

Сезонная динамика дегидринов и температуры замерзания воды в талломах лишайника *Lobaria pulmonaria* в условиях средней тайги

Т. К. Головки*, Н. Е. Коротаева**, Р. В. Малышев*,
Г. Н. Табаленкова*, М. А. Шелякин*

* Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,
г. Сыктывкар

** Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН,
г. Иркутск
golovko@ib.komisc.ru

Аннотация

Исследовали сезонные изменения содержания белков-дегидринов, оводненности и температуры замерзания воды в лишайнике *Lobaria pulmonaria* (лобария легочная). Впервые идентифицировано два дегидрина с мол. массой 40 и 43 кДа. Они присутствовали в талломах в течение всего года, что свидетельствует о конститутивной экспрессии данных белков. Наименьшее их содержание отмечали в наиболее благоприятный для роста весенний период. Показано увеличение содержания этих белков при десикации талломов в дневные часы летом и их повышенный уровень при переходе к холодному времени года. Содержание воды варьировало в пределах 45–70 % сырой массы лишайников. Температура кристаллизации воды в талломах изменялась в зависимости от сезона и составляла минус 10–11°С в наиболее холодный период. При снижении температуры фазовому переходу «вода – лед» подвергалось от 25 до 45 % всей содержащейся в талломах воды. Высказано предположение о существовании связи уровня дегидринов с оводненностью и температурой замерзания воды, и об их участии в формировании фракции сильно связанной воды.

Ключевые слова:

Lobaria pulmonaria, таллом, белки-дегидрины, содержание воды, температура замерзания воды

Введение

Лишайники – уникальные фототрофные организмы. Они представляют собой ассоциацию гетеротрофного микобионта и фотосинтезирующего фотобионта. Согласно современным исследованиям [1], метагеном лишайников, помимо геномов микобионта (грибы) и фотобионта (зеленые водоросли и/или цианобактерии), содержит геномы множества видов бактерий. Лишайники проявляют высо-

Seasonal dynamics of dehydrins and water freezing temperatures in the thalli of the lichen *Lobaria pulmonaria* in the middle taiga zone

T. K. Golovko*, N. E. Korotaeva**, R. V. Malyshev*,
G. N. Tabalenkova*, M. A. Shelyakin*

* Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Syktyvkar

** Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry,
Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Irkutsk
golovko@ib.komisc.ru

Abstract

Seasonal changes in the content of dehydrin proteins, water content, and freezing point of water in the lichen *Lobaria pulmonaria* have been studied. Two dehydrins with mol. weight of 40 and 43 kDa have been identified for the first time. They are available in the thalli throughout the year, which indicates the constitutive expression of these proteins. The lowest content of these dehydrins has been identified for the spring period, which is the most favorable time for the lichen growth. Desiccation of the thalli in warm summer days increases the content of the proteins. The change for the cold year period also provokes an increase in their concentration. The relative water content ranges from 45 % to 70 % fresh weight of the thalli. The water crystallisation temperature varies depending on the season and is minus 10–11 °C for the coldest period. As the temperature decreases, 25–45 % of the total water content in the thalli undergoes a phase transition from water to ice. It has been suggested that the level of dehydrins correlates with the water content and freezing point of the water, and that dehydrins contribute to the formation of a fraction of the strongly bound water.

Keywords:

Lobaria pulmonaria, thallus, dehydrin proteins, water content, water freezing point

ков леса, о чем свидетельствует высокое биологическое разнообразие лишенобиоты в бореальной зоне [4].

Лишайники – многолетние, медленно растущие пойкилогидрические организмы. Благоприятными для их роста являются весенний и осенний периоды с умеренной температурой и высокой влажностью. Летом талломы лишайников часто подсыхают и становятся физиологически неактивными, но быстро восстанавливают свои функции при увлажнении. Так, например, у крупнолистоватого лишайника *Lobaria pulmonaria* в теплый и сухой период днем превалировало дыхание, а поглощение CO_2 отмечали только в ранние утренние часы после гидратации талломов парами атмосферной влаги [5]. Проведенные нами ранее исследования показали, что отобранные зимой талломы после увлажнения и 2–3-часовой акклимации в комнатных условиях были способны ассимилировать CO_2 со скоростью, сопоставимой с измеренной в благоприятный для роста период [6].

В данной работе представлены результаты изучения сезонной динамики уровня дегидринов, содержания и температуры замерзания воды в талломах лишайника *L. pulmonaria* в годичном цикле.

Дегидрины представляют собой высокогидрофильные белки, характеризующиеся наличием высококонсервативных Y-, S- и K-сегментов, богатых глицином участков и высокой термоустойчивостью [7, 8]. Они накапливаются в разных клеточных компартментах и тканях растений в ответ на осмотический стресс, вызванный дефицитом воды, низкой температурой, высокой засоленностью, и участвуют в стабилизации важных биологических макромолекул и мембран [9]. Имеются данные о роли этих белков в защите клеток при холодовой адаптации и формировании морозоустойчивости древесных растений [10–13]. Количество дегидринов в растениях сильно варьирует в зависимости от вида и условий среды, а их мол. массы находятся в пределах 15–150 кДа [14]. Сведения о дегидринах лишайников весьма ограничены и касаются в основном фотобионта. По данным работ [15, 16], в лишайниковой водоросли *Trebouxia erici* постоянно присутствовали пять дегидринов с мол. массой 15, 18, 34, 40 и 120 кДа.

Материалы и методы

Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm. (лобария легочная) – эпифитный крупнолистоватый лишайник. Вид распространен в бореальных, умеренных, горных и океанических районах северного полушария и тропических лесах Восточной и Южной Африки [17]. Охраняется в большинстве стран северной и центральной Европы.

Таллом *L. pulmonaria* гетеромерного типа с четко очерченным альгальным слоем под плотно прилегающими друг к другу гифами верхней коры. Под слоем клеток зеленой водоросли рыхло расположены гифы гриба, формирующие сердцевину. Нижний коровый слой имеет выросты (ризиды), с помощью которых слоевище прикрепляется к субстрату. Толщина хорошо развитого таллома в зоне резин может достигать 300 мм, вне ее составляет около 200 мм [5].

Талломы (слоевища) лишайника отбирали в старовозрастном осиннике с примесью ели и пихты вблизи г. Сыктывкара (61° 34' с. ш., 50° 33' в. д.). Сбор образцов осуществляли со стволов деревьев на высоте 1–3 м от земли в первой половине дня (10–11 ч) в разные сезоны года. Район исследований характеризуется умеренно-континентальным климатом, со среднегодовой температурой воздуха около +1° С. Среднесуточная температура самого теплого месяца (июля) – около +17° С, самого холодного (января) – минус 16° С. Годовое количество осадков составляет 600–700 мм. Наибольшее их количество выпадает летом и осенью, 60–80 мм за месяц, зимой и весной месячная норма осадков в 1,5–2 раза меньше. Переход средней суточной температуры через 0° С весной происходит во второй декаде апреля, осенью – в начале октября. Длительность безморозного периода составляет 180–190 дней, а продолжительность периода со среднесуточной температурой >5° С – около 160 дней [18].

Свежеотобранные талломы фиксировали в жидком азоте и высушивали лиофильно с помощью FreeZone 2.5 L (Labconso, США). Растворимый белок выделяли из лиофильно высушенного материала. Для этого образцы (0,1 г), охлажденные в жидком азоте, тщательно растирали с кварцевым песком в присутствии метанола (1 : 4, v/v). Осадок, получившийся после центрифугирования гомогената (9000 g, 1 мин, 4° С), последовательно смешивали с 25%-ным хлороформом и метанолом, каждый раз отбрасывая жидкую фазу после центрифугирования (9000 g, 1 мин, 4° С). Общий белок, содержащийся в осадке, растворяли на водяной бане (3 мин.) в буфере для образца, содержащем 0,125 М Трис-НСl (pH 6,8), 10 % додецилсульфата натрия, 10 мМ β-меркаптоэтанол, 1 мМ ЭДТА, 20 % глицерина. Содержание белка в образце определяли с помощью флуориметра QubitTM (“Invitrogen”, США). Электрофорез в ПААГ и иммуноблоттинг проводили в системе miniProtein III (“Bio-Rad”, США) по прилагаемой инструкции. Для иммуноблоттинга использовали первичные антитела против специфической K-последовательности дегидринов (Agrisera, AS07 206, Швеция) и вторичные антитела, конъюгированные с щелочной фосфатазой (Sigma, США) [19]. Молекулярную массу выявленных дегидринов определяли с использованием белковых маркеров PageRuler Unstained Protein Ladder (Thermo Scientific, США) с помощью программного обеспечения Image Laboratory (версия 5.2) (Bio Rad, США). Содержание дегидринов оценивали с помощью программы Gel Analysis после перевода изображения мембраны в цифровой формат в условных единицах как отношение количества окрашенных пикселей данного белка к общей сумме окрашенных пикселей на мембране [20].

Температуру замерзания воды определяли калориметрически на калориметре DSC – 60 Shimadzu (Япония) [21]. Образцы (кусочки свежесобранных талломов массой до 50 мг) взвешивали, помещали в алюминиевый контейнер объемом 90 мм³ и охлаждали со скоростью 1°С/мин от +5° С до –30° С, непрерывно регистрируя интенсивность тепловыделения. Температуру кристаллизации воды определяли по началу пика фазового перехода. После проведения

калориметрических измерений образцы высушивали при +105° С до постоянного веса. Содержание воды определяли по разнице сырой и сухой массы образцов. Количество воды, претерпевшей фазовый переход, – по формуле: $m_{\text{замер. воды}} = 335 \times Q$, где Q – тепловой эффект при нуклеации воды (Дж), 335 – удельная теплота льдообразования в мДж/мг (для пресной воды).

Статистическую обработку данных проводили с помощью программы Statistica 10 (StatSoft Inc., США). В таблицах и рисунках приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки. Значимость различий содержания дегидринов определяли с помощью непараметрического критерия Манна-Уитни ($p < 0,05$). Определения дегидринов выполнены в трех биологических повторностях. Измерения тепловыделения – с использованием четырех-пяти независимых образцов.

Результаты и их обсуждение

Анализ белков *L. pulmonaria* с применением электрофореза и иммуноблоттинга показал наличие в талломах двух четко выраженных белков-дегидринов с мол. массой 40 и 43 кДа. Эти среднемолекулярные дегидрины присутствовали во всех образцах, отобранных в разные сезоны года (рис. 1). Анализ сезонных изменений показал, что содержание дегидринов не оставалось постоянным и изменялось примерно в пять раз (от 0,04 до 0,15 усл. ед. интенсивности окрашивания) (рис. 2). Низкое содержание дегидринов выявлено в январе и третьей декаде апреля, когда в лесу еще лежал снег, но дневные температуры уже достигали +10° С. В сентябре содержание дегидринов в талломах было существенно выше. Высокие количества этих белков отмечены в конце июня. Этот период характеризовался сравнительно сухой и теплой погодой, когда температура воздуха в полуденные часы поднималась до +28... +30° С, при этом относительная влажность воздуха снижалась до 40 %. Анализ образцов, отобранных в разное время суток, показал максимум содержания дегидринов в полуденные часы (рис. 2), далее содержание обоих белков снижалось, к утру оно было в два раза ниже величин, характерных для полудня.

Содержание воды в лишайнике варьировало в пределах от 45 до 70 % сырой массы талломов (рис. 3). Наибольшая оводненность талломов была отмечена в октябре. В остальное вре-

мя этот показатель составлял 50–60 % сырой массы образцов. Калориметрические определения показали, что температура фазового перехода «вода-лед» в холодный период (ноябрь–январь) составляла –9... –11° С, в теплое время была на 2–3° С выше. Заметное снижение температуры заморозки воды отмечали уже в сентябре. В зависимости от сезона и оводненности, фазовому переходу подвергалось от 25 до 45 % содержащейся в талломах воды.

Нами выявлены сезонные изменения уровня белков-дегидринов, оводненности и температуры заморозки воды в лишайнике *L. pulmonaria*. В талломах идентифицировано два дегидрина с мол. массой 40 и 43 кДа. По имеющимся в литературе сведениям, растительные дегидрины представлены белками с мол. массой от 15 до 150 кДа [14] и могут отличаться высоким внутривидовым

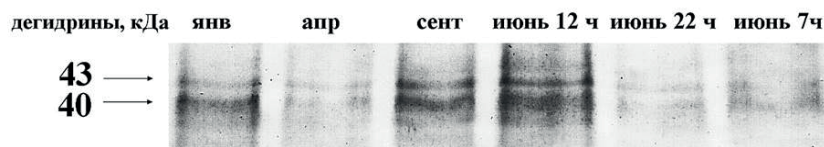


Рисунок 1. Сезонные и суточные изменения содержания дегидринов в талломах *Lobaria pulmonaria* по результатам Western Blot. Приведено изображение типичной мембраны.

Условные обозначения. янв – январь; апр – апрель; сент – сентябрь. Слева указаны молекулярные массы дегидринов.

Figure 1. Seasonal and daily changes in the content of dehydrins in the thalli of *Lobaria pulmonaria* according to the Western Blot. The figure illustrates the typical membrane.

Keys. янв – January; апр – April; сент – September. The molecular weights of the dehydrins are given on the left.

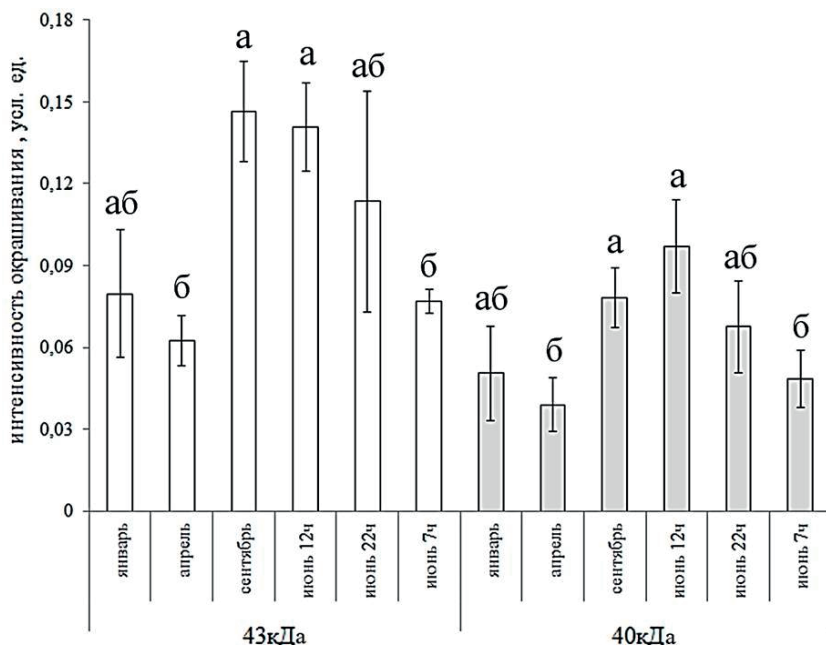


Рисунок 2. Сезонные и суточные изменения содержания дегидринов в талломах *Lobaria pulmonaria* по результатам денситометрического измерения.

Примечание. Приведены средние значения и стандартные ошибки ($n = 3$). Разные буквы над столбцами обозначают статистически значимые различия в сезонной и суточной динамике. Оценку значимости различий проводили с помощью критерия Манна-Уитни в программе Statistica при $p < 0,05$ отдельно для каждого из дегидринов.

Figure 2. Seasonal and daily changes in the content of dehydrins in the thalli of *Lobaria pulmonaria* according to the results of densitometric measurement.

Note. The mean values and standard errors ($n = 3$) are given. The different letters above the columns indicate significant differences between month and time of day. The significance of the differences was assessed using the Mann-Whitney U-test in the Statistica program at $p < 0.05$ separately for each of the dehydrins.

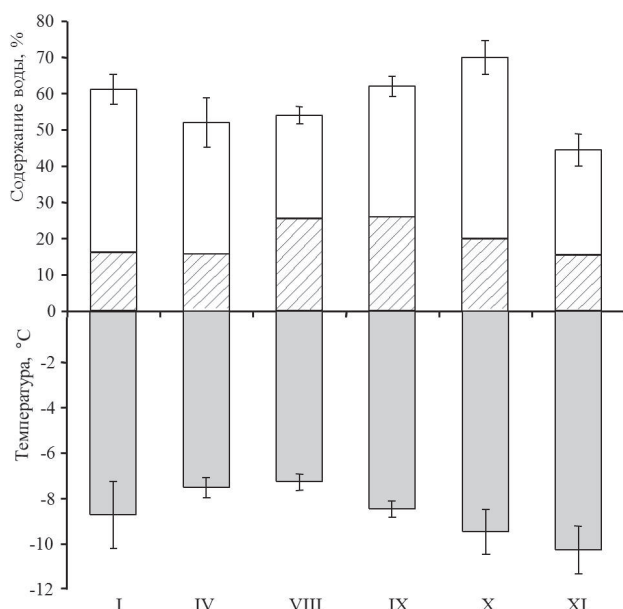


Рисунок 3. Сезонные изменения температуры фазового перехода «вода-лед», содержание воды и доля замерзшей воды (показано штриховкой) в талломах *Lobaria pulmonaria*.

Примечание. Римскими цифрами обозначены сроки (месяцы) отбора образцов.

Figure 3. Seasonal changes in the "water-ice" phase transition temperature, water content, and the fraction of frozen water (shown by hatching) in the thalli of *Lobaria pulmonaria*.

Note. Roman numerals indicate the sampling dates (months).

полиморфизмом [12, 22, 23].

Имеющиеся в литературе сведения о сезонной динамике дегидринов, в основном, касаются почек древесных и листьев хвойных растений [12, 13, 22, 24]. Характер сезонной динамики дегидринов в почках березы плосколистной и хвое сосны обыкновенной позволил авторам сделать заключение об участии этих белков в процессах, ассоциированных с формированием низкотемпературной устойчивости древесных растений [22]. Стабильно высокий уровень дегидринов сохранялся в течение всего периода с низкими отрицательными температурами, причем фракция низкомолекулярных дегидринов увеличивалась зимой [12, 13].

В талломах *L. pulmonaria* постоянно присутствовали два белка – дегидрина с мол. массой 43 и 40 кДа (рис. 1, 2), что свидетельствует об их конститутивном биосинтезе. *L. pulmonaria* является трехкомпонентным лишайником, представляющим собой симбиоз между грибом-аскомицетом (микобионтом), зеленой водорослью (фикобионтом) и цианобактерией (цианобионтом). Следует отметить, что дегидрин с мол. массой 40 кДа был обнаружен в лишайниковой водоросли *Trebouxia erici* [16]. В клетках фикобионта *L. pulmonaria* водоросли *Symbiochloris reticulata* [25] были выявлены белки с типичными для дегидринов аминокислотными последовательностями [26]. В клетках линии цианобионта *L. pulmonaria* цианобактерии *Nostoc* дегидрин с мол. массой 40 кДа накапливался в ответ на осмотический стресс [27]. У грибов *Alternaria brassicicola* и *Tuber borchii* из отдела аскомицетов экспрессия генов нескольких дегидринов усиливалась при действии температурного, окислительного или осмотического стрессов

[28, 29]. Таким образом, весьма вероятно, что продуцентом дегидринов может быть любой из компонентов *L. pulmonaria*, при этом продуцентом дегидрина с массой 40 кДа может быть цианобионт. Условия среды могут по-разному влиять на способность компонентов лишайника к биосинтезу дегидринов. Выявление вклада каждого из компонентов лишайника в накопление этих белков при разных условиях требует отдельного исследования.

Анализ сезонной динамики дегидринов в талломах лобарии выявил их пониженное содержание весной (конец апреля). Мы связываем это с благоприятными для активного метаболизма и роста лишайников условиями (достаточная влажность и умеренная температура). Согласно ранее опубликованным данным [6], интенсивность тепловыделения (показателя, отражающего общую метаболическую активность) весной была в 2,5 раза выше, чем летом.

Анализ образцов талломов, отобранных в сухой и теплый период (конец июня), выявил значительные суточные изменения уровня дегидринов. Наибольшее их содержание было отмечено в полуденные часы, когда талломы практически полностью теряли воду и высыхали. Учитывая способность дегидринов связывать воду, наши результаты могут свидетельствовать об участии этих белков в защите клеточных структур при дегидратации лишайников в теплый и сухой период.

Сведения о температуре замерзания воды в лишайниках неоднозначны. В работе [30] показано, что при охлаждении талломов *Umbilicaria aprina* до -20°C клеточная вода диффундировала из грибных и водорослевых клеток и кристаллизовалась на поверхности гиф в межклетниках медуллярного и альгального слоев. При нагревании таллома вода оттаивала и поглощалась клетками, которые снова становились тургесцентными. В талломах лишайников было обнаружено несколько фракций воды (слабо, сильно и очень сильно связанная), которые замерзали при разной температуре [31]. По нашим данным, полученным методом дифференциальной калориметрии, температура перехода «вода-лед» в талломах *L. pulmonaria* варьировала в пределах $-7...-11^{\circ}\text{C}$, причем в теплый период года (весна – лето) она была выше, чем в холодный (поздняя осень – зима).

Большой интерес представляет показатель, характеризующий количество воды в талломе, которое может участвовать в кристаллизации. Эту величину можно оценить по площади, ограничиваемой кривой фазового перехода, «вода-лед». Расчеты показали, что замерзало от одной четверти до половины всей содержащейся в талломе воды. По-видимому, замерзанию подвергалась свободная вода, находящаяся в межклетниках, вакуолях, клеточной оболочке и, возможно, слабо связанная вода, гидратирующая коллоиды цитоплазмы. Вероятно, остальная часть воды была представлена фракциями сильно и очень сильно связанной воды. Такая вода может быть связана с гидрофильными радикалами макромолекул (белков, липидов) клеточных мембран, белками-ферментами и т. п. Согласно данным работы [32], при температурах -20°C и ниже всю способную к кристаллизации воду в мери-

стемах почек хвойных древесных растений удерживают низкомолекулярные водорастворимые вещества, включающие в основном водорастворимые белки цитоплазмы, свободные аминокислоты и водорастворимые углеводы. Вероятно, что в формировании фракции сильно связанной воды участвуют также обладающие высокой гидрофильностью дегидрины. По данным доклада [22], сезонные вариации дегидринов коррелировали с изменением содержания воды в хвое сосны обыкновенной.

Заключение

Итак, в лишайнике *L. pulmonaria* впервые идентифицировано два белка-дегидрина с мол. массой 40 и 43 кДа. Они присутствовали в талломах в течение всего года, но их содержание варьировало в зависимости от сезона. Наименьшее количество данных белков было обнаружено в наиболее благоприятный для роста талломов весенний период.

Показано увеличение содержания дегидринов летом в полуденные часы при десикации талломов. Уровень дегидринов сохранялся сравнительно высоким в осенне-зимний период. Температура кристаллизации воды в осенне-зимний период составляла в среднем -10°C и была на $2-3^{\circ}\text{C}$ ниже, чем в более теплый весенне-летний период. Относительное содержание воды варьировало в пределах от 45 до 70 % сырой массы талломов. При снижении температуры фазовому переходу «вода – лед» подвергалось от 25 до 45 % всей содержащейся в талломах воды. Высказано предположение, что дегидрины могут участвовать в формировании фракции сильно связанной воды. По-видимому, существует связь между уровнем дегидринов, оводненностью и температурой замерзания воды в годичном цикле у талломов лишайника *L. pulmonaria*. Однако требуется больше экспериментальных данных для подтверждения этого предположения.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература

1. Complexity of the lichen symbiosis revealed by metagenome and transcriptome analysis of *Xanthoria parietina* / G. Tagirdzhanova, K. Scharnag, N. Sahu [et al.] // *Current Biology*. – 2025. – Vol. 35. – P. 799–817. – DOI: 10.1016/j.cub.2024.12.041
2. Oliver, M. J. Desiccation-tolerance of plant tissues: a mechanistic overview / M. J. Oliver, J. D. Bewley // *Horticultural Reviews*. John Wiley & Sons, 1996. – P. 171–213. – DOI: 10.1002/9780470650608.ch3
3. Kappen, L. Opportunistic growth and desiccation tolerance: the ecological success of poikilohydrous autotrophs / L. Kappen, F. Valladares // *Handbook of Functional Plant Ecology* / eds. F. Pugnaire, F. Valladares. – New York : Marcel Dekker, 1999. – P. 9–80.
4. Пыстина, Т. Н. Лишайники таёжных лесов Европейского северо-востока: подзоны южной и средней тайги / Т. Н. Пыстина. – Екатеринбург: Уральское отделение РАН, 2003. – 239 с.
5. Функциональная экология лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в таежной зоне на европейском северо-востоке России / Т. К. Головкин, И. В. Далькэ, О. В. Дымова [и др.] // *Известия Коми научного центра УрО РАН*. – 2018. – № 3 (35). – С. 23–33. – DOI: 10.19110/1994-5655-2018-3-23-33
6. Photosynthetic and respiratory capacity of foliose lichen *Lobaria pulmonaria* throughout the annual cycle / M. A. Shelyakin, I. G. Zakhozhiy, I. V. Dalke [et al.] // *Russian Journal of Plant Physiology*. – 2021. – Vol. 68. – P. 1048–1058. – DOI: 10.1134/S1021443721060182
7. Plant dehydrins and stress tolerance: versatile proteins for complex mechanisms / M. Hanin, F. Brini, C. Ebel [et al.] // *Plant Signal. Behav.* – 2011. – Vol. 6. – P. 1503–1509. – DOI: 10.4161/psb.6.10.17088
8. Campbell, S. A. Dehydrins: genes, proteins, and associations with phenotypic traits / S. A. Campbell, T. J. Close // *New Phytol.* – 1997. – Vol. 137. – P. 61–74. – DOI: 10.1046/j.1469-8137.1997.00831.x
9. Yu, Z. Structural and functional dynamics of dehydrins: A plant protector protein under abiotic stress / Z. Yu, X. Wang, L. Zhang // *Int J Mol Sci.* – 2018. – Vol. 19. – P. 3420. – DOI: 10.3390/ijms19113420.
10. RcDhn5, a cold acclimation responsive dehydrin from *Rhododendron catawbiense* rescues enzyme activity from dehydration effects *in vitro* and enhances freezing tolerance in RcDhn5 overexpressing *Arabidopsis* plants / Y. Peng, J. L. Reyes, H. Wei [et al.] // *Physiol. Plant.* – 2008. Vol. 134. – P. 583–597. – DOI: 10.1111/j.1399-3054.2008.01164.x
11. Cuevas-Velazquez, C. L. Dissecting the cryoprotection mechanisms for dehydrins / C. L. Cuevas-Velazquez, D. F. Rendón-Luna, A. A. Covarrubias // *Front. Plant Sci.* – 2014. – Vol. 5. – P. 1–6. – DOI: 10.3389/fpls.2014.00583
12. Дегидрины, ассоциированные с формированием морозостойчивости березы плосколистной / А. Г. Пономарев, Т. Д. Татаринова, А. А. Перк [и др.] // *Физиология растений*. – 2014. – Т. 61. – С. 114–120. – DOI: 10.7868/S0015330313060092
13. Связь дегидринов с адаптацией лиственницы Каяндера к условиям криолитозоны Якутии / Т. Д. Татаринова, А. А. Перк, А. Г. Пономарев [и др.] // *Физиология растений*. – 2023. – Т. 70. – С. 537–546. – DOI: 10.31857/S0015330323260016X
14. Close, T. J. Dehydrins: emergence of a biochemical role of a family of plant dehydration proteins / T. J. Close // *Physiol. Plant.* – 1996. – Vol. 97. – P. 795–803.
15. Dehydration rate and time of desiccation affect recovery of the lichenic algae *Trebouxia erici*: alternative and classical protective mechanisms / F. Gasulla, P. Gómez de Nova, A. Esteban-Carrasco [et al.] // *Planta*. – 2009. – Vol. 231. – P. 195–208. – DOI: 10.1007/s00425-009-1019-y
16. Advances in understanding of desiccation tolerance of lichens and lichen-forming algae / F. Gasulla, E. M. del Campo, L. M. Casano [et al.] // *Plants*. – 2021. – Vol. 10. – P. 807. – DOI: 10.3390/plants10040807

17. Yoshimura, I. The genus *Lobaria* of Eastern Asia / I. Yoshimura // J. Hatt. Bot. Lab. – 1971. – N 34. – P. 231–264.
18. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии / отв. ред. А. И. Таскаев. – М.: Издательский дом «Дрофа»; Издательство «ДиК», 1997. – 115 с.
19. Timmons, T. M. Protein blotting and immunodetection / T. M. Timmons, B. S. Dunbar // Meth. Enzymol. – 1990. – Vol. 182. – P. 679–688.
20. Quantitative analysis of differential dehydration regulation in pine and spruce seedlings under water deficit / A. V. Kartashov, I. E. Zlobin, P. P. Pashkovskiy [et al.] // Plant Physiol. Biochem. – 2021. – Vol. 162. – P. 237–246.
21. Малышев, Р. В. Определение свободной и связанной воды в растительных тканях с различным осмотическим давлением, сравнительный анализ метода высушивания над водоотнимающей средой и дифференциальной сканирующей калориметрии / Р. В. Малышев // Успехи современной биологии. – 2021. – Т. 141. – С. 164–171. – DOI: 10.31857/S004213242102006X
22. Стрессовые белки-дегидрины в хвое *Pinus sylvestris* L. в условиях экстремального климата Якутии / Т. Д. Татаринова, А. А. Перк, В. В. Бубякина [и др.] // Доклады Академии наук. – 2017. – Т. 473, № 2. – С. 233–236. – DOI: 10.7868/S0869565217080242
23. Особенности стрессовых белков-дегидринов березы *Betula* L. в условиях криолитозоны / Т. Д. Татаринова, А. А. Перк, А. Г. Пономарев [и др.] // Сибирский лесной журнал. – 2020. – № 2. – С. 21–30. – DOI: 10.15372/SJFS20200203
24. Дегидрины в адаптации сосны обыкновенной и ели сибирской к условиям произрастания в период вегетации / Н. Е. Коротаева, М. В. Иванова, Г. Г. Суворова, [и др.] // Сибирский лесной журнал. – 2020. – № 6. – С. 54–63. – DOI: 10.15372/SJFS20200605
25. Taxonomic revision and species delimitation of coccooid green algae currently assigned to the genus *Dictyocholoropsis* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) / P. Škaloud, T. Friedl, C. Hallmann [et al.] // J. Phycol. – 2016. – Vol. 52. – P. 599–617. – DOI: 10.1111/jpy.12422
26. Strimbeck, G. R. Order in chaos: Lesser-conserved and repeat structures in dehydrins / G. R. Strimbeck // Biomolecules. – 2025. – Vol. 15. – P. 137. – DOI: 10.3390/biom15010137
27. Close, T. J. An osmotic stress protein of cyanobacteria is immunologically related to plant dehydrins / T. J. Close, P. J. Lammers // Plant Physiol. – 1993. – Vol. 101. – P. 773–779. – DOI: 10.1104/pp.101.3.773
28. Abba, S. A dehydration-inducible gene in the truffle *Tuber borchii* identifies a novel group of dehydrins / S. Abba, S. Ghignone, P. Bonfante // BMC Genomics. – 2006. – Vol. 7. – P. 39. – DOI: 10.1186/1471-2164-7-39
29. Dehydrin-like proteins in the necrotrophic fungus *Alternaria brassicicola* have a role in plant pathogenesis and stress response/ S. Pochon, P. Simoneau, S. Pigné [et al.] // PLoS One. – 2013. – Vol. 8. – P. e75143. – DOI: 10.1371/journal.pone.0075143
30. Schroeter, B. Water relations in lichens at subzero temperatures: structural changes and carbon dioxide exchange in the lichen *Umbilicaria aprina* from continental Antarctica / B. Schroeter, C. Scheidegger // New Phytol. – 1995. – Vol. 131. – P. 273–285. – DOI: 10.1111/j.1469-8137.1995.tb05729.x
31. Harańczyk, H. Deep dehydration of *Umbilicaria aprina* thalli observed by proton NMR and sorption isotherm / H. Harańczyk, M. Bacior, M. A. Olech // Antarctic Science. – 2008. – Vol. 20. – P. 527–535. – DOI: 10.1017/S0954102008001363
32. Алаудинова, Е. В. Экологические особенности низкотемпературной адаптации лесообразующих хвойных видов Сибири: структурно-химические изменения меристем почек: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Е. В. Алаудинова. – Красноярск, 2011. – 36 с.

References

1. Complexity of the lichen symbiosis revealed by metagenome and transcriptome analysis of *Xanthoria parietina* / G. Tagirdzhanova, K. Scharnag, N. Sahu [et al.] // Current Biology. – 2025. – Vol. 35. – P. 799–817. – DOI: 10.1016/j.cub.2024.12.041
2. Oliver, M. J. Desiccation-tolerance of plant tissues: a mechanistic overview / M. J. Oliver, J. D. Bewley // Horticultural Reviews. John Wiley & Sons, 1996. – P. 171–213. – DOI: 10.1002/9780470650608.ch3
3. Kappen, L. Opportunistic growth and desiccation tolerance: the ecological success of poikilohydrous autotrophs / L. Kappen, F. Valladares // Handbook of Functional Plant Ecology / eds. F. Pugnaire, F. Valladares. – New York: Marcel Dekker, 1999. – P. 9–80.
4. Pystina, T. N. Lishayniki tayozhnykh lesov Yevropeyskogo Severo-Vostoka: podzony yuzhnoy i sredney taygi [Lichens of taiga forests of the European North-East: subzones of the southern and middle taiga] / T. N. Pystina. – Ekaterinburg: Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 2003. – 239 p.
5. Funktsional'naya ekologiya lishaynika *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. v tayezhnoy zone na yevropeyskom severo-vostoke Rossii [Functional ecology of the lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. in the taiga zone in the European north-east of Russia] / T. K. Golovko, I. V. Dalke, O. V. Dymova [et al.] // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. – 2018. – № 3 (35). – P. 23–33. DOI: 10.19110/1994-5655-2018-3-23-33
6. Photosynthetic and respiratory capacity of foliose lichen *Lobaria pulmonaria* throughout the annual cycle / M. A. Shelyakin, I. G. Zakhozhiy, I. V. Dalke [et al.] // Russian Journal of Plant Physiology. – 2021. – Vol. 68. – P. 1048–1058. – DOI: 10.1134/S1021443721060182
7. Plant dehydrins and stress tolerance: versatile proteins for complex mechanisms / M. Hanin, F. Brini, C. Ebel [et al.] // Plant Signal. Behav. – 2011. – Vol. 6. – P. 1503–1509. – DOI: 10.4161/psb.6.10.17088

8. Campbell, S. A. Dehydrins: genes, proteins, and associations with phenotypic traits / S. A. Campbell, T. J. Close // *New Phytol.* – 1997. – Vol. 137 – P. 61–74. – DOI: 10.1046/j.1469-8137.1997.00831.x
9. Yu, Z. Structural and functional dynamics of dehydrins: A plant protector protein under abiotic stress / Z. Yu, X. Wang, L. Zhang // *Int J Mol Sci.* – 2018 – Vol. 19. – P. 3420. – DOI: 10.3390/ijms19113420.
10. RdDhn5, a cold acclimation responsive dehydrin from *Rhododendron catawbiense* rescues enzyme activity from dehydration effects *in vitro* and enhances freezing tolerance in RdDhn5 overexpressing *Arabidopsis* plants / Y. Peng, J. L. Reyes, H. Wei [et al.] // *Physiol. Plant.* – 2008. Vol. 134. – P. 583–597. – DOI: 10.1111/j.1399-3054.2008.01164.x
11. Cuevas-Velazquez, C. L. Dissecting the cryoprotection mechanisms for dehydrins / C. L. Cuevas-Velazquez, D. F. Rendón-Luna, A. A. Covarrubias // *Front. Plant Sci.* – 2014. – Vol. 5. – P. 1–6. – DOI: 10.3389/fpls.2014.00583
12. Degidrinny, associirovannye s formirovaniem morozoustojchivosti berezy ploskolistnoj [Dehydrins associated with the formation of frost resistance of flat-leaved birch] / A. G. Ponomarev, T. D. Tatarinova, A. A. Perk [et al.] // *Fiziologiya rastenij* [Russian Journal of Plant Physiology]. – 2014. – Vol. 61. – P. 114–120. – DOI: 10.7868/S0015330313060092
13. Svyaz' degidrinov s adaptaciej listvennicy Kayandera k usloviyam kriolitozony Yakutii [The relationship of dehydrins with the adaptation of Kayander larch to the conditions of the cryolithozone of Yakutia] / T. D. Tatarinova, A. A. Perk, A. G. Ponomarev [et al.] // *Fiziologiya rastenij* [Russian Journal of Plant Physiology]. – 2023. – Vol. 70. – P. 537–546. – DOI: 10.31857/S001533032360016X
14. Close, T. J. Dehydrins: emergence of a biochemical role of a family of plant dehydration proteins / T. J. Close // *Physiol. Plant.* – 1996. – Vol. 97. – P. 795–803.
15. Dehydration rate and time of desiccation affect recovery of the lichenic algae *Trebouxia erici*: alternative and classical protective mechanisms / F. Gasulla, P. Gómez de Nova, A. Esteban-Carrasco [et al.] // *Planta.* – 2009. – Vol. 231. – P. 195–208. – DOI: 10.1007/s00425-009-1019-y
16. Advances in understanding of desiccation tolerance of lichens and lichen-forming algae / F. Gasulla, E. M. del Campo, L. M. Casano [et al.] // *Plants.* – 2021. – Vol. 10. – P. 807. – DOI: 10.3390/plants10040807
17. Yoshimura, I. The genus *Lobaria* of Eastern Asia / I. Yoshimura // *J. Hatt. Bot. Lab.* – 1971. – № 34. – P. 231–264.
18. Atlas Respubliki Komi po klimatu i gidrologii [Atlas of the Komi Republic on climate and hydrology] / ed. A. I. Taskaev. – Moscow: Drofa; DiK, 1997. – 115 p.
19. Timmons, T. M. Protein blotting and immunodetection / T. M. Timmons, B. S. Dunbar // *Meth. Enzymol.* – 1990. – Vol. 182. – P. 679–688.
20. Quantitative analysis of differential dehydrin regulation in pine and spruce seedlings under water deficit / A. V. Kartashov, I. E. Zlobin, P. P. Pashkovskiy [et al.] // *Plant Physiol. Biochem.* – 2021. – Vol. 162. – P. 237–246.
21. Malyshev, R. V. Opredelenie svobodnoj i svyazannoj vody v rastitel'nyh tkanyah s razlichnym osmoticheskim davleniem, sravnitel'nyj analiz metoda vysushivaniya nad vodootnimayushchej sredoj i differencial'noj skaniruyushchej kalorimetrii [Identification of free and bound water in plant tissues with different osmotic pressures, comparative analysis of the drying method over a water-removing medium and differential scanning calorimetry] / R. V. Malyshev // *Uspekhi sovremennoj biologii* [Biology Bulletin Reviews]. – 2021. – Vol. 141 – P. 164–171. – DOI: 10.31857/S004213242102006X
22. Stressovye belki-degidriny v hvoe *Pinus sylvestris* L. v usloviyah ekstremalnogo klimata Yakutii [Stress related dehydrins in pine needles of *Pinus sylvestris* L. in the conditions of Yakutia's extreme climate] / T. D. Tatarinova, A. A. Perk, V. V. Bubyakina [et al.] // *Doklady Biological Sciences.* – 2017. – Vol. 473, № 2. – P. 233–236. – DOI: 10.7868/S0869565217080242
23. Osobennosti stressovyh belkov-degidrinov berezy Betula L. v usloviyah kriolitozony [Features of stress related dehydrins in *Betula* L. in cryolithozone conditions] / T. D. Tatarinova, A. A. Perk, A. G. Ponomarev [et al.] // *Sibirskij lesnoj zhurnal* [Siberian Journal of Forest Science]. – 2020. – № 2. – P. 21–30. – DOI: 10.15372/SJFS20200203
24. Degidrinny v adaptacii sosny obyknovЕННОj i eli sibirskoj k usloviyam proizrastaniya v period vegetacii [Dehydrins in the adaptation of Scots pine and Siberian spruce to growing season conditions] / N. E. Korotaeva, M. V. Ivanova, G. G. Suvorova [et al.] // *Sibirskij lesnoj zhurnal* [Siberian Journal of Forest Science]. – 2020. – № 6. – P. 54–63. – DOI: 10.15372/SJFS20200605
25. Taxonomic revision and species delimitation of coccooid green algae currently assigned to the genus *Dictyochloropsis* (*Trebouxiphyceae*, *Chlorophyta*) / P. Škaloud, T. Friedl, C. Hallmann [et al.] // *J. Phycol.* – 2016. – Vol. 52. – P. 599–617. – DOI: 10.1111/jpy.12422
26. Strimbeck, G. R. Order in chaos: Lesser-conserved and repeat structures in dehydrins / G. R. Strimbeck // *Biomolecules.* – 2025. – Vol. 15. – P. 137. – DOI: 10.3390/biom15010137
27. Close, T. J. An osmotic stress protein of cyanobacteria is immunologically related to plant dehydrins / T. J. Close, P. J. Lammers // *Plant Physiol.* – 1993. – Vol. 101. – P. 773–779. – DOI: 10.1104/pp.101.3.773
28. Abba, S. A dehydration-inducible gene in the truffle *Tuber borchii* identifies a novel group of dehydrins / S. Abba, S. Ghignone, P. Bonfante // *BMC Genomics.* – 2006. – Vol. 7 – P. 39. – DOI: 10.1186/1471-2164-7-39
29. Dehydrin-like proteins in the necrotrophic fungus *Alternaria brassicicola* have a role in plant pathogenesis and stress response/ S. Pochon, P. Simoneau, S. Pigné [et al.] // *PLoS One.* – 2013. – Vol. 8. – P. e75143. – DOI: 10.1371/journal.pone.0075143
30. Schroeter, B. Water relations in lichens at subzero temperatures: structural changes and carbon dioxide ex-

- change in the lichen *Umbilicaria aprina* from continental Antarctica / B. Schroeter, C. Scheidegger // *New Phytol.* – 1995. – Vol. 131. – P. 273–285. – DOI: 10.1111/j.1469-8137.1995.tb05729.x
31. Harańczyk, H. Deep dehydration of *Umbilicaria aprina* thalli observed by proton NMR and sorption isotherm / H. Harańczyk, M. Bacior, M. A. Olech // *Antarctic Science.* – 2008. – Vol. 20. – P. 527–535. – DOI: 10.1017/S0954102008001363
32. Alaudinova, E. V. *Ekologicheskie osobennosti nizkotemperaturnoj adaptacii lesoobrazuyushchih hvoynyh vidov Sibiri: strukturno-himicheskie izmeneniya meristem pochek* [Ecological features of Siberian coniferous forest-forming species low-temperature adaptation: structural and chemical changes in buds meristems]: extended abstract of Doctor's thesis (Biology) / E. V. Alaudinova. – Krasnoyarsk, 2011. – 36 p.

Благодарность (госзадание)

Исследование выполнено в рамках государственного задания Минобрнауки России для ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (тема № 125020301262-2) и Федерального государственного бюджетного учреждения науки Сибирского института физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук (регистрационный номер НИОКТР – 125021902487-9).

Acknowledgements (state task)

The study was carried out within the framework of the state task of the Ministry of Education and Science of the Russian Federation for the Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (registration number 125020301262-2) and the Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (registration number 125021902487-9).

Информация об авторах:

Головко Тамара Константиновна – профессор, доктор биологических наук, главный научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 7004365574; <https://orcid.org/0000-0002-7993-9541> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: golovko@ib.komisc.ru).

Коротаева Наталья Евгеньевна – кандидат биологических наук, научный сотрудник Сибирского института физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 6602401022; <https://orcid.org/0000-0003-4236-389X> (664033, Российская Федерация, г. Иркутск, ул. Лермонтова, д. 132; e-mail: knev73@yandex.ru).

Малышев Руслан Владимирович – кандидат биологических наук, научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 55760783200; <https://orcid.org/0000-0001-6716-6118> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: malrus@ib.komisc.ru).

Табаленкова Галина Николаевна – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 9333071300; <https://orcid.org/0000-0002-1147-2746> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru).

Шелякин Михаил Анатольевич – кандидат биологических наук, научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 56104108400; <https://orcid.org/0000-0001-8537-6995> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: shelyakin@ib.komisc.ru).

About the authors:

Tamara K. Golovko – Professor, Doctor of Sciences (Biology), Chief Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 7004365574; <https://orcid.org/0000-0002-7993-9541> (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: golovko@ib.komisc.ru).

Natalia E. Korotaeva – Candidate of Sciences (Biology), Researcher at the Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 6602401022; <https://orcid.org/0000-0003-4236-389X> (132 Lermontov st., Irkutsk 664033, Russian Federation; e-mail: knev73@yandex.ru).

Ruslan V. Malyshev – Candidate of Sciences (Biology), Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 55760783200; <https://orcid.org/0000-0001-6716-6118> (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: malrus@ib.komisc.ru).

Galina N. Tabalenkova – Doctor of Sciences (Biology), Leading Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 9333071300; <https://orcid.org/0000-0002-1147-2746> (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru).

Mikhail A. Shelyakin – Candidate of Sciences (Biology), Researcher at the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 56104108400, <https://orcid.org/0000-0001-8537-6995> (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: shelyakin@ib.komisc.ru).

Для цитирования:

Сезонная динамика дегидринов и температуры замерзания воды в талломах лишайника *Lobaria pulmonaria* в условиях средней тайги / Т. К. Головки, Н. Е. Коротаева, Р. В. Малышев [и др.] // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2025. – № 7 (83). – С. 100–108.

For citation:

Golovko, T. K. Sezonnaya dinamika degidrinov i temperatury zamerzaniya vody v tallomah lishajnika *Lobaria pulmonaria* v usloviyah srednej tajgi [Seasonal dynamics of dehydrins and water freezing temperatures in the thalli of the lichen *Lobaria pulmonaria* in the middle taiga zone] / T. K. Golovko, N. E. Korotaeva, R. V. Malyshev [et al.] // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2025. – № 7 (83). – P. 100–108.

Дата поступления статьи: 05.09.2025

Прошла рецензирование: 22.09.2025

Принято решение о публикации: 22.09.2025

Received: 05.09.2025

Reviewed: 22.09.2025

Accepted: 22.09.2025