



University of Guilan
Faculty of Agricultural Sciences

Cereal Research

Vol. 15, No. 4, Winter 2026 (403-424)

doi: 10.22124/CR.2025.31687.1880

pISSN: 2252-0163 eISSN: 2538-6115



REVIEW PAPER

OPEN ACCESS

Physiological and molecular mechanisms of salinity tolerance in cereals: I. Fundamentals and methods

Ahmad Majidimehr^{1*}, Reza Amiri-Fahlani², Bahram Heidari³ and Gholamhassan Ranjbar⁴

1. Research Assistant Professor, National Salinity Research Center, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Yazd, Iran (* Corresponding author: a.majidimehr@areeo.ac.ir)
2. Associate Professor, Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Yasuj University, Yasuj, Iran
3. Professor, Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Shiraz University, Shiraz, Iran
4. Research Associate Professor, National Salinity Research Center, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Yazd, Iran

Comprehensive abstract

Introductio

Cereals such as wheat, rice, and maize, rank among the most important agricultural products on a global scale. As fundamental components of the human diet, these crops play a decisive role in ensuring food security for the world's population. The production of these crops particularly in arid and semi-arid regions faces numerous challenges, with abiotic stresses such as drought, salinity, heat, and cold capable of significantly reducing their yields. Among these factors, salinity stress is recognized as a major constraint on crop production. The key question is: how are cereals able to perceive environmental cues and activate their defense pathways through intricate regulatory networks to cope with such stress? The aim of the present study is to provide a comprehensive and up-to-date overview of recent advances in understanding the physiological and molecular mechanisms of salt tolerance in crop plants, with a special focus on cereals.

Research findings

In most plants, including cereals, salinity stress typically occurs in two distinct phases: first, osmotic stress, followed by ionic toxicity, leading to secondary stresses such as oxidative stress and nutritional imbalances. From a physiological perspective, plants cope with salinity stress by employing effective systems that regulate ion uptake and distribution, maintain osmotic balance, and accumulate protective compounds. At the biochemical level, the activation of antioxidant systems and the production of compatible solutes such as proline are key strategies for mitigating the oxidative stress induced by salinity. At the molecular level, complex networks of transcription factors and functional genes including *NHX1*, *HKT1*, *SOS*, and *P5CS* are responsible for coordinating the stress response. Key signaling pathways, such as the MAPK cascade and the SOS pathway, play a central role in transducing stress signals and activating defense responses. The identification of QTLs associated with salt tolerance and effective candidate genes has advanced our understanding of the genetic basis of salt tolerance in plants. Given that salt tolerance is a complex quantitative trait controlled by multiple genes, its molecular processes are coordinated through extensive regulatory networks comprising transcription factors and functional genes. The MAPK and SOS pathways have been extensively studied in cereals, and our understanding of salt tolerance is grounded in research specifically focused on these plants. For instance, the *SOS1*, *SOS2*, and *SOS3* genes in rice enhance salt tolerance by facilitating sodium ion efflux from cells and preventing ionic toxicity. Furthermore, the accumulation of osmolytic compounds (including



proline) and the activation of antioxidant systems play a crucial role in maintaining cellular integrity in plants under salinity stress.

Conclusion

Given the polygenic and complex nature of salt tolerance, conducting genetic studies to identify QTLs and effective genes is critically important. Furthermore, integrating physiological, genetic, and molecular mechanisms into breeding programs, along with leveraging genomic approaches, appears essential for developing new salt-tolerant and stable-yielding cereal varieties.

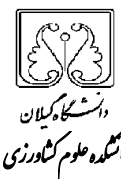
Keywords: Ion homeostasis, Molecular breeding, Osmotic adjustment, Regulatory genes, Salinity tolerance

Received: September 15, 2025

Accepted: December 18, 2025

Cite this article:

Majidimehr, A., Amiri-Fahlani, R., Heidari, B., & Ranjbar, Gh. (2026). Physiological and molecular mechanisms of salinity tolerance in cereals: I. Fundamentals and methods. *Cereal Research*, 15(4), 403-424. doi: [10.22124/CR.2025.31687.1880](https://doi.org/10.22124/CR.2025.31687.1880).



سازوکارهای فیزیولوژیک و مولکولی تحمل به شوری در غلات: ۱- مبانی و روش‌ها

احمد مجیدی‌مهر^{۱*}، رضا امیری فهلیانی^۲، بهرام حیدری^۳ و غلامحسین رنجبر^۴

۱- استادیار پژوهش، مرکز ملی تحقیقات شوری، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، یزد، ایران (* نویسنده مسئول):

a.majidimehr@areeo.ac.ir

۲- دانشیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه یاسوج، یاسوج، ایران

۳- استاد، گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز، شیراز، ایران

۴- دانشیار پژوهش، مرکز ملی تحقیقات شوری، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، یزد، ایران

چکیده جامع

مقدمه: غلات نظیر گندم، برنج و ذرت، از جمله مهم‌ترین محصولات کشاورزی هستند که اهمیت بالایی در مقیاس بین‌المللی دارند. این گیاهان به‌عنوان یکی از اجزای اصلی رژیم غذایی انسان، نقش تعیین‌کننده‌ای در تأمین امنیت غذایی جمعیت جهان ایفا می‌کنند. تولید این گیاهان زراعی، به‌ویژه در مناطق خشک و نیمه‌خشک، با چالش‌های متعددی روبه‌رو است و تنش‌های غیرزیستی مانند خشکی، شوری، گرما و سرما، می‌توانند عملکرد آن‌ها را به‌طور قابل توجهی کاهش دهند. در بین این عوامل، تنش شوری به‌عنوان یکی از موانع عمده تولید محصولات زراعی شناخته می‌شود. پرسش اصلی این است که چگونه غلات قادر هستند محرک‌های محیطی را دریابند و از طریق شبکه‌های تنظیمی مرتبط و پیچیده، مسیرهای دفاعی خود را برای مواجهه با چنین تنش‌هایی فعال کنند؟ هدف از مطالعه حاضر، ارائه یک دیدگاه جامع و به‌روز از پیشرفت‌های اخیر در درک سازوکارهای فیزیولوژیک و مولکولی تحمل به شوری در گیاهان زراعی به‌ویژه غلات است.

یافته‌های تحقیق: تنش شوری در بیش‌تر گیاهان از جمله غلات معمولاً در دو فاز مشخص، ابتدا تنش اسمزی و سپس سمیت یونی، رخ می‌دهد و به‌دنبال آن تنش‌های ثانویه‌ای مانند تنش اکسیداتیو و اختلالات تغذیه‌ای پدید می‌آیند. از منظر فیزیولوژی، گیاهان با استفاده از سامانه‌های مؤثر تنظیم جذب و توزیع یون‌ها، حفظ تعادل اسمزی و تجمع ترکیبات حفاظتی، به مقابله با تنش شوری می‌پردازند. در سطح بیوشیمیایی، فعال‌سازی سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی و تولید ترکیبات سازگار نظیر پرولین، از راهبردهای کلیدی برای مهار فشار تنش اکسیداتیو ناشی از شوری محسوب می‌شوند. در سطح مولکولی، شبکه‌های پیچیده‌ای از فاکتورهای رونویسی و ژن‌های عملکردی از جمله *NHX1*، *HKT1*، *SOS* و *P5CS* مسئول هماهنگی پاسخ به تنش می‌باشند. مسیرهای سیگنال‌دهی کلیدی مانند آبشار *MAPK* و مسیر *SOS* نقش مرکزی در انتقال سیگنال تنش و فعال‌سازی پاسخ‌های دفاعی ایفا می‌کنند. شناسایی *QTL*‌های مرتبط با تحمل به شوری و ژن‌های کاندیدای مؤثر، درک ما را از مبنای ژنتیکی تحمل به شوری در گیاهان ارتقا بخشیده است. با توجه به این‌که تحمل به شوری یک صفت کمی پیچیده است که تحت کنترل چندین ژن قرار دارد، از این‌رو فرآیندهای مولکولی آن از طریق شبکه‌های تنظیمی گسترده‌ای متشکل از فاکتورهای رونویسی و ژن‌های عملکردی هماهنگ می‌شوند. مسیرهای *MAPK* و *SOS* به‌طور گسترده در غلات مورد مطالعه قرار گرفته‌اند و یافته‌های ما از تحمل به شوری مبتنی بر پژوهش‌های ویژه در این گیاهان است. برای نمونه، ژن‌های *SOS1*، *SOS2* و *SOS3* در برنج موجب افزایش تحمل به شوری از طریق خروج یون سدیم از سلول و جلوگیری از سمیت یونی می‌شوند. علاوه بر این، تجمع ترکیبات

اسمولیتی (از جمله پرولین) و فعال سازی سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی، نقش مهمی در حفظ یکپارچگی سلولی در گیاهان تحت تنش شوری دارند.

نتیجه‌گیری: با در نظر داشتن ویژگی چندژنی (پلی‌ژنی) و پیچیده تحمل به شوری، انجام مطالعات ژنتیکی، شناسایی QTLها و ژن‌های مؤثر بسیار حیاتی است. علاوه بر این، تلفیق سازوکارهای فیزیولوژیک، ژنتیکی و مولکولی در برنامه‌های به‌نژادی، همراه با بهره‌گیری از رویکردهای ژنومیک برای توسعه رقم‌های جدید مقاوم به شوری و با عملکرد پایدار در غلات ضروری به نظر می‌رسد.

واژه‌های کلیدی: به‌نژادی مولکولی، تحمل به شوری، تنظیم اسمزی، ژن‌های تنظیم‌کننده، هموستازی یونی

تاریخ دریافت: ۱۴۰۴/۰۶/۲۴

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۰۹/۲۷

نحوه استناد به این مقاله:

مجیدی‌مهر، احمد، امیری فهلیانی، رضا، حیدری، بهرام، و رنجبر، غلامحسن. (۱۴۰۴). سازوکارهای فیزیولوژیک و مولکولی تحمل به شوری در غلات: ۱- مبانی و روش‌ها. *تحقیقات غلات*، ۱۵(۴)، ۴۲۴-۴۰۳. doi: [10.22124/CR.2025.31687.1880](https://doi.org/10.22124/CR.2025.31687.1880)

مقدمه

تنش شوری یکی از مهم‌ترین تنش‌های غیرزیستی است که رشد و عملکرد گیاهان زراعی را در سراسر جهان محدود می‌سازد (Munns & Tester, 2008). یون‌های سدیم و کلرید به‌عنوان نمک‌های اصلی مسئول ایجاد شوری در خاک‌های سراسر جهان شناخته می‌شوند. این در حالی است که سولفات و سایر نمک‌های سدیم نیز بسته به نوع خاک و شرایط منطقه‌ای از اهمیت قابل توجهی برخوردارند. ترکیب و غلظت نسبی این یون‌ها تأثیر قابل توجهی بر ویژگی‌های شیمیایی خاک، سمیت گیاه و شدت شوری دارد. تجمع این نمک‌ها عمدتاً ناشی از فرآیندهای طبیعی نظیر هوازدگی مواد معدنی و تبخیر آب‌های زیرزمینی است و علاوه بر آن، فعالیت‌های انسانی مانند استفاده از آب نامطلوب در آبیاری، و استخراج منابع معدنی نیز در افزایش غلظت این نمک‌ها نقش مؤثری ایفا می‌کنند (Loescher et al., 2011). تنش شوری سبب ایجاد دامنه‌ای از اختلالات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی در گیاهان، از جمله کاهش پتانسیل آب گیاه، بهم ریختن تعادل یونی، سمیت ناشی از یون‌ها به‌ویژه سدیم و کلر و ایجاد تنش اکسیداتیو به‌دلیل تجمع گونه‌های فعال اکسیژن (ROS; Reactive Oxygen Species) می‌شود (Swain et al., 2023). این آثار انرژی گیاه را از مسیر رشد و نمو منحرف می‌کنند و سبب کاهش قابل توجه عملکرد و کیفیت محصول می‌شوند (Swain et al., 2023). به‌طور کلی برآوردها نشان می‌دهند که حدود ۶/۵ تا هفت درصد از مساحت کره زمین را خاک‌های متأثر از نمک (شامل خاک‌های شور و قلیا) تشکیل می‌دهند (Walche et al., 2024). به‌عبارت دیگر، در حدود یک میلیارد هکتار از اراضی کره زمین تحت تأثیر شوری قرار دارند و به‌طور قابل توجهی بر امنیت غذایی و بهره‌وری کشاورزی تأثیر می‌گذارند. این خاک‌ها به‌ویژه از ترکیب عوامل طبیعی مانند منابع دریایی و زمین‌شناسی و فعالیت‌های انسانی نظیر آبیاری نادرست و استفاده نامناسب از اراضی، به‌ویژه در مناطق خشک و نیمه‌خشک، ناشی می‌شوند (Mwesige, 2025). ایران به‌عنوان یک منطقه خشک و نیمه‌خشک، با چالش‌های شوری مواجه است و بیش از ۲۳/۸۰ میلیون هکتار از اراضی کشاورزی و سه درصد از اراضی آبیاری شده آن تحت تأثیر مشکلات شوری قرار دارند (Komaresofla et al., 2019). این مسأله شامل بیش از ۲۰ درصد از اراضی کشاورزی بالقوه قابل آبیاری در کشور می‌شود (Gholampour et al., 2015).

برای افزایش تحمل گیاهان زراعی به تنش شوری، شناسایی و استفاده از ژنوتیپ‌های متحمل به شوری ضروری است. در این راستا، درک مولکولی سازوکارهای تحمل به شوری اهمیت زیادی دارد تا بتوان ژرم پلاسماهای جدید و مقاوم را شناسایی و تولید کرد (Xu et al., 2016). علاوه بر این، سازوکارهای تحمل نیازمند شناسایی واکنش‌های هماهنگ میان گیرنده‌های مکانیکی، کانال‌های انتقال یون و مولکول‌های پیام‌رسان ثانویه برای حفظ هموستازی یونی هستند. هنگامی که گیاهان در معرض شوری قرار می‌گیرند، مجموعه‌ای از پاسخ‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی را برای مقابله با این تنش فعال می‌کنند و بدین وسیله سازوکاری دفاعی را به‌کار می‌گیرند (Ul Hassan et al., 2021). در شرایط تنش شوری، فعال شدن واکنش‌های زنجیره‌ای بین ژن‌ها و محصولات آن‌ها موجب تحریک مسیرهای سوخت و ساز هورمونی، انتقال سیگنال و بیان ژن‌های مرتبط با درک و واکنش به تنش می‌شود (Silva & Gerós, 2009). با فعال شدن سیگنال‌های تنش و انتقال آن‌ها به درون سلول، مجموعه‌ای از سیگنال‌های ثانویه نیز به سرعت فعال شده و واکنش‌های آبشاری فسفوریلاسیون (Phosphorylation Cascade Reactions) را آغاز می‌کنند. این فرایند منجر به هدایت سیگنال‌ها به‌سمت پروتئین‌های خاصی برای دفاع سلولی (عوامل رونویسی) می‌شود که نقش کلیدی در تنظیم بیان ژن‌های مرتبط با پاسخ به تنش دارند. بنابراین، گیاه با راه‌اندازی سازوکارهای دفاعی ویژه، تحمل و سازگاری با شرایط سخت را به‌دست می‌آورد (Ahanger et al., 2017). میان مسیرهای آبشاری MAPK (Mitogen Activated Protein Kinase cascade) و سامانه‌های دفاع آنتی‌اکسیدانی، یک برهمکنش عملکردی وجود دارد. MAPKها فعالیت آنزیم‌های حذف‌کننده گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) از جمله کاتالاز (CAT; Catalyze)، سوپر اکسید دیسموتاز (SOD; Superoxide Dismutase)، پراکسیداز (POD; Peroxidases) و آسکوربات پراکسیداز (APX; Ascorbate Peroxidase) را تنظیم می‌کنند و بدین ترتیب یک مکانیسم حفاظتی در برابر تنش اکسیداتیو ناشی از افزایش شوری فراهم می‌آورند (Ponce et al., 2021). ژن‌های مختلفی در پاسخ گیاهان به تنش شوری شناسایی شده‌اند که درک مولکولی و ژنتیکی تحمل به شوری را پیش برده‌اند. این ژن‌ها با تنظیم مسیرهای سیگنال‌دهی، متابولیسم اسمزی و پاسخ‌های آنتی‌اکسیدانی به گیاهان کمک می‌کنند تا در شرایط شوری بقا یابند.

سلول‌ها، گیاه دچار تنش هایپراسموتیک (با فشار اسمزی زیاد) از جمله تنش یونی و اکسیداتیو می‌شود (James *et al.*, 2011). تنش هایپراسموتیک زمانی رخ می‌دهد که پتانسیل آب خاک کاهش یابد و در نتیجه، توانایی ریشه گیاه برای جذب آب محدود شود (Munns, 2005). در ادامه، کاهش آب برگ‌ها به دنبال تشدید تنش اسمزی باعث تجمع یون‌ها شده و منجر به ایجاد تنش هیپریونیک یا سمیت یونی در گیاه می‌شود (Munns & Tester, 2008). مهم‌ترین سازوکارهای فیزیولوژیک و بیوشیمیایی برای بقا در خاک‌های دارای شوری بالا شامل تنظیم جذب و انتقال یون‌ها، حفظ هموستازی یونی، ساخت و یا تجمع ترکیبات اسمولیت محافظ و تولید آنتی‌اکسیدان‌ها، تنظیم تعادل هورمونی در دوره تنش شوری و فعال‌سازی مسیرهای سیگنال‌دهی مرتبط با تنش است. مجیدی‌مهر و امیری‌فهلجانی (Majidimehr & Amiri-Fahliani, 2020) در آزمایشی در مرحله گیاهچه‌ای، گزارش دادند که واکنش ژنوتیپ‌های مختلف برنج به اسمولیت‌ها شامل پرولین، قندهای محلول و پروتئین‌های برگ، تفاوت‌های قابل توجهی داشت. گزارش شده است که اثر شوری بر میزان کلروفیل در گیاهان بسته به ژنوتیپ‌های مختلف، تفاوت‌های قابل توجهی دارد. برخی از ژنوتیپ‌ها در برابر شوری مقاومت بیشتری نشان می‌دهند و می‌توانند میزان کلروفیل خود را به‌طور مؤثرتری نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها حفظ کنند. این تفاوت‌ها احتمالاً به دلیل وجود سازوکارهای ژنتیکی خاصی است که به گیاهان کمک می‌کند تا تحت شرایط شوری، آسیب‌های کم‌تری به ساختارهای کلروفیلی وارد شود (Majidimehr & Amiri-Fahliani, 2016).

۱- کاهش جذب و انتقال نمک

جذب یون و انتقال نمک در گیاهان از طریق مسیرهای آپوپلاستی و سمپلاستی انجام می‌شود. پس از ورود نمک به گیاه، غلظت‌های متفاوت نمک در اندام‌های مختلف گیاه تجمع می‌یابد. شاخساره‌ها به‌عنوان اصلی‌ترین بخش‌های گیاه، بیش‌ترین میزان انباشت نمک را دارند و در اندام‌های هوایی، برگ‌های پیر نسبت به برگ‌های جوان، غلظت‌های بیش‌تری از یون Na^+ را ذخیره می‌کنند (Yeo & Flowers, 1986). برای کاهش جذب و انتقال نمک در غلات، تقویت راه‌کارهای فیزیولوژیک، ژنتیکی و زراعی برای محدود کردن جذب سدیم و حرکت آن درون گیاه ضروری است. این روش‌ها برای بهبود بهره‌وری غلات در خاک‌های

مطالعات علمی نشان می‌دهند که غلاتی مانند جو و گندم، با وجود آنکه به‌طور عمومی به‌عنوان گلیکوفیت (حساس به شوری) طبقه‌بندی می‌شوند، نسبت به گیاه برنج، تحمل بیشتری نسبت به شوری دارند و به‌عنوان مدل‌های مناسبی برای مطالعه تحمل به شوری در غلات محسوب می‌شوند (Alkharabsheh *et al.*, 2021). درک جامع از پاسخ گیاهان به تنش شوری در سطوح مولکولی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی، همراه با رویکرد یکپارچه ترکیب ابزارهای مولکولی با تکنیک‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی، برای توسعه رقم‌های متحمل به شوری در مناطق تحت تأثیر شوری ضروری است. این رویکرد جامع به‌ویژه در شرایط تغییرات اقلیمی و افزایش شوری خاک، به‌منظور افزایش تولید محصولات کشاورزی و تأمین امنیت غذایی، اهمیت ویژه‌ای دارد (Gupta & Huang, 2014). پژوهش‌ها نشان داده‌اند که ژن‌هایی از خانواده‌های *HvSOS3*، *HvSOS1*، *HvHKT2*، *HvHKT3*، *HvNHX1* و *HvNHX3* نقش مهمی در تنظیم انتقال یون Na^+ و تحمل به شوری در جو (*Hordeum vulgare*) دارند (Jadidi *et al.*, 2022). پژوهش‌های آمیکس (Omics) نظیر ژنومیکس، ترانسکریپتومیکس، پروتئومیکس، متابولومیکس و یونومیکس، بسترهای گسترده‌ای برای آشکارسازی سازوکارهای مولکولی پاسخ به تنش‌های شوری، خشکی، سرما و فلزات سنگین در گیاهان فراهم می‌آورند (Roychowdhury *et al.*, 2023).

هدف از مطالعه حاضر، ارائه یک دیدگاه جامع و به‌روز از پیشرفت‌های اخیر در درک سازوکارهای تحمل به شوری در گیاهان زراعی به‌ویژه غلات است. در این راستا، ابتدا به تحلیل سازوکارهای فیزیولوژیک کلیدی در تحمل به شوری، شامل تنظیم و هموستازی یونی، تنظیم اسمزی و نقش مواد حفاظت‌کننده و ترکیبات آنتی‌اکسیدانی پرداخته می‌شود. سپس، با تمرکز بر سازوکارهای مولکولی، نقش ژن‌های مختلف، مسیرهای پیام‌رسانی و پروتئین‌های دخیل در پاسخ گیاه به شوری بررسی می‌شود.

سازوکارهای فیزیولوژیک و بیوشیمیایی تحمل به شوری

در شرایط شوری خاک، گیاهان ابتدا با افزایش پتانسیل اسمزی مایع خارج سلولی مواجه می‌شوند که منجر به خروج آب از سلول و ایجاد تنش اسمزی زیاد (هایپراسموتیک) می‌شود. سپس با تجمع بیش از حد و اضافی یون‌ها درون

این عملکرد به حفظ هموستازی Na^+/K^+ در سیتوپلاسم و تنظیم پاسخ گیاه به شوری کمک می‌کند (Wang et al., 2018; Ullah et al., 2024).

۳- تعدیل اسمزی (Osmotic Adjustment)

انباشت یون‌های نمک (Na^+ و Cl^-) در واکوئل، موجب می‌شود گیاه برای حفظ فشار اسمزی ناشی از تجمع این یون‌ها در واکوئل، ترکیبات محلول سازگار (Compatible Solutes) با فعالیت‌های حیاتی را حتی در سطوح بالا در سیتوزول و اندامک‌های سلولی خود تجمع کند (Wong et al., 2006). گیاهان در مواجهه با شرایط شوری، معمولاً تجمع ترکیبات محلول سازگار نظیر پرولین، انواع قندها از جمله ساکارز، فروکتوز و گلوکز، و همچنین اسیدهای آمینه را افزایش می‌دهند. این متابولیت‌ها نقش کلیدی در حفظ تعادل اسمزی سلولی دارند و به حفاظت از ساختارهای سلولی در برابر آسیب‌های ناشی از غلظت بالای یون‌های نمکی کمک می‌کنند (Boughalleb et al., 2020). غلاتی مانند گندم، برنج، ذرت و سورگوم با تجمع محلول‌های سازگار مانند پرولین، گلیسین بتائین، قندهای محلول و یون‌های معدنی مانند K^+ درون سلول‌های خود، به تنظیم اسمزی می‌پردازند. این تجمع به کاهش پتانسیل اسمزی کمک کرده و از طریق حفظ جذب آب و فشار تورژسانس سلولی، رشد و عملکرد فیزیولوژیک گیاه را در شرایط شور حفظ می‌کند (Patwa et al., 2024). غلات قادر به حفظ پتانسیل آب برگ و فشار تورژسانس بالاتری در شرایط شوری هستند که این امر به عملکرد بهتر روزه‌ها و ادامه فرآیند فتوسنتز کمک می‌کند. این ویژگی‌ها موجب افزایش تاب‌آوری گیاه در برابر شوری و بهبود بهره‌وری محصول در خاک‌های شور می‌شود (Dourado et al., 2022). پلی‌آمین‌ها نقش کلیدی در سازوکارهای تحمل به شوری و سازگاری گیاهان ایفا می‌کنند که عمدتاً از طریق تثبیت ساختار غشاها، خنثی‌سازی اسیدها و مهار تولید گونه‌های واکنش‌پذیر اکسیژن (ROS) صورت می‌گیرد. علاوه بر این، ارتباط بین پلی‌آمین‌ها و بیوسنتز اکسید نیتریک، پتانسیل تحمل گیاهان را در شرایط تنش‌زا به‌طور قابل توجهی افزایش می‌دهد (Choudhary et al., 2023).

گیاهان گلیکوفیت از جمله غلات که عموماً حساسیت بالایی به تنش شوری از خود نشان می‌دهند، برای مقابله با تنش اسمزی ناشی از شوری، عمدتاً از تجمع ترکیبات محلول سازگار به‌عنوان یکی از سازوکارهای کلیدی

شور با حداقل کردن اثرات مضر تنش شوری اهمیت دارند (Alkharabsheh et al., 2021). کاهش جذب و انتقال نمک در غلاتی مانند گندم، برنج و ذرت از طریق چندین راه‌کار فیزیولوژیک، زراعی و اصلاحی قابل دستیابی است که بر جذب ریشه‌ای، دفع یون‌ها و مکانیزم‌های بخشی‌سازی (ذخیره) تمرکز دارند (Rakkammal et al., 2022). توسعه و گزینش غلات با موانع ریشه‌ای مؤثر و افزایش ذخیره‌سازی و انتقال سدیم در واکوئل‌ها منجر به کاهش جذب و انتقال سدیم به اندام‌های هوایی می‌شود (Alkharabsheh et al., 2021). گزارش‌ها نشان می‌دهند که برهم‌کنش شوری و ژنوتیپ بر اسمولیت‌ها شامل پرولین و پروتئین‌های برگ، و همچنین بر عناصر شیمیایی مانند سدیم در برگ و ریشه و پتاسیم در ریشه رقم‌های مختلف برنج از نظر آماری معنی‌دار بود. به‌عبارت دیگر، ژنوتیپ‌های مختلف ممکن است تفاوت‌های قابل توجهی در پاسخ به تنش شوری داشته باشند و این تفاوت‌ها می‌توانند بر تجمع اسمولیت‌ها و عناصر معدنی در گیاه تأثیر بگذارند و در نهایت بر تحمل به شوری و کارایی رشد گیاه تحت شرایط شوری موثر باشند (Majidimehr et al., 2014).

۲- هموستازی یونی

هموستازی یونی به حفظ تعادل غلظت یون‌ها در سلول‌های گیاهی اشاره دارد. گیاهان این تعادل را در سیتوزول با سازوکارهای متفاوتی از قبیل تنظیم جذب یونی با کنترل جریان نمک‌ها، ذخیره‌سازی نمک‌های اضافی در واکوئل و انتقال و نگهداری نمک در بافت‌های پیرتر به‌منظور کاهش آسیب ناشی از نمک به بافت‌های جوان‌تر، برقرار می‌کنند. تحمل بافتی به توانایی بافت‌ها در مقابله با تجمع یون‌های سمی مانند Na^+ و Cl^- گفته می‌شود. این ظرفیت ممکن است به تقسیم و جداسازی یون‌های سمی و حفظ غلظت Na^+ و Cl^- در سیتوپلاسم در محدوده ۱۰ تا ۳۰ میلی‌مولار کمک کند (Carden et al., 2003). گزارش شده است که آنتی‌پورتر پلاسما Na^+/H^+ در برنج، *OsSOS1*، از ورود یون Na^+ به شاخه‌ها جلوگیری می‌کند، نسبت سلولی Na^+/K^+ را کاهش می‌دهد و بنابراین تحمل گیاه به شوری را ارتقا می‌بخشد (El Mahi et al., 2019). ژن‌های *OsHKT1:1*، *OsHKT2:1*، *OsHKT2:3/OsHKT3*، *OsKAT1*، *OsHAK21/qSE3* و *OsHAK5*، *OsKAT2* در برنج، یون Na^+ یا هر دو یون Na^+ و K^+ را منتقل می‌کنند که

افزایش سطح پرولین با بهبود واکنش‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی گیاهان تحت تنش شوری، از جمله حفظ بهتر آب در بافت‌های گیاهی، افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و بالا رفتن میزان رنگدانه‌های فتوسنتزی، مرتبط است (Sabah *et al.*, 2025). رقم‌های متحمل به شوری نه تنها پرولین بیش‌تری تولید می‌کنند، بلکه آسیب‌های ناشی از تنش اکسیداتیو نیز در آن‌ها کم‌تر است و پارامترهای رشد به‌طور بهتری حفظ می‌شوند (Taybi & Alyahya, 2025). تنش شوری موجب تجمع پرولین در گندم می‌شود. پرولین نقش کلیدی در سازگاری گیاه به تنش شوری دارد و میزان این پاسخ، بیانگر سطح تحمل گیاه است (Patwa *et al.*, 2024). وقتی گندم در معرض تنش شوری مانند ۲۰۰ میلی‌مولار NaCl قرار می‌گیرد، میزان پرولین در بافت‌های گیاه به‌طور قابل‌توجهی افزایش می‌یابد. این واکنش در رقم‌های مختلف گندم متفاوت است، به‌طوری که برخی از ژنوتیپ‌ها تجمع پرولین بالاتر و تحمل به شوری بیش‌تری دارند (Taybi & Alyahya, 2025). برای مثال، در مطالعه چهار رقم گندم، میزان پرولین در هر چهار رقم تحت تنش شوری افزایش یافت، اما تجمع مقدار پرولین در رقم نسبتاً متحمل، نسبت به رقم‌های حساس بیش‌تر بود (Mohammadi *et al.*, 2025). گیاهان زراعی مهمی مانند جو، گندم، ذرت و سورگوم به‌طور گسترده‌ای در زمینه سازوکارهای تعدیل و تنظیم اسمزی و به‌ویژه در واکنش به تنش خشکی، مورد مطالعه قرار گرفته‌اند (Yu *et al.*, 2023). سازوکارهای تنظیم اسمزی در گیاهان زراعی تحت تنش شوری در جدول ۱ ارائه شده است.

سازگاری فیزیولوژیک استفاده می‌کنند. این ترکیبات، مولکول‌های آلی کوچکی هستند که قادرند در غلظت‌های بالا در سیتوسل تجمع یابند، بدون اینکه تعادل آنزیمی یا سایر فرآیندهای متابولیک سلول مختل شود و بدین ترتیب به حفظ پتانسیل اسمزی و ثبات ساختاری ماکرومولکول‌ها کمک می‌کنند (Xing *et al.*, 2024). از جمله ترکیبات محلول سازگار متداول در گلکوفیت‌ها می‌توان به پرولین، گلیسین بتائین، قندهای محلول مانند ساکارز و ترهالوز و برخی اسیدهای آمینه اشاره کرد. این سازوکار به حفظ تورژسانس سلولی، حفاظت از ساختارهای سلولی و پایداری پروتئین‌ها و غشاها در شرایط استرس کمک شایانی می‌کند (Xing *et al.*, 2024). تجمع کنترل نشده مواد محلول سازگار می‌تواند مسیرهای دیگر را مختل کرده و سوبستراها را از فرآیندهای حیاتی نظیر سنتز دیواره سلولی و پروتئین منحرف کند. علاوه بر این، تجمع این ترکیبات نیازمند صرف انرژی زیادی است که ممکن است موجب کاهش رشد گیاه شود. بر اساس گزارش‌ها، برای تجمع هر مول NaCl به‌عنوان اسمولیت حدود هفت مول ATP مصرف می‌شود، در حالی که سنتز یک مول ماده محلول سازگار به مقدار بیش‌تری ATP نیاز دارد (Munns & Tester, 2008). تنش شوری موجب بروز تنش هایپراسمتیک و عدم تعادل یونی در گیاهان می‌شود. در این شرایط، تجمع یون‌های معدنی مانند Na^+ ، Cl^- و K^+ در سیتوپلاسم به حفظ شرایط اسمزی خارجی کمک می‌کند تا از ایجاد عدم تعادل اسمزی جلوگیری شود و رشد گیاه ادامه یابد (Tanveer & Shah, 2017).

جدول ۱- سازوکارهای تنظیم اسمزی در گیاهان زراعی تحت تنش شوری

Table 1. Osmotic adjustment mechanisms in crop plants under salinity stress

Crop	Osmotic adjustment mechanism	Salt tolerance	Key findings	Reference
Rice (<i>Oryza sativa</i>)	Accumulation of proline and potassium ions in leaves and roots	Low to moderate	Salt-tolerant cultivars exhibit better ion transport and higher proline accumulation	Nguyen <i>et al.</i> , 2021
Wheat (<i>Triticum aestivum</i>)	Sodium exclusion and proline accumulation in leaves	Moderate	Salt stress significantly reduces yield, but osmotic adjustment improves water uptake	Saddiq <i>et al.</i> , 2021
Barley (<i>Hordeum vulgare</i>)	Accumulation of proline and potassium ions in vacuoles	High	Barley shows excellent salt tolerance due to effective osmotic adjustment and Na^+ ion compartmentalization	Nefissi Ouertani <i>et al.</i> , 2021
Maize (<i>Zea mays</i>)	Proline accumulation and stomatal closure to reduce water loss	Low to moderate	Maize has limited osmotic adjustment capacity, reducing its salt stress tolerance	Pingle <i>et al.</i> , 2022

۴- سنتز اسمولیت‌ها و ترکیبات آنتی‌اکسیدانی

گیاهان با سنتز اسمولیت‌های سازگار، خود را با تنش اسمزی تطبیق می‌دهند. این اسمولیت‌ها با کاهش پتانسیل اسمزی درون سلولی، جذب آب را تسهیل کرده و همچنین از هدررفت آب جلوگیری می‌کنند. اسمولیت‌های سازگار با حفظ یکپارچگی سلولی، از ساختار سلول‌ها در برابر آسیب حفاظت می‌کنند. این ترکیبات که در اندامک‌های سیتوپلاسم تولید می‌شوند، مولکول‌های آلی کوچک با بار خنثی و سمیت پایین حتی در غلظت‌های بالاتر هستند و سلول را در برابر تنش اسمزی ایمن می‌سازند. این مواد که به‌عنوان املاح سازگار شناخته می‌شوند، با تعدیل اختلاف فشار اسمزی میان سیتوسل و واکوئل یا بین سلول‌های مجاور به حفظ تعادل اسمزی کمک می‌کنند (Verslues *et al.*, 2006). همچنین، غلات در مواجهه با شرایط شوری، سامانه‌های دفاعی آنتی‌اکسیدانی خود را فعال می‌کنند تا گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) تولید شده در این شرایط را خنثی کنند (Alkharabsheh *et al.*, 2021).

تغییرات مورفولوژیک و ساختاری

غلظت نمک در خاک از مکانی به مکان دیگر متفاوت است و بسته به میزان آن، تأثیرات متفاوتی بر رشد گیاهان دارد (Munns & Tester, 2008). به‌طور کلی، در مطالعات مربوط به تنش شوری معمولاً از نمک NaCl استفاده می‌شود (Munns & Tester, 2008) و بنابراین در این مطالعه، تمرکز نویسندگان بر نشانه‌های تنش ناشی از NaCl در گیاهان می‌باشد. اثرات این تنش بر ویژگی‌های مورفولوژیک (ریخت‌شناسی) گیاه به شیوه‌های مختلفی مانند تغییر در زیست‌توده تر یا خشک، ارتفاع گیاه و دیگر شاخص‌های ریخت‌شناسی نمایان می‌شود. در رابطه با اثرات شوری بر مورفولوژی گیاهان، تغییراتی می‌توانند در تمام مراحل رشد گیاه رخ دهند که شامل تغییر در ارتفاع گیاه، نسبت ریشه به ساقه، سطح برگ، تعداد شاخه‌ها و یا تعداد برگ‌ها/گل‌ها در هر گیاه می‌شود. در گندم، ذرت و برنج، کاهش زیست‌توده در غلظت‌های ۱۰۰ تا ۱۵۰ میلی‌مولار NaCl مشاهده شده است (Soltabayeva *et al.*, 2021). تعیین غلظت یون‌های Na^+ و K^+ و نسبت Na^+/K^+ در اندام‌های هوایی و ریشه، ابزار مهمی برای درک مکانیزم‌های تحمل به شوری در غلات است (Huang *et al.*, 2020). مطالعات نشان داده‌اند که در شرایط تنش شوری، نسبت Na^+/K^+ در برگ‌ها و ریشه‌های غلات متحمل به شوری

مانند ژنوتیپ Ardhaoui در جو، نسبت به ژنوتیپ‌های حساس کم‌تر است (Xu *et al.*, 2025). این ویژگی به دلیل افزایش جذب K^+ و کاهش جذب Na^+ است که به حفظ تعادل یونی و عملکرد بهینه گیاه کمک می‌کند (Basu *et al.*, 2021). در گندم، اضافه کردن پتاسیم به گیاهان تحت تنش شوری منجر به کاهش نسبت Na^+/K^+ و بهبود رشد و عملکرد می‌شود. این اثرات مثبت با افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و بهبود متابولیسم نیتروژن همراه است (El-Egami *et al.*, 2024). با وجود تفاوت‌های مشاهده شده در زیست‌توده‌ها در پاسخ به سطوح مختلف شوری، رشد گیاهان زراعی از جمله غلاتی نظیر برنج، ذرت، چاودار و گندم، به‌طور قابل توجهی تحت تأثیر تیمار نمک (NaCl) با غلظت ۲۰۰ تا ۳۰۰ میلی‌مولار کاهش یافت (Shiyab *et al.*, 2013; Hemida *et al.*, 2014).

تنش شوری بر میزان جوانه‌زنی بذرها نیز موثر است. از این‌رو، جوانه‌زنی می‌تواند به‌عنوان شاخصی مناسب برای ارزیابی تنش شوری مورد استفاده قرار گیرد. از آنجایی که جوانه‌زنی یکی از اولین فرآیندهای مورفولوژی در گیاهان است، در مقایسه با زیست‌توده، شاخص مفیدتری برای تشخیص زودهنگام تنش محسوب می‌شود، زیرا اثرات تنش بسته به گونه گیاهی، ممکن است بین ۲ تا ۱۴ روز پس از اعمال تنش ظاهر شود (Xu *et al.*, 2023). به‌عنوان مثال، در سطح شوری ۲۰۰ میلی‌مولار NaCl، درصد جوانه‌زنی در گندم، ذرت و برنج کاهش قابل توجهی داشت که این کاهش نسبت به تغییرات مشاهده شده در زیست‌توده چشم‌گیرتر بود (Soltabayeva *et al.*, 2021).

علاوه بر تغییرات زیست‌توده گیاه، وزن بخش‌هایی نظیر ساقه، ریشه و برگ‌ها نیز اغلب به‌عنوان شاخص‌هایی برای ارزیابی اثرات تنش شوری مورد استفاده قرار می‌گیرند (Munns & Tester, 2008). در گندم، تنش شوری تأثیر قابل توجهی بر اجزای عملکرد مانند تاریخ ظهور سنبله، ارتفاع گیاه، طول سنبله و عملکرد دانه در هر بوته دارد. به‌همین دلیل، وراثت‌پذیری این ویژگی‌ها و پایداری غشای سلولی تحت تنش شوری مورد مطالعه قرار گرفته‌اند تا مقاومت گندم نان در برابر تنش شوری بهبود یابد (Naqi *et al.*, 2025). اجزای عملکرد از جمله اهداف کلیدی در برنامه‌های اصلاحی برای توسعه رقم‌های متحمل به شوری به‌شمار می‌روند. در برنج، صفاتی مانند تعداد پنجه‌های بارور در بوته، تعداد دانه‌های پر در خوشه و وزن هزار دانه، تحت تنش شوری و قلیا، همبستگی مثبت و معنی‌داری با عملکرد

دارند. در مقابل، مرگ‌ومیر نشاها و درصد ناباروری با عملکرد همبستگی منفی نشان می‌دهند (Gaddam *et al.*, 2024). در جو، تنش شوری با ایجاد اختلال در جذب مواد مغذی و بروز تنش اسمزی، موجب کاهش عملکرد گیاه می‌شود. استفاده همزمان از کودهای زیستی مانند قارچ‌های میکوریز آربوسکولار و باکتری‌های حل‌کننده فسفات به همراه کوددهی فسفر، عملکرد و اجزای عملکرد را در شرایط شور بهبود می‌بخشد (Masrahi *et al.*, 2023).

سازوکارهای مولکولی و ژنتیکی تحمل به شوری

در تحمل گیاه در پاسخ به تنش شوری، مجموعه گسترده‌ای از کینازها، فسفاتازها و عوامل رونویسی نقش دارند. این عوامل شامل عوامل شوک حرارتی (Heat Shock Factors)، عوامل پاسخ به سرما و عامل رونویسی مقاوم به خشکی (CBF/DREB)، عوامل رونویسی پاسخ‌گو به هورمون ABA (ABF/ABRE)، اسموسنسورها مانند *ATHK1*، آنزیم‌های تجزیه‌کننده فسفولیپید مانند *PLD*، پیام‌رسان‌های ثانویه مانند Ca^{2+} ، فسفاتیدیک اسید (*PtdOH*)، گونه‌های فعال اکسیژن (*ROS*)، فسفاتازهای متابولیک مانند *HAL2*، کینازهای پروتئینی وابسته به کلسیم (*CDPKs*)، کینازهای سرین/ترئونین مانند *SOS2*، مسیرهای کیناز فعال شده با میتوزن (*MAPK*)، کینازهای هیستیدین دو جزئی و فسفاتازهای سرین/ترئونین وابسته به کلسیم/کالمودولین هستند. این مولکول‌ها نقش مهمی در تنظیم پاسخ‌های گیاه به تنش شوری و حفظ تعادل یونی ایفا می‌کنند (Vinocur & Altman, 2005). اگرچه مقاومت گیاهان در برابر تنش‌های زیستی به راحتی قابل کنترل نیست، اما تحمل به شوری به عنوان یکی از انواع مقاومت‌های غیرزیستی، تحت تاثیر برهمکنش پیچیده‌ای از چندین ژن قرار دارد که شامل چند ژن اصلی همراه با چندین ژن فرعی در کنار هم این ویژگی را تنظیم می‌کنند (Batool *et al.*, 2014). از آنجا که تحمل به شوری یک ویژگی چندژنی است، این صفت شامل مجموعه‌ای از فرآیندهای فیزیولوژیک و بیوشیمیایی می‌باشد که به صورت متقابل با یکدیگر تعامل دارند و در نهایت، مقاومت به شوری را در سطوح مولکولی، سلولی و یا در کل گیاه فراهم کنند (Ismail *et al.*, 2014).

سازوکار تحمل به شوری زمانی پیچیده‌تر می‌شود که میزان تحمل در مراحل مختلف رشد گیاه متفاوت باشد. این نوع در پاسخ‌های فیزیولوژیک و مولکولی به تنش شوری

در طول دوره رشد گیاه، بیانگر نقش هم‌زمان و متقابل مسیرهای زیستی و بیان ژن‌های متنوع در زمان‌بندی‌ها و بافت‌های مختلف است (Shahbaz & Ashraf, 2013). فعال‌سازی زنجیره‌های شبکه‌های مولکولی مرتبط با شناسایی تنش، انتقال سیگنال (که از ریشه‌ها آغاز شده تا سطوح سلولی و در نهایت کل گیاه گسترش می‌یابد)، همراه با تنظیم بیان ژن‌ها و متابولیت‌های اختصاصی، از عوامل کلیدی در تعیین میزان سازگاری گیاه به تنش‌های محیطی به شمار می‌روند. این فرآیندهای هماهنگ، نقش اساسی در پاسخ‌های دفاعی و تنظیم مورفولوژی گیاه در شرایط نامساعد دارند (Ismail *et al.*, 2014). گزارش شده است که افزایش سطح رونویسی ژن *TaNHX1* در رقم خارچیا لوکال (*Kharchia Local*) گندم نشان‌دهنده فعال‌سازی زود هنگام این ژن در شرایط تنش شوری است. این مطالعه به فهم تفاوت پاسخ‌های سلولی در انواع گندم نان در شرایط تنش شوری کمک می‌کند. یکی از مکانیسم‌های کلیدی در تحمل به شوری، کاهش تجمع یون سدیم (Na^+) در بافت‌های برگ و حفظ تعادل و نسبت پتاسیم به سدیم (K^+/Na^+) در سطح سلولی است. مطالعات نشان داده‌اند که ژن‌هایی نظیر *SKCI*، به عنوان ناقل‌های سدیم، در تنظیم هموستازی یون‌های Na^+ و K^+ تحت شرایط تنش شوری نقش اساسی ایفا می‌کنند (Ren *et al.*, 2005).

ژن‌های کلیدی در پاسخ به شوری

۱- ژن‌های تنظیم‌کننده (Regulatory Genes)

ژن‌های تنظیم‌کننده نقش حیاتی در پاسخ‌های گیاهان زراعی به تنش شوری دارند. این ژن‌ها با هماهنگ‌سازی سازگاری‌های پیچیده مولکولی و فیزیولوژیک، فرآیندهای تحمل به شوری را تسهیل و تقویت می‌کنند. به واسطه تنظیم دقیق بیان این ژن‌ها، ظرفیت گیاه برای مقابله با اثرات نامطلوب شوری به طور قابل توجهی افزایش می‌یابد. تجزیه و تحلیل‌های RNA-seq و شبکه‌های هم‌بیانی ژنی در ریشه‌های گندم، منجر به شناسایی ژن‌های تنظیم‌کننده کلیدی مرتبط با تحمل به شوری شد که شامل یک ژن مرتبط با *TaWAT*، ژن آکوآپورین (*TaAQP*)، ژن گلوکاتینون-S-ترانسفراز (*TaGST*) و یک ژن کاندید تحمل به تنش (*TaZFP*) می‌باشد. این ژن‌ها نقش مهمی در تنظیم پاسخ گیاه به تنش شوری ایفا می‌کنند و به عنوان گره‌های مرکزی در شبکه‌های تنظیمی پاسخ به تنش شوری عمل می‌کنند. چنین ژن‌هایی تنظیم پاسخ‌های اسمزی و

تحمل به شوری را در بازه‌های زمانی مختلف پس از مواجهه با شوری به‌طور هماهنگ و سازمان‌یافته کنترل می‌کنند (Chen *et al.*, 2024). فاکتورهای رونویسی (TFs) به‌عنوان تنظیم‌کننده‌های مرکزی پاسخ به تنش شوری در گونه‌های مختلف غلات شناخته می‌شوند. خانواده‌هایی نظیر DREB, bZIP, WRKY, NAC, (ATAF1/2, NAM, CUC2) و MYB با اتصال به عناصر تنظیمی ویژه در نواحی پروموتور ژن‌ها، قادر به فعال‌سازی یا سرکوب ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش هستند. برای مثال، فاکتورهای رونویسی NAC نقش برجسته‌ای در مواجهه با تنش شوری ایفا می‌کنند. این فاکتورها با تعدیل اسمزی، تقویت سیستم دفاعی آنتی‌اکسیدانی و حفظ هموستازی یون‌ها به افزایش تحمل گیاه به شوری کمک می‌کنند (Lee *et al.*, 2022; Dweh *et al.*, 2023).

خانواده DREB (عوامل اتصال به عنصر پاسخ‌دهنده به کم‌آبی) به‌عنوان یکی از مهم‌ترین گروه‌های عوامل رونویسی در پاسخ به تنش‌های غیرزیستی به‌ویژه تنش شوری و خشکی شناخته می‌شود. به‌عنوان نمونه، پروموتور *PdDREB1G* که از نخل خرما (*Phoenix dactylifera*) کلون شده است، در مقایسه با پروموتور *AtRD29A* (پروموتور رایج و پرکاربرد در مهندسی ژنتیک)، پاسخ القایی قوی‌تر و سریع‌تری را در مواجهه با تنش‌های شوری و خشکی نشان می‌دهد. این ویژگی، *PdDREB1G* را به گزینه‌ای امیدبخش برای استفاده در برنامه‌های اصلاح ژنتیکی و تولید گیاهان مقاوم به تنش تبدیل کرده است، زیرا هدایت دقیق و مؤثر بیان ژن‌های مرتبط با پاسخ به تنش را در زمان مناسب امکان‌پذیر می‌سازد (Kodackattumannil *et al.*, 2023). وارپته‌های متحمل به شوری در سورگوم، بیان افزایشی ژن‌های مرتبط با تنش‌های غیرزیستی، به‌ویژه عوامل رونویسی خانواده‌های ERF (Ethylene Responsive Factors) و DREB (Dehydration Responsive Element Binding Proteins) را نشان می‌دهند. افزون بر این، عوامل رونویسی دیگر نظیر MYB, WRKY, bZIP و عوامل وابسته به مسیر سیگنال‌دهی ABA (اسید آبسزیک)، با شناسایی و تعامل با عناصر تنظیمی Cis-acting elements، در تنظیم بیان ژن‌های پاسخ‌دهنده به شوری نقش دارند. این فرآیند وجود یک شبکه تنظیمی پیچیده و به‌خوبی حفاظت‌شده را برجسته می‌سازد که در سازگاری سورگوم با شرایط شوری مؤثر است (Lee *et al.*, 2022). علاوه بر تنظیمات

رونویسی، سازوکارهای اپی‌ژنتیکی مانند متیله‌شدن DNA و اصلاحات پساترجمه‌ای هیستونی نیز نقش کلیدی در تنظیم دقیق و پویای بیان ژن‌ها در مواجهه با تنش شوری ایفا می‌کنند. این تغییرات اپی‌ژنتیکی با فراهم‌سازی لایه‌های اضافی و انعطاف‌پذیر و برگشت‌پذیر از کنترل ژنی، امکان سازگاری سریع‌تر با شرایط نامساعد محیطی را فراهم می‌سازند. بهره‌وری از این سازوکارها در برنامه‌های به‌نژادی مولکولی و بهبود ژنتیکی گیاهان زراعی، می‌تواند رویکردی نوین برای افزایش تحمل به شوری را در گونه‌های زراعی فراهم آورد (Dweh *et al.*, 2023).

گزارش‌ها نشان می‌دهند که عوامل رونویسی خانواده MYB از جمله MYB3, MYB13, MYB59 در گندم تحت تنش شوری دچار افزایش بیان می‌شوند. این عوامل با تنظیم بیان ژن‌های پایین‌دستی مرتبط با پاسخ به شوری، نقش فعالی در مسیرهای مولکولی سازگاری با تنش ایفا می‌کنند. عملکرد تنظیمی این عوامل در شرایط شور، اهمیت آن‌ها را به‌عنوان اجزای کلیدی در شبکه‌های پاسخ به تنش‌های غیرزیستی برجسته می‌سازد (Sukumaran *et al.*, 2023). پروتئین‌های وابسته به کلسیم و عوامل رونویسی مرتبط نقش کلیدی در پاسخ به تنش شوری دارند، زیرا سیگنال‌دهی کلسیم با واسطه‌گری تغییر فعالیت این عوامل منجر به فعال‌سازی یا مهار آن‌ها می‌شود. این فرآیند، تنظیم بیان ژن‌های پاسخ‌دهنده به شوری به‌ویژه در مراحل اولیه و اسمزی تنش را تسهیل و به این ترتیب به سازگاری گیاه در شرایط شور کمک می‌کند (Duarte-Delgado *et al.*, 2024). شناسایی تعداد قابل‌توجهی از ژن‌های کاندیدا از طریق مطالعات ترنسکرپتومی گسترده در سطح ژنوم میان ژنوتیپ‌های مقاوم و حساس گندم، مبنای ژنتیکی گسترده‌ای برای تحمل به شوری فراهم کرده است. این ژن‌ها با نقش بالقوه در تنظیم پاسخ‌های مولکولی به تنش، به‌عنوان اهداف مؤثر برای اصلاح ژنتیکی و به‌نژادی مولکولی محسوب می‌شوند و می‌توانند در توسعه رقم‌های متحمل به شوری به‌کار گرفته شوند (Wu *et al.*, 2025).

۲- ژن‌های کارکردی (Functional Genes)

ژن‌های کارکردی مرتبط با تنش شوری در گیاهان زراعی عمدتاً ژن‌هایی هستند که فرآیندهای تعدیل اسمزی، تنظیم هموستازی یون‌ها، سیگنال‌دهی تنش و سازوکارهای پاسخ حفاظتی را برای کاهش آسیب‌های ناشی از شوری کنترل می‌کنند، به‌ویژه ژن‌هایی که رمزکننده انتقال‌دهنده‌ها

در افزایش تحمل گیاه به تنش شوری دارند. هم‌افزایی کارکرد آن‌ها به گیاهان این امکان را می‌دهد که در محیط‌های شور زنده بمانند، فعالیت‌های زیستی خود را حفظ کنند و به رشد و تولید ادامه دهند (Hazbir *et al.*, 2023; Zhang *et al.*, 2023; Singh *et al.*, 2024a).

خانواده ژنی *OsSAP* در بردارنده ژن‌هایی است که پروتئین‌هایی دارای ساختار انگشتی روی (Zinc finger) با دامنه‌های A20/AN1 را رمزگذاری می‌کنند. مطالعات نشان داده‌اند که بیش‌بیان ژن *OsSAP8* منجر به افزایش تحمل گیاه به تنش شوری می‌شود. این افزایش تحمل، عمدتاً از طریق حفظ محتوای کلروفیل و پایداری فرآیند فتوسنتز در شرایط شور اعمال می‌شود. این ویژگی‌ها، ژن *OsSAP8* را به یکی از ژن‌های کلیدی و امیدبخش در به‌نژادی و مهندسی گیاهان برای بهبود عملکرد تحت شرایط شور تبدیل کرده است (Hazbir *et al.*, 2023). ژن *OsSTS* (که به *OsMKK4* نیز شناخته می‌شود)، یکی از آلل‌های متعلق به خانواده کینازهای MAP از نوع کیناز میانجی فعال شده توسط میتوزن (MAPKK; Mitogen-Activated Protein Kinase Kinase) است که در تنظیم اندازه دانه و تحمل به شوری نقش دارد. این ژن از طریق تنظیم مسیرهای سیگنال‌دهی وابسته به MAPK، امکان بهبود هم‌زمان کیفیت محصول و افزایش مقاومت گیاه در برابر تنش شوری را فراهم می‌سازد. عملکرد دوگانه *OsSTS* آن را به هدفی ارزش‌مند در برنامه‌های اصلاحی برای ارتقای صفات کمی و تحمل به تنش‌های غیرزیستی تبدیل کرده است (Liu *et al.*, 2023). در مطالعه‌ای، آنالیز qRT-PCR نشان داد که ژن‌های خانواده کانال‌های پتاسیم *OsKATI* و *OsAKT1/OsAKT2* در بافت‌های ریشه و ساقه رقم‌های برنج تحت تنش شوری به‌طور چشم‌گیری القا شدند، به‌ویژه *OsKATI* که به‌عنوان ژن محوری در پاسخ برنج به تنش شوری شناسایی شد (Musavizadeh *et al.*, 2021). برخی از ژن‌های کارکردی به‌همراه کاربرد آن‌ها در فرآیند سازوکار مولکولی تحمل به شوری در گیاهان زراعی در جدول ۲ معرفی شده‌اند.

۳- ژن‌های سیگنال‌دهنده (Signaling Genes)

تنش شوری یکی از مهم‌ترین عوامل غیرزیستی محدود کننده رشد و عملکرد گیاهان زراعی است که منجر به کاهش قابل توجه در رشد گیاه و تولید محصول می‌شود. پاسخ‌های گیاهی به این تنش شامل فعال‌سازی مجموعه

و کانال‌های یونی هستند، در حفظ تعادل یون‌های داخل سلولی تحت شرایط تنش شوری اهمیت حیاتی دارند. این ژن‌ها با تنظیم جذب و تفکیک یون‌های سمی سدیم (Na^+) و همچنین حفظ سطوح پتاسیم (K^+) به پایداری سلولی کمک می‌کنند. از جمله این ژن‌های کلیدی می‌توان به اعضای خانواده‌های *HKT* (High-affinity K^+ Transporters)، *NHX* (Na^+/H^+ antiporters)، *SOS* (Salt Overly Sensitive) و *AKT* ($\text{Salt Overly Sensitive K}^+$ Transporters) اشاره کرد که در بهبود تحمل به شوری در گیاهان نقش مؤثری دارند (Raza *et al.*, 2025).

ژن‌های کارکردی دخیل در پاسخ به تنش شوری شامل مجموعه متنوعی از ژن‌ها هستند که رمزکننده انتقال دهنده‌های یونی، آنزیم‌های درگیر در بیوسنتز نگذارنده‌های اسمزی (اسموپروتکتانت‌ها)، پروتئین‌های آنتی‌اکسیدانی، پروتئین‌های مرتبط با تنش و عوامل رونویسی تنظیمی هستند. این ژن‌ها در توانایی گیاه برای شناسایی، پردازش سیگنال‌ها و سازگاری فیزیولوژیک با محیط‌های شور ایفای نقش می‌کنند. این ژن‌ها به‌واسطه عملکرد خود، زیربنای مولکولی برنامه‌های اصلاح و مهندسی ژنتیکی گیاهان در شرایط شوری را تشکیل می‌دهند و نقش تعیین‌کننده‌ای در دستیابی به کشاورزی پایدار در شرایط فرآینده شوری دارند (Singh *et al.*, 2024a; Raza *et al.*, 2025). پیشرفت‌های اخیر در اصلاح نباتات مبتنی بر داده‌های ژنومی، شامل نقشه‌یابی صفات کمی (QTL mapping)، مطالعات ارتباطی در سطح ژنوم (-Genome GWAS; Wide Association Study) و انتخاب ژنومی، از ژن‌های کارکردی مرتبط با تحمل به شوری بهره‌برداری می‌کنند تا وارته‌های هوشمند با تحمل بالا نسبت به شوری و بهبود پایداری عملکرد تولید کنند. این فناوری‌ها امکان شناسایی دقیق‌تر و کارآمدتر ژن‌ها و نواحی ژنتیکی مؤثر در پاسخ به تنش شوری را فراهم کرده و بهره‌برداری هدف‌مند از آن‌ها را در برنامه‌های اصلاحی تسهیل می‌کنند (Singh *et al.*, 2024a). از جمله مهم‌ترین ژن‌های کارکردی دخیل در تحمل به شوری در گیاهان زراعی می‌توان به ژن‌های *SAP* نظیر *OsSAP8*، ژن‌های متعلق به خانواده *PLD* (فسفولیپاز D)، ژن‌های رمزگذار انتقال دهنده‌های یونی، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و فاکتورهای رونویسی کلیدی مانند *DREB*، *NAC* و *WRKY* اشاره کرد. این ژن‌ها از طریق حفظ هموستازی سلولی، محافظت از فرآیند فتوسنتز و فعال‌سازی مسیرهای مولکولی پاسخ به تنش نقش اساسی

کیناز کیناز MAPK (MAPKKKs; Mitogen-Activated Protein Kinase Kinase Kinase) کیناز MAPKها (MAPKKs; Mitogen-Activated Protein Kinases) و خود MAPKs (MAPKs; Mitogen-Activated Protein Kinases) هستند. در شرایط تنش شوری، این کینازها به‌طور متوالی یکدیگر را فسفریله و فعال می‌کنند و در نهایت منجر به تنظیم بیان ژن‌های پایین‌دستی و بروز پاسخ‌های فیزیولوژیک مرتبط با تحمل به تنش می‌شوند (Lin *et al.*, 2021). شواهد نشان می‌دهند که مسیرهای MAPK با سایر مسیرهای سیگنال‌دهی از جمله سیگنال‌دهی هورمونی (مانند اسید آسزیک)، سیگنال‌های مبتنی بر کلسیم و گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) برهمکنش نزدیکی دارند. این تعاملات منجر به شکل‌گیری شبکه‌ای پیچیده و پویایی از سیگنال‌دهی می‌شوند که نقش مهمی در تنظیم سازگاری گیاه با شرایط نامطلوب محیطی ایفا می‌کند (Wang *et al.*, 2016).

پیچیده‌ای از ژن‌ها و مسیرهای سیگنالی است که نقش اساسی در شناسایی، انتقال پیام و تعدیل اثرات مضر نمک دارند. این شبکه‌های تنظیم کننده با هدف حفظ هومیوستازی سلولی و افزایش تحمل گیاه به شرایط شوری عمل می‌کنند.

آبشارهای سیگنال‌دهی کینازهای فعال‌شونده توسط میتوزن (MAPK; Mitogen-Activated Protein Kinase) نقش کلیدی و مرکزی در فرآیند شناسایی و پاسخ گیاهان زراعی به تنش شوری ایفا می‌کنند. این مسیرهای سیگنال‌دهنده قادرند پیام‌های ناشی از تنش شوری محیط را دریافت و به پاسخ‌های درون‌سلولی منتقل کنند که در نهایت منجر به فعال‌سازی برنامه‌های تنظیمی ویژه‌ای در سطح بیان ژن می‌شوند. چنین فرآیندهایی موجب تقویت تحمل گیاه نسبت به شوری می‌شوند و نقش مهمی در بهینه‌سازی پاسخ تطبیقی گیاهان به تنش‌های غیرزیستی دارند. آبشارهای سیگنال‌دهی MAPK از سه کیناز اصلی به‌صورت سلسله مراتبی تشکیل شده‌اند که شامل کینازهای

جدول ۲- برخی از ژن‌های کارکردی همراه با کاربرد در سازوکار مولکولی تحمل به شوری در گیاهان زراعی

Table 2. Some functional genes for salt tolerance in crop plants

Gene name	Function	Mechanism of salt tolerance	Example species	Recent references
<i>NHX1</i>	Vacuolar Na ⁺ /H ⁺ antiporter	Sequestration of Na ⁺ into vacuoles for cytoplasmic detoxification	Rice, Wheat	Tomita <i>et al.</i> , 2021
<i>HKT1</i>	High-affinity K ⁺ /Na ⁺ transporter	Controls Na ⁺ exclusion and root-to-shoot transport	Rice, Wheat, Maize	Singh <i>et al.</i> , 2021
<i>SOS1</i>	Plasma membrane Na ⁺ /H ⁺ antiporter	Na ⁺ efflux to prevent cellular toxicity	Arabidopsis	Xie <i>et al.</i> , 2022
<i>SOS2</i>	Protein kinase	Activates SOS1 via phosphorylation in response to salt stress	Arabidopsis	Yin <i>et al.</i> , 2020
<i>SOS3</i>	Calcium sensor (CBL family)	Senses Ca ²⁺ signals, activates SOS2	Arabidopsis	Villalta <i>et al.</i> , 2021
<i>P5CS</i>	Enzyme for proline biosynthesis	Osmolyte accumulation to maintain osmotic balance	Rice	Jumpa <i>et al.</i> , 2023
<i>BADH</i>	Enzyme for glycine betaine synthesis	Osmoprotectant synthesis enhancing stress tolerance	Wheat, Maize	Zhao <i>et al.</i> , 2021
<i>DREB1A/DREB2A</i>	Transcription factors	Regulate expression of stress-responsive genes	Wheat, Rice	Amirbakhtiar <i>et al.</i> , 2021
<i>LEA proteins</i>	Protective proteins	Stabilize proteins/membranes under stress	Wheat, Barley	Bhardwaj <i>et al.</i> , 2013
<i>HVA1</i>	LEA group 3 protein	Enhances tolerance to dehydration and salt stress	Barley, Rice	Singh <i>et al.</i> , 2024b

می‌دهد. ژن *TaVOZI* با فعال‌سازی رونویسی ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش به‌ویژه اعضای خانواده ناقل‌های HKT1 تجمع Na⁺ در ساقه را محدود می‌کند (Li *et al.*)

بیان بیش از حد ژن *TaVOZI* در گندم تحت تنش شوری سبب بهبود عملکرد و افزایش زیست‌توده می‌شود، در حالی‌که سرکوب آن تحمل به شوری را کاهش

از ژن‌های پاسخ‌دهنده مسیر MAPK در شرایط تنش شوری در گیاهان زراعی در جدول ۳ ارائه شده است.

ژن‌ها و QTL‌های مرتبط با تنش شوری

تحمل به شوری یکی از صفات پیچیده در گیاهان است که به‌وسیله تعامل ژن‌ها و مسیرهای مولکولی مختلف تنظیم می‌شود (Fan *et al.*, 2015). در این زمینه، مطالعات QTL به‌عنوان ابزاری مؤثر برای شناسایی جایگاه‌های ژنی مرتبط با این صفت به‌کار گرفته شده‌اند. جهت شناسایی QTL، معمولاً از تفکیک ژنتیکی در جمعیت‌های F_2 حاصل از تلاقی بین والدین دارای پاسخ‌های متفاوت به شوری، لاین‌های اینبرد نوترکیب و یا هاپلوئیدهای مضاعف استفاده می‌شود. با این حال، این رویکردها در مورد صفات پیچیده و پویا مانند تحمل به شوری با محدودیت‌هایی مواجه‌اند. در چنین شرایطی، نقشه‌یابی جمعیت‌ها زمان‌بر است و نیاز به ارزیابی فنوتیپی دقیق و قابل تکرار در چندین موقعیت مکانی و شرایط محیطی دارد. این عوامل باعث می‌شوند فرآیند شناسایی QTL‌های پایدار و قابل اعتماد، دشوار و طولانی‌مدت باشد (Afzal *et al.*, 2023).

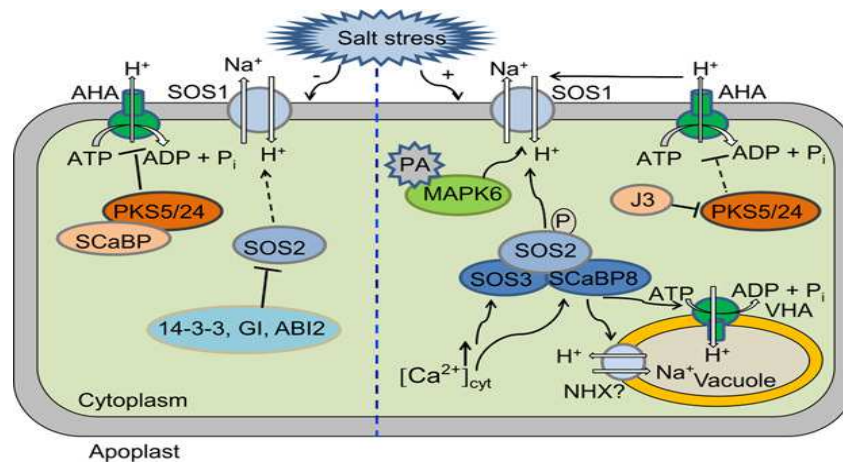
مطالعه ارتباطی در سطح ژنوم (GWAS; Genome Wide Association Study)، روش دیگری است که به‌منظور غلبه بر محدودیت‌های موجود در تجزیه و تحلیل صفات کمی پیچیده طراحی شده است. در این روش، تعداد قابل توجهی از نشانگرهای SNP (Single Nucleotide Polymorphism) در مجموعه متنوعی از ژنوتیپ‌های گیاهی مورد بررسی قرار می‌گیرند و این داده‌ها با صفت مورد نظر مانند تحمل به شوری ترکیب می‌شوند. تحلیل GWAS قابلیت شناسایی SNP‌های مرتبط با صفت را فراهم می‌کند و می‌تواند برای انتخاب یا حذف مؤثر آلل‌ها در مجموعه‌های ژرم‌پلاسما مورد استفاده قرار گیرد و منجر به بهبود کارایی برنامه‌های اصلاحی شود (Mitchell-Olds, 2010). علاوه بر این، به‌دلیل دسترسی محدود به داده‌های ژنومی برای محصولات فرعی، استفاده از روش GWAS برای این گونه گیاهان مناسب‌تر و کارآمدتر است. برخی مطالعات نقشه‌یابی ارتباطی ژن‌های متعددی را شناسایی کرده‌اند که با صفات فنوتیپی مرتبط با تحمل به شوری در ارتباط هستند. این یافته‌ها می‌توانند راه‌گشای برنامه‌های اصلاحی و تحقیقات آینده در زمینه افزایش تحمل به شوری در گیاهان زراعی باشند. به‌عنوان نمونه در برنج، با استفاده از تجزیه GWAS ارتباط معنی‌داری بین

(Li *et al.*, 2025). در مقابل، پروتئین نشانه‌گذار TaGW2 مستقیماً به پروتئین TaVOZ1 متصل می‌شود و آن را یوبیکوئیتینینه (Ubiquitination) کرده و سبب تخریب پروتئولیتیک آن از طریق سیستم یوبیکوئیتین S26/پروتئازوم می‌شود. بیان بیش از حد پروتئین TaGW2 تحمل به شوری را کاهش می‌دهد، در حالی که مهار آن پاسخ گندم به تنش شوری را تقویت می‌کند. علاوه بر این، TaGW2 دارای یک عملکرد هسته‌ای مستقل از فعالیت لیگازی خود است، به‌گونه‌ای که به همان عناصر پاسخ‌دهنده DNA که TaVOZ1 به آن‌ها متصل می‌شود، اتصال می‌یابد و از فعال‌سازی ژن‌های *HKT1* توسط TaVOZ1 جلوگیری می‌کند. این مکانیسم به‌صورت هماهنگ، هم تحمل به شوری و هم عملکرد دانه را تنظیم می‌کند (Li *et al.*, 2025).

یان و گو (Yang & Guo, 2018) نشان دادند که فعالیت پمپ پروتون (H^+ -ATPase) در غشای پلاسمایی در شرایط بدون تنش شوری به‌واسطه پروتئین‌های ScaBP (پروتئین متصل‌شونده به کلسیم مشابه SOS3) و PKS5/24 (پروتئین مشابه SOS2) مهار می‌شود. همچنین، فعالیت کیناز SOS2 از طریق تعامل با پروتئین‌های GI (GIGANTEA) و ABI2 (ABA INSENSITIVE2) سرکوب می‌شود. با ورود به شرایط تنش شوری، فعالیت پمپ H^+ -ATPase غشای پلاسمایی به‌طور قابل توجهی از طریق J3 (همولوگ DNAJ3) فعال می‌شود که این امر با مهار فعالیت کیناز PKS5 همراه است (شکل ۱). این فرآیند باعث ایجاد یک گرادیان پروتون در غشای پلاسمایی می‌شود که موجب تحریک فعالیت آنتی‌پرتور Na^+/H^+ می‌شود. در این شرایط، پروتئین‌های SOS1، ScaBP8 و SOS3 سیگنال‌های کلسیم افزایش‌یافته (Ca^{2+}) را شناسایی کرده و با پروتئین SOS2 برهمکنش ایجاد می‌کنند و بنابراین موجب فعالیت SOS1 و NHX (یک مبادله‌کننده Na^+/H^+ واکوئلی احتمالی) می‌شوند. علاوه بر این، PA (اسید فسفاتیدیک مشتق از PLD1) با ایجاد برهمکنش با پروتئین MPK6 موجب تقویت فعالیت آنتی‌پرتور SOS1 Na^+/H^+ می‌شود. به‌علاوه، H^+ -ATPase توسط کیناز SOS2 فعال شده و یک گرادیان پروتون در غشای واکوئلی ایجاد می‌کند که این امر منجر به تحریک فعالیت آنتی‌پرتور Na^+/H^+ واکوئلی می‌شود (شکل ۱) (Yang & Guo, 2018). برخی

مرتبط با تحمل به شوری و عملکرد در مرحله زایشی برنج شامل *qPT3.1*، *qNFS3.1* و *qGY3.1* روی کروموزوم شماره ۳ شناسایی شده است که با تعداد پنجه بارور، تعداد سنبلیچه‌های پر و عملکرد دانه تحت شرایط شوری ارتباط دارند و بنابراین می‌توان از آن‌ها در بهبود تحمل به شوری و حفظ عملکرد در شرایط شور استفاده کرد (Mondal *et al.*, 2022). در گیاه جو نیز QTL‌هایی روی کروموزوم 2H شناسایی شده است که نقش حیاتی در قابلیت زنده‌مانی دانه‌های گرده و حفظ باروری دانه‌ها تحت شرایط شوری طولانی مدت دارند (Kodama *et al.*, 2018).

ژن *AtHKT1:1* و تحمل به شوری آشکار شد (Lv *et al.*, 2022). این ژن با تنظیم تعادل یونی به‌ویژه کاهش تجمع سدیم در اندام‌های هوایی، نقش کلیدی در تحمل به شوری ایفا می‌کند. در مطالعه دیگری چهار QTL شامل *qDTS1-1*، *qDTS1-2*، *qDTS2* و *qDTS9* روی کروموزوم‌های شماره ۱، ۲ و ۹ در برنج ژاپنی شناسایی شد که تحمل به شوری را در مرحله گیاهچه‌ای برنج کنترل می‌کردند (Kim & Kim, 2023). این یافته‌ها ارزش بالایی را در شناسایی ژن‌های مؤثر بر صفات پیچیده مانند تحمل به شوری نشان می‌دهند. همچنین، سه QTL



شکل ۱- مسیرهای سیگنال‌دهی تنش یونی برای حفظ هموستازی یونی و سازگاری گیاهان به تنش شوری (Yang & Guo, 2018)
Figure 1. Ionic stress signaling pathways to maintain ion homeostasis and adaptation of plants to salinity stress (Yang & Guo, 2018)

جدول ۳- ژن‌های پاسخ‌دهنده به پروتئین کیناز فعال شونده با میتوزن (MAPK) تحت تنش شوری

Table 3. Genes responding to mitogen-activated protein kinase (MAPK) under salinity stress

Plant	Upregulated MAPK genes	Downstream targets or TFs	Functional result	Reference
Rice	MAPK cascade via SERF1	ROS-responsive genes	Early adaptation to salt stress	Schmidt <i>et al.</i> , 2013
Wheat	TaMAPK4, TaMAPK14, TaMAPK17, TaMAPKK3	WRKY, MYB, ERF TFs; NHX1, HKT1, CAT, SOD	Ion homeostasis, ROS detoxification, and stress signaling	Amirbakhtiar <i>et al.</i> , 2021
Barley	HvMPK3, HvMPK6	ABF/AREB TFs, P5CS	Enhanced osmotic adjustment and ABA-mediated stress tolerance	Křenek <i>et al.</i> , 2015
Maize	ZmMPK5, ZmMPK17, ZmMCK1	ZmWRKY33, ZmDREB2A, ZmSOD4, ZmP5CS1	Improved ROS scavenging, root architecture, and salinity resilience	He <i>et al.</i> , 2025

گیاهی، به‌ویژه در انتخاب به‌کمک نشانگر (MAS)، هنوز به‌طور کامل مورد ارزیابی و تأیید قرار نگرفته است. با این حال، در عصر پیشرفت‌های ژنومیک، امکان ادغام ویژگی‌های سازگاری حتی با اثرات نسبتاً کوچک QTL‌ها در برنامه‌های اصلاحی فراهم شده است که می‌تواند به بهبود کارآمدی و

تعداد قابل توجهی از QTL‌ها که نقش مهمی در تنظیم هموستازی یون‌های سلولی ایفا می‌کنند، در برنج شناسایی شده‌اند. اگرچه موفقیت‌های چشم‌گیری در شناسایی QTL‌های کلیدی مرتبط با تحمل به شوری به‌دست آمده است، اما کاربرد عملی این QTL‌ها در برنامه‌های به‌نژادی

دقت اصلاح صفات پیچیده مانند تحمل به شوری کمک شایانی کند (Mirdar Mansuri et al., 2020). برخی پژوهشگران در مطالعات مرتبط با گندم تحت شرایط تنش شوری گزارش کرده‌اند که ۱۹ QTL روی کروموزوم‌های 1A، 3A و 7A شناسایی شده‌اند که با صفاتی نظیر حداکثر طول ریشه، وزن خشک بخش هوایی و زیست‌توده کل در شرایط شوری ۱۵۰ میلی‌مولار NaCl مرتبط هستند. این QTLها نقش مهمی در تعیین توانایی گیاه برای رشد و بقا در محیط‌های شور ایفا می‌کنند و می‌توانند به‌عنوان اهداف ژنتیکی بالقوه در برنامه‌های اصلاحی برای افزایش تحمل به شوری در گندم مورد استفاده قرار گیرند (Ren et al., 2018). در مطالعه‌ای که روی ۹۰ ژنوتیپ هاپلوئید مضاعف گندم بهاره انجام شد، در مجموع ۳۸ جایگاه ژنی مرتبط با صفات مراحل جوانه‌زنی و رشد رویشی شناسایی شد که اهمیت نقش ژنتیکی گسترده در تنظیم پاسخ‌های اولیه و رشد گیاه تحت شرایط تنش را نشان می‌دهد (Czyczyło et al., 2014). همچنین، راه‌کار فراتحلیل تلفیقی (Integrated meta-analysis approach) نیز منجر به شناسایی چندین ژن مرتبط با تحمل به شوری شد که شامل برخی از مهم‌ترین ژن‌ها و خانواده‌های ژنی بودند.

نتیجه‌گیری کلی

شوری، از جمله تنش‌های مهم غیرزیستی است که با اختلال در هموستازی یونی، ایجاد تنش اکسیداتیو و اختلال در متابولیسم سلولی، رشد رویشی و زایشی و در نهایت عملکرد گیاهان زراعی از جملات غلات را به شدت تحت تأثیر قرار می‌دهد. پژوهش‌های گسترده‌ای با استفاده از روش‌های زیست‌شناسی مولکولی و زیست‌فناوری جهت تبیین سازوکارهای فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و مولکولی تحمل به شوری در گیاهان انجام شده است. این مطالعات، درک عمیق‌تری از سازوکارهای تحمل به شوری ارائه کرده و مبنای نظری لازم را برای اصلاح رقم‌های متحمل فراهم آورده‌اند. تحمل به شوری در غلات، یک صفت پیچیده و چندژنی است که از تعامل پویا و سلسله‌مراتبی سازوکارهای فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و مولکولی در سطوح مختلف سازمانی گیاه ناشی می‌شود. این تنش، گیاه را با یک چالش دوگانه شامل تنش اسمزی اولیه و به‌دنبال آن تنش یونی و اکسیداتیو مواجه می‌سازد. پاسخ موفقیت‌آمیز گیاه مبتنی بر چهار رکن اساسی، شامل مدیریت هموستازی یونی با محوریت دفع سدیم و حفظ پتاسیم از طریق ناقل‌های

تخصصی (نظیر HKT و SOS)، تعدیل اسمزی با تجمع اسمولیت‌های سازگار (مانند پرولین)، دفاع آنتی‌اکسیدانی برای خنثی‌سازی گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) و تطابق مورفو- فیزیولوژیک مانند تنظیم رشد و تخصیص منابع است. در سطح مولکولی، این فرآیندها توسط شبکه‌های پیچیده‌ای از عوامل رونویسی، مسیرهای سیگنال‌دهی کلیدی (مانند آبشار MAPK و مسیری SOS) و ژن‌های کارکردی هماهنگ می‌شوند. با وجود ماهیت چندژنی این صفت، شناسایی QTLها و ژن‌های کاندیدای مؤثر، درک ما را از اساس ژنتیکی تحمل به شوری عمیق‌تر ساخته است. بنابراین، دستیابی به رقم‌های متحمل و با عملکرد پایدار، مستلزم تلفیق دانش بنیادی حاصل از مطالعات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی همراه با رویکرد جامع اومیکس‌ها با فن‌آوری نوین به‌نژادی مولکولی نظیر گزینش به‌کمک نشانگر، گزینش ژنومی، مهندسی متابولیک و ویرایش ژنوم (با کاربرد سیستم‌هایی چون CRISPR-Cas9) است تا به‌طور هدفمند، امکان شناسایی، انتقال و تنظیم ژن‌های کلیدی مؤثر در تحمل به شوری فراهم شود. این رویکرد یک پارچه به‌عنوان یک راه‌کار اساسی در توسعه سریع و دقیق رقم‌های متحمل به شوری در غلات عمل می‌کند و نقش حیاتی در تضمین امنیت غذایی در شرایط تغییرات اقلیمی و گسترش روزافزون شوری خاک‌ها ایفا خواهد کرد.

تضاد منافع

نویسندگان تأیید می‌کنند که این تحقیق در غیاب هر گونه روابط تجاری یا مالی که می‌تواند به‌عنوان تضاد منافع بالقوه تعبیر شود، انجام شده است.

رعایت اخلاق در نشر

نویسندگان اعلام می‌کنند که در نگارش این مقاله به‌طور کامل از اخلاق نشر از جمله سرقت ادبی، سوء رفتار، جعل داده‌ها و انتشار دوگانه، پیروی کرده‌اند. همچنین، این مقاله حاصل یک کار تحقیقاتی اصیل بوده و تا کنون به‌طور کامل به هیچ زبانی و در هیچ نشریه یا همایشی چاپ و منتشر نشده است و هیچ اقدامی نیز برای انتشار آن در هیچ نشریه یا همایشی صورت نگرفته و نخواهد گرفت.

اجازه انتشار مقاله

نویسندگان با چاپ این مقاله به‌صورت دسترسی باز موافقت کرده و کلیه حقوق استفاده از محتوا، جدول‌ها، شکل‌ها، تصویرها و غیره را به ناشر واگذار می‌کنند.

References

- Afzal, M., Hindawi, S. E. S., Alghamdi, S. S., Migdadi, H. H., Khan, M. A., Hasnain, M. U., Arslan, M., Rahman, M. H., & Sohaib, M. (2023). Potential breeding strategies for improving salt tolerance in crop plants. *Journal of Plant Growth Regulation*, *42*, 3365-3387. doi: [10.1007/s00344-022-10797-w](https://doi.org/10.1007/s00344-022-10797-w).
- Ahanger, M. A., Tomar, N. S., Tittal, M., Argal, S., & Agarwal, R. (2017). Plant growth under water/salt stress: ROS production, antioxidants and significance of added potassium under such conditions. *Physiology & Molecular Biology of Plants*, *23*(4), 731-744. doi: [10.1007/s12298-017-0462-7](https://doi.org/10.1007/s12298-017-0462-7).
- Alkharabsheh, H. M., Seleiman, M. F., Hewedy, O. A., Battaglia, M. L., Jalal, R. S., Alhammad, B. A., Schillaci, C., Ali, N., & Al-Doss, A. (2021). Field crop responses and management strategies to mitigate soil salinity in modern agriculture: A review. *Agronomy*, *11*(11), 2299. doi: [10.3390/agronomy11112299](https://doi.org/10.3390/agronomy11112299).
- 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*(7), e0254189. doi: [10.1371/journal.pone.0254189](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0254189).
- Basu, S., Kumar, A., Benazir, I., & Kumar, G. (2021). Reassessing the role of ion homeostasis for improving salinity tolerance in crop plants. *Physiologia Plantarum*, *171*(4), 502-519. doi: [10.1111/pp.13112](https://doi.org/10.1111/pp.13112).
- Batool, N., Shahzad, A., Ilyas, N., & Noor, T. (2014). Plants and salt stress. *International Journal of Agriculture & Crop Sciences*, *7*(9), 582.
- Bhardwaj, R., Sharma, I., Kanwar, M., Sharma, R., Handa, N., Kaur, H., Kapoor, D., & Poonam, M. (2013). LEA proteins in salt stress tolerance. In: Ahmad, P., Azooz, M. M., & Prasad, M. N. V. (Eds.). *Salt Stress in Plants*. Springer, New York, NY. doi: [10.1007/978-1-4614-6108-15](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-6108-15).
- Boughalleb, F., Abdellaoui, R., Mahmoudi, M., & Bakhshandeh, E. (2020). Changes in phenolic profile, soluble sugar, proline, and antioxidant enzyme activities of *Polygonum equisetiforme* in response to salinity. *Turkish Journal of Botany*, *44*(1), 25-35. doi: [10.3906/bot-1908-2](https://doi.org/10.3906/bot-1908-2).
- Carden, D. E., Walker, D. J., Flowers, T. J., & Miller, A. J. (2003). Single-cell measurements of the contributions of cytosolic Na⁺ and K⁺ to salt tolerance. *Plant Physiology*, *131*(2), 676-683. doi: [10.1104/pp.011445](https://doi.org/10.1104/pp.011445).
- Chen, J., Zhang, L., Liu, Y., Shen, X., Guo, Y., Ma, X., Zhang, X., Li, X., Cheng, T., Wen, H., Qiao, L., & Chang, Z. (2024). RNA-seq-based WGCNA and association analysis reveal the key regulatory module and genes responding to salt stress in wheat roots. *Plants*, *13*(2), 274. doi: [10.3390/plants13020274](https://doi.org/10.3390/plants13020274).
- Choudhary, S., Wani, K. I., Naeem, M., Khan, M. M. A., & Aftab, T. (2023). Cellular responses, osmotic adjustments, and role of osmolytes in providing salt stress resilience in higher plants: Polyamines and nitric oxide crosstalk. *Journal of Plant Growth Regulation*, *42*(2), 539-553. doi: [10.1007/s00344-022-10584-7](https://doi.org/10.1007/s00344-022-10584-7).
- Dourado, P. R. M., de Souza, E. R., Santos, M. A. D., Lins, C. M. T., Monteiro, D. R., Paulino, M. K. S. S., & Schaffer, B. (2022). Stomatal regulation and osmotic adjustment in sorghum in response to salinity. *Agriculture*, *12*(5), 658. doi: [10.3390/agriculture12050658](https://doi.org/10.3390/agriculture12050658).
- Duarte-Delgado, D., Vogt, I., Dadshani, S., León, J., & Ballvora, A. (2024). Expression interplay of genes coding for calcium-binding proteins and transcription factors during the osmotic phase provides insights on salt stress response mechanisms in bread wheat. *Plant Molecular Biology*, *114*(6), 119. doi: [10.1007/s11103-024-01523-z](https://doi.org/10.1007/s11103-024-01523-z).
- Dweh, T. J., Kayastha, S., Mahapatra, M., & Sahoo, J. P. (2023). Understanding the transcription factor mediated regulatory mechanism towards abiotic stress response in cereal crops. *Agro Environmental Sustainability*, *1*(3), 265-273. doi: [10.59983/s2023010308](https://doi.org/10.59983/s2023010308).
- El Mahi, H., Pérez-Hormaeche, J., DeLuca, A., Villalta, I., Espartero, J., Gámez-Arjona, F., Fernández, J. L., Bundó, M., Mendoza, I., Mieulet, D., Lalanne, E., Lee, S. Y., Yun, D. J., Guiderdoni, E., Aguilar, M., Leidi, E. O., Pardo, J. M., & Quintero, F. J. (2019). A critical role of sodium flux via the plasma membrane Na⁺/H⁺ exchanger SOS1 in the salt tolerance of rice. *Plant Physiology*, *180*(2), 1046-1065. doi: [10.1104/pp.19.00324](https://doi.org/10.1104/pp.19.00324).
- El-Egami, H. M., Hegab, R. H., Montaser, H., El-Hawary, M. M., & Hasanuzzaman, M. (2024). Impact of potassium-solubilizing microorganisms with potassium sources on the growth, physiology, and productivity of wheat crop under salt-affected soil conditions. *Agronomy*, *14*(3), 423. doi: [10.3390/agronomy14030423](https://doi.org/10.3390/agronomy14030423).

- Fan, Y., Shabala, S., Ma, Y., Xu, R., & Zhou, M. (2015). Using QTL mapping to investigate the relationships between abiotic stress tolerance (drought and salinity) and agronomic and physiological traits. *BMC Genomics*, 16, 1-11. doi: [10.1186/s12864-015-1243-8](https://doi.org/10.1186/s12864-015-1243-8).
- Gaddam, S. P., Katragadda, S., Nelagundarashi, L., & Vindla, S. (2024). An insight into variability and association among yield and its components under alkalinity and inland salinity stress in rice (*Oryza sativa* L.). *International System for Agricultural Science & Technology*, 61(1), 11-18.
- Gholampour, A., Nabizadeh, R., Hassanvand, M. S., Taghipour, H., Nazmara, S., & Mahvi, A. H. (2015). Characterization of saline dust emission resulted from Urmia Lake drying. *Journal of Environmental Health Science & Engineering*, 13(1), 82. doi: [10.1186/s40201-015-0238-3](https://doi.org/10.1186/s40201-015-0238-3).
- Gupta, B., & Huang, B. (2014). Mechanism of salinity tolerance in plants: Physiological, biochemical, and molecular characterization. *International Journal of Genomics*, 2014(1), 701596. doi: [10.1155/2014/701596](https://doi.org/10.1155/2014/701596).
- Hazbir, N. A. M., Jumali, S. S., Shakri, T., & Isa, N. M. (2023). Characterization and functional study of stress-associated protein in rice and *Arabidopsis*. *Malaysian Applied Biology*, 52(3), 73-86. doi: [10.55230/mabjournal.v52i3.2705](https://doi.org/10.55230/mabjournal.v52i3.2705).
- He, X., Zhu, J., Gong, X., Zhang, D., Li, Y., Zhang, X., Li, Y., Zhang, X., Zhao, X., & Zhou, C. (2025). Advances in deciphering the mechanisms of salt tolerance in Maize. *Plant Signaling & Behavior*, 20(1), 2479513. doi: [10.1080/15592324.2025.2479513](https://doi.org/10.1080/15592324.2025.2479513).
- Hemida, K. A., Ali, R. M., Ibrahim, W. M., & Sayed, M. A. (2014). Ameliorative role of some antioxidant compounds on physiological parameters and antioxidants responses of wheat (*Triticum aestivum* L.) seedling under salinity stress. *Life Science Journal*, 11(7), 324-342.
- Huang, L., Wu, D. Z., & Zhang, G. P. (2020). Advances in studies on ion transporters involved in salt tolerance and breeding crop cultivars with high salt tolerance. *Journal of Zhejiang University-SCIENCE B*, 21(6), 426-441. doi: [10.1631/jzus.B1900510](https://doi.org/10.1631/jzus.B1900510).
- Ismail, A., Takeda, S., & Nick, P. (2014). Life and death under salt stress: Same players, different timing? *Journal of Experimental Botany*, 65(12), 2963-2979. doi: [10.1093/jxb/eru159](https://doi.org/10.1093/jxb/eru159).
- Jadidi, O., Etminan, A., Azizi-Nezhad, R., Ebrahimi, A., & Pour-Aboughadareh, A. (2022). Physiological and molecular responses of barley genotypes to salinity stress. *Genes*, 13(11), 2040. doi: [10.3390/genes13112040](https://doi.org/10.3390/genes13112040).
- James, R. A., Blake, C., Byrt, C. S., & Munns, R. (2011). Major genes for Na⁺ exclusion, Nax1 and Nax2 (wheat HKT1; 4 and HKT1; 5), decrease Na⁺ accumulation in bread wheat leaves under saline and waterlogged conditions. *Journal of Experimental Botany*, 62(8), 2939-2947. doi: [10.1093/jxb/err003](https://doi.org/10.1093/jxb/err003).
- Jumpa, T., Phetcharaburanin, J., Suksawat, M., & Pattanagul, W. (2023). Physiological traits and metabolic profiles of contrasting rice cultivars under mild salinity stress during the seedling stage. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 51(2), 13211-13211. doi: [10.15835/nbha51213211](https://doi.org/10.15835/nbha51213211).
- Kim, T. H., & Kim, S. M. (2023). Identification of candidate genes for salt tolerance at the seedling stage using integrated genome-wide association study and transcriptome analysis in rice. *Plants*, 12(6), 1401. doi: [10.3390/plants12061401](https://doi.org/10.3390/plants12061401).
- Kodackattumannil, P., Whitley, K., Sasi, S., Lekshmi, G., Krishnan, S., Al Senaani, S., Kottackal, M., & Amiri, K. M. A. (2023). Novel inducible promoter DREBIG cloned from date palm exhibits high fold expression over AtRD29 to drought and salinity stress. *Plant Cell Tissue Organ Culture*, 154, 367-380. doi: [10.1007/s11240-023-02460-3](https://doi.org/10.1007/s11240-023-02460-3).
- Kodama A, Narita R, Yamaguchi M, Hisano H, Adachi S, Takagi H, Ookawa T, Sato K, Hirasawa T. (2018). QTLs maintaining grain fertility under salt stress detected by exome QTL-seq and interval mapping in barley. *Breeding science*, 68(5), 561-570. doi: [10.1270/jsbbs.18082](https://doi.org/10.1270/jsbbs.18082).
- Komaresofla, B. R., Alikhani, H. A., Etesami, H., & Khoshkholgh-Sima, N. A. (2019). Improved growth and salinity tolerance of the halophyte *Salicornia* sp. by co-inoculation with endophytic and rhizosphere bacteria. *Applied Soil Ecology*, 138, 160-170. doi: [10.1016/j.apsoil.2019.02.022](https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.02.022).
- Křenek, P., Niks, R. E., Vels, A., Vyplelová, P., & Šamaj, J. (2015). Genome-wide analysis of the barley MAPK gene family and its expression patterns in relation to *Puccinia hordei* infection. *Acta Physiologiae Plantarum*, 37(11), 254. doi: [10.1007/s11738-015-2010-9](https://doi.org/10.1007/s11738-015-2010-9).
- Lee, S., Jeon, D., Choi, S., Kang, Y., Seo, S., Kwon, S., Lyu, J., Ahn, J., Seo, J., & Kim, C. (2022). Expression profile of sorghum genes and cis-regulatory elements under salt stress conditions. *Plants*, 11(7), 869. doi: [10.3390/plants11070869](https://doi.org/10.3390/plants11070869).

- Li, H., Zhao, J., Zhang, W., He, T., Meng, D., Lu, Y., Zhou, S., Wang, X., & Zhao, H. (2025). Comparative transcriptome analysis of two types of rye under low-temperature stress. *Current Issues in Molecular Biology*, 47(3), 171. doi: [10.3390/cimb47030171](https://doi.org/10.3390/cimb47030171).
- Lin, L., Wu, J., Jiang, M., & Wang, Y. (2021). Plant mitogen-activated protein kinase cascades in environmental stresses. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(4), 1543. doi: [10.3390/ijms22041543](https://doi.org/10.3390/ijms22041543).
- Liu, J., Shen, L., Guo, L., Zhang, G., Gao, Z., Zhu, L., Hu, J., Dong, G., Ren, D., Zhang, Q., Li, Q., Zeng, D., Yan, Ch., & Qian, Q. (2023). OsSTS, a novel allele of mitogen-activated protein kinase kinase 4 (OsMKK4), controls grain size and salt tolerance in rice. *Rice*, 16(1), 47. doi: [10.1186/s12284-023-00663-y](https://doi.org/10.1186/s12284-023-00663-y).
- Loescher, W., Chan, Z., & Grumet, R. (2011). Options for developing salt-tolerant crops. *Horticulture Science*, 46(8), 1085-1092. doi: [10.21273/HORTSCI.46.8.1085](https://doi.org/10.21273/HORTSCI.46.8.1085).
- Lv, Y., Ma, J., Wei, H., Xiao, F., Wang, Y., Jahan, N., Hazman, M., Qian, Q., Shang, L., & Guo, L. (2022). Combining GWAS, genome-wide domestication and a transcriptomic analysis reveals the loci and natural alleles of salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). *Frontiers in Plant Science*, 13, 912637. doi: [10.3389/fpls.2022.912637](https://doi.org/10.3389/fpls.2022.912637).
- Majidimehr, A., & Amiri-Fahliani, R. (2016). Analysis of salinity effect on chlorophyll rate, florescence indices and grain yield of some rice cultivars. *Journal of Crop Breeding*, 8, 183-190. doi: [10.29252/jcb.8.18.183](https://doi.org/10.29252/jcb.8.18.183).
- Majidi-Mehr, A., & Amiri-Fahliani, R. (2020). Evaluation of reaction of some rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to salinity stress at seedling stage. *Environmental Stresses in Crop Sciences*, 13(4), 1293-1306. doi: [10.22077/escs.2020.2468.1649](https://doi.org/10.22077/escs.2020.2468.1649).
- Majidimehr, A., Amiri-Fahliani, R., & Masoumiasl, A. (2014). Study of biochemical and chemical traits of different rice genotypes under salinity stress. *Cereal Research*, 4(1), 45-58. doi: [20.1001.1.22520163.1393.4.1.4.8](https://doi.org/10.1001.1.22520163.1393.4.1.4.8).
- Masrahi, A. S., Alasmari, A., Shahin, M. G., Qumsani, A. T., Oraby, H. F., & Awad-Allah, M. M. A. (2023). Role of arbuscular mycorrhizal fungi and phosphate solubilizing bacteria in improving yield, yield components, and nutrients uptake of barley under salinity soil. *Agriculture*, 13(3), 537. doi: [10.3390/agriculture13030537](https://doi.org/10.3390/agriculture13030537).
- Mirdar Mansuri, R., Shobbar, Z. S., Babaeian Jelodar, N., Ghaffari, M., Mohammadi, S. M., & Daryani, P. (2020). Salt tolerance involved candidate genes in rice: An integrative meta-analysis approach. *BMC Plant Biology*, 20, 1-14. doi: [10.1186/s12870-020-02679-8](https://doi.org/10.1186/s12870-020-02679-8).
- Mitchell-Olds, T. (2010). Complex trait analysis in plants. *Genome Biology*, 11, 1-3. doi: [10.1186/gb-2010-11-4-113](https://doi.org/10.1186/gb-2010-11-4-113).
- Mohammadi, S., Jahanbakhsh, S., Razavi, K., Raeisi Sadati, Y., & Agamirzaoglu, M. (2025). Evaluation of some physiological and molecular mechanisms of wheat cultivars under salt stress. *Yuzuncu Yil University Journal of Agricultural Sciences*, 35(1), 91-106. doi: [10.29133/yyutbd.1539560](https://doi.org/10.29133/yyutbd.1539560).
- Mondal, S., Septiningsih, E. M., Singh, R. K., & Thomson, M. J. (2022). Mapping QTLs for reproductive stage salinity tolerance in rice using a cross between Hasawi and BRR1 dhan28. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(19), 11376. doi: [10.3390/ijms231911376](https://doi.org/10.3390/ijms231911376).
- Munns, R. (2005). Genes and salt tolerance: Bringing them together. *New Phytologist*, 167(3), 645-663. doi: [10.1111/j.1469-8137.2005.01487.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01487.x).
- Munns, R., & Tester, M. (2008). Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59(1), 651-681. doi: [10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911](https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911).
- Musavizadeh, Z., Najafi-Zarrini, H., Kazemitabar, S. K., Hashemi, S. H., Faraji, S., Barcaccia, G., & Heidari, P. (2021). Genome-wide analysis of potassium channel genes in rice: Expression of the *OsAKT* and *OsKAT* genes under salt stress. *Genes*, 12(5), 784.
- Mwesige, F. F. (2025). The extent and distribution of salt-affected soils in sub-Saharan Africa from 1970 to the present: A review of the current state of knowledge. *Frontiers in Soil Science*, 5, 1571243. doi: [10.3389/fsoil.2025.1571243](https://doi.org/10.3389/fsoil.2025.1571243).
- Naqi, S., Khan, A. H., Rana, R. M., Hamza, M. I., Kiedrzyński, M., Tahir, M. N., Ahmad, M., Saud, Sh., Hassan, Sh., & Fahad, S. (2025). Inheritance of cell membrane stability and yield components under drought and salinity stress in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Plant Growth Regulation*, 44, 2849-2864. doi: [10.1007/s00344-024-11580-9](https://doi.org/10.1007/s00344-024-11580-9).
- Nefissi Ouertani, R., Abid, G., Karmous, C., Ben Chikha, M., Boudaya, O., Mahmoudi, H., Mejri, S., Jansen, R., & Ghorbel, A. (2021). Evaluating the contribution of osmotic and oxidative stress

- components on barley growth under salt stress. *AoB Plants*, 13(4), plab034. doi: [10.1093/aobpla/plab034](https://doi.org/10.1093/aobpla/plab034).
- Nguyen, H. T. T., Das Bhowmik, S., Long, H., Cheng, Y., Mundree, S., & Hoang, L. T. M. (2021). Rapid accumulation of proline enhances salinity tolerance in Australian wild rice, *Oryza australiensis* Domin. *Plants*, 10(10), 2044. doi: [10.3390/plants10102044](https://doi.org/10.3390/plants10102044).
- Patwa, N., Pandey, V., Gupta, O. P., Yadav, A., Meena, M. R., Ram, S., & Singh, G. (2024). Unravelling wheat genotypic responses: Insights into salinity stress tolerance in relation to oxidative stress, antioxidant mechanisms, osmolyte accumulation and grain quality parameters. *BMC Plant Biology*, 24(1), 875. doi: [10.1186/s12870-024-05508-4](https://doi.org/10.1186/s12870-024-05508-4).
- Pingle, S. N., Suryawanshi, S. T., Pawar, K. R., & Harke, S. N. (2022). The effect of salt stress on proline content in maize (*Zea mays*). *Environmental Sciences Proceedings*, 16(1), 64. doi: [10.3390/envirosci2022016064](https://doi.org/10.3390/envirosci2022016064).
- Ponce, K. S., Guo, L., Leng, Y., Meng, L., & Ye, G. (2021). Advances in sensing, response and regulation mechanism of salt tolerance in rice. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(5), 2254. doi: [10.3390/ijms22052254](https://doi.org/10.3390/ijms22052254).
- Rakkammal, K., Priya, A., Pandian, S., Maharajan, T., Rathinapriya, P., Satish, L., Ceasar, S. A., Sohn, S.I., & Ramesh, M. (2022). Conventional and omics approaches for understanding the abiotic stress response in cereal crops—An updated overview. *Plants*, 11(21), 2852. doi: [10.3390/plants11212852](https://doi.org/10.3390/plants11212852).
- Raza, A., Zaman, Q. U., Shabala, S., Tester, M., Munns, R., Hu, Z., & Varshney, R. K. (2025). Genomics-assisted breeding for designing salinity-smart future crops. *Plant Biotechnology Journal*, 23(8), 3119-3151. doi: [10.1111/pbi.70104](https://doi.org/10.1111/pbi.70104).
- Ren, Y., Xu, Y., Teng, W., Li, B., & Lin, T. (2018). QTLs for seedling traits under salinity stress in hexaploid wheat. *Ciencia Rural*, 48(03), e20170446. doi: [10.1590/0103-8478cr20170446](https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20170446).
- Ren, Z. H., Gao, J. P., Li, L. G., Cai, X. L., Huang, W., Chao, D. Y., Zhu, M. Z., Wang, Z. Y., Luan, S., & Lin, H. X. (2005). A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter. *Nature Genetics*, 37(10), 1141-1146. doi: [10.1038/ng1643](https://doi.org/10.1038/ng1643).
- Roychowdhury, R., Das, S. P., Gupta, A., Parihar, P., Chandrasekhar, K., Sarker, U., Kumar, A., Ramrao, D. P., & Sudhakar, C. (2023). Multi-omics pipeline and omics-integration approach to decipher plant's abiotic stress tolerance responses. *Genes*, 14(6), 1281. doi: [10.3390/genes14061281](https://doi.org/10.3390/genes14061281).
- Sabah, F. U., Bano, A., Bano, A., & Mufti, R. (2025). Interactive effects of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and plant growth promoting bacteria (PGPB) on the alleviation of salt stress in wheat. *Pakistan Journal of Botany*, 57(2), 425-432. doi: [10.30848/PJB2025-2\(15\)](https://doi.org/10.30848/PJB2025-2(15)).
- Saddiq, M. S., Afzal, I., Iqbal, S., Hafeez, M. B., & Raza, A. (2021). Low leaf sodium content improves the grain yield and physiological performance of wheat genotypes in saline-sodic soil. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, 51, e67663. doi: [10.1590/1983-40632021v5167663](https://doi.org/10.1590/1983-40632021v5167663).
- Schmidt, R., Mieulet, D., Hubberten, H. M., Obata, T., Hoefgen, R., Fernie, A. R., Fisahn, J., Segundo, B. S., Guiderdoni, E., Schippers, J. H. M., & Mueller-Roeber, B. (2013). SALT-responsive ERF1 regulates reactive oxygen species-dependent signaling during the initial response to salt stress in rice. *The Plant Cell*, 25(6), 2115-2131. doi: [10.1105/tpc.113.113068](https://doi.org/10.1105/tpc.113.113068).
- Shahbaz, M., & Ashraf, M. (2013). Improving salinity tolerance in cereals. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 32(4), 237-249. doi: [10.1080/07352689.2013.758544](https://doi.org/10.1080/07352689.2013.758544).
- Shiyab, S. M., Shatnawi, M. A., Shibli, R. A., Al Smeirat, N. G., Ayad, J., & Akash, M. W. (2013). Growth, nutrient acquisition, and physiological responses of hydroponic grown tomato to sodium chloride salt induced stress. *Journal of Plant Nutrition*, 36(4), 665-676. doi: [10.1080/01904167.2012.754037](https://doi.org/10.1080/01904167.2012.754037).
- Silva, P., & Gerós, H. (2009). Regulation by salt of vacuolar H⁺-ATPase and H⁺-pyrophosphatase activities and Na⁺/H⁺ exchange. *Plant Signaling Behavior*, 4(8), 718-726. doi: [10.4161/psb.4.8.9236](https://doi.org/10.4161/psb.4.8.9236).
- Singh, A. K., Pal, P., Sahoo, U. K., Sharma, L., Pandey, B., Prakash, A., Sarangi, P. K., Prus, P., Paşcalău, R., & Imbrea, F. (2024a). Enhancing crop resilience: The role of plant genetics, transcription factors, and next-generation sequencing in addressing salt stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 25(23), 12537. doi: [10.3390/ijms252312537](https://doi.org/10.3390/ijms252312537).
- Singh, S., Singh, U. B., Trivdi, M., Malviya, D., Sahu, P. K., Roy, M., Sharma, P. K., Singh, H. V., Manna, M. C., & Saxena, A. K. (2021). Restructuring the cellular responses: Connecting microbial intervention with ecological fitness and adaptiveness to the maize (*Zea mays* L.) grown in saline-sodic soil. *Frontiers in Microbiology*, 11, 568325. doi: [10.3389/fmicb.2020.568325](https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.568325).
- Singh, S., Yadav, S. K., Arya, S. S., Jacob, S. R., Gautam, R. K., Singh, G. P., & Kaur, V. (2024b). Unravelling morpho-physiological mechanism and candidate genes associated with salinity tolerance

- in superior haplotypes of barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of Agronomy & Crop Science*, 210(5), e12756. doi: [10.1111/jac.12756](https://doi.org/10.1111/jac.12756).
- Soltabayeva, A., Ongaltay, A., Omondi, J. O., & Srivastava, S. (2021). Morphological, physiological and molecular markers for salt-stressed plants. *Plants*, 10(2), 243. doi: [10.3390/plants10020243](https://doi.org/10.3390/plants10020243).
- Sukumaran, S., Lethin, J., Liu, X., Pelc, J., Zeng, P., Hassan, S., & Aronsson, H. (2023). Genome-wide analysis of MYB transcription factors in the wheat genome and their roles in salt stress response. *Cells*, 12(10), 1431. doi: [10.3390/cells12101431](https://doi.org/10.3390/cells12101431).
- Swain, R., Sahoo, S., Behera, M., & Rout, G. R. (2023). Instigating prevalent abiotic stress resilience in crop by exogenous application of phytohormones and nutrient. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1104874. doi: [10.3389/fpls.2023.1104874](https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1104874).
- Tanveer, M., & Shah, A. N. (2017). An insight into salt stress tolerance mechanisms of *Chenopodium album*. *Environmental Science & Pollution Research*, 24(19), 16531-16535. doi: [10.1007/s11356-017-9337-2](https://doi.org/10.1007/s11356-017-9337-2).
- Taybi, T., & Alyahya, N. (2025). Comparative analysis of physiological and biochemical responses to salt stress reveals important mechanisms of salt tolerance in wheat. *International Journal of Molecular Sciences*, 26(8), 3742. doi: [10.3390/ijms26083742](https://doi.org/10.3390/ijms26083742).
- Tomita, M., Yamashita, M., & Omichi, A. (2021). Gene structure of three kinds of vacuolar-type Na⁺/H⁺ antiporters including TaNHX2 transcribed in bread wheat. *Genetics & Molecular Biology*, 44(1), e20200207. doi: [10.1590/1678-4685-GMB-2020-0207](https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2020-0207).
- Ul Hassan, M., Rasool, T., Iqbal, C., Arshad, A., Abrar, M., Abrar, M. M., Rahman, M. H., Noor, M. A., Sher, A., & Fahad, S. (2022). Linking plants functioning to adaptive responses under heat stress conditions: A mechanistic review. *Journal of Plant Growth Regulation*, 41(7), 2596-2613. doi: [10.1007/s00344-021-10493-1](https://doi.org/10.1007/s00344-021-10493-1).
- Ullah, F., Saqib, S., Khan, W., Ayaz, A., Batool, A., Wang, W. Y., & Xiong, Y. C. (2024). The multifaceted role of sodium nitroprusside in plants: Crosstalk with phytohormones under normal and stressful conditions. *Plant Growth Regulation*, 103(3), 453-470. doi: [10.1007/s10725-024-01128-y](https://doi.org/10.1007/s10725-024-01128-y).
- Verslues, P. E., Agarwal, M., Katiyar-Agarwal, S., Zhu, J., & Zhu, J. K. (2006). Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *The Plant Journal*, 45(4), 523-539. doi: [10.1111/j.1365-3113X.2005.02593.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3113X.2005.02593.x).
- Villalta, I., García, E., Hornero-Mendez, D., Carranco, R., Tello, C., Mendoza, I., De Luca, A., Andres, Z., Schumacher, K., Pardo, J. M., Quintero, F. J., & Quintero, F. J. (2021). Distinct roles of N-terminal fatty acid acylation of the salinity-sensor protein SOS3. *Frontiers in Plant Science*, 12, 691124. doi: [10.3389/fpls.2021.691124](https://doi.org/10.3389/fpls.2021.691124).
- Vinocur, B., & Altman, A. (2005). Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: Achievements and limitations. *Current Opinion in Biotechnology*, 16(2), 123-132. doi: [10.1016/j.copbio.2005.02.001](https://doi.org/10.1016/j.copbio.2005.02.001).
- Walche, A., Haile, W., Kiflu, A., & Tsegaye, D. (2024). Spatial analysis and mapping of intensity and types of agricultural salt-affected soils around Abaya and Chamo Lakes, South Ethiopia Rift Valley. *Heliyon*, 10(13). doi: [10.1016/j.heliyon.2024.e33410](https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e33410).
- Wang, J., Zhu, J., Zhang, Y., Fan, F., Li, W., Wang, F., Zhong, W., Wang, C., & Yang, J. (2018). Comparative transcriptome analysis reveals molecular response to salinity stress of salt-tolerant and sensitive genotypes of indica rice at seedling stage. *Scientific Reports*, 8(1), 2085. doi: [10.1038/s41598-018-19984-w](https://doi.org/10.1038/s41598-018-19984-w).
- Wang, X., Gao, B., Liu, X., Dong, X., Zhang, Z., Fan, H., Zhang, L., Wang, J., Shi, S., & Tu, P. (2016). Salinity stress induces the production of 2-(2-phenylethyl) chromones and regulates novel classes of responsive genes involved in signal transduction in *Aquilaria sinensis* Calli. *BMC Plant Biology*, 16(1), 119. doi: [10.1186/s12870-016-0803-7](https://doi.org/10.1186/s12870-016-0803-7).
- Wong, C. E., Li, Y., Labbe, A., Guevara, D., Nuin, P., Whitty, B., & Moffatt, B. A. (2006). Transcriptional profiling implicates novel interactions between abiotic stress and hormonal responses in *Thellungiella*, a close relative of *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 140(4), 1437-1450. doi: [10.1104/pp.105.070508](https://doi.org/10.1104/pp.105.070508).
- Wu, G., Sun, X., Sun, Q., Kang, X., Wang, J., He, X., Liu, W., Xu, D., Dai, X., Ma, W., & Zeng, J. (2025). Genetic variation in wheat root transcriptome responses to salinity: A comparative study of tolerant and sensitive genotypes. *International Journal of Molecular Sciences*, 26(1), 331. doi: [10.3390/ijms26010331](https://doi.org/10.3390/ijms26010331).

- Xie, Q., Zhou, Y., & Jiang, X. (2022). Structure, function, and regulation of the plasma membrane Na^+/H^+ antiporter salt overly sensitive 1 in plants. *Frontiers in Plant Science*, *13*, 866265. doi: [10.3389/fpls.2022.866265](https://doi.org/10.3389/fpls.2022.866265).
- Xing, Q., Zhang, S., Tao, X., Mesbah, N. M., Mao, X., Wang, H., Wiegel, J., & Zhao, B. (2024). The polyextremophile *Natranaerobius thermophilus* adopts a dual adaptive strategy to long-term salinity stress, simultaneously accumulating compatible solutes and K^+ . *Applied & Environmental Microbiology*, *90*(5), e00145-24. doi: [10.1128/aem.00145-24](https://doi.org/10.1128/aem.00145-24).
- Xu, C., Tang, X., Shao, H., & Wang, H. (2016). Salinity tolerance mechanism of economic halophytes from physiological to molecular hierarchy for improving food quality. *Current Genomics*, *17*(3), 207-214. doi: [10.2174/1389202917666160202215548](https://doi.org/10.2174/1389202917666160202215548).
- Xu, H., Chen, H., Halford, N. G., Xu, R., He, T., Yang, B., Zhou, L., Guo, H. & Liu, C. (2025). Ion homeostasis and coordinated salt tolerance mechanisms in a barley (*Hordeum vulgare* L.) doubled haploid line. *BMC Plant Biology*, *25*(1), 52. doi: [10.1186/s12870-024-06033-0](https://doi.org/10.1186/s12870-024-06033-0).
- Xu, N., Lu, B., Wang, Y., Yu, X., Yao, N., Lin, Q., Xu, X., & Lu, B. (2023). Effects of salt stress on seed germination and respiratory metabolism in different *Flueggea suffruticosa* genotypes. *PeerJ*, *11*, e15668. doi: [10.7717/peerj.15668](https://doi.org/10.7717/peerj.15668).
- Yang, Y., & Guo, Y. (2018). Unraveling salt stress signaling in plants. *Journal of Integrative Plant Biology*, *60*(9), 796-804. doi: [10.1111/jipb.12689](https://doi.org/10.1111/jipb.12689).
- Yeo, A. R., & Flowers, T. J. (1986). Salinity resistance in rice (*Oryza sativa* L.) and a pyramiding approach to breeding varieties for saline soils. *Functional Plant Biology*, *13*(1), 161-173. doi: [10.1071/PP9860161](https://doi.org/10.1071/PP9860161).
- Yin, X., Xia, Y., Xie, Q., Cao, Y., Wang, Z., Hao, G., Song, J., Zhou, Y., & Jiang, X. (2020). The protein kinase complex CBL10–CIPK8–SOS1 functions in Arabidopsis to regulate salt tolerance. *Journal of Experimental Botany*, *71*(6), 1801-1814. doi: [10.1093/jxb/erz549](https://doi.org/10.1093/jxb/erz549).
- Yu, J., Zhu, C., Xuan, W., An, H., Tian, Y., Wang, B., Chi, W., Chen, G., Ge, Y., Li, J., Dai, Zh., Liu, Y., Sun, Zh., Xu, D., Wang, C., & Wan, J. (2023). Genome-wide association studies identify OsWRKY53 as a key regulator of salt tolerance in rice. *Nature Communications*, *14*(1), 3550. doi: [10.1038/s41467-023-39167-0](https://doi.org/10.1038/s41467-023-39167-0).
- Zhang, H., Yu, Y., Wang, S., Yang, J., Ai, X., Zhang, N., Zhao, X., Liu, X., Zhong, C., & Yu, H. (2023). Genome-wide characterization of phospholipase D family genes in allotetraploid peanut and its diploid progenitors revealed their crucial roles in growth and abiotic stress responses. *Frontiers in Plant Science*, *14*, 1102200. doi: [10.3389/fpls.2023.1102200](https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1102200).
- Zhao, H., Zhang, Q., Zhang, M., Jin, Y. K., Jiang, Z. Z., Jiang, N., Wang, Q., Qu, J., Guan, S.Y., & Wang, P. W. (2021). Drought tolerance in high-generation transgenic maize inbred lines overexpressing the betaine aldehyde dehydrogenase gene. *Cereal Research Communications*, *49*(2), 183-192. doi: [10.1007/s42976-020-00093-2](https://doi.org/10.1007/s42976-020-00093-2).