University of Guilan
Faculty of Agricultural Sciences

Cereal Research
Vol. 15, No. 4, Winter 2026 (425-445)
doi: 10.22124/CR.2026.32537.1886
pISSN: 2252-0163 eISSN: 2538-6115

REVIEW PAPER **OPEN ACCESS**

Physiological and molecular mechanisms of salinity tolerance in cereals: II. Advanced breeding methods and future perspectives

Ahmad Majidimehr[1*], Reza Amiri-Fahlian[2], Bahram Heidari[3] and Gholamhassan Ranjbar[4]

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, Iran
4. Research Associate Professor, National Salinity Research Center, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Yazd, Iran

Comprehensive abstract

Introduction

Salinity, as one of the most significant limiting factors for the growth and production of strategic crops such as wheat, rice, and maize, poses a serious threat to global food security. Given the high cost and time-consuming nature of physical remediation of saline soils, developing tolerant varieties through breeding programs is the most effective and economical approach to addressing this challenge. In this regard, understanding the molecular and genetic mechanisms of salt tolerance is essential for generating new, salt-tolerant genotypes. The aim of the present study is to review recent advances in understanding salt tolerance mechanisms and to explore the application of modern breeding technologies aimed at accelerating the development of salt-tolerant varieties in crop plants, particularly cereals. Specifically, this study systematically describes the application of novel biotechnologies including the integration of omics tools, genomic mapping, marker-assisted selection, and genome editing to efficiently transfer identified genes and QTLs into elite genotypes and to expedite breeding programs.

Research findings

Marker-assisted selection (MAS) is an efficient breeding method that, instead of relying solely on phenotype, enables the selection of superior genotypes using DNA banding patterns at early stages of organism development. By reducing environmental influence, this approach enhances the accuracy and speed of breeding programs and significantly shortens the breeding cycle, which in classical methods may take approximately eight to ten years. The successful application of MAS has been demonstrated in transferring QTLs such as *Saltol* to improve salt tolerance in rice. Furthermore, the effective role of this method has been shown in crops such as wheat and maize for overcoming abiotic stresses, including salinity. However, MAS has limited efficiency for complex quantitative traits controlled by genes or QTLs with small effects. Today, more advanced approaches such as genomic selection (GS), CRISPR/Cas9-based genome editing, and high-throughput phenotyping are being employed as complementary strategies to enhance the precision and speed of breeding programs aimed at developing varieties tolerant to environmental stresses such as salinity.

Conclusion

Modern plant breeding tools such as marker-assisted selection, genome-wide association studies (GWAS), and particularly omics technologies (transcriptomics, proteomics, and metabolomics) as well as genome editing have revolutionized the process of identifying and transferring desirable genes into

crop plants. These technologies enable gene pyramiding and the simultaneous transfer of multiple salt-tolerance genes with high precision and speed.

Keywords: CRISPR, Genome editing, High-throughput phenotyping, Marker-assisted selection, Metabolomics, Transcriptome

Received: December 17, 2025 Accepted: February 9, 2026

Cite this article:

Majidimehr, A., Amiri-Fahlian, R., Heidari, B., & Ranjbar, Gh. (2026). Physiological and molecular mechanisms of salinity tolerance in cereals. II: Advanced breeding methods and future perspectives. *Cereal Research*, *15*(4), 425-445. doi: 10.22124/CR.2026.32537.1886.

تحقیقات غلات
دوره پانزدهم، شماره چهارم، زمستان ۱۴۰۴ (۴۴۵-۴۲۵)
doi: 10.22124/CR.2026.32537.1886
مقاله مروری
دسترسی آزاد

سازوکارهای فیزیولوژیک و مولکولی تحمل به شوری در غلات: ۲- روش‌های به‌نژادی پیشرفته و چشم‌انداز آینده

احمد مجیدی‌مهر[۱*]، رضا امیری فهلیانی[۲]، بهرام حیدری[۳] و غلامحسن 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: شوری، به‌عنوان یکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده رشد و تولید محصولات زراعی استراتژیک مانند گندم، برنج و ذرت، امنیت غذایی جهانی را به‌خطر انداخته است. با توجه به هزینه‌بر و زمان‌بر بودن اصلاح فیزیکی خاک‌های شور، توسعه رقم‌های متحمل از طریق به‌نژادی، موثرترین و اقتصادی‌ترین راه‌کار برای مقابله با این چالش محسوب می‌شود. در این راستا، درک سازوکارهای مولکولی و ژنتیکی تحمل به شوری برای تولید ژنوتیپ‌های جدید و متحمل به شوری ضروری است. هدف از مطالعه حاضر، مرور پیشرفت‌های اخیر در درک سازوکارهای تحمل به شوری و بهره‌گیری از فناوری‌های نوین به‌نژادی برای شتاب‌بخشی به توسعه رقم‌های متحمل به شوری در گیاهان زراعی به‌ویژه غلات بوده است. در این مطالعه به‌طور اختصاصی، کاربرد نظام‌مند زیست‌فناوری‌های نوین از جمله ادغام ابزارهای اومیکس، نقشه‌یابی ژنومی، انتخاب به‌کمک نشانگر و ویرایش ژنوم به‌منظور انتقال مؤثر ژن‌ها و QTLهای شناسایی شده به ژنوتیپ‌های برتر و تسریع برنامه‌های به‌نژادی تشریح شده است.

یافته‌های تحقیق: گزینش به‌کمک نشانگرهای مولکولی، روشی کارآمد در به‌نژادی است که به‌جای در نظر گرفتن فقط فنوتیپ، امکان انتخاب ژنوتیپ‌های برتر را با استفاده از الگوهای نواربندی DNA در مراحل اولیه رشد موجود زنده فراهم می‌کند. این روش با کاهش تأثیرپذیری از محیط، دقت و سرعت برنامه‌های به‌نژادی را افزایش داده و دوره به‌نژادی را که در روش‌های کلاسیک ممکن است در حدود هشت تا ده سال طول بکشد، به‌طور چشم‌گیری کاهش می‌دهد. کاربرد موفق گزینش به‌کمک نشانگر در انتقال QTLهایی نظیر Saltol برای افزایش تحمل به شوری در برنج اثبات شده است. همچنین، نقش مؤثر این روش در محصولاتی مانند گندم و ذرت در غلبه بر تنش‌های غیرزیستی از جمله تنش شوری نشان داده است. با این‌حال، این روش برای صفات کمی پیچیده که توسط ژن‌ها یا QTLهای با اثرات کوچک کنترل می‌شوند، کارآیی محدودتری دارد. امروزه، رویکردهای پیشرفته‌تری مانند گزینش ژنومی (Genomic Selection) و ویرایش ژنوم مبتنی بر CRISPR/Cas9 همراه با فنوتیپ‌سازی با توان عملیاتی بالا (High-throughput phenotyping)، به‌عنوان راه‌کارهای مکمل برای افزایش دقت و سرعت برنامه‌های به‌نژادی به‌منظور ایجاد رقم‌های متحمل به تنش‌های محیطی نظیر شوری به‌کار گرفته می‌شوند.

نتیجه‌گیری: ابزارهای نوین به‌نژادی گیاهی مانند انتخاب به‌کمک نشانگر، مطالعات ارتباطی در سطح ژنوم و به‌ویژه فناوری‌های اُمیکس (ترانسکریپتومیکس، پروتئومیکس و متابولومیکس) و ویرایش ژنوم، انقلابی در فرآیند شناسایی و انتقال ژن‌های مطلوب به گیاهان زراعی ایجاد کرده‌اند. این فناوری‌ها امکان هرمی کردن ژن‌ها (Pyramiding Genes) و انتقال همزمان چندین ژن تحمل به شوری را با دقت و سرعت بالا فراهم می‌سازند.

واژه‌های کلیدی: ترنسکریپتوم، تعیین فنوتیپ با توان عملیاتی بالا، کریسپر، گزینش به‌کمک نشانگر، متابولومیکس، ویرایش ژنوم

تاریخ دریافت: ۱۴۰۴/۰۹/۲۶ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۱۱/۲۰

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: ۲- روش‌های به‌نژادی پیشرفته و چشم‌انداز آینده. *تحقیقات غلات*، *۱۵* (۴)، ۴۴۵-۴۲۵. doi: 10.22124/CR.2026.32537.1886

مقدمه

غلات، به‌ویژه محصولاتی مانند ذرت، برنج و گندم، نقش حیاتی در تغذیه انسان و تضمین امنیت غذایی جهانی ایفا می‌کنند. این گیاهان منبع اصلی انرژی هستند و نیازهای تغذیه‌ای جمعیت‌های گسترده‌ای در سراسر جهان را برآورده می‌سازند. تحقیقات گسترده در زمینه غلات طی پنج دهه اخیر منجر به بهبودی چشم‌گیر در تولید، بهره‌وری و ارتقای امنیت غذایی شده است (Poole *et al*., 2022). براساس داده‌های فائو (FAO, 2023)، سطح زیر کشت غلات عمده از جمله گندم، ذرت، برنج و جو در ایران در حدود ۸۶۵۳۹۷۱ هکتار و میزان تولید این محصولات در حدود ۲۰۹۵۱۴۳۳ تن است.

شوری، به‌عنوان یکی از عوامل چالش‌برانگیز تنش‌های غیرزیستی، از طریق کاهش رشد گیاهچه، اختلال در فرآیند فتوسنتزی، ایجاد سمیت یونی و کاهش سرعت سنتز پروتئین و متابولیسم لیپیدها، تأثیرات شدیدی بر فرآیندهای فیزیولوژیک و متابولیک گیاهان وارد می‌کند (Singh *et al*., 2019). گزارش‌ها نشان می‌دهند که کل مساحت خاک‌های شور در حدود ۳۹۷ میلیون هکتار است و در حدود ۴۵ میلیون هکتار از زمین‌های آبیاری‌شده نیز شور می‌باشند (Yousaf *et al*., 2020). کاهش میزان بارندگی و افزایش دما هر دو به‌طور مؤثری در افزایش شوری خاک، به‌ویژه در مناطق خشک و نیمه‌خشک جهان، نقش ایفا می‌کنند (Etesami & Maheshwari, 2018).

تحمل به شوری در گیاهان یک صفت کمّی است که توسط تعداد زیادی ژن تنظیم می‌شود (Chinnusamy *et al*., 2005). واکنش به تنش شوری در گیاهان از طریق درک و انتقال پیام‌های اسمزی و یونی به درون سلول‌ها و سپس ایجاد تغییرات در ویژگی‌های سلولی صورت می‌پذیرد. تا به امروز، هیچ حس‌گر یا گیرنده اختصاصی یون سدیم (Na^+) در گیاهان با قطعیت شناسایی نشده است (Nongpiur *et al*., 2020). تهیه ژنوتیپ‌های متحمل به شوری برای افزایش تاب‌آوری گیاهان زراعی در برابر این تنش از اهمیت بسزایی برخوردار است (Xu *et al*., 2016). درک سازوکارهای ژنتیکی و مولکولی تحمل به شوری برای تولید ژنوتیپ‌های جدید و متحمل به شوری به‌منظور افزایش عملکرد محصولات زراعی از جمله غلات ضروری است. برای شناسایی و تبیین سازوکارهای مولکولی مرتبط با تنش شوری در گیاهان، انواع فناوری‌های اومیکس (Omics) نظیر ژنومیکس (Genomics)، پروتئومیکس (Proteomics)، متابولومیکس (Metabolomics) و ترانس کریپتومیکس (Transcriptomics) به‌طور گسترده مورد استفاده قرار گرفته‌اند (Cramer *et al*., 2011). عصر جدید ژنومیک شامل توالی‌یابی نسل جدید (NGS; Next-Generation Sequencing)، بیوانفورماتیک و مدل‌سازی ژنتیکی، پروژه‌های ژنوم کامل و جمع‌آوری بانک‌های ژنی، ویرایش ژنوم مبتنی بر CRISPR-Cas9 و سیستم‌های نوکلئازی با دامنه‌های غیراختصاصی است که به دامنه‌های اتصال توالی‌های خاص DNA متصل می‌شوند و این ویژگی، فرآیند شناسایی و انتقال ژن‌ها به گیاهان زراعی جدید را تسهیل می‌کنند (Gaj *et al*., 2013). با استفاده از فناوری‌های نوین ویرایش ژنوم در محصولات مختلفی مانند برنج و گندم، فرصت‌های جدیدی را برای بهبود صفات مطلوب فراهم کرده است (Jaganathan *et al*., 2018). با این‌حال، فناوری کریسپر (CRISPR) از پروتئینی به‌نام Cas9 بهره می‌برد که به‌کمک RNAهای راهنما (gRNA) قادر است چندین محل هدف در ژنوم را شناسایی و اصلاح کند. محصولات اصلاح‌شده از طریق ویرایش ژنوم نسبت به گیاهان تراریخته مزایای بیش‌تری دارند، به‌نحوی که با ویرایش DNA برای صفات خاص معمولاً نیازی به وارد کردن DNA خارجی نیست و تغییرات هدف‌مند دست یافتنی‌تر خواهد بود (Malzahn *et al*., 2017). پیشرفت‌های اخیر نشان می‌دهند که مطالعات مربوط به پروتئومیکس و ترانسکریپتومیکس در غلات اصلی مانند برنج، گندم و ذرت به‌طور چشم‌گیری گسترش یافته‌اند تا ژن‌ها و پروتئین‌های کاندید مؤثر در تحمل به تنش شوری را آشکار سازند. یک بررسی جامع بیان می‌کند که ترکیب رویکردهای اومیکس (ژنومیکس، ترانسکریپتومیکس، پروتئومیکس و متابولومیکس) نقش عمده‌ای در روشن‌سازی سازوکارهای مولکولی تحمل به شوری در غلات داشته‌اند (Kumar *et al*., 2022). علاوه بر این، ارزیابی‌های مقایسه‌ای میان غلات نشان داده‌اند که برخی ژن‌ها یا پروتئین‌های کاندید به‌طور مؤثر در تحمل به شوری میان گونه‌های مختلف مشترک هستند که این امر می‌تواند به شناسایی ژن‌های کلیدی مشترک بین گونه‌ها منجر شود. از این منظر، چنین تحلیل‌هایی می‌توانند به‌عنوان راهنمایی ارزش‌مند برای به‌نژادگران عمل کنند، به این معنی که آن دسته از ژن‌ها یا پروتئین‌هایی که در چندین گونه از غلات به‌عنوان مؤثر شناخته شده‌اند، ممکن است هدف‌های مناسبی برای افزایش تحمل به شوری باشند.

این مطالعه با رویکردی نوآورانه و دوگانه، پیشرفت‌های اخیر در حوزه تحمل به شوری به‌ویژه در غلات را پوشش می‌دهد. نوآوری اصلی مطالعه نسبت به مطالعات مشابه، در ارائه یک چارچوب تحلیلی یک‌پارچه و گام‌به‌گام است که در قسمت اول به عمق‌بخشی در مبانی فیزیولوژیک و مولکولی سازوکارهای تحمل به شوری با استناد به جدیدترین یافته‌ها پرداخته شد و سپس در قسمت دوم به‌طور اختصاصی بر کاربرد نظام‌مند زیست‌فناوری‌های نوین از جمله ادغام ابزارهای اومیکس، نقشه‌یابی ژنومی، انتخاب به‌کمک نشانگر و ویرایش ژنوم برای انتقال مؤثر ژن‌ها و QTLهای شناسایی شده به ژنوتیپ‌های برتر و تسریع برنامه‌های به‌نژادی پرداخته شده است. این مطالعه با ایجاد پیوندی مستقیم و ساختاریافته میان یافته‌های بنیادی و راه‌کارهای عملی به‌نژادی، چارچوبی نوین و کاربردی برای شتاب‌بخشی به روند توسعه رقم‌های متحمل به شوری با تکیه بر شواهد مولکولی معتبر فراهم می‌آورد.

گزینش به‌کمک نشانگرهای مولکولی (MAS; Marker Aided Selection)

گزینش به کمک نشانگرهای مولکولی، در حقیقت روش خاصی درگزینش گیاهان مطلوب (ژنوتیپ‌های ویژه) در برنامه‌های به‌نژادی است. اساس کار این روش بر پایه الگوهای نواربندی DNA است، به این ترتیب که به‌جای انتخاب بهترین افراد (گیاهان) صرفاً از طریق فنوتیپ، از اطلاعات مولکولی (ژنوتیپی) افراد استفاده می‌شود. در حقیقت در این روش، نوارهای DNA به‌عنوان یک ابزار در خدمت به‌نژادگر هستند و باعث کارآمدی، بهروه‌وری و دقت روش‌های به‌نژادی می‌شوند. باید توجه داشت که همیشه روش MAS نمی‌تواند دارای سودمندی‌های ویژه‌ای باشد، بلکه با ملاحظه و تجزیه و تحلیل هزینه‌ها و منافع در مقایسه با روش‌های به‌نژادی کلاسیک باید تصمیم‌گیری مناسب در به‌کارگیری آن صورت گیرد (Nematzadeh & Kiani, 2011). روش‌های به‌نژادی کلاسیک برای گزینش بهترین گیاهان بستگی به شرایط محیطی و سن گیاه دارد تا امکان تظاهر صفات مختلف مسیر شود. اساساً به‌نژادگران، گیاهان مختلف را که دارای صفات متفاوت اما برجسته هستند، انتخاب و با انجام تلاقی (دورگ‌گیری) بین آن‌ها و ایجاد تنوع، بهترین ترکیبات ژنی با حداکثر بازدهی صفات مورد نظر را از بین نتاج حاصل انتخاب می‌کنند. ارزیابی و ردیابی صفات مختلف در روش‌های به‌نژادی کلاسیک در نسل‌های در حال تفکیک و طی چندین نسل متوالی صورت می‌گیرد و به‌همین سبب اصلاح و معرفی یک رقم جدید ممکن است هشت تا ده سال طول بکشد. بنابراین به‌نژادگران علاقه‌مند هستند که مجهز به فناوری‌های جدیدی شوند که نه‌تنها دقت به‌نژادی را افزایش دهند، بلکه مدت زمان برنامه به‌نژادی گیاهی را کاهش دهند. امروزه فناوری نشانگرهای مولکولی چنین امکاناتی را فراهم آورده تا به‌نژادگرها بتوانند در مدت زمان کوتاه‌تری به اهداف به‌نژادی خود دست یابند (Nematzadeh & Kiani, 2011). انتخاب به‌کمک نشانگرهای مولکولی، فرآیندی است که در آن از نشانگرهای مولکولی مرتبط با صفتات زراعی مورد نظر که توسط ژن‌های منفرد یا QTL کنترل می‌شوند، برای انتخاب استفاده می‌شود، به‌گونه‌ای که به‌جای انتخاب مستقیم صفت، انتخاب بر مبنای نشانگرهای ژنتیکی مرتبط با آن صفت عمل شود (Mwando *et al*., 2020).

به‌نژادی گیاهی برای افزایش تحمل گیاهان برنج به تنش شوری اخیراً به‌روزرسانی شده است. کاربرد ابزارهای پیشرفته‌ای نظیر MAS، مهندسی ژنتیک و فناوری ویرایش ژنوم در انتقال ژن‌ها /QTL های متحمل به شوری به ژنوتیپ‌های برتر برنج نقش مؤثری ایفا کرده و به تسریع فرآیند توسعه رقم‌های برنج متحمل به شوری کمک می‌کنند (Haque *et al*., 2021). کاربرد روش MAS می‌تواند چرخه اصلاح گیاه را کوتاه کند، زیرا امکان انتخاب گیاهان دارای ژن‌های هدف را در مراحل اولیه رشد فراهم می‌کند و علاوه بر صرفه‌جویی در نیروی کار، زمان و نهاده‌های کشاورزی نظیر کود، آفت‌کش و آبیاری، موجب می‌شود که انتخاب کم‌تر تحت تأثیر عوامل محیطی قرار گیرد. از سوی دیگر، روش تلاقی برگشتی به‌کمک نشانگر (MABC; Marker-assisted Backcross) برای انتقال ژن‌های مرتبط با تحمل به شوری به ژنوتیپ‌های برتر سریع‌تر و دقیق‌تر عمل می‌کند. روش MABC این امکان را به به‌نژادگر می‌دهد که در هر چرخه به‌نژادی بتواند گیاهان دارای ژن‌های هدف وارد شده را انتخاب و ژنوم والد تکراری (RPG; Recurrent Parent Genome) را تسریع کند و در مقابل انتقال ژن‌های نامطلوب را کاهش دهد (Mani *et al*., 2014). از نشانگرهای ریزماهواره (SSR) به‌منظور شناسایی QTLهای مرتبط با صفاتی نظیر باروری دانه گرده، غلظت Na^+ و تجمع یون‌های Ca^{2+}، Na^+ و K^+ (Koyama *et al*., 2001)، و همچنین QTLهای صفات فیزیولوژیک مرتبط با تحمل به شوری در جمعیت‌های F_2

برنج استفاده شده است (Koyama *et al*., 2001). علاوه بر این، QTLهای مرتبط با تحمل به شوری برای صفات مرحله جوانه‌زنی برنج نیز با استفاده از نشانگرهای SSR و AFLP در یک جمعیت $F_{2:4}$ برنج گزارش شده‌اند (Mardani *et al*., 2014). ژن‌ها/QTL های مرتبط با جذب پتاسیم (K^+) و سدیم (Na^+) نیز برای افزایش تحمل به شوری در برنج با استفاده از نشانگرهایی نظیر AFLP، RFLP و SSR تعیین شده‌اند (Kumar *et al*., 2015). جایگاه‌های ژنومی و QTLهای مرتبط با تحمل به شوری با استفاده از نشانگرهای SSR مجاور ناحیه *Saltol* برای صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی برنج نظیر میزان سدیم و پتاسیم، میزان کلروفیل، پرولین و آنزیم‌های آنتی اکسیدانت نظیر کاتالاز، پراکسیداز و مالون دهالدهید نیز گزارش شده‌اند (Kordrostami *et al*., 2017). هرمی‌سازی ژن‌ها/ QTLها به‌کمک نشانگرهای مولکولی، ابزار قدرت‌مندی برای وارد کردن چندین ژن یا QTL مؤثر در تحمل به تنش‌های زیستی و غیرزیستی به‌شمار می‌آید (Muthu *et al*., 2020). خالید و همکاران (Khalid *et al*., 2023) در مطالعه‌ای گزارش دادند که نشانگرهای SSR مبتنی بر ژن‌های کاندید توسعه یافته‌اند که به‌طور خاص نواحی عملکردی ژنوم گندم را که در تحمل به شوری نقش دارند، هدف قرار می‌دهند. جایگاه‌های کروموزومی واقع روی کروموزوم‌های 4A، 5A، 5B و 7A گندم با عملکرد و صفات مرتبط با عملکرد تحت شرایط شوری پیوستگی دارند و برای این نواحی نشانگرهای KASP توسعه یافته‌اند تا کارآیی انتخاب را بهبود بخشند (Hu *et al*., 2021).

روش تلاقی برگشتی با به‌کارگیری نشانگرهای مولکولی و نقشه‌یابی QTL برای شناسایی جایگاه‌های ژنی تحمل به شوری از گونه‌های مرتبط به‌کار گرفته شده است. به‌عنوان مثال، نواحی سینتنیک شامل QTL *Saltol* در برنج با موفقیت با استفاده از نشانگرهای SSR در ذرت شناسایی شده و QTLهای کلیدی مرتبط با تحمل به شوری روی کروموزوم یک ذرت تعیین شده‌اند (Ndunge, 2021). در برنامه‌های به‌نژادی ذرت، از انتخاب به‌کمک نشانگر (MAS) برای ارزیابی تحمل به شوری هم در مرحله گیاهچه‌ای و هم در مرحله زایشی بهره گرفته شده است. نشانگرهای مولکولی معتبر که با ژن‌ها یا QTLهای اصلی مرتبط هستند، ابزارهایی کلیدی برای انتخاب زودهنگام و نیز طراحی تلاقی‌های برگشتی به‌شمار می‌آیند (Ndunge, 2021). لوو و همکاران (Luo *et al*., 2019) گزارش کردند که نشانگرهای SNP مبتنی بر ژن‌های کاندید مسیر SOS (درگیر در هموستازی یون) و هاپلوتیپ‌های ژن‌های کلیدی مرتبط با تحمل به شوری مانند *SAG4* و *SAG6* برای استفاده در روش MAS ارزش‌مند هستند. ماری و همکاران (Marè *et al*., 2023) پژوهشی را با هدف انتقال ژن‌های مرتبط با تحمل به شوری (*Saltol*) از یک رقم برنج بخشنده متحمل به شوری از نوع ایندکا (IR64-*Saltol*) به دو رقم برنج ژاپونیکا (Vialone Nano و Onice) انجام دادند. ارزیابی‌های زراعی و فیزیولوژیک در دو شرایط محیطی (بدون تنش و تنش شوری به‌روش هیدروپونیک) صورت گرفت. در این مطالعه از روش تلاقی برگشتی به‌کمک نشانگر (MABC) و همچنین گزینش‌های رو به جلو به جمعیت تلاقی برگشتی به‌کمک نشانگرهای KASP در مراحل گیاهچه‌ای استفاده شد. ارزیابی دقیق بازیابی ژنوم پس از دو نسل خودگشنی و سه نسل MABC، با به‌کارگیری ۱۵۵۸۰ نشانگر SNP حاصل از توالی‌یابی مبتنی بر تعیین ژنوتیپ (GBS) انجام شد. نتایج نشان داد که در لاین‌های اینتروگرسیون نهایی، درصد بازیابی ژنوم والد تکراری با نشانگرهای KASP و GBS به‌ترتیب به ۱۰۰ و ۹۸/۹۷ درصد رسید. لاین‌های برتر شناسایی شده (VN1، VN4 و O1) در مقایسه با والدین پذیرنده، دارای نشت الکترولیت کم‌تر، حفظ محتوای نسبی آب و نسبت زیست‌توده بیش‌تر بودند. این نتایج منجر به معرفی لاین‌های مذکور به‌عنوان ژنوتیپ‌های امیدبخش برای استفاده در برنامه‌های به‌نژادی برنج در شرایط شور شد. لازم به تاکید است که ناحیه *Saltol* برنج یک ناحیه چندژنی است که حاوی مجموعه‌ای از ژن‌های کاندید با نقش‌های احتمالی در تحمل به شوری هستند. با وجود استفاده گسترده از این ناحیه در برنامه‌های به‌نژادی برنج، هنوز ژن(های) کلیدی مسئول تحمل به شوری به‌طور کامل شناسایی نشده و موضوع بحث باقی مانده است. در حال حاضر، فقط برای دو جزء این ناحیه (ناقل *OsHKT1;5* و فاکتور رونویسی *OsGATA8*)، به‌طور تجربی نقش مستقیم در تحمل به شوری در مرحله گیاهچه‌ای برنج اثبات شده است. این موضوع، پیچیدگی مکانیسم تحمل وابسته به ژن *Saltol* و نیاز به مطالعات ژنتیک مولکولی عمیق‌تر را برجسته می‌سازد (Nutan *et al*., 2020).

گزینش ژنومی برای تحمل به شوری در غلات

در طبیعت، بسیاری از صفات کمی با اهمیت اقتصادی از جمله عملکرد و تحمل به تنش‌های زیستی و غیرزیستی،

توسط تعداد زیادی از QTLهای با اثرات کوچک کنترل می‌شوند که روش MAS معمولاً قادر به شناسایی و ثبت این آلل‌های کم‌اثر نمی‌باشد (Bernardo, 2016). برای غلبه بر این محدودیت، راه‌کار مبتنی بر مدل‌های پیش‌بینی ژنتیکی تحت عنوان گزینش ژنومی (GS; Genomic Selection) معرفی شد (Meuwissen *et al*., 2001). گزینش ژنومی با بهره‌گیری از جوامع آموزش‌دیده، به‌منظور توسعه مدل‌های پیش‌بینی مبتنی بر داده‌های فنوتیپی و ژنوتیپی انجام می‌گیرد. این مدل پیش‌بینی، به نوبه خود، برای برآورد ارزش اصلاحی ژنومی (GEBV; Genomic Estimated Breeding Value) تمامی افراد جمعیت اصلاحی بزرگ صرفاً با استفاده از داده‌های ژنوتیپی آن‌ها کاربرد دارد (Poland *et al*., 2012). روش‌های متنوعی برای توسعه مدل‌های پیش‌بینی پارامتری و ناپارامتری وجود دارد که از جمله آن‌ها می‌توان به بهترین پیش‌بینی نااریب خطی (BLUP)، رگرسیون بیزی، رگرسیون ریج، رگرسیون هسته‌ای و همچنین روش‌های یادگیری ماشین مانند جنگل تصادفی (RF; Random Forest) و ماشین بردار پشتیبان (SVM; Support Vector Machine) اشاره کرد (de Los Campos *et al*., 2013). دقت پیش‌بینی این مدل‌ها به عوامل متعددی بستگی دارد که از جمله مهم‌ترین آن‌ها می‌توان به اندازه جمعیت آموزشی (Endelman *et al*., 2014)، تراکم نشانگرهای ژنتیکی در جمعیت ژنوتیپی (Zhang *et al*., 2015) و وراثت‌پذیری صفات مورد مطالعه (Duangjit *et al*., 2016) اشاره کرد.

گزینش ژنومی به‌عنوان روشی مؤثر برای تسریع اصلاح گیاهان زراعی مطرح شده است، با این وجود به‌کارگیری گسترده آن همچنان با چالش‌هایی، از جمله هزینه بالا و کارایی محدود فناوری‌های توالی‌یابی و تراشه‌های ژنتیکی، مواجه است. لو و همکاران (Lu *et al*., 2025) کارآیی فناوری توالی‌یابی کل جمعیت را در چارچوب گزینش ژنومی بررسی کردند. آن‌ها با استفاده از ۴۱۷ ژنوتیپ برنج، هفت مدل پیش‌بینی توسعه دادند و برای محتوای آمیلوز (۰/۸۳۶۰-۰/۸۳۱۶) و قوام ژل (۰/۷۲۳۵-۰/۷۰۷۵) دقت پیش‌بینی بالایی را مشاهده کردند. همچنین، با استفاده از مدل‌های GBLUP تأثیر تعداد نشانگرها و اندازه جمعیت را بر دقت پیش‌بینی‌ها ارزیابی و آشکار کردند که افزایش تعداد نشانگرها و اندازه جمعیت در ابتدا بهبود چشم‌گیر دقت پیش‌بینی را به‌همراه دارد، اما بعد از رسیدن به یک آستانه، دقت به مرحله اشباع می‌رسد. در مرحله نهایی، از طریق مطالعات ارتباطی در سطح ژنوم، مجموعه‌ای از SNPها را در پنج سطح معنی‌دار مختلف انتخاب و در مدل‌های پیش‌بینی وارد و مشاهده کردند که استفاده از نشانگرهایی که با صفات هدف ارتباط قوی‌تری دارند، به‌طور معنی‌داری دقت پیش‌بینی را افزایش می‌دهند. مطالعات سوکوماران و همکاران (Sukumaran *et al*., 2018) نشان داده است که ادغام برهمکنش ژنوتیپ و محیط در مدل‌های گزینش ژنومی، یک راهبرد امیدبخش برای افزایش کارایی انتخاب در برنامه‌های به‌نژادی گندم دوروم است. این رویکرد پیش‌بینی‌پذیری عملکرد در محیط‌های متنوع را بهبود بخشیده و زمینه را برای دستیابی به نرخ بالاتر پیشرفت ژنتیکی فراهم می‌کند. مطابق با گزارش سینگ و همکاران (Singh *et al*., 2023)، مدل‌های گوناگون پیش‌بینی ژنومی، از جمله پیش‌بینی خطی نااریب ژنومی (gBLUP; Genomic Best Linear Unbiased Prediction) و رویکردهای بیزی، دقت پیش‌بینی یکسانی در برآورد تحمل به شوری برای صفات مرتبط با زیست‌توده در ذرت دارند. این نتایج، بینش‌های مهمی برای کاربرد گزینش ژنومی در برنامه‌های به‌نژادی ذرت متحمل به شوری فراهم می‌سازد. به‌کارگیری این رویکرد می‌تواند سرعت توسعه رقم‌های سازگار با خاک‌های شور را افزایش دهد و از این‌رو بهره‌وری تولید ذرت در مناطق شور را بهبود بخشد.

نقشه‌یابی ارتباطی در سطح ژنوم برای تحمل به شوری

گیاهان با توجه به غیرمتحرک بودن، به‌ناچار به سازوکارهای سازگاری چندلایه و پیچیده برای مقابله با تنش‌های محیطی محلی تکامل یافته‌اند. در این راستا، مطالعات نقشه‌یابی ارتباطی طی حدود ۱۵ سال گذشته به رویکردی رایج و مؤثر برای شناسایی ژن‌های مرتبط با صفات سازگاری و تحمل به تنش‌های محیطی تبدیل شده است (Katori *et al*., 2010). با پیشرفت‌های اخیر در مطالعات ارتباطی در سطح ژنوم (GWAS; Genome-Wide Association Study)، از الگوی عدم تعادل پیوستگی (LD; Linkage Disequilibrium) برای شناسایی ارتباط بین تنوع ژنتیکی و صفات فنوتیپی در میان ژنوتیپ‌های متعدد از جمعیت‌های طبیعی بهره‌برداری می‌شود. در حال حاضر، توسعه فناوری‌های شناسایی ژنوتیپ در سطح ژنوم، امکان تعیین ژنوتیپ صدها نمونه گیاهی را در هزاران جایگاه ژنی با استفاده از نشانگرهای مولکولی با توان عملیاتی بالا فراهم کرده است. این روش منجر به بهبود دقت، سرعت و

کارایی برنامه‌های به‌نژادی گیاهی مدرن شده است (Cao *et al*., 2020). روش GWAS برای شناسایی ژن‌های هدف قادر است با دقت بالا، چندشکلی‌ها و جایگاه‌های ژنتیکی مسئول تغییرات فنوتیپی را تحت شرایط مختلف تنش‌های غیرزیستی (Naveed *et al*., 2018) و زیستی (Afzal *et al*., 2022) شناسایی کند. علاوه بر استفاده از SNPهای با تراکم بالا که معمولاً در روش GWAS مورد استفاده قرار می‌گیرند، این روش مزیت گزینش جمعیت‌های طبیعی بر اساس تغییرات فنوتیپی برای تعیین ژنوتیپ، که به شناسایی دقیق‌تر ژن‌های مرتبط با ویژگی‌های مورد نظر کمک می‌کند، را نیز دارد. مطالعات ارتباطی در سطح ژنوم، به‌عنوان روشی قدرت‌مند برای شناسایی جایگاه‌های ژنتیکی و ژن‌های کاندید مرتبط با تحمل شوری در محصولات زراعی نیز شناخته می‌شود. ترکیب این روش با تحلیل‌های فیزیولوژیک و ترانسکریپتوم، سازوکارهای مولکولی اساسی تحمل به شوری را بیش‌تر روشن می‌سازد و از راه‌کارهای اصلاح به‌کمک نشانگر و اصلاح ژنتیکی پشتیبانی می‌کند (Xu *et al*., 2023).

در مطالعات ارتباط ژنومی، ژن *OsWRKY53* به‌عنوان تنظیم‌کننده کلیدی در تحمل به شوری شناسایی شده است (Pruthi, 2024). مطالعات مزرعه‌ای نشان داده‌اند که افزایش بیان ژن *OsWRKY53* می‌تواند تحمل به تنش شوری در برنج را از طریق فعال‌سازی مسیرهای سیگنال‌دهی مرتبط (مانند سنتز پرولین و تنظیم یونی) بهبود بخشد (Song *et al*., 2021) با این‌حال، چالش اصلی، برهمکنش ژنوتیپ×محیط (G×E) است که باعث ناپایداری عملکرد این صفت در شرایط مختلف شوری خاک، اقلیم و مدیریت زراعی می‌شود. برای استفاده عملی، نیاز به راهبردهایی مانند ویرایش ژنومی (CRISPR/Cas9) برای تنظیم دقیق بیان یا به‌نژادی این ژن با سایر جایگاه‌های ژنی مؤثر بر تحمل به شوری است تا اثرات نامطلوب G×E کاهش یابد (Yu *et al*., 2023). علاوه بر این، پژوهش‌های دیگر نیز نواحی ژنی کنترل‌کننده صفات کمی (QTLs) و ژن‌های کاندیدای متعددی از جمله *OsHAK13*، *OsCY21-4*، *OsHAK20* و *STRK1* را کشف کرده‌اند که همگی نشان دهنده کنترل ژنتیکی تحمل به شوری در مراحل خاصی از رشد گیاه هستند (Jahan *et al*., 2024). اخیراً بر اساس مطالعات ارتباطی گستره ژنوم (GWAS)، ۵۴ نشانگر SNP معنی‌دار شناسایی شده‌اند که با صفات هموستازی یونی در ارتباط بودند. با تلفیق نتایج GWAS و داده‌های توالی‌یابی RNA، ژن‌های کاندید مهمی نظیر *AQP*، *SYT3*، *PGK2*، *BASS3* و *SINAT2* شناسایی شدند (Xu *et al*., 2023).

در گیاه برنج ژن‌های کاندیدای رمزکننده انتقال دهنده‌های همزمان کاتیون کلراید (Cation-Chloride Cotransporters) (*Os01g0304100*)، عوامل رونویسی WRKY (*WRKY12*)، فعال‌کننده‌های بیان آلفا- آمیلاز وابسته به جیبرلین (*GAMyb*)، پمپ‌های پروتونی H^+-ATPase غشای پلاسمایی (*Os01g0966000*)، پروتئین پراکسیداز BP1 (*Os01g0963000*) و انتقال‌دهنده‌های K^+ با ظرفیت بالا (HAK) مانند *Os02g0730300* شناسایی شده‌اند (Nayyeripasand *et al*., 2021). سایر ژن‌های نوین، شامل عوامل رونویسی ABI/VP1، پروتئین مرتبط با رتینوبلاستوما (RBR)، لاکس (Lox)، پروتئین‌های (F-box) و آنتی‌پورترهای Na^+/H^+ هستند (Nayyeripasand *et al*., 2021). مطالعات ژنتیکی در گیاه جو نشان داده‌اند که نواحی ژنومی کنترل‌کننده صفات کمّی (QTLs) روی کروموزوم‌های H2، H5 و H7 با واکنش به تنش شوری در مرحله جوانه‌زنی در ارتباط هستند. افزون بر این، برخی QTLهای واقع روی کروموزوم H5 با پاسخ‌های وابسته به اسید آبسیزیک (ABA) که نقش مهمی در تحمل به شوری ایفا می‌کنند، مرتبط هستند (Mwando *et al*., 2020).

کاربرد فناوری‌های ژنتیکی نوین در تحمل به شوری

فناوری‌های نوین ژنتیکی به‌ویژه ابزارهای پیشرفته ویرایش ژنوم، نقش کلیدی و تعیین‌کننده‌ای در توسعه رقم‌های گیاهی مقاوم به تنش شوری ایفا می‌کنند. این فناوری‌ها امکان اصلاح دقیق، هدف‌مند و کارآمد ژن‌ها و مسیرهای مولکولی مرتبط با تحمل به شوری را فراهم می‌آورند، بدون آنکه نیازی به انتقال ژن‌های بیگانه وجود داشته باشد. بدین ترتیب، ویرایش ژنوم به‌عنوان روشی امن، سریع و اقتصادی در بهبود ویژگی‌های مقاومتی گیاهان تحت شرایط تنش شوری مطرح است. سیستم‌های ویرایش ژنومی پیشرفته نظیر CRISPR/Cas9 و CRISPR/Cpf1 به‌طور گسترده در اصلاح ژنتیکی گیاهان زراعی مهمی مانند برنج، گندم و ذرت به‌کار رفته‌اند و با ویرایش مستقیم ژن‌های کلیدی، فرآیند بهبود عملکرد گیاهان در شرایط تنش شوری را تسریع کرده‌اند. همچنین، استفاده از ویرایش‌گرهای بازی (Base Editors) امکان ایجاد تغییرات نقطه‌ای دقیق در توالی‌های ژنی را بدون نیاز به ایجاد شکستگی‌های دو رشته‌ای DNA فراهم می‌کنند و از این‌رو

موجب کاهش خطا و افزایش بازدهی فرآیند ویرایش می‌شوند. ادغام این فناوری‌ها با داده‌های به‌دست آمده از مطالعات ژنومی مانند GWAS، QTL، پروتئومیکس و ترانسکریپتومیکس، فرصت‌های نوینی را برای شناسایی و بهره‌برداری از آلل‌های مقاوم به شوری فراهم آورده است. این رویکردها می‌توانند نقش مؤثری در تولید رقم‌های برنج با مقاومت پایدار و عملکرد بهینه ایفا کنند (Li *et al*., 2022). ترانسکریپتومیکس، متابولومیکس و توالی‌یابی نسل بعدی (Next Generation Sequencing)، با سرعت و دقت بالا قادر به شناسایی ژن‌ها و شبکه‌های تنظیمی کلیدی مرتبط با پاسخ گیاه به تنش شوری هستند. این فناوری‌ها سازوکارهای پیچیده انتقال یون، تنظیم اسمزی و کنترل گونه‌های اکسیژن فعال را در گیاهان روشن ساخته و به فهم عمیق‌تر سازوکارهای زیستی مقاومت در برابر شوری کمک می‌کنند (Singh *et al*., 2024). ژنومیکس مقایسه‌ای در گونه‌های مدل نظیر آرابیدوپسیس منجر به کشف ژن‌ها و مسیرهای حفاظت شده مرتبط با پاسخ به تنش شوری شده است، از جمله مسیر SOS (Salt Overly Sensitive) که نقش کلیدی در تنظیم تحمل به نمک دارد، و ژن‌های مهم دیگری مانند *NHX1* که در تقسیم داخل سلولی و تنظیم یون سدیم (Na^+) در سلول نقش اساسی ایفا می‌کنند. این یافته‌ها کمک شایانی به درک بهتر سازوکارهای مولکولی مقاومت به شوری و توسعه راه‌کارهای به‌نژادی کرده‌اند (Nongpiur *et al*., 2016). ویرایش چندگانه، به‌معنای اصلاح همزمان چندین ژن هدف‌مند مرتبط با تنش در یک رویداد واحد است که فرآیند اصلاح صفات پیچیده مانند تحمل به شوری را تسریع می‌بخشد، همان‌طور که در مطالعات اخیر روی برنج مشاهده شده است (Wang *et al*., 2022a).

مطالعات ژنومیکس عملکردی و ترنسکریپتومیکس، ابزارهای کلیدی در شناسایی ژن‌های درگیر در پاسخ به تنش شوری، از جمله ژن‌های کُدکننده آنتی‌پورترهای Na^+/H^+ مانند *NHX1* و *SOS1* هستند. این پروتئین‌ها با انتقال یون‌های سدیم اضافی به داخل دانه‌های شیره‌ای (واکوئل‌ها)، نقش حیاتی در حفظ هموستاز یونی ایفا می‌کنند. بیان بیش از حد این ژن‌ها در گیاهان مدل نتایج روشنی از افزایش تحمل به شوری ارائه داده است که بیانگر پتانسیل بالای آن‌ها در مهندسی ژنتیکی گیاهان مقاوم به شوری است (Atta *et al*., 2023). تحلیل ترنسکریپتوم در جهش‌یافته‌های ذرت نشان داده است که رقم‌های مقاوم به شوری، افزایش معنی‌داری در بیان ژن‌های دخیل در مسیرهای متابولیسم گلوتاتیون، فعالیت آنزیم‌های سیستم اکسایش-کاهش (REDOX) و حفظ هموستازی سلولی از خود نشان می‌دهند. در مقابل، ژنوتیپ‌های حساس به شوری تمایل به تجمع بالاتر یون سدیم و شاخص‌های بیوشیمیایی تنش اکسیداتیو داشتند. این داده‌ها شواهد قوی از ارتباط علّی بین الگوهای بیان ژن و مکانیسم‌های فیزیولوژیک تعیین‌کننده تحمل به شوری ارائه می‌دهند و بیانگر نقش کلیدی این مسیرهای مولکولی در پاسخ گیاه به تنش شوری هستند (Wang *et al*., 2019).

کاربرد ترانسکریپتوم در تنش شوری

در سال‌های اخیر، پیشرفت‌های چشم‌گیر در حوزه علوم مولکولی گیاهی، دانش جمعی ما را به‌طور قابل توجهی ارتقا داده است. در این میان، ترانسکریپتومیکس به‌عنوان روشی قدرت‌مند و کارآمد برای بررسی و درک پاسخ‌های متفاوت ژن‌ها طی یک سری زمانی معین، مورد توجه ویژه‌ای قرار گرفته است. ترانسکریپتومیکس، به‌عنوان یک فناوری پیشرفته، امکان مطالعه مجموعه کامل رونوشت‌های RNA (شامل رونوشت‌های کدکننده و غیرکدکننده) در یک سلول مشخص و تحت شرایط ویژه را فراهم می‌آورد. این روش، با ارائه تصویری جامع از فعالیت‌های ژنتیکی، نقش مهمی در شناخت سازوکارهای مولکولی گیاهان دارد (Supplitt *et al*. 2021). تحلیل بیان بافت تحت شرایط رشدی مختلف، شبکه تنظیم ژن‌های پاسخ‌گو به آن مرحله یا شرایط ویژه را آشکار می‌سازد. این روش به حاشیه‌نویسی و تفسیر کارکردی ژن‌هایی کمک می‌کند که پیش‌تر به‌دلیل کمبود اطلاعات، فاقد تفسیر کارکردی بودند. این فرآیند نه‌تنها درک ما را از سازوکارهای مولکولی بهبود می‌بخشد، بلکه امکان شناسایی و تفسیر ژن‌های ناشناخته را نیز فراهم می‌آورد (Lowe *et al*., 2017).

توالی‌یابی RNA (RNA-seq) یک فناوری پیشرفته توالی‌یابی با توان عملیاتی بالا است که امکان تعیین توالی کامل تمامی رونوشت‌های RNA موجود در نمونه را فراهم می‌کند. این روش به‌دلیل دقت بالا و گستره پوشش وسیع، قابلیت جایگزینی تحلیل‌های مبتنی بر میکروآرایه را دارد (Mutz *et al*., 2013). تجزیه و تحلیل رونوشت‌های مختلف گیاهان مختلف تحت تنش شوری اطلاعات ارزشمندی در مورد سازوکارهای مولکولی مرتبط با تحمل به شوری فراهم می‌آورد. این مطالعات در گیاهان مختلفی از جمله برنج (Formentin *et al*., 2018)، آژیلوپس

(*Aegilops tauschii*) (Dorostkar *et al*., 2022)، ارزن مرواریدی (Satyavathi *et al*., 2022)، و جو زراعی و وحشی (Gharaghanipor *et al*., 2022) انجام شده است. برخی پژوهش‌گران در زمینه بیان ژن و هموستازی یونی مطالعه و گزارش کرده‌اند که تنش شوری موجب تغییرات بیان ژن‌های مرتبط با انتقال یون، نظیر *SOS1* و خانواده *HKTs* می‌شود. این تغییرات در بیان ژن‌ها نقش مهمی در حفظ تعادل یونی Na^+/K^+ و سازگاری با شرایط تنش‌زا ایفا می‌کنند (Abdul Aziz & Masmoudi, 2023). در گندم، لاین موتانت PL6 ، تجمع کم‌تر یون سدیم (Na^+) و سطوح بالاتر یون پتاسیم (K^+) را نسبت به نوع وحشی نشان داد. این ویژگی بیانگر بهبود هموستازی یونی در این موتانت و احتمالاً افزایش تحمل آن به تنش شوری است (Hong *et al*., 2024). تحلیل‌های ترانسکریپتوم نشان داده‌اند که بیان ژن‌های مرتبط با سم‌زدایی گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) و مسیرهای متابولیک مرتبط با گلوتاتیون به‌طور معنی‌داری تحت شرایط شوری افزایش می‌یابد. این تنظیم افزایشی در بیان ژن‌ها، ظرفیت گیاه را برای مقابله با تنش اکسیداتیو تقویت و در افزایش تحمل به تنش شوری نقش مؤثری ایفا می‌کند (Hong *et al*., 2024).

کاربرد پروتئوم در تنش شوری

پیشرفت‌های چشم‌گیر در زمینه پروتئومیکس در سال‌های اخیر، امکان جمع‌آوری داده‌های با کارایی بالا را فراهم کرده است. این فناوری به‌عنوان ابزاری قدرت‌مند، امکان شناسایی و تحلیل شبکه‌های مولکولی در گیاهان را فراهم می‌کند. برای مقابله با کاهش عملکرد و تولید رقم‌های مقاوم به شوری در گیاهان زراعی، درک پاسخ‌های مولکولی آن‌ها به تنش شوری ضروری است. در این راستا، به‌طور گسترده‌ای از فناوری پروتئومیکس کمّی بدون برچسب (Label-Free Quantitative Proteomics) در مطالعات مرتبط با تنش شوری استفاده شده است (Zhang *et al*., 2012). در مطالعه‌ای با استفاده از روش کمی‌سازی نسبی و مطلق پروتئین‌های مبتنی بر برچسب‌های هدف‌گذار ایزوبار (iTRAQ; Isobaric-Tags for Relative & Absolute Quantitation)، پروتئین‌های مرتبط با واکنش‌های ردوکس، فتوسنتز، متابولیسم کربوهیدرات‌ها و پاسخ به شوری در دو رقم برنج با پاسخ‌های متفاوت به شوری (حساس و متحمل) شناسایی شدند (Kausar & Komatsu, 2022). در پژوهشی در ذرت، ۱۷۴۷ پروتئین شناسایی شد که از میان آن‌ها، ۲۰۹ پروتئین پاسخ‌گو به تنش شوری بودند و عمدتاً مرتبط با فرآیندهایی مانند تنش اکسیداتیو، دهیدراتاسیون، تنفس سلولی و ترجمه بودند (Soares *et al*., 2018). در شرایط تنش شوری، تغییرات بیان پروتئین‌ها در سطوح مختلف پیش از رونویسی، پس از رونویسی و ترجمه رخ می‌دهد. شناسایی پروتئین‌های مرتبط با تنش و ژن‌های مناسب، می‌تواند به افزایش تحمل گیاهان در برابر تنش‌ها کمک کند (Barkla *et al*., 2009). گیاهان با افزایش برخی متابولیت‌های ضروری، قادر به مقابله با آثار منفی تنش شوری هستند (Turan *et al*., 2012). این فرآیند از طریق تغییر بیان ژن‌ها و تنظیم پروتئین‌های ساختاری یا آنزیمی در مسیرهای متابولیک مختلف انجام می‌شود (Joseph & Jini, 2010).

پروتئومیکس به‌عنوان ابزاری کارآمد، تغییرات بیان ژن و پروتئین‌های واکنش‌دهنده به تنش‌های محیطی را بررسی می‌کند (Sobhanian *et al*., 2011). این روش، تغییرات دینامیک پروتئین‌ها تحت شرایط تنش شوری را ارزیابی کرده و به شناسایی پروتئین‌های فعال یا غیرفعال در فرآیندهایی مانند متابولیسم، آنتی‌اکسیدانی، تنظیم اسمزی و حفاظت ساختاری کمک می‌کند (Guo *et al*., 2012). پروتئومیکس مقایسه‌ای گیاهان قبل و بعد از تنش، اطلاعات ارزش‌مندی در مورد سازوکارهای دفاعی گیاهان در برابر تنش‌های محیطی فراهم می‌آورد (Kamal *et al*., 2010). رویکردهای پروتئومیکس قادر به شناسایی پروتئین‌های جدیدی هستند که در واکنش به تنش شوری نقش دارند و می‌توانند عملکردهای مهمی در تعدیل هورمونی، هموستاز یونی و دفاع آنتی‌اکسیدانی داشته باشند (Kausar & Komatsu, 2022). این پروتئین‌ها به‌طور مستقیم در تنظیم پاسخ‌های گیاهان به تنش شوری دخالت دارند و موجب بهبود مقاومت به شوری می‌شوند. استفاده از راه‌کارهای یک‌پارچه شامل ژنومیکس، پروتئومیکس و متابولومیکس، اطلاعات گران‌بهایی در مورد سازوکارهای مولکولی فراهم می‌آورد و به توسعه ژنوتیپ‌های جدید و متحمل به شوری کمک می‌کند (Jha *et al*., 2024).

تحلیل‌های پروتئومیکس تغییرات بیان پروتئین‌ها و اختلالات متابولیک ناشی از تنش شوری را آشکار می‌سازند و پروتئین‌های حیاتی دخیل در پاسخ به این تنش را شناسایی می‌کنند (Witzel & Mock, 2016). این تحلیل‌ها موجب ارتقای فهم ما از سازوکارهای مولکولی گیاهان در مواجهه با شوری می‌شوند و امکان شناسایی اهداف مولکولی بالقوه برای بهبود تحمل به شوری در

گیاهان زراعی حساس را فراهم می‌آورند. برخی پژوهش‌ها نشان داده‌اند که پروتئین‌های متعددی از جمله آنزیم‌های مرتبط با فتوسنتز و سیستم‌های دفاعی آنتی‌اکسیدانی در پاسخ به تنش شوری، دستخوش تغییر در سطح بیان ژن‌ها می‌شوند (Mwando *et al*., 2020).

ویرایش ژنوم و تحمل به شوری

ویرایش هدف‌مند ژنوم به‌عنوان روشی دقیق و کارآمد در مهندسی ژنتیک، تحولی اساسی در علم ژنومیک گیاهی ایجاد کرده و بستر مناسبی برای بهبود صفات، به‌ویژه افزایش تحمل گیاهان در برابر تنش‌های زیستی و غیرزیستی فراهم کرده است (Huang *et al*., 2020). مگا نوکلئازها، نوکلئازهای شبه فعال کننده رونویسی (TALEN; Transcription Activator-like Effector Nuclease)، نوکلئازهای انگشتی روی (ZFN; Zinc Finger Nuclease) و سیستم‌های تناوب کوتاه پالیندرومی مرتب شده (CRISPR/Cas) همگی به‌عنوان ابزارهای قدرت‌مند برای تغییر ژنوم‌ها استفاده شده‌اند (Pythoud, 2004). فناوری CRISPR–Cas9 به‌طور گسترده‌ای برای اصلاح ژنتیکی گیاهان مورد استفاده قرار گرفته است. این فرآیند عمدتاً از طریق القای جهش‌های هدف‌مند و بهره‌گیری از دو مسیر ترمیم DNA شامل ترمیم وابسته به همولوژی (HDR; Homology-Dependent Repair) و اتصال غیرهمولوگ انتهای دو رشته‌ای (NHEJ; Non-Homologous End-Joining) انجام می‌پذیرد (Kamburova *et al*., 2017). مطالعات پیشین نشان داده‌اند که فناوری CRISPR-Cas9 از دقت بالایی در هدف‌گیری ژن برخوردار است، چرا که شناسایی جایگاه‌های هدف بر پایه مکمل بودن توالی‌ها مطابق با مدل واتسون-کریک انجام می‌شود. علاوه بر این، تحلیل‌های پیشرفته توالی قادر هستند نواحی خارج از هدف (Off-Target Sites) را شناسایی و پایش کنند که این ویژگی نقش مهمی در افزایش ایمنی و کارآیی این سامانه ایفا می‌کند (Yin *et al*., 2017).

اگرچه ویرایش ژنی مبتنی بر CRISPR/Cas9 و CRISPR/Cpf1 می‌تواند روش مناسبی برای جایگزینی ژن‌ها باشد، اما انتقال DNA الگو و درج یا جایگزینی هدف‌مند ژن معمولاً با فراوانی و کارایی پایین‌تری همراه است. در این راستا، روش ویرایش باز مبتنی بر CRISPR/Cas9 به‌عنوان جدیدترین و پیشرفته‌ترین روش جایگزین معرفی شده است. این روش امکان تبدیل مستقیم، هدف‌مند و برگشت‌ناپذیر یک باز به باز دیگر را فراهم می‌آورد، بدون اینکه نیاز به ایجاد شکست دو رشته‌ای (DSB) یا استفاده از الگوی دهنده DNA (Donor Template DNA) باشد (Pang *et al*., 2017). روش‌های ویرایش باز در گیاهان زراعی دانه‌ای مانند برنج، گندم و ذرت بهینه‌سازی شده و اثربخشی آن‌ها در این گیاهان به‌طور مؤثری اثبات شده است (Marcos *et al*., 2018). ساختار ویرایش بازی nCas9-PBE، برای ویرایش ژن *OsCDC48* که با فرآیندهای مرگ سلولی (Cell Death) و پیری (Senescence) در گیاه برنج در ارتباط است، به‌کار رفته است (Zong *et al*., 2017).

برخی پژوهش‌گران گزارش داده‌اند که ویرایش بازی جایگاه اختصاصی از باز سیتوزین (C) به تیمین (T) در برنج با استفاده از سیستم nCas9-PBE به‌طور مؤثری امکان‌پذیر است (Huang *et al*., 2016). این کاربردهای موفق فناوری CRISPR-Cas9 و بهبود رقم‌های برنج مقاوم به تنش‌های زیستی و غیرزیستی، به‌روشنی بیانگر پتانسیل ویرایش ژنوم مبتنی بر CRISPR-Cas9 به‌عنوان روشی دقیق، مؤثر و نویدبخش برای بهبود صفات مختلف گیاهی است (Zeng *et al*., 2020). با این وجود، نیاز مبرمی به تمرکز بر توسعه رقم‌های برنج متحمل به شوری از طریق ویرایش ژن‌های مرتبط با تحمل به این تنش وجود دارد. جهش‌های تک‌نوکلئوتیدی (SNPs) شناسایی شده در GWAS که از نظر کارکردی مرتبط هستند، می‌توانند به‌عنوان هدف ویرایش ژنومی مورد استفاده قرار گیرند (Shan *et al*., 2013). همچنین، با بهره‌گیری از داده‌های GWAS برای شناسایی تنوع غیرفنوتیپی از جمله QTLهای بیان ژن (eQTL)، QTLهای متیلاسیون (meQTL)، QTLهای متابولیتی (mQTL) و آلل‌های جدید و مفید، می‌توان ویرایش ژنوم را برای تلفیق و ترکیب این آلل‌های نوظهور به‌کار گرفت (Tak & Farnham, 2015). تحت تنش شوری، گیاهان وحشی و جهش‌یافته تفاوت‌های مورفوفیزیولوژیک قابل توجهی از جمله کاهش طول ریشه و وزن تر، افزایش برگ‌های کلروتیک و تجمع بیش‌تر سدیم در جهش‌یافته‌ها نشان دادند. این یافته‌ها حاکی از آن است که *TaHAG1* به‌عنوان یک تنظیم‌کننده کلیدی نقش اساسی در بهبود تحمل به شوری در گندم هگزاپلوئید ایفا می‌کند (Zheng *et al*., 2021). با پیشرفت در توالی‌یابی ژنوم غلات و توسعه فناوری ویرایش ژنوم مانند CRISPR/Cas9، اکنون امکان ویرایش ژن‌ها و تأثیرگذاری بر صفات کلیدی برای بهبود تحمل به شوری

در گندم فراهم شده است (Li *et al*., 2022). این ابزارها امکان ایجاد تغییرات دقیق در ژنوم گندم را فراهم می‌کنند (Trono & Pecchioni, 2022). ژن‌های کاندید مرتبط با پاسخ به تنش‌های غیرزیستی، از جمله شوری، می‌توانند به عنوان ابزاری برای مهندسی تحمل به شوری در گندم مورد استفاده قرار گیرند (Trono & Pecchioni, 2022).

مهارکننده رونویسی القاشده با اسید آبسیزیک (AITR; Abscisic Acid-Induced Transcription Repressor) خانواده‌ای از عوامل رونویسی هستند که در تنظیم پاسخ گیاه به تنش‌های غیرزیستی نقش دارند. در آرابیدوپسیس تالیانا، شش ژن *AITR* شناسایی شده است. مطالعات حذف هدف‌مند هر یک از این ژن‌ها با استفاده از CRISPR/Cas9 نشان داد که حذف آن‌ها منجر به افزایش تحمل گیاه به تنش شوری می‌شود. این نتایج بیانگر آن است که کل خانواده ژن‌های *AITR* در آرابیدوپسیس به‌طور مؤثری در بهبود تحمل به شوری مشارکت دارند (Chen *et al*., 2021a). همچنین، پروتئین OsVDE (Violaxanthin De-Epoxidase)، به‌عنوان یک همولوگ لیپوکالین مستقر در کلروپلاست، از طریق مداخله در مسیر بیوسنتز ABA، به‌صورت تنظیم‌گر منفی تحمل به شوری در مرحله نشا برنج اثر می‌گذارد. در مطالعه‌ای که با به‌کارگیری سیستم ویرایش ژنوم CRISPR/Cas9، ژن‌های جهش‌یافته *OsVDE* در برنج تولید و مشاهده شد که در گیاهان جهش‌یافته، بسته شدن روزنه‌ها به‌طور معنی‌داری افزایش یافت و سطح درونی ABA نسبت به ژنوتیپ وحشی بالاتر بود. این تغییرات فیزیولوژیک به کاهش قابل توجه تعرق و در نتیجه کاهش اتلاف آب منجر می‌شوند که بیانگر نقش تنظیمی OsVDE در مدولاسیون پاسخ‌های فیزیولوژیک گیاه به تنش شوری است (Wang *et al*., 2022a). شایان ذکر است که جهش‌های ایجاد شده با فناوری CRISPR/Cas9 در ژن *AITR* منجر به افزایش تحمل به تنش شوری در گونه‌های آرابیدوپسیس و سویا شده است. علاوه بر این، جهش‌یافته‌های *AITR* در آرابیدوپسیس مقاومت قابل توجهی به خشکی نیز از خود نشان دادند (Chen *et al*., 2021b). این یافته‌ها نشان می‌دهد که ژن *AITR* می‌تواند به‌عنوان یکی از اهداف کلیدی برای جهش‌زایی هدف‌مند با استفاده از CRISPR/Cas9 به‌منظور بهبود تحمل به شوری در گونه‌های مختلف گیاهی مطرح شود.

عامل رونویسی GT-1 (GT-1 Like Transcription Factor) بیان ژن *OsRAV2* را در برنج تنظیم می‌کند. دستکاری این ژن با سیستم ویرایش ژن CRISPR/Cas9 نشان داد که گیاهان دست‌کاری شده، مقاومت بیش‌تری در مقابل تنش شوری داشتند (Mohamed *et al*., 2024). ژانگ و همکاران (Zhang *et al*., 2019) با ویرایش ژن *OsRR22* در رقم ژاپنی WPB106، دو لاین جهش‌یافته هموزیگوت در نسل T2 تولید کردند که تحمل به شوری در آن‌ها به‌طور چشم‌گیری بهبود یافته بود. به‌موازات این پژوهش، شنگ و همکاران (Sheng *et al*., 2023) نیز با به‌کارگیری روشی مشابه، همان ژن (*OsRR22*) را در دو رقم هیبرید برنج (B3-733 و Huazhan) ویرایش کردند و موجب افزایش معنی‌دار تحمل به شوری در هیبریدهای نسل‌های بعد شدند. این یافته‌ها بر نقش محوری ژن *OsRR22* در پاسخ به شوری و همچنین قابلیت ویرایش ژنوم در تسریع برنامه‌های به‌نژادی برای ایجاد رقم‌های متحمل تأکید دارند. اگرچه سیستم‌های CRISPR/Cas توانایی قابل توجهی در بهبود ژنتیکی محصولات کشاورزی نشان می‌دهند، اما هنوز برخی محدودیت‌ها در این زمینه برطرف نشده‌اند (Li *et al*., 2022). چالش‌های ویرایش ژنوم در گیاهان شامل محدودیت‌های مربوط به روش ترانسفورماسیون، پیچیدگی‌های ژنتیکی (مانند افزونگی عملکردی)، تنگنای شناسایی هدف توسط PAM (PAM; Protospacer Adjacent Motif)، نگرانی‌های مربوط به جهش‌زایی خارج از هدف، موانع نظارتی در تجاری‌سازی و به‌ویژه کارایی بسیار اندک نوترکیبی همولوگ است. می‌توان اذعان داشت که دستیابی به یک سیستم ویرایش ژنومی قدرت‌مند، دقیق و قابل اطمینان مبتنی بر CRISPR/Cas برای اهداف گسترده‌تر (به‌ویژه جایگزینی ژن) در گیاهان، مستلزم توسعه روش‌های نوین و رفع این محدودیت‌های کلیدی است (Wang *et al*., 2022b). به‌کارگیری فناوری‌های ویرایش ژنوم مانند CRISPR-Cas9 در بهبود صفات گیاهی، موجب ایجاد محصولات تراریخته می‌شود که تابع چارچوب‌های نظارتی و پروتکل‌های ایمنی‌زیستی هستند. در عرصه پذیرش عمومی، موانعی نظیر نگرش‌های محتاطانه مصرف‌کنندگان و کمبود اطلاعات جامع پیرامون ماهیت و پیامدهای این فناوری وجود دارد. از جنبه اقتصادی، فرآیند تحقیق و توسعه این روش‌ها با هزینه‌های قابل‌توجهی همراه است. افزون بر این، در بسیاری از مناطق، محدودیت‌هایی در زمینه زیرساخت‌های آزمایشگاهی و نیروی انسانی متخصص برای پیاده‌سازی مؤثر ویرایش ژنوم مشاهده می‌شود (Saini *et al*., 2025).

تعیین فنوتیپ با توان عملیاتی بالا (High-Throughput Phenotyping; HTP)

روش‌های تعیین فنوتیپی با توان عملیاتی بالا (HTP)، به‌عنوان راه حلی نوین برای جبران محدودیت‌های روش‌های کلاسیک فنوتیپ‌سازی سیستماتیک گیاهان که عموماً روش‌هایی پرزحمت، زمان‌بر و مستعد خطاهای انسانی بوده‌اند، مطرح شده‌اند (Roitsch *et al*., 2019). در سال‌های اخیر، فنوتیپ‌سازی با توان عملیاتی بالا به‌منظور تکمیل یا حتی جایگزینی روش‌های کلاسیک در ارزیابی صفات محصولات زراعی، به‌ویژه در غلات، به‌طور گسترده‌ای مورد استفاده قرار گرفته است (Hu *et al*., 2020). این فناوری، با بهره‌گیری از سامانه‌های اتوماسیون، تصویربرداری پیشرفته و حس‌گرهای دقیق، امکان جمع‌آوری کارآمد داده‌های فنوتیپی را در مقیاس وسیع فراهم می‌آورد. HTP با تحلیل سریع و دقیق داده‌های پیچیده، پژوهش‌گران را در شناسایی صفات مفید برای بهبود و اصالت‌بخشی محصولات یاری می‌رساند و نقش کلیدی در پیشبرد کشاورزی دقیق و توسعه رقم‌های مقاوم و پربازده دارد (Yang *et al*., 2020).

استفاده از پلتفرم‌های تعیین فنوتیپ گیاهی با توان عملیاتی بالا (High-Throughput Plant Phenotyping Platforms; HTPPs) در برنامه‌های به‌نژادی غلات، امکان شناسایی دقیق و کارآمد ژنوتیپ‌های برتر را فراهم می‌آورد و منجر به بهبود قابل توجه نتایج حاصل از برنامه‌های به‌نژادی می‌شود (Würschum, 2019). این فناوری‌ها، ارزیابی‌های ذهنی صفات را با روش‌های سریع و کارآمد جایگزین می‌کنند و به‌عنوان پیش‌نیازی اساسی برای انتخاب دقیق ژنوتیپ‌های برتر و بهبود مستمر عملکرد دانه در آینده محسوب می‌شوند (Deery & Jones, 2021). مطالعات نشان داده‌اند که استفاده از HTPP برای تخمین اجزای عملکرد، به‌ویژه در صفاتی مانند تعداد سنبله یا تراکم سنبله در واحد سطح که تحت تأثیر تعامل بین اجزای عملکرد مانند تعداد بوته و تعداد پنجه قرار دارند، امکان پیش‌بینی زودهنگام عملکرد دانه را برای اصلاح‌گران فراهم می‌آورد (Fernandez-Gallego *et al*., 2018).

با وجود مزایای چشم‌گیر HTP، کاربرد گسترده‌تر آن در تحقیقات پایه و کشاورزی تجاری با چالش‌های عمده‌ای مواجه است. محدودیت‌های مرتبط با هزینه، مقیاس‌پذیری، استانداردسازی و پردازش داده‌ها، از جمله موانع اصلی در همسو کردن توان‌مندی‌های فنومیکس با اهداف کشاورزی پایدار هستند (Coppens *et al*., 2017). سرمایه‌گذاری مالی قابل توجه برای پیاده‌سازی پلتفرم‌های پیشرفته مانند سامانه‌های لیدار، تصویربرداری فراطیفی و رباتیک، دسترسی به این فناوری‌ها را به‌ویژه در محیط‌های با منابع محدود دشوار ساخته است (Mansoor *et al*., 2025). راه‌کارهای مقرون‌به‌صرفه‌تر مانند تصویربرداری مبتنی بر تلفن‌های هوشمند و پهپادها، با وجود کاهش هزینه‌ها، از نظر سطح اتوماسیون و دقت اندازه‌گیری با محدودیت‌هایی مواجه هستند که قابلیت اطمینان و تکرارپذیری داده‌ها را تحت تأثیر قرار می‌دهند (Song *et al*., 2021). علاوه بر این، رویکردهای فنوتیپ‌سازی مبتنی بر هوش مصنوعی با چالش‌هایی مانند محدودیت مجموعه داده‌های آموزشی و سوگیری در مدل‌های پیش‌بین مواجه‌اند. وابستگی این مدل‌ها به داده‌های اختصاصی و غیرمتنوع، کارایی و تعمیم‌پذیری آن‌ها را در گونه‌های زراعی کم‌تر مطالعه شده و تحت شرایط محیطی گوناگون کاهش می‌دهد (Walsh *et al*., 2024). عدم استانداردسازی و چالش‌های مربوط به تکرارپذیری نیز مطالعات فنومیکس را با پیچیدگی بیش‌تری مواجه ساخته است. تفاوت در پیکربندی سخت‌افزاری، تغییرپذیری شرایط تصویربرداری و نوسانات عوامل محیطی، منجر به نتایج ناهمگون و کاهش اعتبار تحلیل‌های ترکیبی می‌شود (Gilliham *et al*., 2017).

نتیجه‌گیری و چشم‌اندازها

شوری به‌عنوان یکی از مهم‌ترین تنش‌های غیرزیستی، رشد و توسعه گیاهان زراعی را به‌شدت مختل می‌کند و به‌طور مستقیم موجب کاهش عملکرد محصول می‌شود. از آنجایی که احیای اکوسیستم‌های شور فرآیندی زمان‌بر و همراه با چالش‌های فراوان است، توسعه رقم‌های متحمل به شوری در گونه‌های غلات کلیدی نظیر گندم، برنج و ذرت، پایدارترین و اقتصادی‌ترین رویکرد برای تضمین امنیت غذایی است. گزینش به‌کمک نشانگرهای مولکولی (MAS) تحولی بنیادین در فرآیند به‌نژادی گیاهان ایجاد کرده است. با جایگزینی گزینش فنوتیپی سنتی با گزینش مبتنی بر الگوهای نواری DNA، دقت، سرعت و کارایی برنامه‌های به‌نژادی به‌طور چشم‌گیری افزایش یافته است. این روش با کوتاه‌سازی دوره به‌نژدی از طریق انتخاب گیاهان دارای ژن‌های هدف در مراحل اولیه رشد، علاوه بر صرفه‌جویی در نیروی کار، زمان و نهاده‌های کشاورزی، تأثیر عوامل محیطی بر فرآیند انتخاب را به‌حداقل می‌رساند. اگرچه کاربرد برنامه MAS همواره سودمند نیست و نیازمند تحلیل دقیق هزینه / منفعت در مقایسه با روش‌های به‌نژادی کلاسیک است، اما

پیشرفت‌های اخیر در حوزه نشانگرهای مولکولی به‌ویژه توسعه نشانگرهای مبتنی بر SNP و KASP دقت و توان برنامه گزینش را به‌طور قابل توجهی افزایش داده است. تلاقی برگشتی به‌کمک نشانگر (MABC) به‌عنوان یکی از موفق‌ترین زمینه‌های MAS، امکان انتقال سریع و دقیق ژن‌ها و QTLهای هدف مانند ناحیه *Saltol* در برنج را به ژنوتیپ پذیرنده فراهم کرده است. هرمی‌سازی ژن‌ها با استفاده از نشانگرهای مولکولی نیز ابزار قدرت‌مندی برای تجمع ژن‌های مؤثر در تحمل به تنش‌های زیستی و غیرزیستی محسوب می‌شود.

گذار از گزینش به‌کمک نشانگر (MAS) به گزینش ژنومی (GS) مهم‌ترین تحول در به‌نژادی مولکولی محسوب می‌شود. گزینش با بهره‌گیری از مدل‌های آماری و یادگیری ماشین نظیر BayesC، gBLUP، جنگل تصادفی و ماشین بردار پشتیبان، ارزش به‌نژادی ژنومی را برای صفات کمی پیچیده تحت کنترل QTLهای با اثرات کوچک برآورد می‌کند. ادغام برهمکنش ژنوتیپ × محیط در این مدل‌ها و استفاده از شبکه‌های عصبی عمیق، دقت پیش‌بینی را افزایش می‌دهد و بر چالش ناپایداری QTLها در محیط‌های مختلف غلبه می‌کند. این رویکرد، مطالعات ارتباطی ژنوم را کارآمدتر ساخته و منجر به شناسایی ژن‌های کاندید جدید نظیر *OsHAK13*، *OsCY21-4* و *STRK1* شده است که اهداف مناسبی برای به‌نژادی غلات متحمل به تنش شوری هستند. تلفیق داده‌های ژنومیکس، ترانسکریپتومیکس، پروتئومیکس و متابولومیکس، امکان درک بهتر و جامع‌تر سازوکارهای مولکولی پاسخ به تنش را فراهم کرده و افق‌های تازه‌ای در اصلاح دقیق ژن‌های مرتبط با تحمل به شوری گشوده است. تحلیل‌های ترانسکریپتومیکس تغییرات بیان ژن‌های مرتبط با انتقال یون نظیر SOS1 و خانواده HKTs را تحت شرایط شوری محیط آشکار ساخته و پروتئومیکس مقایسه‌ای نیز پروتئین‌های کلیدی دخیل در فرآیندهای فتوسنتز، سیستم‌های دفاعی آنتی‌اکسیدانی و متابولیسم کربوهیدرات‌ها را شناسایی کرده است. این یافته‌ها، همراه با توسعه فناوری‌های ویرایش ژنوم به‌ویژه CRISPR/Cas9 و مشتقات آن مانند ویرایش‌گرهای بازی، امکان ایجاد تغییرات دقیق و هدف‌مند در ژنوم گیاهان را فراهم کرده است. ویرایش موفق ژن‌هایی نظیر *OsRR22*، *OsVDE* و *AITR* در برنج و آرابیدوپسیس، نشان‌دهنده پتانسیل بالای این فناوری در ایجاد رقم‌های متحمل به شوری است. آینده این حوزه به‌سمت ویرایش چندگانه و غلبه بر محدودیت‌هایی نظیر کارایی پایین نوترکیبی همولوگ و جهش‌زایی خارج از هدف در حرکت است.

فناوری‌های تعیین فنوتیپی با توان عملیاتی بالا (HTP) به‌عنوان راه‌حلی نوین برای جبران محدودیت‌های روش‌های کلاسیک فنوتیپ‌سازی سیستماتیک گیاهان مطرح شده‌اند که به‌طور سنتی پرزحمت، زمان‌بر و مستعد خطاهای انسانی بوده‌اند. پلتفرم‌های مبتنی بر تصویربرداری پیشرفته، پهپادها و حس‌گرهای دقیق، داده‌های فنوتیپی با کیفیت بالاتری تولید می‌کنند که ورودی مناسبی برای مدل‌های پیش‌بینی ژنومی هستند و امکان ارزیابی سریع و دقیق جمعیت‌های بزرگ اصلاحی را فراهم می‌سازند. با وجود مزایای چشم‌گیر HTP، کاربرد گسترده‌تر آن در تحقیقات پایه و کشاورزی تجاری با چالش‌هایی نظیر هزینه بالا، مقیاس‌پذیری، استانداردسازی و پردازش داده‌ها مواجه است. راه‌کارهای مقرون به صرفه‌تر مانند تصویربرداری مبتنی بر تلفن‌های هوشمند، با وجود کاهش هزینه‌ها، از نظر سطح پردازش و دقت اندازه‌گیری با محدودیت‌هایی همراه هستند که قابلیت اطمینان و تکرارپذیری داده‌ها را تحت تأثیر قرار می‌دهند.

چالش‌های پیش روی کاربرد گسترده از انتخاب به‌کمک نشانگر (MAS) و انتخاب ژنومی (GS) که شامل پیچیدگی ژنتیکی صفات، برهمکنش ژنوتیپ × محیط، هزینه بالای فناوری‌های توالی‌یابی و تعیین ژنوتیپ با توان عملیاتی بالا است، نیاز به زیرساخت‌های محاسباتی پیشرفته و تخصص کافی در زمینه بیوانفورماتیک و آمار دارد. با وجود این محدودیت‌ها، تلفیق MAS با فناوری‌های پیشرفته‌ای نظیر ژنومیکس، ترانسکریپتومیکس، پروتئومیکس، ویرایش ژنوم و فنوتیپ‌سازی با توان عملیاتی بالا، عصر جدیدی از به‌نژادی دقیق را رقم زده است که می‌تواند ضمن کاهش چشم‌گیر زمان معرفی رقم‌های جدید از ۱۰-۸ سال به ۵-۳ سال، امکان دستیابی به رقم‌های با تحمل پایدار به تنش‌های محیطی از جمله تنش شوری و عملکرد مطلوب در شرایط محیطی مختلف را فراهم آورند. بدیهی است که تحقق کامل این چشم‌اندازها، مستلزم سرمایه‌گذاری در زیرساخت‌های تحقیقاتی و فراهم آوردن تجهیزات و ابزارهای مورد نیاز، تربیت نیروی انسانی متخصص و تدوین چارچوب‌های نظارتی مناسب برای محصولات حاصل از فناوری‌های نوین ژنتیکی است، به‌گونه‌ای که ضمن رعایت پروتکل‌های ایمنی زیستی، زمینه‌های پذیرش عمومی این فناوری‌ها را در جامعه نیز فراهم آورد.

تضاد منافع

نویسندگان تایید 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

Abdul Aziz, M., & Masmoudi, K. (2023). Insights into the transcriptomics of crop wild relatives to unravel the salinity stress adaptive mechanisms. *International Journal of Molecular Sciences*, *24*(12), 9813. doi: 10.3390/ijms24129813.

Afzal, M., Alghamdi, S. S., Nawaz, H., Migdadi, H. H., Altaf, M., El-Harty, E., Al-Fifi, S. A., & Sohaib, M. (2022). Genome-wide identification and expression analysis of CC-NB-ARC-LRR (NB-ARC) disease-resistant family members from soybean (*Glycine max* L.) reveal their response to biotic stress. *Journal of King Saud University-Science*, *34*(2), 101758. doi: 10.1016/j.jksus.2021.101758.

Atta, K., Mondal, S., Gorai, S., Singh, A. P., Kumari, A., Ghosh, T., Roy, A., Hembram, S., Gaikwad, D. J., Mondal, S., Bhattacharya, S., Jha,U. C., & Jespersen, D. (2023). Impacts of salinity stress on crop plants: Improving salt tolerance through genetic and molecular dissection. *Frontiers in Plant Science*, *14*, 1241736. doi: 10.3389/fpls.2023.1241736.

Barkla, B. J., Vera-Estrella, R., Hernández-Coronado, M., & Pantoja, O. (2009), Quantitative proteomics of the tonoplast reveals a role for glycolytic enzymes in salt tolerance. *Plant & Cell*, *21*(12), 4044-4058. doi: 10.1105/tpc.109.069211.

Bernardo, R. (2016). Bandwagons I, too, have known. *Theoretical & Applied Genetics*, *129*(12), 2323-2332. doi: 10.1007/s00122-016-2772-5.

Cao, Y., Zhang, M., Liang, X., Li, F., Shi, Y., Yang, X., & Jiang, C. (2020). Natural variation of an EF-hand Ca^{2+}-binding protein coding gene confers saline-alkaline tolerance in maize. *Nature Communications*, *11*(1), 186. doi: 10.1038/s41467-019-14027-y.

Chen, M., Zhu, X., Liu, X., Wu, C., Yu, C., Hu, G., Chen, L., Chen, R., Bouzayen, M., Zouine, M., & Hao, Y. (2021a). Knockout of auxin response factor SlARF4 improves tomato resistance to water deficit. *International Journal of Molecular Sciences*, *22*(7), 3347. doi: 10.3390/ijms22073347.

Chen, S., Zhang, N., Zhou, G., Hussain, S., Ahmed, S., Tian, H., & Wang, S. (2021b). Knockout of the entire family of AITR genes in Arabidopsis leads to enhanced drought and salinity tolerance without fitness costs. *BMC Plant Biology*, *21*(1), 137. doi: 10.1186/s12870-021-02907-9.

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

Coppens, F., Wuyts, N., Inzé, D., & Dhondt, S. (2017). Unlocking the potential of plant phenotyping data through integration and data-driven approaches. *Current Opinion in Systems Biology*, *4*, 58-63. doi: 10.1016/j.coisb.2017.07.002.

Cramer, G. R., Urano, K., Delrot, S., Pezzotti, M., & Shinozaki, K. (2011). Effects of abiotic stress on plants: A systems biology perspective. *BMC Plant Biology*, *11*(1), 163. doi: 10.1186/1471-2229-11-163.

Deery, D. M., & Jones, H. G. (2021). Field phenomics: Will it enable crop improvement? *Plant Phenomics*, *2021*, 9871989. doi: 10.34133/2021/9871989.

de Los Campos, G., Hickey, J. M., Pong-Wong, R., Daetwyler, H. D., & Calus, M. P. (2013). Whole-genome regression and prediction methods applied to plant and animal breeding. *Genetics*, *193*(2), 327-345. doi: 10.1534/genetics.112.143313.

Dorostkar, S., Dadkhodaie, A., Ebrahimie, E., Heidari, B., & Ahmadi-Kordshooli, M. (2022). Comparative transcriptome analysis of two contrasting resistant and susceptible *Aegilops tauschii* accessions to wheat leaf rust (*Puccinia triticina*) using RNA-sequencing. *Scientific Reports*, *12*(1), 821. doi: 10.1038/s41598-021-04329-x.

Duangjit, J., Causse, M., & Sauvage, C. (2016). Efficiency of genomic selection for tomato fruit quality. *Molecular Breeding*, *36*(3), 29. doi: 10.1007/s11032-016-0453-3.

Endelman, J. B., Atlin, G. N., Beyene, Y., Semagn, K., Zhang, X., Sorrells, M. E., & Jannink, J. L. (2014). Optimal design of preliminary yield trials with genome-wide markers. *Crop Science*, *54*(1), 48-59. doi: 10.2135/cropsci2013.03.0154.

Etesami, H., & Maheshwari, D. K. (2018). Use of plant growth promoting rhizobacteria (PGPRs) with multiple plant growth promoting traits in stress agriculture: Action mechanisms and future prospects. *Ecotoxicology & Environmental Safety*, *156*, 225-246. doi: 10.1016/j.ecoenv.2018.03.013.

Fernandez-Gallego, J. A., Kefauver, S. C., Gutiérrez, N. A., Nieto-Taladriz, M. T., & Araus, J. L. (2018). Wheat ear counting in-field conditions: High throughput and low-cost approach using RGB images. *Plant Methods*, *14*(22), 1-12. doi: 10.1186/s13007-018-0289-4.

FAO (2023). FAOSTATE. Agricultural Statistics. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, Italy. https://www.fao.org/faostat/en/#home.

Formentin, E., Sudiro, C., Perin, G., Riccadonna, S., Barizza, E., Baldoni, E., Lavezzo, E., Stevanato, P., Sacchi, G. A., Fontana, P., Toppo, S., Morosinotto, T., Zottini, M., & Lo Schiavo, F. (2018). Transcriptome and cell physiological analyses in different rice cultivars provide new insights into adaptive and salinity stress responses. *Frontiers in Plant Science*, *9*, 204. doi: 10.3389/fpls.2018.00204.

Gaj, T., Gersbach, C. A., & Barbas, C. F. (2013). ZFN, TALEN, and CRISPR/Cas-based methods for genome engineering. *Trends in Biotechnology*, *31*(7), 397-405. doi: 10.1016/j.tibtech.2013.04.004.

Gharaghanipor, N., Arzani, A., Rahimmalek, M., & Ravash, R. (2022). Physiological and transcriptome indicators of salt tolerance in wild and cultivated barley. *Frontiers in Plant Science*, *13*, 819282. doi: 10.3389/fpls.2022.819282.

Gilliham, M., Able, J. A., & Roy, S. J. (2017). Translating knowledge about abiotic stress tolerance to breeding programmes. *The Plant Journal*, *90*(5), 898-917. doi: 10.1111/tpj.13456.

Guo, G., Ge, P., Ma, C., Li, X., Lv, D., Wang, S., Ma, W., & Yan, Y. (2012). Comparative proteomic analysis of salt response proteins in seedling roots of two wheat varieties. *Journal of Proteomics*, *75*(6), 1867-1885. doi: 10.1016/j.jprot.2011.12.032.

Haque, M. A., Rafii, M. Y., Yusoff, M. M., Ali, N. S., Yusuff, O., Datta, D. R., Anisuzzaman, M., & Ikbal, M. F. (2021). Advanced breeding strategies and future perspectives of salinity tolerance in rice. *Agronomy*, *11*(8), 1631. doi: 10.3390/agronomy11081631.

Hong, M. J., Ko, C. S., Kim, J. B., & Kim, D. Y. (2024). Identification and transcriptomic profiling of salinity stress response genes in colored wheat mutant. *PeerJ*, *12*, e17043. doi: 10.7717/peerj.17043.

Hu, P., Zheng, Q., Luo, Q., Teng, W., Li, H., Li, B., & Li, Z. (2021). Genome-wide association study of yield and related traits in common wheat under salt-stress conditions. *BMC Plant Biology*, *21*(1), 27. doi: 10.1186/s12870-020-02799-1.

Hu, Y., Knapp, S., & Schmidhalter, U. (2020). Advancing high-throughput phenotyping of wheat in early selection cycles. *Remote Sensing*, *12*(3), 574. doi: 10.3390/rs12030574.

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.

Huang, Q. N., Shi, Y. F., Zhang, X. B., Song, L. X., Feng, B. H., Wang, H. M., Xu, X., Li, X.H., Guo, D., & Wu, J. L. (2016). Single base substitution in OsCDC48 is responsible for premature senescence and death phenotype in rice. *Journal of Integrative Plant Biology*, *58*(1), 12-28. doi: 10.1111/jipb.12372.

Jaganathan, D., Ramasamy, K., Sellamuthu, G., Jayabalan, S., & Venkataraman, G. (2018). CRISPR for crop improvement: An update review. *Frontiers in Plant Science*, *9*, 985. doi: 10.3389/fpls.2018.00985.

Jahan, N., Raihan, M. S., Islam, M. M., Era, F. M., Alalawy, A. I., Omran, A. M., Alanazi, Y. F., Sakran, M., Alasmari, A., Alzuaibr, F., El Sabagh, A., Kahrizi, D., & Islam, A. K. M. A. (2024). Genome-wide association studies of salinity tolerance in local aman rice. *Cellular & Molecular Biology*, *70*(2), 10-17. doi: 10.14715/cmb/2024.70.2.2.

Jha, S., Maity, S., Singh, J., Chouhan, C., Tak, N., & Ambatipudi, K. (2022). Integrated physiological and comparative proteomics analysis of contrasting genotypes of pearl millet reveals underlying salt-responsive mechanisms. *Physiologia Plantarum*, *174*(1), e13605. doi: 10.1111/ppl.13605.

Joseph, B., & Jini, D. (2010). Proteomic analysis of salinity stress-responsive proteins in plants. *Asian Journal of Plant Sciences*, *9*(6), 307. doi: 10.3923/ajps.2010.307.313.

Kamal, A. H., Kihyun, K., Kwang-Hyun, S., Jong-Soon, C., Byung-Kee, B., Tsujimoto, H., Hwa-Young, H., Chul-Soo, P., & Sun-Hee, W. (2010). Abiotic stress responsive proteins of wheat grain determined using proteomics technique. *Australian Journal of Crop Science*, *4*, 196-208.

Kamburova, V. S., Nikitina, E. V., Shermatov, S. E., Buriev, Z. T., Kumpatla, S. P., Emani, C., & Abdurakhmonov, I. Y. (2017). Genome editing in plants: An overview of tools and applications. *International Journal of Agronomy*, *2017*(1), 7315351. doi: 10.1155/2017/7315351.

Katori, T., Ikeda, A., Iuchi, S., Kobayashi, M., Shinozaki, K., Maehashi, K., Sakata, Y., Tanaka, S., & Taji, T. (2010). Dissecting the genetic control of natural variation in salt tolerance of *Arabidopsis thaliana* accessions. *Journal of Experimental Botany*, *61*(4), 1125-1138. doi: 10.1093/jxb/erp376.

Kausar, R., & Komatsu, S. (2022). Proteomic approaches to uncover salt stress response mechanisms in crops. *International Journal of Molecular Sciences*, *24*(1), 518. doi: 10.3390/ijms24010518.

Khalid, M., Kausar, R., Shahzad, A., Ali, G. M., & Begum, S. (2023). Screening and validation of salt-stress responsive cg-SSR markers in wheat (*Triticum aestivum* L.) germplasm of Pakistan. *Molecular Biology Reports*, *50*(7), 5931-5940. doi: 10.1007/s11033-023-08519-w.

Kordrostami, M., Rabiei, B., & Hassani Kumleh, H. (2017). Biochemical, physiological and molecular evaluation of rice cultivars differing in salt tolerance at the seedling stage. *Physiology & Molecular Biology of Plants*, *23*(3), 529-544. doi: 10.1007/s12298-017-0440-0.

Koyama, M. L., Levesley, A., Koebner, R. M., Flowers, T. J., & Yeo, A. R. (2001). Quantitative trait loci for component physiological traits determining salt tolerance in rice. *Plant Physiology*, *125*(1), 406-422. doi: 10.1104/pp.125.1.406.

Kumar, P., Choudhary, M., Halder, T., Prakash, N. R., Singh, V. V. T., Sheoran, S., Ravikiran, K. T., Longmei, N., Rakshit, S., & Siddique, K. H. M. (2022). Salinity stress tolerance and omics approaches: Revisiting the progress and achievements in major cereal crops. *Heredity*, *128*(6), 497-518. doi: 10.1038/s41437-022-00516-2.

Kumar, V., Singh, A., Mithra, S. A., Krishnamurthy, S. L., Parida, S. K., Jain, S., Tiwari, K., Kumar, P., Rao, A. R., Sharma, S. K., Khurana, J. P., Singh, N. K., & Mohapatra, T. (2015). Genome-wide association mapping of salinity tolerance in rice (*Oryza sativa*). *DNA Research*, *22*(2), 133-145. doi: 10.1093/dnares/dsu046.

Li, Y., Wu, X., Zhang, Y., & Zhang, Q. (2022). CRISPR/Cas genome editing improves abiotic and biotic stress tolerance of crops. *Frontiers in Genome Editing*, *4*, 987817. doi: 10.3389/fgeed.2022.987817.

Lowe, R., Shirley, N., Bleackley, M., Dolan, S., & Shafee, T. (2017). Transcriptomics technologies. *PLoS Computational Biology*, 13(5), e1005457. doi: 10.1371/journal.pcbi.1005457.

Lu, Y., Li, M., Gao, Z., Ma, H., Chong, Y., Hong, J., Wu, J., Wu, D., Xi, D., & Deng, W. (2025). Advances in whole genome sequencing: Methods, tools, and applications in population genomics. *International Journal of Molecular Sciences*, *26*(1), 372. doi: 10.3390/ijms26010372.

Luo, X., Wang, B., Gao, S., Zhang, F., Terzaghi, W., & Dai, M. (2019). Genome-wide association study dissects the genetic bases of salt tolerance in maize seedlings. *Journal of Integrative Plant Biology*, *61*(6), 658-674. doi: 10.1111/jipb.12797.

Malzahn, A., Lowder, L., & Qi, Y. (2017). Plant genome editing with TALEN and CRISPR. *Cell & Bioscience*, *7*(1), 21. doi: 10.1186/s13578-017-0148-4.

Mani, B. R., Kumar, B. M., & Krishnamurthy, S. L. (2014). Genetic variability and diversity of rice landraces of South Western India based on morphological traits. *ORYZA-An International Journal of Rice*, *51*(4), 261-266. doi: 10.1038/s41598-025-03547-x.

Mansoor, S., Karunathilake, E. M., Tuan, T. T., & Chung, Y. S. (2025). Genomics, phenomics, and machine learning in transforming plant research: Advancements and challenges. *Horticultural Plant Journal*, *11*(2), 486-503. doi: 10.1016/j.hpj.2023.09.005.

Marcos, M., Sharifi, H., Grattan, S. R., & Linquist, B. A. (2018). Spatio-temporal salinity dynamics and yield response of rice in water-seeded rice fields. *Agricultural Water Management*, *195*, 37-46. doi: 10.1016/j.agwat.2017.09.016.

Mardani, Z., Rabiei, B., Sabouri, H., & Sabouri, A. (2014). Identification of molecular markers linked to salt-tolerant genes at germination stage of rice. *Plant Breeding*, *133*(2), 196-202. doi: 10.1111/pbr.12136.

Marè, C., Zampieri, E., Cavallaro, V., Frouin, J., Grenier, C., Courtois, B., Brorrier, L., Tacconi, G., Finocchiaro, F., Serrat, X., Nogues, S., Bundo, M., Segundo, B. S., Negrini, N., Pesenti, M., Sacchi, G. A., Gavina, G., Bovina, R., Monacon, S., Tondelli, A., Cattivelli, L., & Valè, G. (2023). Marker-assisted introgression of the salinity tolerance locus *Saltol* in temperate Japonica rice. *Rice*, *16*(1), 2. 10.1186/s12284-023-00619-2.

Meuwissen, T. H., Hayes, B. J., & Goddard, M. (2001). Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*, *157*(4), 1819-1829. doi: 10.1093/genetics/157.4.1819.

Mohamed, H. I., Khan, A., & Basit, A. (2024). CRISPR-Cas9 system mediated genome editing technology: an ultimate tool to enhance abiotic stress in crop plants. *Journal of Soil Science & Plant Nutrition*, *24*(2), 1799-1822. doi: 10.1007/s42729-024-01778-x.

Muthu, V., Abbai, R., Nallathambi, J., Rahman, H., Ramasamy, S., Kambale, R., Thulasinathan, T., Ayyenar, B., & Muthurajan, R. (2020). Pyramiding QTLs controlling tolerance against drought, salinity, and submergence in rice through marker assisted breeding. *PloS One*, *15*(1), e0227421. doi: 10.1371/journal.pone.0227421.

Mutz, K. O., Heilkenbrinker, A., Lönne, M., Walter, J. G., & Stahl, F. (2013). Transcriptome analysis using next-generation sequencing. *Current Opinion in Biotechnology*, *24*(1), 22-30. doi: 10.1016/j.copbio.2012.09.004.

Mwando, E., Han, Y., Angessa, T. T., Zhou, G., Hill, C. B., Zhang, X. Q., & Li, C. (2020). Genome-wide association study of salinity tolerance during germination in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Frontiers in Plant Science*, *11*, 00118. doi: 10.3389/fpls.2020.00118.

Naveed, S. A., Zhang, F., Zhang, J., Zheng, T. Q., Meng, L. J., Pang, Y. L., Xu, J. L., & Li, Z. K. (2018). Identification of QTN and candidate genes for salinity tolerance at the germination and seedling stages in rice by genome-wide association analyses. *Scientific Reports*, *8*(1), 6505. doi: 10.1038/s41598-018-24946-3.

Nayyeripasand, L., Garoosi, G. A., & Ahmadikhah, A. (2021). Genome-wide association study (GWAS) to identify salt-tolerance QTLs carrying novel candidate genes in rice during early vegetative stage. *Rice*, *14*(1), 9. doi: 10.1186/s12284-020-00433-0.

Nematzadeh, Gh. A., & Kiani, Gh. (2011). Plant Breeding. Volume 2. Molecular Methods. Publication of Sari Agricultural Sciences and Natural Resources University, Sari, Iran. 336 p. [In Persian].

Ndunge, M. M. (2021). Evaluation of agronomic traits among tropical maize under salt stress and identification of responsible saltol quantitative trait locus. Ph. D. Dissertation. Kenyatta University, The Kenya.

Nongpiur, R. C., Singla-Pareek, S. L., & Pareek, A. (2016). Genomics approaches for improving salinity stress tolerance in crop plants. *Current Genomics*, *17*(4), 343-357. doi: 10.1104/pp.011445.

Nongpiur, R. C., Singla-Pareek, S. L., & Pareek, A. (2020). The quest for osmosensors in plants. *Journal of Experimental Botan*, *71*, 595-607. doi: 10.1093/jxb/erz263.

Nutan, K. K., Singla-Pareek, S. L., & Pareek, A. (2020). The *Saltol* QTL-localized transcription factor OsGATA8 plays an important role in stress tolerance and seed development in Arabidopsis and rice. *Journal of Experimental Botany*, *71*(2), 684-698. doi: 10.1093/jxb/erz368.

Pang, Y., Chen, K., Wang, X., Wang, W., Xu, J., Ali, J., & Li, Z. (2017). Simultaneous improvement and genetic dissection of salt tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) by designed QTL pyramiding. *Frontiers in Plant Science*, *8*, 1275. doi: 10.3389/fpls.2017.01275.

Poland, J., Endelman, J., Dawson, J., Rutkoski, J., Wu, S., Manes, Y., Dreisigacker, S., Crossa, J., Sanchez-Villeda, H., Sorrells, M., & Jannink, J. L. (2012). Genomic selection in wheat breeding using genotyping-by-sequencing. *The Plant Genome*, *5*(3), 10.3835/plantgenome2012.06.0006.

Poole, N., Donovan, J., & Erenstein, O. (2022). Continuing cereals research for sustainable health and well-being. *International Journal of Agricultural Sustainability*, *20*(5), 693-704. doi: 10.1080/14735903.2021.1975437.

Pruthi, R. (2024). Leveraging the genomic tools to explore the molecular basis of salinity tolerance in rice and soybean. LSU Doctoral Dissertations. 6548. doi: 10.31390/gradschool_dissertations.6548.

Pythoud, F. (2004). The cartagena protocol and GMOs. *Nature Biotechnology*, *22*(11), 1347-1348.

Roitsch, T., Cabrera-Bosquet, L., Fournier, A., Ghamkhar, K., Jiménez-Berni, J., Pinto, F., & Ober, E. S. (2019). Review: New sensors and data-driven approaches-A path to next generation phenomics. *Plant Science*, *282*, 2-10. doi: 10.1016/j.plantsci.2019.01.011.

Saini, H., Devrani, A., Synrem, G., & Priyanka. (2025). Application of CRISPR technology in plant improvement: An update review. *Advances in Agriculture*, *2025*, 4578877. 10.1155/aia/4578877.

Satyavathi, C. T., Tomar, R. S., Ambawat, S., Kheni, J., Padhiyar, S. M., Desai, H., Bhatt, S. B., Shitap, M. S., Meena, R. C., Singhal, T., Sankar, M., Singh, S. P., & Khandelwal, V. (2022). Stage specific comparative transcriptomic analysis to reveal gene networks regulating iron and zinc content in pearl millet [*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.]. *Scientific Reports*, *12*(1), 276. doi: 10.1038/s41598-021-04388-0.

Shan, Q., Wang, Y., Li, J., Zhang, Y., Chen, K., Liang, Z., Zhang, K., Liu, J., Xi, J. J., Qiu, J. L., & Gao, C. (2013). Targeted genome modification of crop plants using a CRISPR-Cas system. *Nature Biotechnology*, *31*(8), 686-688. doi: 10.1038/nbt.2650.

Sheng, X., Ai, Z., Tan, Y., Hu, Y., Guo, X., Liu, X., Sun, Z., Yu, D., Chen, J., Tang, N., Duan, M., & Yuan, D. (2023). Novel salinity-tolerant third-generation hybrid rice developed via CRISPR/Cas9-mediated gene editing. *International Journal of Molecular Sciences*, *24*(9), 8025. doi: 10.3390/ijms24098025.

Singh, A. K., Pal, P., Sahoo, U. K., Sharma, L., Pandey, B., Prakash, A., Sarangi, P. K., Prus, P., Pașcalău, R., & Imbrea, F. (2024). 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.

Singh, P., Kumar, A., & Borthakur, A. (2019). Abatement of Environmental Pollutants: Trends and Strategies. First Edition. Elsevier. doi: 10.1016/C2018-0- 03174-6.

Singh, V., Krause, M., Sandhu, D., Sekhon, R. S., & Kaundal, A. (2023). Salinity stress tolerance prediction for biomass-related traits in maize (*Zea mays* L.) using genome-wide markers. *The Plant Genome*, *16*(4), e20385. doi: 10.1002/tpg2.20385.

Sobhanian, H., Aghaei, K., & Komatsu, S. (2011). Changes in the plant proteome resulting from salt stress: Toward the creation of salt-tolerant crops? *Journal of Proteomics*, *74*(8), 1323-1337. doi: 10.1016/j.jprot.2011.03.018.

Song, P., Wang, J., Guo, X., Yang, W., & Zhao, C. (2021). High-throughput phenotyping: Breaking through the bottleneck in future crop breeding. *The Crop Journal*, *9*(3), 633-645. doi: 10.1016/j.cj.2021.03.015.

Soares, A. L., Geilfus, C. M., & Carpentier, S. C. (2018). Genotype-specific growth and proteomic responses of maize toward salt stress. *Frontiers in Plant Science*, *9*, 661. doi: 10.3389/fpls.2018.00661.

Sukumaran, S., Jarquin, D., Crossa, J., & Reynolds, M. (2018). Genomic-enabled prediction accuracies increased by modeling genotype × environment interaction in durum wheat. *Plant Genome*, *11*(2), 30025014. doi: 10.3835/plantgenome2017.12.0112.

Supplitt, S., Karpinski, P., Sasiadek, M., & Laczmanska, I. (2021). Current achievements and applications of transcriptomics in personalized cancer medicine. *International Journal of Molecular Sciences*, *22*(3), 1422. doi: 10.3390/ijms22031422.

Tak, Y. G., & Farnham, P. J. (2015). Making sense of GWAS: Using epigenomics and genome engineering to understand the functional relevance of SNPs in non-coding regions of the human genome. *Epigenetics & Chromatin*, *8*(1), 57. doi: 10.1186/s13072-015-0050-4.

Trono, D., & Pecchioni, N. (2022). Candidate genes associated with abiotic stress response in plants as tools to engineer tolerance to drought, salinity and extreme temperatures in wheat: An overview. *Plants*, *11*(23), 3358. doi: 10.3390/plants11233358.

Turan, S., Cornish, K., & Kumar, S. (2012). Salinity tolerance in plants: breeding and genetic engineering. *Australian Journal of Crop Science*, *6*(9), 1337-1348.

Walsh, J. J., Mangina, E., & Negrão, S. (2024). Advancements in imaging sensors and AI for plant stress detection: A systematic literature review. *Plant Phenomics*, *6*, 0153. doi: 10.34133/plantphenomics.0153.

Wang, M., Wang, Y., Zhang, Y., Li, C., Gong, S., Yan, S., Li, G., Hu, G., Ren, H., Yang, J., Yu, T., & Yang, K. (2019). Comparative transcriptome analysis of salt-sensitive and salt-tolerant maize reveals potential mechanisms to enhance salt resistance. *Genes & Genomics*, *41*(7), 781-801. doi: 10.1007/s13258-019-00793-y.

Wang, X., Ren, P., Ji, L., Zhu, B., & Xie, G. (2022a). OsVDE, a xanthophyll cycle key enzyme, mediates abscisic acid biosynthesis and negatively regulates salinity tolerance in rice. *Planta*, *255*(1), 6. doi: 10.1007/s00425-021-03802-1.

Wang, Y., Zafar, N., Ali, Q., Manghwar, H., Wang, G., Yu, L., Ding, X., Ding, F., Hong, N., Wang, G., & Jin, S. (2022b). CRISPR/Cas genome editing technologies for plant improvement against biotic and abiotic stresses: Advances, limitations, and future perspectives. *Cells*, *11*(23), 3928. doi: 10.3390/cells11233928.

Witzel, K., & Mock, H. P. (2016). A proteomic View of the Cereal and Vegetable Crop Response to Salinity Stress. In: Hosseini Salekdeh, G. (Ed.). Agricultural Proteomics. Volume 2. Environmental Stresses. Springer, Cham. pp. 53-69. doi: 10.1007/978-3-319-43278-6_3.

Würschum, T. (2019). Modern Field Phenotyping Opens New Avenues for Selection. In: Miedaner, T., & Korzun, V. (Eds.). Applications of Genetic and Genomic Research in Cereals. Woodhead Publishing. pp. 233-250. doi: 10.1016/B978-0-08-102163- 7.00011-9.

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.

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.

Yin, K., Gao, C., & Qiu, J. L. (2017). Progress and prospects in plant genome editing. *Nature Plants*, *3*(8), 1-6. doi: 10.1038/nplants.2017.107.

Yang, W., Feng, H., Zhang, X., Zhang, J., Doonan, J. H., Batchelor, W. D., Xiong, L., Yan, J., & Yan, J. (2020). Crop phenomics and high-throughput phenotyping: Past decades, current challenges, and future perspectives. *Molecular Plant*, *13*(2), 187-214. doi: 10.1016/j.molp.2020.01.008.

Yousaf, M. S., Ahmad, I., Anwar-ul-Haq, M., Siddiqui, M. T., Khaliq, T., & Berlyn, G. P. (2020). Morphophysiological response and reclamation potential of two agroforestry tree species (*Syzygium cumini* and *Vachellia nilotica*) against salinity. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences*, *57*(5), 10026. doi: 10.21162/PAKJAS/20.10026.

Yu, J., Zhu, C., Xuan, W., An, H., Tian, Y., Wang, B., Chi, W., Chen, G., Ge, Y., Li, J., Dai, Z., Liu, Y., Sun, Z., 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.

Zeng, Y., Wen, J., Zhao, W., Wang, Q., & Huang, W. (2020). Rational improvement of rice yield and cold tolerance by editing the three genes OsPIN5b, GS3, and OsMYB30 with the CRISPR-Cas9 system. *Frontiers in Plant Science*, *10*, 1663. doi: 10.3389/fpls.2019.01663.

Zhang, A., Liu, Y., Wang, F., Li, T., Chen, Z., Kong, D., Bi, J., Zhang, F., Luo, X., Wang, J., Tang, J., Yu, X., Liu, G., & Luo, L. (2019). Enhanced rice salinity tolerance via CRISPR/Cas9-targeted mutagenesis of the *OsRR22* gene. *Molecular Breeding*, *39*(3), 47. doi: 10.1007/s11032-019-0954-y.

Zhang, A., Sun, H., Wang, P., Han, Y., & Wang, X. (2012). Modern analytical techniques in metabolomics analysis. *Analyst*, *137*(2), 293-300.

Zhang, X., Pérez-Rodríguez, P., Semagn, K., Beyene, Y., Babu, R., López-Cruz, M. A., Vicente, F. S., Olsen, M., Buckler, E., Jannink, J. L., Prasanna, B. M., & Crossa, J. (2015). Genomic prediction in biparental tropical maize populations in water-stressed and well-watered environments using low-density and GBS SNPs. *Heredity*, *114*(3), 291-299. doi: 10.1038/hdy.2014.99.

Zheng, M., Lin, J., Liu, X., Chu, W., Li, J., Gao, Y., An, K., Song, W., Xin, M.,Yao, Y., Peng, H., Ni, Z., Sun, Q., & Hu, Z. (2021). Histone acetyltransferase TaHAG1 acts as a crucial regulator to strengthen salt tolerance of hexaploid wheat. *Plant Physiology*, *186*(4), 1951-1969. doi: 10.1093/plphys/kiab187.

Zong, Y., Wang, Y., Li, C., Zhang, R., Chen, K., Ran, Y., Qiu,J. L., Wang, D., & Gao, C. (2017). Precise base editing in rice, wheat and maize with a Cas9-cytidine deaminase fusion. *Nature Biotechnology*, *35*(5), 438-440. doi: 10.1038/nbt.3811.