسد (۲۳، ١٤) که چنین ازدحام در سلول نه تنها در تنظیم واکنش‌های شیمیایی چالش ایجاد می‌کند بلکه بر انسجام ساختمانی نیز تاثیر می‌گذارد (۲۳). برای مثال ازدحام در سلول تجمع پروتئینی را تحریک کرده و کاهش در میزان آب بطور مستقیم بر توپولوژی و دینامیک غشا تاثیر می‌گذارد. بنابراین شرایط مولکولی در سلول گیاهی تشنه خیلی متفاوت با شرایط طبیعی سلول است. در چنین شرایطی عمل بیولوژیکی پروتئین‌ها می‌تواند به‌واسطه تغییرات کنفورماسیونی القا شده به‌وسیله ازدحام سلولی تنظیم شود (۳۳، ۳۲). تحت این شرایط نامناسب، سلول‌های گیاهی به‌وسیله بیان

[12] Anti Freez-Proteins
[13] Recrystalization

شکل۳- فعالیت دهیدرین PCA60 در تعدیل رشد کریستال‌های یخ در شرایط آزمایشگاهی. A و B، نحوه تشکیل کریستال‌های یخ رشد کرده در محلول‌های حاوی دهیدرین; C، کریستال یخ شکل گرفته پس از حرارت دادن محلول حاوی دهیدرین تا دمای ۹۶°C به مدت ۱۵ دقیقه (در این دما فعالیت پروتئین کاهش می‌یابد و بنابراین ویژگی بیولوژیکی خود را از دست می‌دهد) D ;، کریستال‌های یخ شکل گرفته پس از اضافه کردن آنزیم پروتئیناز به محلول حاوی دهیدرین در دمای ۲۵°C به مدت ۵ دقیقه (که فعالیت پروتئین از بین می‌رود) (۹۹).



[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-18]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1389.5.4.1.8]

گروه‌های مختلفی از پروتئین‌های تنشی از جمله دهیدرین‌ها پاسخ می‌دهند (۸۵، ۲۹، ۲۴) که محدوده پروتئینی از ۹ تا ۲۰۰ کیلودالتون را تشکیل داده و در گونه‌های مختلف گیاهی در پاسخ به شرایط محیطی تنش دهیدراتیو مثل خشکی، سرما و شوری تجمع می‌یابند (۷۱، ۵۷، ۴۸، ۱۰) در گیاهان، واریته‌های مقاوم به خشکی احتمالا مقاومت خود را تحت شرایط تنش از طریق برقراری مجدد هموستازی سلولی و افزایش فعالیت ساختارهای حفاظتی پروتئین‌ها و غشا و تنظیم روزنه‌ها بدست می‌آورند. DHN3 در تثبیت غشا و پروتئین و حفاظت سلول تحت تنش خشکی نقش دارند (۳۶، ۳۱) و در بافت‌های گیاهی مثل ریشه، برگ، کلئوپتیل، طوقه و بذور میزان آنها در شرایط تنش خشکی افزایش می‌یابد (۶۶، ۴۶) و تجمع دهیدرین همبستگی مثبتی با تحمل به خشکی در گیاهان دارد، بنابراین شرکت دهیدرین‌ها در تنظیم پتانسیل اسمزی سلول‌های گیاهی ممکن است با سنتز آن‌ها در طی تنش خشکی مرتبط باشد (۴۸، ۲). تجمع *LTI29*، *ERD14* در نوک ریشه جریان آب را برای تقسیم سلول‌های مریستمی افزایش می‌دهند. در گیاهان متحمل به خشکی که وزن خشک شاخه بیشتر، عملکرد بالاتر و پتانسیل آب بیشتری در برگ در شرایط تنش خشکی داشتند، بیان شدیدتر دهیدرین در مقایسه با گیاهان حساس نشان دادند (۷۳).

یا اینکه این پروتئین‌ها در گیاهان تحت تنش خشکی بیان شده در حالی که در شرایط طبیعی دیده نمی‌شوند (۹۳). یا اینکه تجمع آنها بوسیله کمبود تصاعدی آب و تیمار ABA در گیاهان القاء می‌شود (۵۲). گیاهان یک‌ساله و دائمی پاسخ‌های متفاوت در بیان ژن با هدف غلبه بر تنش خشکی نشان می‌دهند. تجمع دهیدرین‌ها در گیاهان یک‌ساله، بیشتر با تحمل گیاه در تعدیل کمبود آب در مقایسه با بقاء و نجات از تنش شدید در گیاهان دائمی مربوط می‌شود و در این گیاهان تحمل به خشکی در جهت تولید میوه یا بذر ارزیابی می‌شود در حالی‌که در گیاهان دائمی نجات و بقاء تحت شرایط خشکی مهم‌تر است. بنابراین شناسایی پیوستگی دی هیدرین‌ها با تحمل به خشکی ممکن است نشانگر پروتئینی مفیدی در انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل باشد (۵۹، ۴۸، ۸).

در فرایند خشک شدن بذور پس از تجمع حداکثر ماده خشک، بذور برای بقا در شرایط آب و هوایی نامناسب، محتوی آب درون بافت‌های خود را کاهش می‌دهند. چنین سرعت دهیدراسیون ممکن است اثرات مضری بر روی سلول‌ها، بافت‌ها وارگان‌ها داشته باشد، بنابراین باید وقایع حفاظتی رخ دهند. پروتئین‌های دهیدرین در بذور گونه‌های مختلف از جمله ریکالسیترنت، ارتودکس و حدواسط‌ها کشف شده‌اند. مقادیر مختلف تجمع دهیدرین در محورهای جنینی و لپه‌های بالغ و بذور نابالغ گیاهان مختلف نشان می‌دهد که حساسیت متفاوتی به خشکی در بافت-های بذری بین گونه‌ها وجود دارد که بیانگر نقش حفاظتی دهیدرین‌ها در طی دهیدراسیون است (۲۹) و حتی بقا ریکالسیترنت‌ها را وابسته به‌حضور پروتئین‌های وابسته به خشکی مانند دهیدرین‌ها می‌دانند (۸۵).

تجمع پروتئین‌های دهیدرین در بذور بالغ گیاهان افزایش می‌یابد و حداکثر تجمع در بلوغ فیزیولوژیکی بذور حاصل می‌شود. بنابراین تجمع این پروتئین‌ها می‌تواند به‌عنوان یک مقیاس برای تعیین بلوغ بذر در مطالعات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی باشد (۸۵).

دی‌هیدرین‌های نوع Y_nSK_2 از فراوانترین کلاس‌های دی‌هیدرین هستند که بوسیله خشکی و تیمار ABA و نه سرما القا می‌شوند. برای مثال دهیدرین‌های DHN1، DHN2، DHN3، DHN4، DHN6، DHN9 ساختار متداول YSK_2 به خود می‌گیرند و در گیاهچه‌ها در پاسخ به تیمار *ABA* و خشکی تجمع می‌یابند اما در طی دماهای پایین به صورت بدون بار باقی می‌مانند (۲).

همچنین سه ژن دی هیدرین *QrDhn1*، *QrDhn2*، *QrDhn3* در بلوط وجود دارد که ژن *QrDhn1*(Y_2SK_n) در طی مراحل انتهایی توسعه جنین زیگوتی بیان می‌شود اما در جنین سوماتیکی فقط در تنش اسمزی و خشکی بیان می‌گردد. *QrDhn2*، *QrDhn3* از انواع دهیدرین‌های K_n هستند که فقط در جنین سوماتیک و برگ‌های گیاه در پاسخ به خشکی بیان می‌شوند. رفتار این ژن‌ها بیانگر آن است که دی هیدرین‌های متفاوتی در فرایند بلوغ بذر و پاسخ به تنش اسمزی در جنین سوماتیکی نقش دارد (۸۷). ژن دی هیدرین اسیدی *Podhn* (SK_2-type) اگرچه در تمام بافت‌ها در شرایط

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-18]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1389.5.4.1.8]

طبیعی بیان می‌شود اما بیان آن بیشتر در سلول تحت تیمار خشکی، شوری، سرما و استعمال ABA افزایش می‌یابد. بنابراین ممکن است که *Podhn* در پاسخ به تنش و یا ABA درگیر باشد (۷). در مطالعه کمی بیان ژن‌های گروه دو و چهار پروتئین‌های LEA در بذور در حال بلوغ گندم نان و دوروم و در کلئوپتیل و کلئوریزای گیاهچه‌ها مشاهده شد که ٤ ژن *Td29b*، *Td16*، *Td27e* *Td11* تفاوت آشکاری را در شیوه تجمعشان در پاسخ به خشکی از خود نشان دادند (۱). گیاه سرخس می‌تواند ۹۵ درصد محتوی آبش را از بدهد اما باز هم زنده بماند. در واقع دی هیدرین ی‌ها از جمله پروتئین‌های خاصی هستند که در طی شرایط خشکی در نزدیک دیواره سلولی وجود دارند. دی هیدرین‌های محصورکننده آب در واقع به آب اجازه می‌دهند به‌عنوان روان کننده بین غشا سلولی و دیواره سلولی عمل کنند و یا حتی بین لایه‌های سلولی قرار گیرند. ممانعت از خرابی دیواره‌های سلولی در گونه‌های متحمل به خشکی ممکن است به‌دلیل توانایی دی هیدرین‌ها در تغییر شکل برگشت پذیر دیواره سلولی باشد.بنابراین سنتز دی هیدرین‌ها و پتانسیل تمرکز آنها در دیواره سلول گونه‌های متحمل به خشکی نقش مهمی در جلوگیری از تخریب مکانیکی در طی خشکی دارد (٦١). Vicilin (CaN-656) و کانگلوتین (CaN-17) از پروتئین‌های ذخیره‌ای، دارای فعالیت مشابه لکتین هستند. نوعی از پروتئین لوبیا متعلق به زیر خانواده ویسیلین در شرایط تنش تجمع می‌یابد که همولوژی زیادی با دهیدرین‌ها دارد. پیشنهاد شده که فعالیت این پروتئین ممکن است از ساختار کروماتین در برابر خشکی جلوگیری کند (۹).

منابع

1. Ali-Benali MA, Alary R, Joudrier Ph, Gautier MF (2005) Comparative expression of five Lea Genes during wheat seed development and inresponse to abiotic stresses by real-time quantitative RT-PCR. Biochimica et Biophysica Acta 1730:56 – 65

2. Allagulova ChR, Gimalov FR, Shakirova FM, Vakhitov VA (2003) The Plant Dehydrins: Structure and Putative Functions. Biochemistry (Moscow) 68(9):945-951

3. Alsheikh MK,Svensson JT, Randall SK (2005) Phosphorylation regulated ion-binding is a property shared by the acidic subclass dehydrins. Plant Cell Environ 28:1114- 22

4. Arora R, Rowland LJ, Ogden E L, Dhanaraj A L, Marian CO, Ehlenfeldt M K,Vinyard B(2004) Dehardening kinetics, bud development, and dehydrin metabolism in blueberry cultivars during deacclimation at constant, warm temperatures. J. Am. Soc. Hort. Sci. 129:667– 674

5. Arora R, Rowland LJ, Panta GR (1997) Chill-responsive dehydrins in blueberry: are they associated with cold hardiness or dormancy transitions? Physiol. Plant. 101:8–16

6. Artlip TS, Callahan AM, Bassett CL, Wisniewski ME (1997) Seasonal expression of a dehydrin gene in sibling deciduous and evergreen genotypes of peach (*Prunus persica* [L.] Batsch), Plant Mol. Biol. 33:61–70

7. Bae EK, Lee H, Lee J, Noh EW (2009) Differential expression of a poplar SK2-type dehydrin gene in response to various stresses. BMB reports 42(7): 439-443

8. Bakalova S, Nedeva D, Mckee J (2008) Protein profiles in wheat seedlings subjected to dehydration stress. Ecology and Enviromental Research 6(2): 37-48

9. Battaglia M, Olvera-Carrillo Y, Garciarrubio A, Campos FA, Covarrubias A (2008) The Enigmatic LEA Proteins and Other Hydrophilins. Plant Physiology148:6–2

10. Beck EG, Fettig S, Knake C, Gartig K, Bhattarai T (2007) Specific and unspecific responses of plant to cold and drought stress. J .Biosci 32:501–10

11. Bhattarai T, Fettig S (2005) Isolation and characterization of a dehydrin gene from *Cicer pinnatifidum*, a drought-resistant wild relative of chickpea. Physiol Plant 123:452–458

12. Brini F, Saibi W, Amara I,Gargouri A, Masoudi Kh, Hanin M (2010) Wheat dehydrin DHN-5 exterts a heat-protective effect on β-glocosidase and glocose oxidase activities. B iosci. Biotechnol. Biochem74(5):1050-105

13. Brini F, Hanin M, Lumbreras V,Irar S, Pages M, Masmoudi K (2006) Functional characterization of DHN-5, a dehydrin showing a differential phosphorylation pattern in two Tunisian durum wheat (*Triticum durum* Desf.) varieties with marked difference in salt and drought tolerance. Plant Sci 172: 20–28

14. Bryant J E, Ecomte JT, Lee AL, Young GB, Pielak GJ (2005) Protein dynamics in living cells. Biochemistry 44: 9275-9279

15. Carjuzaa P, Castellión M, Distéfano AJ, Del Vas M, Maldonado S (2008) Detection and subcellular localisation of dehydrin-like proteins in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) embryos. *Protoplasma* 233:149-156.

16. Ceccardi TL, Meyer NC, Close TJ(1994) Purification of a maize dehydrin. Protein Express Purif5:266-9

17. Chinnusamy V, Gong Z, Zhu JK (2008) Abscisic Acid-mediated Epigenetic Processes in Plant Development and Stress Responses. Journal of Integrative Plant Biology 50 (10): 1187–1195

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-18]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1389.5.4.1.8]

18. Close TJ (1996) Dehydrins: Emergence of a biochemical role of a family of plant dehydration proteins. Physiol Plant97:795-803
19. Close TJ, Fenton RD, Moonan F(1993) A view of plant dehydrins using antibodies specific to the carboxy terminal peptide. Plant Mol Biol 23:279–86.
20. Danyluk J, Perron A, Houde M, Limin A, Fowler B, Benhamou N, Sarhan F(1998) Accumulation of an Acidic Dehydrin in the Vicinity of the Plasma Membrane during Cold Acclimation of Wheat. The Plant Cell 10: 623–638
21. Egerton-Warburton LM, Balsamo RA, Close TJ (1997) Temporal accumulation and ultrastructural localization of dehydrins in *Zea mays* L. Physiol. Plant. 101: 545-555
22. Ellis RJ (2001a) Macromolecular crowding: an important but neglected aspect of the intracellular environment. Curr Opin Struct Biol 11: 114-119
23. Ellis RJ (2001b) Macromolecular crowding: obvious but under appreciated. Trends Biochem Sci 26: 597-604
24. Farrant JM, Bailly C, Leymarie J, Hamman B, Come D, Corbineau F (2004)Wheat seedlings as a model to understand desiccation tolerance and sensitivity. Physiol Plant120:563–74
25. Ganeshan S,Vitamvas P, Fowler D.B,Chibbar R.N (2008) Quantitative expression analysis of selected COR genes reveals their differential expression in leaf and crown tissues of wheat (*Triticum aestivum* L.) during an extended low temperature acclimation regimen. Journal of Experimental Botany 59: 2393–2402
26. Gasulla F,Go´mez de Nova P, Esteban-Carrasco A,M. Zapata J, Barreno E ,Gue´ra A(2009) Dehydration rate and time of desiccation affect recovery of the lichenic algae Trebouxia erici: alternative and classical protective mechanisms. Planta231:195–208
27. Goday A, Jensen A B, Culiáñez-Maciá F A , Albá M M, Figueras M, Serratosa J, Torrent M, Pagès M (1994)The maize abscisic acid-responsive protein Rab17 is localized in the nucleus and cytoplasm and interacts with nuclear localization signals. Plant Cell 6: 351-360
28. Godoy JA, Lunar R, Torres-Shumann S, Moreno J, Rodrigo R M, Pintor-ToroJ A (1994) Expression, tissue distribution and subcellular localization of dehydrin TAS14 in salt-stressed tomato plants. Plant Mol. Biol. 26: 1921-1934
29. Granczarska M, Zalewski T,Wojtyla L(2008) A comprative study of water distribution and dehydrin protein localization in maturing pea seeds. Journal of plant physiology 165:1940-1946
30. Grosselindemann E, Robertson M, Wilmer JA, Chandler PM (1998) Genetic variation in pea (*Pisum*) dehydrins: sequence elements responsible for length diVerences between dehydrin alleles and between dehydrin loci in *Pisum sativum* L. Theor Appl Genet96:1186–1192
31. Guo P, Baum M, Grando S, Ceccarelli S, Bai G, Li R, Korff M V,K. Varshney R, Graner A, Valkoun J (2009) Differentially expressed genes between drought-tolerant and drought-sensitive barley genotypes in response to drought stress during the reproductive stage. Journal of Experimental Botany 60:3531–3544
32. Hall D(2006)Protein self-association in the cell: a mechanism for fine tuning the level of macromolecular crowding? Eur Biophys J 35: 276-280
33. Hall D, Dobson CM (2006) Expanding to fill the gap: A possible role for inert biopolymers in regulating the extent of the 'macromolecular crowding' effect. FEBS Lett 580: 2584-2590
34. Hara M (2010) The multifunctionality of dehydrins. Plant Signaling & Behavior 5: 1-6
35. Hara M, Shinoda Y,Tanaka Y, Kuboi T(2009)DNA binding of citrus dehydrin promoted by zinc ion. Plant Cell Environ 32:532-41
36. Hara M, Fujinaga M, Kuboi T(2005) Metal binding by citrus dehydrin with histidine-rich domains. J Exp Bot 56:2695-703
37. Hara M, Terashima S, Fukaya T, Kuboi T (2003) Enhancement of cold tolerance and inhibition of lipid peroxidation by citrus dehydrin in transgenic tobacco. Planta217:290-8
38. Hara M, Fujinaga M, Kuboi T (2004) Radical scavenging activity and oxidative modification of citrus dehydrin.Plant Physiol Biochem 42:657-62
39. Hasegawa P M, Bressan R A, Zhu J K, Bohnert H J (2000) Plant Cellular and Molecular Responses to High Salinity. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol 51: 463-499
40. Heidarvand L,Maali Amiri R (2010)What Happens in Plant Molecular Responses to Cold Stress? Acta Physiologiae Plantarum 32:419-431
41. Heidarvand L, Maali Amiri R, Naghavi MR, Farayedi Y, Sadeghzadeh B, Alizadeh K(2011) Physiological and Morphological Characteristics of Chickpea Accessions under Low Temperature Stress. (in press)
42. Heyen BJ, Alsheikh MK, Smith EA, Torvik CF, Seals DF, Randall SK(2002)The calcium-binding activity of a vacuole-associated, dehydrin-like protein is regulated by phosphorylation. Plant Physiol130:675-87
43. Hoekstra FA, Golovina EA, Buitink J (2001) Mechanisms of plant desiccation tolerance. Trends Plant Sci6:431-8
44. Houde M, Belcaid M, Ouellet F, Danyluk J, Monroy A.F, Dryanova A, Gulick P, Bergeron A, Laroche A, Links M.G, MacCarthy L, Crosby W.L, Sarhan F(2006) Wheat EST resources for functional genomics of abiotic stress. BMC Genomics 7:149-.
45. Houde M, Dallaire S, N'Dong D, Sarhan F (2004) Overexpression of the acidic dehydrin WCOR410 improves freezing tolerance in transgenic strawberry leaves. Plant Biotech J 2:381–387

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-18]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1389.5.4.1.8]

46. Houde M, Daniel C, Lachapelle M,Allard F, Laliberté S, Sarhan F(1995). Immunolocalization of freezing-tolerance-associated proteins in the cytoplasm and nucleoplasm of wheat crown tissue. Plant J. 8: 583-593
47. Hsieh T H, Li C W, Su R C, Cheng C P, Sanjaya,Tsai YC,Chan M T(2010) A tomato bZIP transcription factor, SlAREB, is involved in water deficit and salt stress response. Planta 231:1459–1473
48. Hu L,Wang Z, Du H, Huang B (2010) Differential accumulation of dehydrins in response to water stress for hybrid and common Bermuda grass genotypes differing in drought tolerance. Journal of plant physiology 167:103-109
49. Ismail FA, Nitsch LMC, Wolters-Arts MMC, Mariani C, Derksen JWM (2010) Semi-viviparous embryo development and dehydrin expression in the mangrove *Rhizophora mucronata* Lam. Sex Plant Reprod 23:95–103
50. Ismail AM, Hall AE, Close TJ (1999a) Allelic variation of a dehydrin gene cosegregates with chilling tolerance during seedling emergence. Proc Natl Acad Sci USA 96: 13566–13570
51. Jensen AB, Goday A, Figueras M, Jessop AC, Pagès M (1998) Phosphorylation mediates the nuclear targeting of the maize Rab17 protein. Plant J 13:691-7
52. JiangY, Huang B (2002) Protein alterations in response to water stress and ABA in Tall fescue. CropSci 42:202–7.
53. Kalberer RS, Wisniewski M, Arora R (2006) Deacclimation and reacclimation of cold-hardy plants: Current understanding and emerging concepts. Plant Science171:3–16
54. Koag MC, Wilkens S, Fenton RD, Resnik J, Vo E, Close TJ (2009) The K-segment of maize DHN1 mediates binding to anionic phospholipid vesicles and concomitant structural changes. Plant Physiol150:1503- 14
55. Koag MC, Fenton RD, Wilkens S, Close TJ (2003) The binding of maize DHN1 to lipid vesicles. Gain of structure and lipid specificity. Plant Physiol 131:309-16
56. Kosova´k, Holkova´L, Pra´s.il I T, Pra´silova P, Brada´c.ova´M, Vi´ta´mva´s P, C.apkova´V (2008) Expression of dehydrin 5 during the development of frost tolerance in barley (*Hordeum vulgare*) . Journal of Plant Physiology 165 :1142-1151
57. Kosova K, Vitamvas P, Prasil I T (2007)The role of dehydrins in plant response to cold. Biologia Plantarum 51:601–617
58. Lång V, Palva E T (1992) The expression of a *rab*-related gene, *rab18*, is induced by abscisic acid during the cold acclimation process of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Plant Molecular Biology 20:951-962
59. Laral MV, Borsani1 J,O. Budde C,A. Lauxmann M,A. Lombardo V, Murray R,S. Andreo C,F. Drincovich1 M (2009) Biochemical and proteomic analysis of 'Dixiland' peach fruit (*Prunus persica*) upon heat treatment. Journal of Experimental Botany 60:4315–4333
60. Larcher W (1995) *Physiological Plant Ecology*, 3rd edn. Springer, Berlin, Germany
61. Layton B,Boyd M B,S. Tripepi M,M. Bitonti B,R. Dollahon M N,A. Balsamo R (2010) Dehydration-induced expression of a 31-kDa dehydrin in *Polypodium polypodioides* (Polypodiaceae) may enable large, reversible deformation of cell walls *American Journal of Botany* 97: 535-544
62. Marian CO, Krebs SL, Arora R (2004) Dehydrin variability among rhododendron species: a 25-kDa dehydrin is conserved and associated with cold acclimation across diverse species. New Phytol 161:773–780
63. Marian Co, Eris A,L. Krebs S, Arora R (2004) Environmental regulation of a 25kDa dehydrin in relation to Rhododendron cola acclimation. J. Amer .Soc. Hort Sci 129:354-359
64. Mingeot D, Dauchot N, Van Cutsem P, Watillon B (2009) Characterisation of two cold induced dehydrin genes from *Cichorium intybus* L. Mol Biol Rep 36:1995–2001
65. Mitwisha L, Brandt W, McCread L, Lindsey G G (1998) HSP12 is a LEA-like protein in *Saccharomyces cerevisiae*. Plant Mol Biol 37:513–521
66. Mohammad khani N, Heidari R (2008) Effects of drought stress on soluble proteins in two maize varieties. Turk J Biol 32:23–30.
67. Momma M, Kaneko S, Haraguchi K, Matsukura U (2003) Peptide mapping and assessment of cryoprotective activity of 26/27-kDa dehydrin from soybean seeds. Biosci Biotech Biochem 67:1832–1835
68. Mundy J, Chua NH (1988) Abscisic acid and water-stress induced the expression of a novel rice gene. EMBO J. 7: 2279-2286
69. Nazari MR, Habibpour Mehraban F, Maali Amiri R, Zeinali Khaneghah H (2010) Preliminary Evaluation of Response in Desi Chickpea Genotypes for Low Temperature Stress. Iranian Journal of Field Crop Science (in press).
70. Nylander M, Svensson J, Palva ET, Welin BV (2001) Stress-induced accumulation and tissue-specific localization of dehydrins in Arabidopsis thaliana. Plant Mol Biol 45: 263–279
71. Olave-Concha N, Bravo LA (2005) Differential accumulation of dehydrin-like proteins by abiotic stresses in *Deschampsia antarctica* Desv. Polar Biol 28:506–13
72. Olave-Concha N, Ruiz-Lara S, Munoz X,A. Bravo L, J. Corcuera L (2004) Accumulation of dehydrin transcripts and proteins in response to abiotic stresses in *Deschampsia antarctica*. Antarctic Science 16 (2): 175–184.
73. Ozturk ZN, Talam EV, Deyholos M, Michalowski CB, Galbraith DW, GozukirmiziN, etal (2002)Monitoring large-scale changes in transcript abundance in drought-and salt-stressed barley.Plant Mol Biol 48:551–73
74. Pandey A, Chakraborty S, Datta A, Chakraborty N (2008) Proteomics Approach to Identify Dehydration Responsive Nuclear Proteins from Chickpea. Molecular & Cellular Proteomics 7:88–107

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-18]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1389.5.4.1.8]

75. Patton A J, Cunningham S M, Volenec J J, Reicher Z J (2007) Diverences in freeze tolerance of Zoysiagrasses: I. Role of proteins. Crop Sci 47:2162–2169
76. Pennycooke JC, Cheng H, Stockinger EJ (2008) Comparative genomic sequence and expression analyses of *Medicago truncatula* and alfalfa subspecies *falcata* cold-acclimation speciWc genes. Plant Physiol 146:1242–1254
77. Pulla RK, Kim YJ, Kyum Kim M , Senthil KS, In JG, Yang DC (2008) Isolation of a novel dehydrin gene from *Codonopsis lanceolata* and analysis of its response to abiotic stresses. BMB reports 41:338-343
78. Rémus-Borel W, Castonguay Y, Cloutier J, Michaud R, Bertrand A, Desgagnés R, Laberge S(2010) Dehydrin variants associated with superior freezing tolerance in alfalfa (*Medicago sativa* L.). Theor Appl Genet 120:1163–1174
79. Rinne PL H, Kaikuranta PL M, Van der Plas LHW,Van der Schoot C (1999) Dehydrins in cold-acclimated apices of birch (*Betula pubescens* Ehrh.): production, localization and potential role in rescuing enzyme function during dehydration. Planta 209: 377-388
80. Rorat T (2006) Plant dehydrins: tissue location, structure and function. Cellular & Molecular Biology Letters 11:536 -556
81. Rorat T, Szabala BM, Grygorowicz WJ, Wojtowicz B, Yin Z, Rey P (2006) Expression of SK3-type dehydrin in transporting organs is associated with cold acclimation in *Solanum* species. Planta 224:205-221
82. Rorat T, Grygorowicz W J, Irzykowski W, Rey P (2004) Expression of KS-type dehydrins is primarily regulated by factors related to organ type and leaf developmental stage during vegetative growth. Planta 218: 878–885
83. Roychoudhury A, Basu S, Sengupta DN (2009) Comparative expression of two abscisic acid-inducible genes and proteins in seeds of aromatic indica rice cultivar with that of non-aromatic indica rice cultivars. Indian J Exp Biol 47:827-33
84. Roychoudhury A, Supratim Basu S (2008) Overexpression of an abiotic-stress inducible plant protein in the bacteria *Escherichia coli*. African Journal of Biotechnology7:3231-3234
85. Samarah NH, Mullen RE, Cianzio S R, Scott P (2006) Dehydrin-Like Proteins in Soybean Seeds in Response to Drought Stress during Seed Filling.Crop Science Society of America 46:2141–2150
86. Soulages JS, Kim K, Arrese EL, Walters C, Cushman JC (2003) Conformation of a Group 2 Late Embryogenesis Abundant Protein from Soybean. Evidence of Poly (L-Proline)-type II Structure. Plant Physiol 131: 963-975
87. Sunderli´kova´ V, Salaj J, Kopecky D, Salaj T, Wilhem E, Matus´ikova´ I (2009) Dehydrin genes and their expression in recalcitrant oak (*Quercus robur*) embryos. Plant Cell Rep 28:1011–1021
88. Sutton F, Ding X, Kenefick DG (1992) Group 3 LEA gene HVA1 regulation by cold acclimation and deacclimation in two barley cultivars with varying freeze resistance, Plant Physiol 99:338–340
89. Tester M, Bacic A (2005) Abiotic stress tolerance in grasses. From model plants to crop plants. Plant Physiology 137:791-793
90. Thalhammer A, Hundertmark MV, Popova A, Seckler RK, Hincha D (2010) Intraction of two intrinsically disordered plant stress proteins (COR15A AND COR15B) with lipid membranes in the dry state. Biochem Biophys Acta, doi:10.1016/j.bbamem.2010.05.015
91. Thapa B, Arora R, Knapp AD, Brummer EC (2008) Applying freezing test to quantify cold acclimation in *Medicago truncatula*. J Am Soc Hort Sci 133:684–691
92. Tunnacliffe A, Wise M J. (2007) The continuing conundrum of the LEA Proteins. Naturwissenschaften 94:791-81
93. Volaire F, Genevieve C, Francois L (2001) Drought survival and dehydration tolerance in *Dactylis glomerata* and *Poa bulbosa*. Aust J Plant Physiol 28:743–54
94. Wang W, Vinocur B, Altman A (2003) Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. Planta 218: 1-14
95. Weiss J, Egea-Cortines M (2009) Transcriptomic analysis of cold response in tomato fruits identifies dehydrin as a marker of cold stress. J Appl Genet 50(4):311–319
96. Welling A, Rinne P, Vihera¨-Aarnio A, Kontunen-Soppela S, Heino P, Palva E T (2004) Photoperiod and temperature differentially regulate the expression of two dehydrin genes during overwintering of birch (*Betula pubescens* Ehrh.). J Expt Bot 55:507-516
97. Wise M J (2003) LEAping to conclusions: A computational reanalysis of late embryogenesis abundant proteins and their possible roles. *BMC Bioinformatics* **4:**52
98. Wise MJ, Tunnacliffe A (2004) POPP the question: what do LEA proteins do? Plant Science 9:13-17.
99. Wisniewskia M, Webba R, Balsamob R, Closec TJ, Yud XM, Griffithd M (1999) Purification, immunolocalization, cryoprotective, and antifreeze activity of PCA60: A dehydrin from peach (*Prunus persica*). Physiologia Plantrum105:600–608
100. Xu J, Zhang YX, Wei W, Han L, Guan ZQ, Wang Z, Chai TY (2008) BjDHNs confer heavy-metal tolerance in plants. Mol Biotechnol 38:91-8
101. Yin Z, Rorat T, Szabala BM, Ziokowska A, Malepszy S (2006) Expression of a *Solanum sogarandinum* SK3-type dehydrin enhances cold tolerance in transgenic cucumber seedlings. Plant Sci 170:1164–1172

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-18]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1389.5.4.1.8]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1389.5.4.1.8]
[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-18]