مقاله علمی پژوهشی
مجله دوفصل نامه
مهندسی ژنتیک و ایمنی زیستی
ISSN 2588-5073 چاپی
ISSN 2588-5081 الکترونیکی
دوره ۱۲، شماره ۱، بهار و تابستان ۱۴۰۲
صفحه ۱۰۹-۹۵

https://dorl.net/dor/20.1001.1.25885073.1402.12.1.3.7

DOR: 20.1001.1.25885073.1402.12.1.3.7

Research Article
Genetic Engineering and Biosafety Journal 2023
Volume 12, Number 1, Pages: 95-109

http://gebsj.ir/

https://ecc.isc.ac/showJournal/23064

شناسایی ژن‌های حفاظت شده گیاهان گندم نان و جو با گیاه مدل آرابیدوپسیس در پاسخ به تنش شوری با استفاده از داده‌های ریزآرایه

Identification of conserved salt-responsive genes from bread wheat and barley crops with Arabidopsis based on microarray data

رامین خدادادی[۱]، نازنین امیر بختیار[۲]، بهزاد سرخی لله لو[۲]، مسعود سلطانی نجف آبادی*[۲]

Ramin Khodadadi[1], Nazanin Amirbakhtiar[2] , Behzad Sorkhi Lalehloo[2], Masood Soltani Najafabadi[2*]

۱- دانشجوی سابق کارشناسی ارشد دانشگاه آزاد اسلامی واحد زنجان
۲- بانک ژن ملی گیاهی ایران، موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران

1. MSc student, Islamic Azad University of Zanjan
2. National Plant GeneBank of Iran, Seed and Plant Improvement Institute, Agricultural Research, Education, and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: *Corresponding Author, Email
m.soltanioil@yahoo.com
(تاریخ دریافت: ۱۴۰۱/۹/۶ - تاریخ پذیرش: ۱۴۰۲/۳/۵)

چکیده

تنش شوری به عنوان یکی از عوامل محیطی مهم کاهش دهنده رشد و عملکرد گیاهان زراعی است. شناسایی اجزای اصلی و کلیدی درگیر در شبکه‌های پاسخ به تنش در تولید ارقام متحمل گندم و جو از طریق مهندسی ژنتیک و اصلاح مولکولی از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. در پژوهش اصلی حاضر به منظور شناسایی ژن‌ها و سازوکارهای حفظ شده دخیل در پاسخ به تنش شوری در گیاهان گندم، جو و گیاه مدل آرابیدوپسیس، داده‌های ریزآرایه مربوط به دو گونه تک لپه، گندم (دو سری داده) و جو (دو سری داده) با سطوح مختلف شوری و گیاه مدل دو لپه آرابیدوپسیس (یک سری داده) در بافت برگ تجزیه و تحلیل شدند. این داده ها از سایت NCBI قسمتGEO استخراج شدند. به منظور پیدا کردن ژن‌های مشترک پاسخ‌دهنده در سه گونه گیاهی مورد بررسی، اورتولوگ آرابیدوپسیسی ژن‌های پاسخ‌دهنده به شوری در دو گیاه گندم و جو با استفاده از BLASTx در مقابل بانک اطلاعاتی پروتئینی آرابیدوپسیس تعیین شدند. ترسیم نمودارVenn بین ۲۰۸ ژن پاسخ‌دهنده در جو، ۱۳۳۶ ژن پاسخ‌دهنده در گندم و ٤٥٢٧ ژن پاسخ‌دهنده در آرابیدوپسیس، منجر به شناسایی ۲۵ ژن مشترک پاسخ‌دهنده به تنش شوری شد. بررسی عملکرد ژن‌های مذکور نشان داد که این ژن‌ها به طور حفاظت شده از طریق مشارکت در مسیرهای مرتبط با سیگنال‌دهی تنش، هموستازی یونی، هموستازی گونه‌های اکسیژن فعال، حفاظت اسمزی، هموستازی انرژی و لیگنینی شدن در پاسخ سه گیاه مورد مطالعه به تنش شوری نقش دارند. مدل پیشنهادی نشان‌دهنده نحوه مداخله ژن‌های مذکور در مسیرهای پاسخ به تنش ارائه شد.

واژه‌های کلیدی

تنش شوری،
ژن‌های حفاظت شده،
ریزآرایه

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1402.12.1.3.7]

Genetic Engineering and Biosafety Journal
Volume 12, Number 1, 2023

Abstract

Salt stress is one of the important environmental factors that adversely affects plant growth and yield. Identification of key components involved in the stress response networks is the important task in development of tolerant varieties through genetic engineering and molecular breeding programs. Here, we have performed comprehensive bioinformatics analysis to identify conserved genes and mechanisms involving in salt stress response across monocots, wheat and barley and dicot *Arabidopsis*. The microarray data were retrieved from GEO dataset at NCBI, which were already generated through experiments on the leaves of mentioned species under various stress conditions. Arabidopsis orthologues of salt responsive genes from wheat and barley were recognized by performing BLASTx compared with Arabidopsis protein database. We identified 208, 1336, and 4527 salt responsive genes from barley, wheat, and Arabidopsis, respectively, where 25 genes were common and considered as conserved salt responsive genes among species. The conserved genes are involved in stress signaling, ion homeostasis of ions, reactive oxygen species homeostasis, and energy, osmoprotectant mechanisms, and cell wall lignification pathways by exposing to salt stress in the three species. The theoretical gene co-expression network during signaling pathway was also presented in the salt stress condition.

Keywords: salt stress, microarray, conserved genes, monocot, dicot

مقدمه

افزایش جمعیت جهان، که پیش بینی شده تا سال ۲۰۵۰ به حدود ۹ میلیارد نفر (McNicoll 2002) برسد، نیازمند تدبیر جدی برای تامین غذا می باشد. غلات، تامین کننده بخش نشاسته ای مهمی در تغذیه انسان و دام می باشند. گندم آبی و دیم به ترتیب با متوسط عملکرد ۳/٤ و ۰/۸۵۹تن در هکتار. در ایران، کالای استراتژیک و از مولفه های اصلی تشکیل دهنده امنیت غذایی می باشند. همچنین جو با مصرف دوگانه غذایی برای انسان و دام با عملکرد متوسط آبی آبی ۲/۹۲۱ و دیم ۰/۷۹۱ تن در هکتار دارای اهمیت فراوانی در زنجیره ارزش غذایی می باشد (Ahmadi, et al. 2020).

رشد و تولید گیاهان تحت تاثیر عوامل تنش زیستی (Peterson and Higley 2000)و غیز زیستی (Toker, et al. 2007) قرار می‌گیرد. در بین تنش‌های غیرزیستی، تنش شوری به عنوان یک تهدید جدی برای تولید گیاهان زراعی در سرتاسر دنیا است (Kong, et al. 2019) (این تنش از طریق ایجاد تنش اسمزی (Negrão, et al. 2017) ، تنش اکسیداتیو، سمیت یونی (Munns 2002) و عدم توازن یونی (Munns 2002) اثرات نامطلوب خود را بر رشد و عملکرد گیاهان اعمال می‌نماید اولین اثر شوری بر زیست شناسی گیاهی، القای تنش اسمزی می‌باشد که از طریق محدودیت جذب آب توسط ریشه گیاه، تنش خشکی را عارض می‌نماید (Negrão, et al. 2017) که منجر به القای تغییرات متابولیکی نظیر ساخت ترکیبات اسمزی سازگار در گیاه (Munns and Tester 2008) و نیز مدیریت مصرف آب از طریق تنظیم تغییرات گشودگی روزنه‌ای (Munns 2002) ، تغییرات تولید کانال‌های آبی (del Martínez-Ballesta, et al. 2006) و ایجاد تغییرات خواص هیدرولیتیکی ریشه (Sutka, et al. 2011) می شود. فعال شدن سیستم آنتی اکسیدانتی گیاه (Munns 2002) ، مدیریت کانال‌ها و پمپ‌های یونی مستقر در غشای سلولی و تونوپلاسمی (Chinnusamy, et al. 2005) ، حجره بندی یون‌ها و برقراری توازن اکسیداسیون و احیا (Hossain and Dietz 2016) از جمله راه کارهای سازگاری گیاه در سطح فیزیولوژی برای تعدیل اثرات تنش شوری می‌باشد. سمیت یونی، محدودیت مواد مغذی و تنش‌های اکسیداتیو و اسمزی از اثرهای نامطلوب تنش شوری بر گیاهان زراعی هستند (Shrivastava and Kumar 2015). تحمل گیاه به شوری از طریق پاسخ‌های یکپارچه در سطوح فیزیولوژیکی، سلولی، مولکولی، متابولیک و آناتومیک حاصل می‌شود. در سطح مولکولی، ژن‌های کدکننده عوامل رونویسی، ترنسپورترهای یونی، پروتئین‌کینازها و اسمولیت‌ها در

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1402.12.1.3.7]

مسیر تحمل به شوری دخالت دارند (Tuteja 2007b). بعضی مسیرهای انتقال پیام شامل هورمون‌های گیاهی، مسیر فوق حساسیت به تنش شوری (Salt Overly Sensitive, SOS)، مسیر انتقال پیام کلسیم، القای تقسیم سلولی ناشی از فسفریلاسیون پروتیین (Mitogen-Activated Protein Kinase, MAPK) و سوخت و ساز پرولین نیز نقش‌های مهمی در تحمل به تنش شوری ایفا می‌کنند (Danquah, et al. 2014). تحمل به شوری به عنوان یک صفت کمی تحت کنترل تعداد زیادی ژن است (Chinnusamy, et al. 2005). بنابراین، شناسایی مولفه‌های مهم تاثیر گذار در تحمل که در نهایت منجر به شناسایی ژن‌های کلیدی موثر در پاسخ‌های سازگاری می‌شوند، به اصلاحگران مولکولی کمک می‌نماید تا رویه‌های اصلاح برای تحمل را به طور موثر، کارآمد و هدف مندتر در گیاهان زراعی اجرایی نمایند.

به منظور شناسایی و ارزیابی بیان ژن‌های درگیر در شبکه‌های پاسخ به تنش از روش‌هایی مانند تجزیه و تحلیل توالی‌های بیان شده نشانمند (Expressed Sequence Tags, STS)، تکنولوژی ریزآرایه و توالی‌یابی RNA استفاده می‌شود (Moreno-Risueno, et al. 2010). چندین مطالعه به‌منظور شناسایی ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش شوری در گندم و جو انجام شده است. Amirbakhtiar و همکاران (۲۰۲۱)، پروفایل ترنسکریپتوم برگ یک رقم گندم متحمل به شوری را با استفاده از تکنولوژی توالی‌یابی RNA مورد مطالعه قرار دادند. آنها موفق به شناسایی ٤٢٩٠ ژن پاسخ‌دهنده به شوری در ژنوتیپ مورد بررسی شدند. نقشه‌یابی ژن‌های افتراقی بر روی مسیرهای ارایه شده در پایگاه اطلاعاتی دایره المعارف کیوتو برای ژن و ژنوم ها (Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes, KEGG) نشان داد که مسیرهای مربوط به بیوسنتز فنیل پروپانوئیدها، ترانسپورترها، عوامل رونویسی، انتقال پیام هورمون‌های گیاهی، گلیکوزیل ترانسفرازها، اگزوزوم و مسیرهای انتقال پیام MAPK در تحمل به شوری نقش دارند (Amirbakhtiar, et al. 2021). در مطالعه دیگری که توسط Xiong و همکاران (۲۰۱۷) انجام شد، بررسی الگوی بیانی اندام هوایی در یک موتانت متحمل به شوری گندم نان و نوع وحشی (غیر موتانت) حساس آن تحت تنش شوری با استفاده از روش توالی‌یابی RNA به شناسایی تعدادی از ژن‌های درگیر در تحمل به تنش شوری مانند پلی آمین اکسیداز، آرژنین دکربوکسیلاز و ژن‌های مرتبط با هورمون‌ها منجر شد که افزایش بیان بیشتری در گیاه موتانت نشان دادند. همچنین، این پژوهشگران سوخت و ساز بوتانوات را به عنوان یک مسیر جدید پاسخ به تنش شوری شناسایی کردند و گزارش نمودند که هموستازی اکسیداسیون-احیا برای تحمل به شوری ضروری است(Xiong, et al. 2017). همچنین، Kawaura و همکاران (۲۰۰۸) با مطالعه پروفایل بیانی گندم نان تحت تنش شوری با استفاده از تجزیه و تحلیل ریزآرایه، ۵۹۹٦ ژن را به عنوان ژن‌های پاسخ‌دهنده به شوری شناسایی کردند. آنها نشان دادند که مسیرهای انتقال پیام چندگانه در پاسخ به تنش شوری در گندم نقش دارند (Kawaura, et al. 2008). Ouertani و همکاران (۲۰۲۱)، ژن‌ها و مسیرهای پاسخ‌دهنده به تنش شوری را در بافت‌های ریشه و برگ یک رقم جو تونسی متحمل به شوری با استفاده از توالی‌یابی ترنسکریپتوم شناسایی کردند. تجزیه و تحلیل عملکردی ژن‌های پاسخ‌دهنده نشان داد که در هر دو بافت، پاسخ به تنش شوری از طریق درک و انتقال پیام، برنامه‌ریزی مجدد و رونویسی، ثبات هموستازی یونی، هورمونی و اسمولیت‌ها، افزایش از بین بردن گونه‌های اکسیژن فعال و فعال کردن سیستم‌های فتوسنتزی انجام می‌شود (Nefissi Ouertani, et al. 2021). Zhang و همکاران (۲۰۱۸)، با استفاده از نتایج حاصل از سه سری داده ریزآرایه مربوط به اعمال تنش شوری در آرابیدوپسیس و انجام تجزیه و تحلیل مبتنی بر مسیر، مسیرهای درگیر در پاسخ به شوری در این گیاه را شناسایی کردند (Zhang, et al. 2012)

مطالعاتی در خصوص شناسایی ژن های عملکردی حفاظت شده پاسخگو به تنش های مختلف غیر زیستی (شوری، خشکی، سرما و گرما) در گیاهان انجام شده است، لیکن از داده های گیاه جو به عنوان گیاه متحمل به تنش شوری استفاده نشده است (Balti, et al. 2020). در مطالعه حاضر با استفاده از تجزیه و تحلیل داده‌های ریزآرایه مربوطه موجود در پایگاه داده NCBI (National Center for Biotechnology Information) به بررسی ژن های حفاظت شده و مشترک دخیل در پاسخ به شوری در سه گونه گیاهی گندم (نیمه متحمل به شوری)، جو (متحمل به شوری) و آرابیدوپسیس (حساس به شوری) می‌پردازیم.

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOR: 20.1001.1.25885073.1402.12.1.3.7]

مواد و روش‌ها

جمع‌آوری داده‌های ریزآرایه

به منظور شناسایی ژن‌های حفظ شده دخیل در پاسخ برگ به تنش شوری در سه گونه گندم نان (*Triticum aestivum*)، جو (*Hordeum vulgare*) و آرابیدوپسیس (*Arabidpsis thaliana*)، داده‌های ریزآرایه مربوطه موجود در پایگاه داده NCBI، از قسمت GEO DATASET جمع‌آوری شدند. نتایج بررسی نشان داد که دو سری داده ریزآرایه گندم، دو سری داده ریزآرایه جو و یک سری داده ریزآرایه آرابیدوپسیس (جدول ۱) موجود بود.

تجزیه و احلیل داده‌های ریزآرایه و شناسایی ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش شوری

داده‌های ریزآرایه با استفاده از گزینه GEO2R موجود در NCBI (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/) تجزیه و تحلیل شدند. معیار انتخاب ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش $|Log_2 FC| \geq 1$ و Pvalue ≤ 0/01بود. FC بیان نسبی ژن مورد نظر در شرایط تنش نسبت به شرایط نرمال است.

تعیین اورتولوگ ژن‌های افتراقی در آرابیدوپسیس

پس از تعیین ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش در هر گونه، با استفاده از نرم‌افزار CLC Main Workbench به صورت پیش فرض، blastx در مقابل بانک اطلاعاتی پروتئینی آرابیدوپسیس انجام و ژن‌های ارتولوگ نظیر در آرابیدوپسیس شناسایی شد. اطلاعات توالی ژن های افتراقی برای گندم نان از لینک http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/array/probe/download.jsp بارگیری و مورد استفاده قرار گرفت. همچنین اطلاعات توالی های مرتبط با پروب‌های موجود بر روی ریز آرایه Affymetrix جو، از لینک http://www.affymetrix.com/support/technical/byproduct.affx?product=barley1 مورد استفاده قرار گرفت.

تعیین ژن‌های خفاظت شده و هستی شناسی (Gene Onthology, GO) آنها

در نهایت، به منظور شناسایی ژن‌های حفاظت شده پاسخ‌دهنده به شوری در سه گونه مورد بررسی، با رسم نمودار Venn با استفاده از وبگاه http://bioinformatics.psb.ugent.be/software/details/Venn-Diagrams، اورتولوگ‌های آرابیدوپسیسی برای ژن‌های افتراقی گندم و جو تعیین و با ژن‌های پاسخ‌دهنده به شوری در آرابیدوپسیس مقایسه و ژن‌های مشترک تعیین شدند. تعیین هستی‌شناسی ژن‌های مشترک پاسخ‌دهنده به تنش شوری در سه گونه مورد بررسی با استفاده از پایگاه داده Uniprot انجام شد.

جدول ۱- مشخصات داده های ریز آرایه مورد مطالعه

Table 1. Characteristics of the utilized microarray data

GO Id	Plant species	Growth stage	Tissue	Time point	Response to salinity	No of evaluated genes
200003097	*Horedeum vulgare*	Seedling	leaf	3, 8 and 27 hrs		22840
200005605	*Horedeum vulgare*	Seedling	leaf	14 days		22840
200008060	*Triticum aestivum*	Seedling	leaf	1, 6 and 24 hrs		22574
200008064	*Triticum aestivum*	Seedling	leaf	1, 6 and 24 hrs		10807
200005623	*Arabidopsis thaliana*	Seedling	leaf	1, 3, 6, 12 and 24 hrs		22810

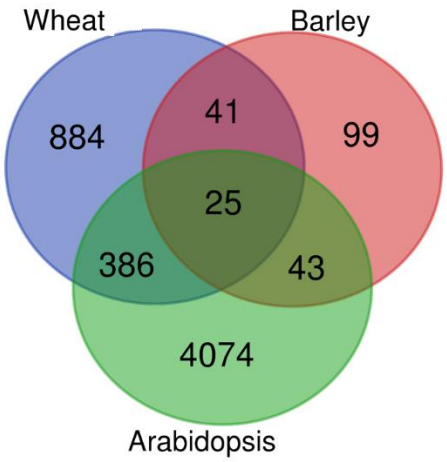
نتایج و بحث

پس از انجام تجزیه و تحلیل آماری و اعمال محدودیت برای تعیین ژن‌های افتراقی، برای سری داده ۲۰۰۰۰۳۰۹۷ جو، در زمان‌های ۳، ۸ و ۲۷ ساعت به ترتیب ۱۴۲، ۱۳۳ و ۱۴۲ ژن

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1402.12.1.3.7]

پاسخ‌دهنده و برای سری داده ۲۰۰۰۰۵۶۰۶، پس از ۱۴ روز اعمال تنش شوری، ۲۹۵ ژن پاسخ‌دهنده به تنش شوری شناسایی شد. پس از تعیین اورتولوگ آرابیدوپسیسی ژن‌های پاسخ‌دهنده به شوری در جو و تجمیع ژن‌های مربوط به این دو سری داده و زمان‌های مختلف نمونه‌گیری و حذف ژن‌های تکراری، ۲۰۸ ژن آرابیدوپسیس به عنوان اورتولوگ ژن‌های پاسخ‌دهنده در جو شناسایی شدند. در گیاه گندم نیز پس از انجام تجزیه و تحلیل و اعمال محدودیت، برای سری داده ۲۰۰۰۰۸۰۶۰، در زمان‌های ۱، ۶ و ۲۴ ساعت پس از اعمال تنش، به ترتیب ۱۱۸۵، ۷۳۳ و ۲۵۰ ژن پاسخ‌دهنده و برای سری داده ۲۰۰۰۰۸۰۶۴، در زمان‌های ۱، ۶ و ۲۴ ساعت نیز به ترتیب ۷۵۴، ۷۶۰ و ۵۹۶ ژن افتراقی شناسایی شد. در گیاه گندم نیز پس از تعیین اورتولوگ آرابیدوپسیسی ژن‌های مذکور و تجمیع ژن‌های دو سری داده و زمان‌های مختلف نمونه‌گیری و حذف ژن‌های تکراری، ۱۳۳۶ ژن آرابیدوپسیس به عنوان اورتولوگ ژن‌های پاسخ‌دهنده به شوری در گندم شناسایی شدند.



شکل ۱- نمودار Venn مربوط به نتایج ژن‌های پاسخ دهنده به تنش شوری در سه گونه گندم، جو و آرابیدوپسیس بر اساس داده‌های ریزآرایه.

Fig 1. Venn diagram of the salt responsive genes from bread wheat, barley and Arabidopsis based on microarray data

در گیاه آرابیدوپسیس نیز پس از تجزیه و تحیل آماری و اعمال محدودیت، در زمان‌های ۱، ۳، ۶، ۱۲ و ۲۴ ساعت پس از اعمال تنش شوری، به‌ترتیب ۵۵۹، ۱۶۶۹، ۲۱۸۹، ۱۹۵۸ و ۲۳۴۳ ژن افتراقی شناسایی شد که پس از تجمیع ژن‌های مذکور و حذف ژن‌های تکراری، ۴۵۲۷ ژن پاسخ‌دهنده حاصل شد.

به منظور تعیین ژن‌ها و سازوکارهای حفاظت شده دخیل در پاسخ به تنش شوری در سه گونه مورد مطالعه، با رسم نمودار Venn، ژن‌های مشترک در بین ۲۰۸ ژن پاسخ‌دهنده در جو، ۱۳۳۶ ژن پاسخ‌دهنده در گندم و ۴۵۲۷ ژن پاسخ‌دهنده در آرابیدوپسیس ترسیم شد (شکل ۱).

بر اساس نمودار Venn ترسیم شده، ۶۶ ژن مشترک پاسخ‌دهنده در دو گیاه گندم و جو، ۶۸ ژن مشترک پاسخ‌دهنده در دو گیاه جو و آرابیدوپسیس و ۴۱۱ ژن مشترک پاسخ‌دهنده در دو گیاه گندم و آرابیدوپسیس شناسایی شدند. در بین سه گونه تحت بررسی نیز، ۲۵ ژن مشترک پاسخ‌دهنده به شوری، با درصد مشابهت بزرگتر از ۳۴ درصد شناسایی شدند (جدول ۲) .

مقایسه سطح بیان ژن‌های حفاظت شده پاسخگو به تنش شوری در سه گونه گندم نان، جو و آرابیدوپسیس نشان داد که در یازده مورد از ۲۴ ژن (۴۶٪)، اختلاف رفتار بیانی بین سه گونه مورد بررسی وجود دارد برای مثال در حالیکه ژن‌های *AT4G35090* و *AT5G48485* در ارابیدوپسیس تحت تنش شوری دچار کاهش بیان گردید، این تنش باعث افزایش بیان ارتولوگ این ژن‌ها در گندم نان و جو گردید. همچنین تنش شوری منجر به کاهش سطح بیان ژن *AT3G12120* در آرابیدوپسیس و جو گردید در حالی که بیان آن در گندم افزایش یافت (شکل ۲).

وجود ژن‌های مشترک دخیل در پاسخ گیاهان به یک محرک خارجی گویای وجود مسیرهای حفاظت شده درک پیام، تقویت و انتقال پیام و وجود ساز و کارهای عملکردی برای غلبه بر اثرات محرک می باشد. حفاظت شدگی در سطح درک و انتقال پیام بین گونه های مختلف گیاهی مشاهده شده است (Balderas-Hernández, et al. 2013) . همچنین مطالعاتی در خصوص شناسایی ژن های عملکردی حفاظت شده پاسخگو به تنش های مختلف غیر زیستی (شوری، خشکی، سرما و گرما) در گیاهان انجام شده است، لیکن از داده های گیاه جو به عنوان گیاه متحمل به تنش شوری استفاده نشده است (Balti, et al. 2020).

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOR: 20.1001.1.25885073.1402.12.1.3.7]

جدول ۲- ژن‌های مشترک پاسخ‌دهنده به تنش شوری در سه گونه گندم نان، جو و آرابیدوپسیس بر اساس داده‌های ریزآرایه

Table 2. Common salt-responsive genes in bread wheat, barley and Arabidopsis based on microarray data

Row no.	Accession Id	Gene name	Protein name	Homology percent to barley	Homology percent to bread wheat
1	AT1G07750	*AT1G07750*	RmlC-like cupins superfamily protein	70.37	70.95
2	AT1G55020	*LOX1*	Linoleate 9S-lipoxygenase 1	59.11	59.11
3	AT1G55120	*CWINV3*	Beta-fructofuranosidase, insoluble isoenzyme CWINV3	53.12	52.41
4	AT2G02990	*RNS1*	Ribonuclease 1	60.82	60.82
5	AT2G34850	*At2g34850*	Putative UDP-arabinose 4-epimerase 2	83.48	83.48
6	AT2G39800	*P5CSA*	Delta-1-pyrroline-5-carboxylate synthase A	73.04	72.91
7	AT3G12120	*FAD2*	Delta(12)-fatty-acid desaturase	67.69	67.69
8	AT3G18000	*NMT1*	Phosphoethanolamine N-methyltransferase 1	71.01	71.01
9	AT3G20810	*JMJ30*	Lysine-specific demethylase JMJ30	57.87	61.17
10	AT3G22370	*AOX1A*	Ubiquinol oxidase 1a, mitochondrial	83.73	83.33
11	AT3G29575	*AFP3*	Ninja-family protein AFP3	79.45	79.45
12	AT3G48850	*MPT2*	Mitochondrial phosphate carrier protein 2, mitochondrial	61.41	61.41
13	AT3G52150	*PSRP2*	30S ribosomal protein 2, chloroplastic	63.83	64.89
14	AT3G53980	*F5K20_280*	lipid-transfer protein	50.66	50.22
15	AT4G20860	*FAD-OXR*	Berberine bridge enzyme-like 22	48.78	47.38
16	AT4G27710	*CYP709B3*	Cytochrome P450 709B3	61.98	61.46
17	AT4G29820	*CFIS1*	Pre-mRNA cleavage factor Im 25 kDa subunit 1	75.07	74.51
18	AT4G34230	*CAD5*	Cinnamyl alcohol dehydrogenase 5	82.93	83.54
19	AT4G35090	*CAT2*	Catalase-2	54.46	55.88
20	AT4G37220	*At4g37220*	Cold-regulated 413 plasma membrane protein 4	36.7	37.61
21	AT5G13220	*TIFY9*	Protein TIFY 9	71.97	63.7
22	AT5G17230	*PSY1*	Phytoene synthase, chloroplastic	35.1	34.81
23	AT5G23960	*TPS21*	Alpha-humulene/(-)-(E)-beta-caryophyllene synthase	44	43.42
24	AT5G48485	*DIR1*	Putative lipid-transfer protein DIR1	48.18	47.27
25	AT5G59310	*LTP4*	Non-specific lipid-transfer protein 4	70.37	70.95

در مطالعه حاضر به بررسی ژن های حفاظت شده و مشترک دخیل در پاسخ به شوری در سه گونه گیاهی گندم (نیمه متحمل به شوری)، جو (متحمل به شوری) و آرابیدوپسیس (حساس به شوری) می‌پردازیم.

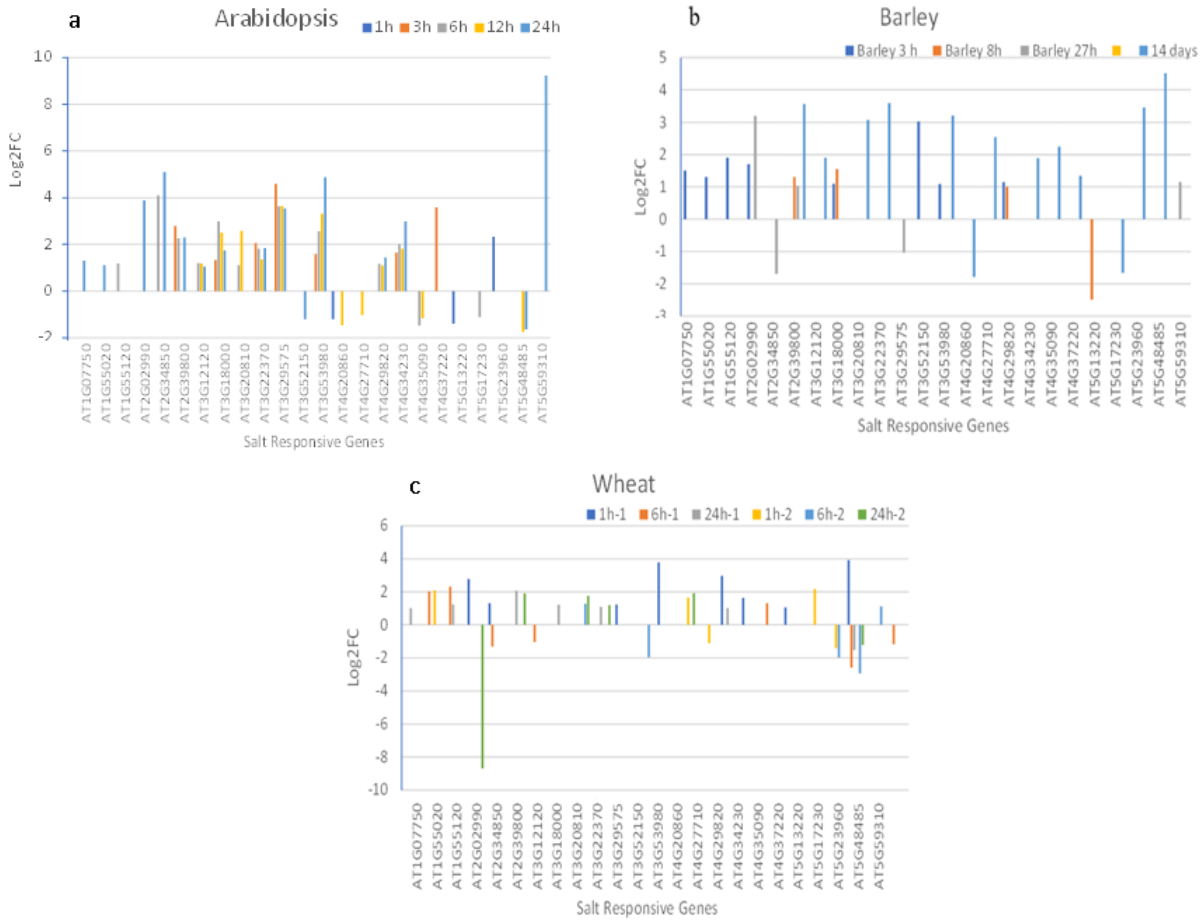
ژن‌های مشترک در مسیرهایی چون انتقال سیگنال تنش، هموستازی یونی، حفاظت اسمزی، هموستازی گونه‌های اکسیژن فعال و هموستازی انرژی، لیگنینی‌شدن در پاسخ به تنش شوری دخالت داشتند. ژن‌های مشترک شناسایی شده مرتبط با انتقال پیام تنش، شامل ژن‌های *LOX1*، *CWINV3*، *JMJ30*، *AFP3*، *PSY1*، *TIFY9* بودند. در زیر به شرح و بحث ژن های حفاظت شده و مشترک دخیل در پاسخ به تنش شوری در سه گونه گیاهی گندم، جو و آرابیدوپسیس می پردازیم:.

ژن *LOX1* با شماره دسترسی AT1G55020 کدکننده Linoleate 9S-lipoxygenase 1 است. این آنزیم در سوخت و ساز اسیدهای چرب دخیل است. سوبستراهای این آنزیم شامل اسید لینولئیک یا لینولنیک است (Feussner and Wasternack 2002). اسیدهای چرب در زمره متابولایت‌های ثانویه قرار دارند. متابولیت های ثانویه گیاهان اغلب به ترکیباتی اطلاق می‌شوند که هیچ نقش اساسی در نگهداری فرایندهای حیاتی ندارند اما برای تعامل با محیط برای دفاع و سازگاری حیاتی هستند (Akula and Ravishankar 2011). هرچند در هر سه گونه مورد بررسی، سطح بیان نسبی این ژن در مواجهه با شوری افزایش یافت (شکل۲)، بیان نسبی این ژن دربرگ موز (Ji, et al. 2019) و در ریشه چغندر قند (Geng, et al. 2020) تحت تنش شوری به ترتیب افزایش و کاهش یافته است. ژو و همکاران (۲۰۲۲) گزارش نمودند زمانی که گیاهچه‌های گندم تحت شرایط شوری قرار می‌گیرند، سطح بیان linoleate 9S-lipoxygenase افزایش یافت (Zhu, et al. 2022). فعالیت‌های لیپوکسی‌ژنازها بر روی اسیدهای چرب منجر به ایجاد مولکول‌های سیگنال مانند اکسی لیپین‌ها می‌شود. اکسی لیپین‌ها مداخله‌گرهای حیاتی در پاسخ

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1402.12.1.3.7]

گیاهان به تنش‌های زنده و غیر زنده هستند (Lim, et al. 2015). بنابراین عمده فعالیت این آنزیم در مسیرهای پیام رسانی سلولی برای پاسخ به تنش است. ژن *CWINV3* با شماره دسترسی AT1G55120، آنزیم Beta-fructofuranosidase را کد می‌کند. اینورتازهای متصل به دیواره سلولی آنزیم‌های کلیدی در سوخت و ساز ساکارز هستند که تجزیه برگشت ناپذیر ساکارز به گلوکز و فروکتوز را سبب می‌شوند. بیش‌بیانی ژن *Beta-fructofuranosidase* در آرابیدوپسیس باعث کاهش اثر تنش شوری در گیاه شده است (Vinson, et al. 2020). همچنین مشخص شده که آنزیم Beta-fructofuranosidase در تجزیه ساکارز مشارکت داشته و با سیستم پیام‌دهی هگزوزها در ارتباط است. بیان این ژن در ریشه چغندر قند تحت تنش شوری افزایش یافته است (Li, et al. 2020).



شکل ۲- سطح بیان نسبی ژن های حفاظت شده پاسخ دهنده به شوری در گونه‌های آرابیدوپسیس (a)، جو (b) و گندم (c) بر اساس داده‌های ریزآرایه. سطح بیان نسبی بر حسب Log_2FC ارایه شده است.

Fig 2. Releative expression of conserved salt responsive genes in (a) arabidopsis, barley (b), and wheat base don microarray data. Relative expression is presented in terms of Log_2FC.

). ارتباط بین مسیرهای پیام دهی هگزوزها و تحمل به شوری در گیاهان اثبات شده است (Munns 2005).Ashoub و همکاران (۲۰۱۸) گزارش نمودند که بیان ژن *Beta-fructofuranosidase* در جو وحشی در پاسخ به تنش مرکب شوری و خشکی افزایش می یابد (Ashoub, et al. 2018).

ژن *JMJ30* با شماره دسترسی AT3G20810، کد کننده Lysine-specific demethylase است. این آنزیم با حذف گروه متیل از

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOR: 20.1001.1.25885073.1402.12.1.3.7]

روی ریشه اسید آمینه لیزین پروتئین‌های هیستونی، باعث تغییرات ساختاری کروماتین و نیز تغییر سطح بیان ژن‌ها می‌شود. ثابت شده که این آنزیم به همراه JMJ32 در تلفیق مسیر پیام‌دهی اسید آبسیزیک (ABA) و برازینواستروییدها (BR) دخیل هستند (Wu, et al. 2020). آبسیزیک اسید نقش مهمی در پیام‌دهی در گیاهان در پاسخ به تنش‌های غیر زنده نظیر شوری و خشکی دارد (Tuteja 2007a).

ژن *AFP3* با شماره دسترسی AT3G29575، یک عضو از Ninja-family protein را کد می‌کند که نقش تنظیم‌کنندگی منفی در پاسخ گیاهان به آبسیزیک اسید و تنش های غیر زیستی دارد (Garcia, et al. 2008). هرچند گزارشی دال بر نقش مستقیمی از دخالت این ژن در پاسخ به تنش شوری گزارش نشده است، حضور آن در مسیر پاسخ اسید آبسیزیک در مواجهه با تنش‌های غیر زیستی، می‌تواند بر نقش تنظیمی این ژن در پاسخ به شوری از طریق مسیرهای وابسته به اسید آبسیزیک(Narusaka, et al. 2003) دلالت نماید.

PSY1 که ژن کدکننده فیتون‌سنتتاز با شماره دسترسی AT5G17230 است، نیز در بین ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش شوری در سه گیاه مورد مطالعه شناسایی شد. فیتون‌سنتتاز به عنوان اولین آنزیم در مسیر بیوسنتز کاروتنوئیدها ایفای نقش می‌نماید (Hichri, et al. 2016). کاروتنوئیدها به عنوان پیش‌ساز آبسیزیک اسید هستند که پاسخ تحمل به تنش‌های غیرزیستی را میانجی‌گری می‌کنند. آبسیزیک اسید ازطریق القا بیان فیتون‌سنتتاز، سنتز پیش‌سازهای خود را فعال می‌کند. بیان ژن *DcPSY2* هویج به وسیله تنش‌های شوری و ABA القا می‌شود. پروموتر ژن *DcPSY2* دارای سه عنصر القا شونده با آسیزیک اسید است. در حقیقت، ژن *DcPSY2* هویج از طریق اتصال عوامل رونویسی متصل‌شونده به عنصر پاسخ‌دهنده به آبسیزیک اسید (AREB) در تحمل به تنش شوری با واسطه آبسیزیک اسید نقش دارد (Simpson, et al. 2018). از سوی دیگر کارتنوییدها به عنوان رنگیزه های کلیدی سیستم آنتی اکسیدانتی در گیاهان، در محافظت در برابر حمله رادیکال‌های آزاد ایفای نقش می‌نمایند (Stahl and Sies 2003; Fayez and Bazaid 2014) .

ژن دیگر شناسایی شده در پژوهش حاضر، عامل رونویسی *TIFY9* است. پروتئین‌های TIFY در تنظیم فرایندهای زیادی در گیاهان از جمله پاسخ به تنش‌ها نقش دارند. پروتئین‌های JAZ که شناخته شده‌ترین زیرگروه از TIFYها هستند به‌عنوان تنظیم‌گرهای کلیدی مسیر سیگنال‌دهی جاسمونیک اسید عمل می‌کنند. دخالت عوامل رونویسی TIFY در ایجاد تحمل به تنش شوری در گندم گزارش شده است (Ebel, et al. 2018).

ژن‌های *P5CSA* و *NMT1* در محافظت اسمزی در پاسخ به تنش شوری نقش دارند. ژن *P5CSA* با شماره دسترسی AT2G39800، Delta-1-pyrroline-5-carboxylate synthase A را کد می‌کند که در بیوسنتز پرولین نقش دارد. پرولین مهمترین اسمولیت با منشاء داخلی در گیاهان است که تحت شرایط تنش نظیر تنش شوری در گیاهان ساخته و تجمع می‌یابد (Szabados and Savouré 2010). بیوسنتز پرولین از دو مسیر، بسته به فراهم بودن سوبستراهای مربوطه، گلوتامات و اورنیتین، انجام می‌شود: مسیر گلوتامات با فعالیت آنزیم pyrroline-5-carboxylate synthetase (P5CS) که باعث احیای گلوتامات به glutamate-semialdehyde (GSA) می‌شود، آغاز می‌شود. این ماده به طور خود به خود به pyrroline-5-carboxylate (P5C) تبدیل می‌شود. سپس ماده اخیر به کمک آنزیم pyrroline-5-carboxylate ردوکتاز به پرولین تبدیل می‌شود (Szabados and Savouré 2010). بررسی‌ها حاکی از آن است که مسیرهای بیوسنتز پرولین اختصاصی گونه‌ها است. مسیر گلوتانین در گراس‌ها و مسیر اورنیتین در بقولات غالب است (AbdElgawad, et al. 2015). حضور ژن رمزکننده Delta-1-pyrroline-5-carboxylate synthase در پاسخ به تنش بین دو گونه از غلات و یک گونه از خانواده چلیپاییان نشان از عمومیت مسیر گلوتامین بین غلات و چلیپاییان دارد.

ژن *NMT1* (*PEAMT*) با شماره دسترسی AT3G18000، Phosphoethanolamine N-methyltransferase 1 را کد می‌کند که در سوخت و ساز گلیسیروفوسفولیپید دخیل است. تحت شرایط تنش شوری، سطح بیان PEAMT در ریشه، برگ و ساقه ذرت (Wu, et al. 2007) ، اندام هوایی (Walia, et al. 2006) و ریشه جو (Ueda, et al. 2002) . افزایش می‌یابد. این ژن در هر سه گونه مورد بررسی در این تحقیق نیز در شرایط شوری افزایش بیان نشان داد (شکل ۲) که در توافق با ماهیت حفاظت شدگی این ژن بین گونه های در پاسخ به تنش شوری است. بیش بیانی ژن *PEAMT* از ذرت در آرابیدوپسیس تراریخته باعث افزایش تحمل به شوری

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1402.12.1.3.7]

شده است (Wu, et al. 2007). *PEAMT* به عنوان آنزیم کلیدی بیوسنتز کولین در گیاهان مطرح شده است. کولین پیش ماده تولید گلایسین بتایین است که به عنوان یک ماده محافظ اسمزی در گیاهان در تنش‌های اسمزی ایفای نقش می‌کند (Salama and Mansour 2015). همچنین همبستگی بالایی بین محتوی گلایسین بتائین و تحمل به شوری در گیاهان مشاهده شده است (Tabuchi, et al. 2006). PEAMT در ایجاد مولکول‌های پیام‌رسان فسفاتیدیل‌امین و کولین نیز نقش دارد که این پیام‌رسانی در شرایط تنش شوری تشدید می‌شود (Guo, et al. 2019).

پروتیین های انتقال دهنده چربی‌ها که به عنوان LTP شناخته می‌شوند گروهی پروتیین بسیار حفاظت شده در گیاهان عالی هستند (Asero, et al. 2000). این پروتیین‌ها مسوول انتقال رفت و برگشتی فسفولیپیدها و سایر گروه‌های اسید چرب بین غشاهای سلولی بوده و قادر به اتصال به گروه های آسیلی می‌باشند (Kader 1996) پروتیین‌های که به طور غیر اختصاصی چربی‌ها را منتقل می‌نمایند (NsLTPs) به طور برگشت پذیری با انواع فسفولیپیدها و به طور غیر اختصاصی به انواع چربی‌ها متصل می شوند (Vergnolle, et al. 1993). بین ژن‌های حفاظت شده پاسخ دهنده به شوری در گیاهان گندم، جو و آرابیدوپسیس، سه ژن از گروه ژن‌های منتقل کننده چربی شناسایی گردید: ژن‌های *FAD2* و *LTP4* با مسیرهای هموستازی یونی در پاسخ به تنش شوری مرتبط هستند.ژن *FAD2* با شماره دسترسی AT3G12120، Delta(12)-fatty-acid desaturase را کد می‌کند. سطوح بالای اسیدهای چرب غیر اشباع از ویژگی‌های غشاهای سلولی گیاهان است. غیر اشباع شدن اسیدهای چرب توسط انواعی از دسچورازها انجام می‌گیرد. ژن *FAD2* کد کننده یک امگا ٦ دسچوراز در شبکه اندوپلاسمی است (Dehghan Nayeri and Yarizade 2014). این آنزیم باعث غیر اشباع سازی زیاد در اسید های چرب واکوئول و غشای سلولی شده که برای عملکرد مناسب تبادل‌کننده‌های Na^+/H^+ و بنابراین پایین نگه داشتن غلظت یون سدیم در سیتوپلاسم در خلال جوانه زنی و مراحل اولیه رشد گیاهچه آرابیدوپسیس لازم است (Zhang, et al. 2012). *LTP4* که ژن کدکننده پروتئین انتقال لیپید (شماره دسترسی AT5G59310) است، نقش‌های مهمی در پاسخ به تنش‌های محیطی مختلف ایفا می‌کند. Xu و همکاران (۲۰۱۸) نشان دادند که بیش‌بیانی *NtLTP4* در تنباکو به افزایش تحمل به تنش‌های شوری و خشکی منجر می‌شود (Xu, et al. 2018). تحت تنش شوری شدید، لاین‌های با بیش‌بیان *NtLTP4* مقادیر کمتری از یون‌های سدیم را انباشت کردند. ژن‌های پاسخ‌دهنده‌ای چون ترانسپورتر سدیمی (*NHX1*) و ترانسپورتر پتاسیمی (*HKT1*) در لاین‌های تراریخته در مقایسه با لاین‌های نوع وحشی، افزایش بیان بیشتری داشتند. این امکان وجود دارد که *NtLTP4* از طریق تنظیم رونویسی *NHX1* و *HKT1* به کاهش سمیت یون سدیم کمک کند. همچنین، *NtLTP4* در افزایش سطوح بیان و فعالیت آنزیم‌های از بین برنده گونه‌های اکسیژن فعال و در نتیجه، کاهش تنش اکسیداتیو حاصل از شوری نقش دارد. در مجموع، *NtLTP4* به طور مثبتی پاسخ به تنش‌های شوری و خشکی را در تنباکو تنظیم می‌کند (Xu, et al. 2018). پروتیین Deffective in induced resistance 1(DIR1) در ایجاد و یا انتقال پیام های مقاومت القایی سیتمیک به عوامل بیماری‌زا (SAR) ایفای نقش می‌نماید. اعتقاد بر این است که پروتیین های متصل شونده به چربی ها برای انتقال با مسافت زیاد چربی‌ها از طریق آوندهای آبکش ضروری هستند و به عنوان یکی از مولفه‌های پاسخ به تنش‌های زنده و غیر زنده عمل می‌کنند (Benning, et al. 2012; Barbaglia, et al. 2016).

ژن‌های *CAT2* و *CYP709B3* در هموستازی گونه‌های اکسیژن فعال در پاسخ به تنش شوری نقش دارند. ژن مشترک دیگر دخیل در پاسخ به تنش شوری در سه گیاه مورد بررسی، ژن *CAT2* (با شماره دسترسی AT4G35090) است که Catalase-2 را کد می‌کند. ژن مذکور در حفاظت سلول از اثرهای سمی پراکسید هیدروژن نقش دارد. Nahamiya و همکاران (۲۰۰۷)، ژن کدکننده کاتالاز *katE* را از باکتری *Escherichia coli* به رقم برنج Nipponbare انتقال دادند و نشان دادند که گیاهان برنج حاصله که به طور دائمی ژن مذکور را بیان می‌کردند، تحمل بالایی به تنش شوری داشتند (Nagamiya, et al. 2007). فعالیت کاتالازی در گیاهان برنج تراریخته در مقایسه با گیاهان غیرتراریخته حدود ۱/۵ تا ۲/۵ برابر افزایش یافته بود.

ژن پاسخ‌دهنده دیگر شناسایی شده در سه گونه مورد بررسی، *CYP709B3* با شماره دسترسی AT4G27710 بود که Cytochrome P450 709B3 را کد می‌کند. سیتوکروم P450

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOR: 20.1001.1.25885073.1402.12.1.3.7]

زیرخانواده‌ای از پروتئین‌های دارای آهن است که در هموستازی اکسیداسیون–احیا و مسیرهای بیوسنتزی متعدد نقش دارند (Long, et al. 2015). Mao و همکاران (۲۰۱۳) نشان دادند که ژن مذکور در پاسخ به تنش شوری و آبسیزیک اسید در آرابیدوپسیس نقش دارد. آنها اظهار داشتند که این احتمال وجود دارد که پروتیین CYP709B3 پاسخ به تنش شوری را به طور مستقل از دیگر مسیرهای شناسایی شده، تنظیم کند (Mao, et al. 2013).

ژن‌های *AOX* و *MPT2* در هموستازی انرژی در پاسخ به تنش شوری نقش دارند. ژن *AOX* با شماره دسترسی AT3G22370، کد کننده Ubiquinol oxidase 1a است. انتقال الکترون از یوبیکوئینول به اکسیژن از طریق مسیر سیتوکروم با جابجایی پروتون همراه شده و بنابراین در ساخت ATP سهیم است. در حالی که انتقال الکترون از یوبیکوینول به اکسیژن از طریق AOX (مسیر اکسیداز جایگزین) با جابجایی پروتون همراه نبوده و بنابرین در تولید ATP سهیم نیست. وجود دو مسیر با عملکرد انرژی متفاوت ابزاری برای برقراری توازن کربن، ردوکس و یا انرژی در پاسخ به تغییرات تقاضا برای سوخت و ساز است که ناشی از عوامل داخلی (نظیر نمو) و خارجی (مانند تنش‌های محیطی) است (Ribas-Carbo, et al. 2005). بنابرین یوبیکوئینول اکسیداز نقش کلیدی در انتقال الکترون برای ایجاد توازن انرژی و جلوگیری از تشکیل رادیکال های ازاد دارد. این امر باعث افزایش قدرت ردوکس گیاه در مواجهه به تنش‌های غیر زنده نظیر شوری می‌شود (Smith, et al. 2009). حضور این ژن در بین ژن‌های حفاظت شده پاسخ به تنش شوری در چندین گونه گیاهی حاکی از اهمیت مدیریت انرژی و تنفس در مواجهه گیاهان با تنش‌های محیطی نظیر شوری است. ژن *MPT2* با شماره دسترسی AT3G48850 پروتئین ناقل فسفات از سیتوزول به میتوکندری را کد می‌کند. پروتئین‌های انتقال‌دهنده فسفات به میتوکندری، نقش مهمی در تولید ATP در سلول‌های گیاهی ایفا می‌کنند. تعدیل هموستازی انرژی سلولی، روشی برای بهبود و ثبات عملکرد گیاهان تحت تنش‌های محیطی است. Zhu و همکاران (۲۰۱۲) نشان دادند که ژن مذکور از طریق یک مسیر وابسته به ATP و از طریق تعدیل سوخت و ساز جیبرلین در ایجاد تحمل به تنش شوری در آرابیدوپسیس نقش دارد. هورمون جیبرلین، بسیاری از جنبه‌های رشد و نمو گیاه و پاسخ به تنش‌های محیطی را تنظیم می‌کند (Zhu, et al. 2012).

گیاهان از انباشت لگنین و تغییر ترکیب منومری لیگنین برای مقابله با تنش شوری استفاده می‌کنند (Neves, et al. 2010). دو ژن *BBE-like22* (*FAD-OXR*) و *CAD5* با مسیرهای لیگنینی شدن مرتبط هستند. ژن *CAD5* با شماره دسترسی AT4G34230 کدکننده Cinnamyl alcohol dehydrogenase 5 است. CADها مرحله نهایی بیوسنتز منولیگنول‌ها را کاتالیز می‌کنند و مسئول تولید منولیگنول‌های مختلف هستند. Ahmed و همکاران (۲۰۱٤) نشان دادند که CAD ها در پاسخ و تحمل به تنش شوری در جو وحشی نقش دارند (Ahmed, et al. 2015). گزارش شده که سطح بیان ژن Cinnamyl alcohol dehydrogenase در شرایط شوری در برگ گیاهان گندم و جو افزایش می‌یابد. این افزایش در خصوص گیاه جو حدود سه برابر گندم بود (Zeeshan, et al. 2020). ژن *BBE-like22* با شماره دسترسی AT4G20860، ژن دیگر دخیل در پاسخ به تنش شوری در سه گونه تحت مطالعه است. آنزیم‌های BBE-like اغلب ترشحی هستند و قسمت قابل توجهی از پروتئوم دیواره سلولی را تشکیل می‌دهند. ژن‌های مذکور افزایش بیان بالایی در پاسخ به بیمارگرها و تحت تنش شوری نشان می‌دهند. آنزیم‌های BBE-like از طریق اکسیداسیون منولیگنول‌ها در سورخت و ساز دیواره سلولی نقش دارند (Daniel, et al. 2016).

ژن *PSRP2 با شماره دسترسی* AT3G52150 که 30S ribosomal protein 2 کلروپلاستی را کد می‌کند، ژن دیگری است که در پاسخ به تنش شوری در سه گیاه مورد بررسی نقش دارد. ژن مذکور که دارای فعالیت چاپرونی RNA است، تحمل به تنش‌های غیر زنده از جمله شوری را در مرحله جوانه زنی بذر و رشد گیاهچه به طور منفی تنظیم می‌کند (Xu, et al. 2013).

بالاخانواده RmlC-like cupins مشتمل بر چندین خانواده با وظایف متنوع، از فعالییت آنزیمی مانند دای اکسیژناز، دکربوکسیلاسون، هیدرولاز، ایزومراز و اپی مراز تا وظایف غیر آنزیمی مانند اتصال به اکسین، عوامل رونویسی هسته‌ای و ذخیره بذر است. D'Alessio و Riordan (۱۹۹۷) گزارش نمودندکه در گندم، سطح بیان پروتیین‌های RmlC-like cupins superfamily در

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1402.12.1.3.7]

پاسخ به تنش اسمزی ناشی از اعمال PEG افزایش می‌یابد (D'Alessio and Riordan 1997).

آنزیم های ریبونوکلئازی(RNases) شبه S RNS1 و RNS2 آرابیدوپسیس اعضایی از خانواده گسترده ریبونوکلئازهای T2 هستند که اعضای آن شامل S-RNaseها نیز می‌باشند (Hillwig, et al. 2008)..در آرابیدوپسیس بیان *RNS1* تحت تاثیر زخم و در پاسخ به ABA افزایش می باشد. در حقیقت کنترل بیان *RNS1* به‌صورت کنترل در زمان رونویسی و پس از رونویسی است (Hillwig, et al. 2008). تغییر بیان این ژن در مواجهه به شرایط تنش شوری احتمالا از طریق مسیرهای مشترک القا بیان ژن‌ها در شرایط تنش‌های غیر زیستی است که با دخالت ABA انجام می‌گیرد. همچنین القای بیان این ژن توسط پیری در آرابیدوپسیس گزارش شده است (D'Alessio and Riordan 1997). تشدید پیری یکی از پیامدهای رایج تنش‌هایی مانند تنش شوری است.(Dong, et al. 2021)

UDP-arabinose 4-epimerase از انزیم های مهم دخیر در بیوسنتز و یا تغییرات دیواره سلولی است. (Dong, et al. 2021) سطح بیان ژن کد کننده این آنزیم در *Lycium barbarum* تحت شرایط شوری افزایش می‌یابد. (Yao, et al. 2023) دیواره سلولی و پروتیین‌های وابسته به آن نقش‌های مهمی در پاسخ و سازگاری به تنش شوری در گیاهان ایفا می‌نمایند گزارشی در خصوص نقش این ژن در پاسخ گیاه گندم، جو، آرابیدوپسیس به شوری منتشر نشده است.

Berberine bridge enzyme متعلق به گروه آنزیم های اکسیدو ردوکتاز می‌باشد که نقش مهمی در واکنش‌های تنفسی و متابولیکی ایفا می‌نماید.(Colin, et al. 2023) نقش این انزیم در تحمل به تنش شوری در آرابیدوپسیس (Xu, et al. 2012) مشخص شده است.

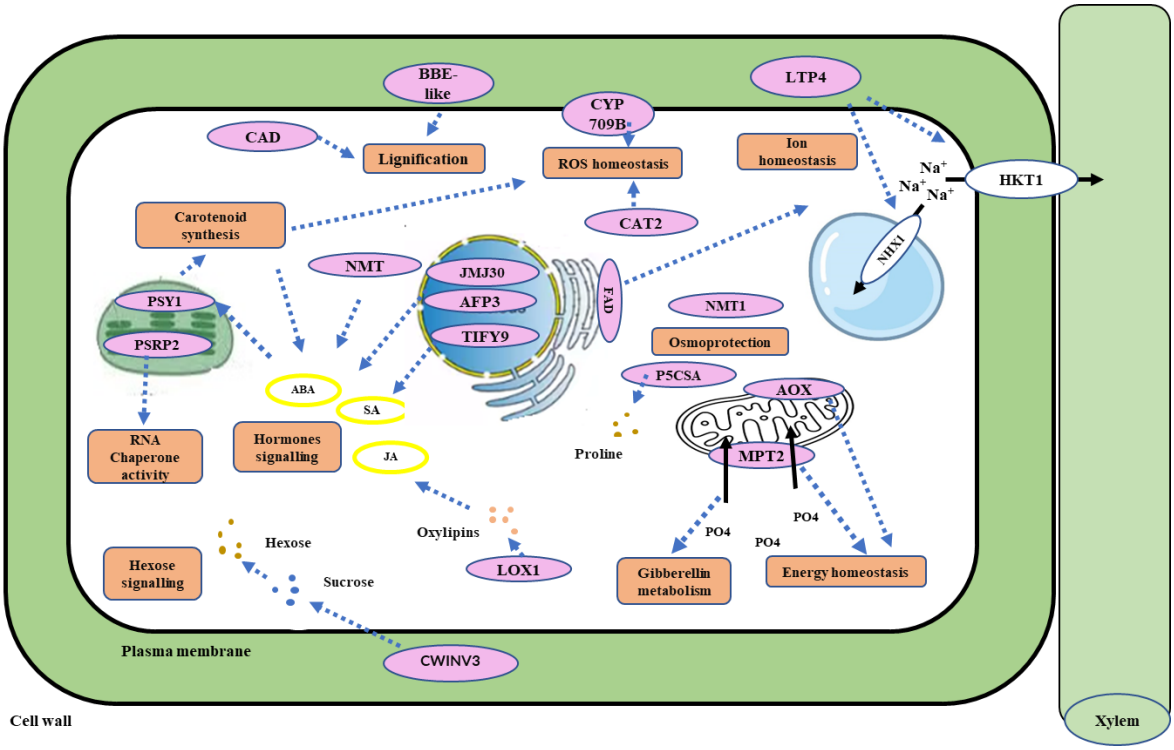
Ubiquinol oxidase (AOX) در گیاهان نقش‌های کلیدی در متابولیسم سلولی، ایجاد گرما، هموستازی انرژی داشته و عموما به عنوان پروتیین مهم القا شونده در شرایط تنش در نظر گرفته می‌شود. (McDonald 2009) این پروتیین در همه اعضای سلسله گیاهی و حتی برخی قارچ ها وجود دارد. نقش مهم این پروتیین در ایجاد تحمل سلولی به تنش‌های ایجاد کننده رادیکال‌های آزاد می‌باشد (Finnegan, et al. 2004). این پروتیین از اعضای مهم فرایند اکسیداز جایگزین (alternative oxidase) است. در کلزا، تنش شوری باعث تغییر بیان انواع اعضای خانواده ژنی مربوط به Ubiquinol oxidase این ژن در برگ (JAVED, et al. 2019) و ریشه (Wang, et al. 2022)گردید. در گندم تنش شوری باعث افزایش تنفس وابسته به AOX و نیز افزایش بیان AOX گردید (Jacoby, et al. 2016) که با مشاهدات این تحقیق در توافق است (شکل ۲).

Alpha-humulene/(-)-(E)-beta-caryophyllene synthase از ژن‌های دخیل در بیوسنتز ترپن‌ها می باشد (Ninkuu, et al. 2021). ترپن‌های فرار نقش مهمی در مکاتبه و ارتباط گیاهان در شرایط تنش‌های زنده و غیر زنده دارند. تنش های محیطی اثرات مستقیم و غیر مستقیمی بر متابولیسم اولیه و ثانویه در گیاهان دارند (Brilli, et al. 2007). در شرایط تنش خشکی و شوری، به دلیل کاهش تبادلات روزنه‌ای، رقابت بر سر کربن در گیاه بالا رفته که بر روی تولید ترکیبات ترپنی اثرات معنی داری می‌گذارد (Teuber, et al. 2008).

الگوی رفتار بیانی برخی از ژن‌های شناسایی شده در این پژوهش بین سه گونه مورد بررسیی متفاوت بود. این مشاهدات ممکن است گویای این باشند که علی رغم حفاظت شدگی ژن‌های پاسخگو به شوری در سه گونه گیاهی متفاوت، احتمالا تنوع مکانیستیک در این گونه پاسخ‌ها وجود دارد.

با توجه به حفاظت شدگی ژن‌های فوق الذکر بین دو گونه تک لپه‌ای و یک گونه دولپه‌ای در پاسخ به سطوح مختلف تنش شوری، ایفای نقش این ژن‌ها به عنوان ساختارهای اصلی و غیر قابل تغییر زیست شناسی گیاه در مواجهه با شرایط تنش شوری بسیار محتمل است. این ژن‌ها در ساختارهای زیر سلولی گوناگون و در سازکارهایی که زیست شناسی گیاه را در مواجهه با شرایط تنش حمایت می‌کنند، قرار دارند (شکل ۳). با توجه به این‌که رفتار فیزیولوژی مولکولی گیاهان در مواجهه با انواع تنش‌های غیر زنده تا حد زیادی مشابه است، انتظار می‌رود مطالعه رفتار ژن‌های شناسایی شده در این پژوهش در مواجهه گیاهان با تنش‌های غیر زنده دیگر نظیر خشکی، گرما، و سرما پژوهشگران اصلاح نبانات را برای طراحی برنامه‌های اصلاح مولکولی برای تنش‌های چندگانه در گیاهان کمک کند.

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOR: 20.1001.1.25885073.1402.12.1.3.7]



شکل ۳- مدل پیشنهادی برای ژن‌های حفظ شده پاسخ‌دهنده به تنش شوری در سه گیاه گندم نان، جو و آرابیدوپسیس

Fig 3. The proposed model for the conserved salt-responsive genes in bread wheat, barley and Arabidopsis

منابع

AbdElgawad, H., De Vos, D., Zinta, G., Domagalska, M. A., Beemster, G. T., & Asard, H. (2015). Grassland species differentially regulate proline concentrations under future climate conditions: an integrated biochemical and modelling approach. *New Phytologist* 208:354-369. **https://doi.org/10.1111/nph.13481**

Ahmadi, K., Zadeh, H. R. A., Hatami, F., Afroozi, S.H. M. N., Pour, A. E., & Taleghani, R. A. (2020). Statistics of agriculturre, years 2019-2020. Tehran: Ministry of Jahad Agriculture (In Farsi).

Ahmed, I. M., Nadira, U. A., Bibi, N., Cao, F., He, X., Zhang, G., & Wu F. (2015). Secondary metabolism and antioxidants are involved in the tolerance to drought and salinity, separately and combined, in Tibetan wild barley. *Environmental and Experimental Botany* 111:1-12. **https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.10.003**

Akula, R., & Ravishankar, G. A. (2011). Influence of abiotic stress signals on secondary metabolites in plants. *Plant signaling & Behavior* 6:1720-1731.**https://doi.org/10.4161/psb.6.11.17613**

Amirbakhtiar, N., Ismaili, A., Ghaffari, M. R., Mirdar Mansuri, R., Sanjari, S., & Shobbar, Z. S. (2021). Transcriptome analysis of bread wheat leaves in response to salt stress. *PloS one* 16:e0254189. **https://doi.org/10.1371/journal.pone.0254189**

Asero, R., Mistrello, G., Roncarolo, D., de Vries, S. C., Gautier, M. F., Ciurana, C. L., Verbeek, E., Mohammadi, T., Knul-Brettlova, V., & Akkerdaas, J. H. (2000). Lipid transfer protein: a pan-allergen in plant-derived foods that is highly resistant to pepsin digestion. *International Archives of Allergy and Immunology* 122:20-32. **https://doi.org/10.1159/000024355**

Ashoub, A., Müller, N., Jiménez-Gómez, J. M., & Brüggemann, W. (2018). Prominent alterations of wild barley leaf transcriptome in response to individual and combined drought acclimation and heat shock conditions. *Physiologia Plantarum* 163:18-29. **https://doi.org/10.1111/ppl.12667**

Balderas-Hernández, V. E., Alvarado-Rodríguez, M., & Fraire-Velázquez, S. (2013). Conserved versatile master regulators in signalling pathways in response to stress in plants. *AoB Plants* 5. **https://doi.org/10.1093/aobpla/plt033**

Balti, I., Benny, J., Perrone, A., Caruso, T., Abdallah, D., Salhi-Hannachi, A., & Martinelli, F. (2020). Identification of conserved genes linked to responses to abiotic stresses in leaves among different plant species. *Functional Plant Biology* 48:54-71. **https://doi.org/10.1071/FP20028**

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOR: 20.1001.1.25885073.1402.12.1.3.7]

Barbaglia, A. M., Tamot, B., Greve, V., & Hoffmann-Benning, S. (2016). Phloem proteomics reveals new lipid-binding proteins with a putative role in lipid-mediated signaling. *Frontiers in Plant Science* 7:563. **https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00563**

Benning, U. F., Tamot, B., Guelette, B. S., & Hoffmann-Benning, S. (2012). New aspects of phloem-mediated long-distance lipid signaling in plants. *Frontiers in Plant Science* 3:53. **https://doi.org/10.3389/fpls.2012.00053**

Brilli, F., Barta, C., Fortunati, A., Lerdau, M., Loreto, F., & Centritto, M. (2007). Response of isoprene emission and carbon metabolism to drought in white poplar (*Populus alba*) saplings. *New Phytologist* 175:244-254. **https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02094.x**

Chinnusamy, V., Jagendorf, A., & Zhu, J. K. (2005). Understanding and improving salt tolerance in plants. *Crop science* 45:437-448. **https://doi.org/10.2135/cropsci2005.0437**

Colin L, Ruhnow F, Zhu J-K, Zhao C, Zhao Y, Persson S. 2023. The cell biology of primary cell walls during salt stress. *The Plant Cell* 35:201-217. **https://doi.org/10.1093/plcell/koac292**

D'Alessio, G., & Riordan, J. F. (Eds.). (1997). *Ribonucleases: structures and functions*. Academic Press.

Daniel, B., Wallner, S., Steiner, B., Oberdorfer, G., Kumar, P., van der Graaff, E., Roitsch, T., Sensen, C. W., Gruber, K., & Macheroux, P. (2016). Structure of a berberine bridge enzyme-like enzyme with an active site specific to the plant family Brassicaceae. *PloS one* 11:e0156892. **https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156892**

Danquah, A., De Zélicourt, A., Colcombet, J., & Hirt, H. (2014). The role of ABA and MAPK signaling pathways in plant abiotic stress responses. *Biotechnology Advances* 32:40-52. **https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.09.006**

Dehghan Nayeri, F., & Yarizade, K. (2014). Bioinformatics study of delta-12 fatty acid desaturase 2 (FAD2) gene in oilseeds. *Molecular Biology Reports* 41:5077-5087. **https://doi.org/10.1007/s11033-014-3373-5**

del Martínez-Ballesta, M., Silva, C., López-Berenguer, C., Cabanero, F., & Carvajal, M. (2006). Plant aquaporins: new perspectives on water and nutrient uptake in saline environment. *Plant Biology* 8:535-546. **https://doi.org/10.1055/s-2006-924172**

Dong, S., Sang, L., Xie, H., Chai, M., Wang, Z. Y. (2021). Comparative transcriptome analysis of salt stress-induced leaf senescence in *Medicago truncatula*. *Frontiers in Plant Science* 12:666660. **https://doi.org/10.3389/fpls.2021.666660**

Ebel, C., Ben Feki, A., Hanin, M., Solano, R., & Chini, A. (2018). Characterization of wheat (*Triticum aestivum*) TIFY family and role of *Triticum durum* Td TIFY11a in salt stress tolerance. *PloS one* 13:e0200566. **https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200566**

Fayez, K. A., & Bazaid, S. A. (2014). Improving drought and salinity tolerance in barley by application of salicylic acid and potassium nitrate. *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences* 13:45-55. **https://doi.org/10.1016/j.jssas.2013.01.001**

Feussner, I., & Wasternack, C. (2002). The lipoxygenase pathway. *Annual Review of Plant Biology* 53:275-297. **https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.53.100301.135248**

Finnegan, P. M., Soole, K. L., & Umbach, A. L. (2004). Alternative mitochondrial electron transport proteins in higher plants: Springer. pp. 163-230

Garcia, M. E., Lynch, T., Peeters, J., Snowden, C., & Finkelstein, R. (2008). A small plant-specific protein family of ABI five binding proteins (AFPs) regulates stress response in germinating Arabidopsis seeds and seedlings. *Plant Molecular Biology* 67:643-658. **https://doi.org/10.1007/s11103-008-9344-2**

Geng, G., Li, R., Stevanato, P., Lv, C., Lu, Z., Yu, L., & Wang Y. (2020). Physiological and transcriptome analysis of sugar beet reveals different mechanisms of response to neutral salt and alkaline salt stresses. *Frontiers in Plant Science* 11:571864. **https://doi.org/10.3389/fpls.2020.571864**

Guo, Q., Liu, L., & Barkla, B. J. (2019). Membrane lipid remodeling in response to salinity. *International Journal of Molecular Sciences* 20:4264. **https://doi.org / 10.3390/ijms20174264**

Hichri, I., Muhovski, Y., Clippe, A., Žižková, E., Dobrev, P. I., Motyka, V., & Lutts, S. (2016). SlDREB2, a tomato dehydration-responsive element-binding 2 transcription factor, mediates salt stress tolerance in tomato and A rabidopsis. *Plant, Cell & Environment* 39:62-79. **https://doi.org/10.1111/pce.12591**

Hillwig, M. S., LeBrasseur, N. D., Green, P. J., & MacIntosh, G. C. (2008). Impact of transcriptional, ABA-dependent, and ABA-independent pathways on wounding regulation of RNS1 expression. *Molecular Genetics and Genomics* 280:249-261. **https://doi.org/10.1007/s00438-008-0360-3**

Hossain, M. S., & Dietz, K. J. (2016). Tuning of redox regulatory mechanisms, reactive oxygen species and redox homeostasis under salinity stress. *Frontiers in Plant Science* 7:548. **https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00548**

Jacoby, R., Che-Othman, M., Millar, A., & Taylor, N. (2016). Analysis of the sodium chloride-dependent respiratory kinetics of wheat mitochondria reveals differential effects on phosphorylating and non-phosphorylating electron transport pathways. *Plant, Cell & Environment* 39:823-833. **https://doi.org/10.1111/pce.12653**

Javed, M., Zafar, Z. U., & Ashraf, M. (2019). Leaf proteome analysis signified that photosynthesis and antioxidants are key indicators of salinity tolerance in canola (*Brassica napus* L.). *Pak. J. Bot* 51:1955-1968. **http://dx.doi.org/10.30848/PJB2019-6(38)**

Ji, F. S., Tang, L., Li, Y. Y., Wang, W. C., Yang, Z., Li, X. G., & Zeng, C. (2019). Differential proteomic analysis reveals the mechanism of *Musa paradisiaca* responding to salt stress. *Molecular Biology Reports* 46:1057-1068. **https://doi.org/10.1007/s11033-018-4564-2**

Kader, J. C. (1996). Lipid-transfer proteins in plants. *Annual Review of Plant Biology* 47:627-654.

Kawaura, K., Mochida, K., & Ogihara, Y. (2008). Genome-wide analysis for identification of salt-responsive genes in common wheat. *Functional & Integrative Genomics* 8:277-286. **https://doi.org/10.1007/s10142-008-0076-9**

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOR: 20.1001.1.25885073.1402.12.1.3.7]

Kong, W., Zhong, H., Gong, Z., Fang, X., Sun, T., Deng, X., & Li, Y. (2019). Meta-analysis of salt stress transcriptome responses in different rice genotypes at the seedling stage. *Plants* 8:64. **https://doi.org/10.3390/plants8030064**

Li, J., Cui, J., Dai, C., Liu, T., Cheng, D., & Luo C. (2020). Whole-transcriptome RNA sequencing reveals the global molecular responses and CeRNA regulatory network of mRNAs, lncRNAs, miRNAs and circRNAs in response to salt stress in sugar beet (*Beta vulgaris*). *International Journal of Molecular Sciences* 22:289. **https://doi.org/10.3390/ijms22010289**

Lim, C. W., Han, S. W., Hwang, I. S., Kim, D. S., Hwang, B. K., & Lee, S. C. (2015). The pepper lipoxygenase CaLOX1 plays a role in osmotic, drought and high salinity stress response. *Plant and Cell Physiology* 56:930-942. **https://doi.org/10.1093/pcp/pcv020**

Long, W., Zou, X., & Zhang, X. (2015). Transcriptome analysis of canola (*Brassica napus*) under salt stress at the germination stage. *PloS one* 10:e0116217. **https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116217**

Mao, G., Seebeck, T., Schrenker, D., Yu, O. (2013). CYP709B3, a cytochrome P450 monooxygenase gene involved in salt tolerance in Arabidopsis thaliana. *BMC Plant Biology* 13:1-13. **https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-169**

McDonald, A. E. (2009). Alternative oxidase: what information can protein sequence comparisons give us? *Physiologia Plantarum* 137:328-341. **https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2009.01242.x**

McNicoll, G. (2002). World Population Ageing 1950-2050. *Population and Development Review* 28:814-816.

Moreno-Risueno, M. A., Busch, W., & Benfey, P. N. (2010). Omics meet networks—using systems approaches to infer regulatory networks in plants. *Current Opinion in Plant Biology* 13:126-131. **https://doi.org/10.1016/j.pbi.2009.11.005**

Munns, R., & Tester, M. (2008). Mechanisms of salinity tolerance. *Annu. Rev. Plant Biol*. 59:651-681. **https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911**

Munns, R. (2002). Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell & Environment* 25:239-250. **https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00808.x**

Munns, R. (2005). Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytologist* 167:645-663. **https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01487.x**

Nagamiya, K., Motohashi, T., Nakao, K., Prodhan, S. H., Hattori, E., Hirose, S., Ozawa, K., Ohkawa, Y., Takabe, T., &Takabe, T. (2007). Enhancement of salt tolerance in transgenic rice expressing an *Escherichia coli* catalase gene, kat E. *Plant Biotechnology* Reports 1:49-55. **https://doi.org/10.1007/s11816-007-0007-6**

Narusaka, Y., Nakashima, K., Shinwari, Z. K., Sakuma, Y., Furihata, T., Abe, H., Narusaka, M., Shinozaki, K., and Yamaguchi-Shinozaki, K. (2003). Interaction between two cis-acting elements, ABRE and DRE, in ABA-dependent expression of Arabidopsis *rd29A* gene in response to dehydration and high-salinity stresses. *The Plant Journal* 34:137-148. **https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01708.x**

Nefissi uertani, R., Arasappan, D., Abid, G., Ben Chikha, M., Jardak, R., Mahmoudi, H., Mejri, S., Ghorbel, A., Ruhlman, T. A., & Jansen, R. K. (2021). Transcriptomic analysis of salt-stress-responsive genes in barley roots and leaves. *International Journal of Molecular Sciences* 22:8155. **https://doi.org/10.3390/ijms22158155**

Negrão, S., Schmöckel, S., & Tester, M. (2017). Evaluating physiological responses of plants to salinity stress. *Annals of Botany* 119:1-11. **https://doi.org/10.1093/aob/mcw191**

Neves, G., Marchiosi, R., Ferrarese, M., Siqueira-Soares, R., & Ferrarese-Filho, O. (2010). Root growth inhibition and lignification induced by salt stress in soybean. *Journal of Agronomy and Crop Science* 196:467-473. **https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2010.00432.x**

Ninkuu, V., Zhang, L., Yan, J., Fu, Z., Yang, T., & Zeng, H. (2021). Biochemistry of terpenes and recent advances in plant protection. *International Journal of Molecular Sciences* 22:5710**. https://doi.org/10.3390/ijms22115710**

Peterson, R. K., & Higley, L. G. (Eds.). (2000). *Biotic stress and yield loss*. CRC Press.

Ribas-Carbo, M., Taylor, N. L., Giles, L., Busquets, S., Finnegan, P. M., Day, D. A., Lambers, H., Medrano, H., Berry, J. A., & Flexas, J. (2005). Effects of water stress on respiration in soybean leaves. *Plant Physiology* 139:466-473. **https://doi.org/10.1104/pp.105.065565**

Salama, K. H., & Mansour, M. M. F. (2015). Choline priming-induced plasma membrane lipid alterations contributed to improved wheat salt tolerance. *Acta Physiologiae Plantarum* 37:1-7. **https://doi.org/10.1007/s11738-015-1934-4**

Shrivastava, P., & Kumar, R. (2015). Soil salinity: A serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation. *Saudi Journal of Biological Sciences* 22:123-131. **https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2014.12.001**

Simpson, K., Fuentes, P., Quiroz-Iturra, L. F., Flores-Ortiz, C., Contreras, R., Handford, M., & Stange, C. (2018). Unraveling the induction of phytoene synthase 2 (DcPSY2) expression by salt stress and abscisic acid in *Daucus carota*. *Journal of Experimental Botany* 69: 4113–4126. **https://doi.org/10.1093/jxb/ery207**

Smith, C. A., Melino, V. J., Sweetman, C., & Soole, K. L. (2009). Manipulation of alternative oxidase can influence salt tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Physiologia Plantarum* 137:459-472**. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2009.01305.x**

Stahl, W., & Sies, H. (2003). Antioxidant activity of carotenoids. Molecular Aspects of Medicine 24:345-351.

Sutka, M., Li, G., Boudet, J., Boursiac, Y., Doumas, P., & Maurel, C. (2011). Natural variation of root hydraulics in Arabidopsis grown in normal and salt-stressed conditions. *Plant Physiology* 155:1264-1276. **https://doi.org/10.1104/pp.110.163113**

Szabados, L., & Savouré, A. (2010). Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in Plant Science* 15:89-97. **https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.11.009**

Tabuchi, T., Okada, T., Takashima, Y., Azuma, T., Nanmori, T., & Yasuda, T. (2006). Transcriptional response of glycinebetaine-related genes to salt stress and light in leaf

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOR: 20.1001.1.25885073.1402.12.1.3.7]

beet. *Plant Biotechnology* 23:317-320. **https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.23.317**

Teuber, M., Zimmer, I., Kreuzwieser, J., Ache, P., Polle, A., Rennenberg, H., & Schnitzler, J. P. (2008). VOC emissions of Grey poplar leaves as affected by salt stress and different N sources. *Plant Biology* 10:86-96. **https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2007.00015.x**

Toker, C., Lluch, C., Tejera, N., Serraj, R., & Siddique, K. (2007). 23 Abiotic Stresses. Chickpea Breeding and Management:474.

Tuteja, N. (2007a). Abscisic acid and abiotic stress signaling. *Plant Signaling & Behavior* 2:135-138. **https://doi.org/10.4161/psb.2.3.4156**

Tuteja, N. (2007b). Mechanisms of high salinity tolerance in plants. Methods in Enzymology 428:419-438. **https://doi.org/10.1016/S0076-6879(07)28024-3**

Uedam A., Shi, W., Nakamura, T., & Takabe, T. (2002). Analysis of salt-inducible genes in barley roots by differential display. *Journal of Plant Research* 115:0119-0130**. https://doi.org/10.1007/s102650200017**

Vergnolle, C., Schoentgen, F., Kader, J. C. (1993). Acyl-binding/lipid-transfer proteins from rape seedlings, a novel category of proteins interacting with lipids. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Lipids and Lipid Metabolism 1170:109-117**. https://doi.org/10.1016/0005-2760(93)90059-I**

Vinson, C. C,, Mota, A. P., Porto, B. N., Oliveira, T. N., Sampaio, I., Lacerda, A. L., Danchin, E. G., Guimaraes, P. M., Williams, T. C., & Brasileiro, A. C. (2020). Characterization of raffinose metabolism genes uncovers a wild Arachis galactinol synthase conferring tolerance to abiotic stresses. *Scientific Reports* 10:15258. **https://doi.org/10.1038/s41598-020-72191-4**

Walia, H., Wilson, C., Wahid, A., Condamine, P., Cui, X., & Close, T. J. (2006). Expression analysis of barley (*Hordeum vulgare* L.) during salinity stress. *Functional & Integrative Genomics* 6:143-156. **https://doi.org/10.1007/s10142-005-0013-0**

Wang, W., Pang, J., Zhang, F., Sun, L., Yang, L., Fu, T., Guo, L., & Siddique, K. H. (2022). Salt‐responsive transcriptome analysis of canola roots reveals candidate genes involved in the key metabolic pathway in response to salt stress. *Scientific Reports* 12:1666. **https://doi.org/10.1038/s41598-022-05700-2**

Wu, J., Yan, M., Zhang, D., Zhou, D., Yamaguchi, N., & Ito, T. (2020). Histone demethylases coordinate the antagonistic interaction between abscisic acid and brassinosteroid signaling in Arabidopsis. *Frontiers in Plant Science* 11:596835**. https://doi.org/10.3389/fpls.2020.596835**

Wu, S., Yu, Z., Wang, F., Li, W., Ye, C., Li, J, Tang, J., Ding, J., Zhao, J., & Wang, B. (2007). Cloning, characterization, and transformation of the phosphoethanolamine N-methyltransferase gene (ZmPEAMT1) in maize (*Zea mays* L.). *Molecular Biotechnology* 36:102-112. **https://doi.org/10.1007/s12033-007-0009-1**

Xiong, H., Guo, H., Xie, Y., Zhao, L., Gu, J., Zhao, S., Li, J., & Liu, L. (2017). RNAseq analysis reveals pathways and candidate genes associated with salinity tolerance in a spaceflight-induced wheat mutant. *Scientific Reports* 7:1-13. **https://doi.org/10.1038/s41598-017-03024-0**

Xu, T., Lee, K., Gu, L., Kim, J. I., & Kang, H. (2013). Functional characterization of a plastid-specific ribosomal protein PSRP2 in *Arabidopsis thaliana* under abiotic stress conditions. *Plant Physiology and Biochemistry* 73:405-411**. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.10.027**

Xu, Y., Zheng, X., Song, Y., Zhu, L., Yu, Z., Gan, L., Zhou, S., Liu, H., Wen, F., & Zhu, C. (2018). NtLTP4, a lipid transfer protein that enhances salt and drought stresses tolerance in *Nicotiana tabacum*. *Scientific Reports* 8:1-14. **https://doi.org/10.1038/s41598-018-27274-8**

Xu, Z. Y., Lee, K. H., Dong, T., Jeong, J. C., Jin, J. B., Kanno, Y., Kim, D. H., Kim, S. Y., Seo, M., Bressan, R. A. (2012). A vacuolar β-glucosidase homolog that possesses glucose-conjugated abscisic acid hydrolyzing activity plays an important role in osmotic stress responses in Arabidopsis. *The Plant Cell* 24:2184-2199. **https://doi.org/10.1105/tpc.112.095935**

Yao, X., Meng, L. F., Zhao, W. L., & Mao, G. (2023). Changes the morphology traits, anatomical structure of the leaves and transcriptome analysis in *Lycium barbarum* L. response to salt stress. *Frontiers in Plant Science* 14:399. **https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1090366**

Zeeshan, M., Lu, M., Naz, S., Sehar, S., Cao, F., & Wu, F. (2020). Resemblance and difference of seedling metabolic and transporter gene expression in high tolerance wheat and barley cultivars in response to salinity stress. *Plants* 9:519. **https://doi.org/10.3390/plants9040519**

Zhang, J., Liu, H., Sun, J., Li, B., Zhu, Q., Chen, S., & Zhang, H. (2012). Arabidopsis fatty acid desaturase FAD2 is required for salt tolerance during seed germination and early seedling growth. *PloS one* 7:e30355. **https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030355**

Zhu, M., Liu, Y., Cai, P., Duan, X., Sang, S., Qiu, Z. (2022). Jasmonic acid pretreatment improves salt tolerance of wheat by regulating hormones biosynthesis and antioxidant capacity. *Frontiers in Plant Science* 13. 968477. **https://doi.org/10.3389/fpls.2022.968477**

Zhu, W., Miao, Q., Sun, D., Yang, G., Wu, C., Huang, J., & Zheng, C. (2012). The mitochondrial phosphate transporters modulate plant responses to salt stress via affecting ATP and gibberellin metabolism in *Arabidopsis thaliana*. E 7(8): e43530. **https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043530**

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1402.12.1.3.7]