شناسه دیجیتال (DOI) : 10.22092/IDAJ.2023.360658.385

مقاله مروری: مطالعات پروتئومیکس در تنش‌های غیرزیستی

حامد بروشان[۱]، رضا درویش زاده[۱*]، حمید حاتمی ملکی[۲]، ناصر محمدی[۳]

۱- گروه تولید و ژنتیک گیاهی دانشکده کشاورزی دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران
۲- گروه تولید و ژنتیک گیاهی دانشکده کشاورزی دانشگاه مراغه، مراغه، ایران
۳- موسسه تحقیقات کشاورزی دیم کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، مراغه، ایران

چکیده مبسوط

مقدمه: تغییرات اقلیمی که باعث کاهش راندمان محصولات کشاورزی می‌شود، یک چالش اصلی برای تأمین مواد غذایی موردنیاز مردم است. تنش‌های غیرزیستی مثل خشکی، شوری، گرما و سرما باعث تغییرات زیادی در فرآیندهای فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی گیاهان می‌شوند. با آگاهی از نقش پروتئین‌های بیان شده در پاسخ به تنش، می‌توان مکانیزم‌ها و فرآیندهای تحمل به تنش را به طور دقیق و جامعی تحلیل و ارزیابی کرد. همچنین با کشف پروتئین‌های جدید مقاوم به تنش، می‌توان مقاومت به تنش را در گیاهان تراریخته با روش‌های مهندسی ژنتیک و ویرایش ژنوم بهبود بخشید و عملکرد را بالا برد. مطالعه پروتئومیکس به‌عنوان ابزاری نیرومند برای تفکیک، جداسازی و تشخیص پروتئین‌های پاسخگو به تنش در این مسیر به ما کمک خواهد کرد.

روش‌شناسی پژوهش: مقاله حاضر یک مقاله مروری می‌باشد که با تجربیات نگارندگان و جستجو در مقاله‌های مرتبط در سایت‌های معتبر علمی بدست آمده است.

یافته‌های پژوهش: مطالعات پروتئومیکس منجر به شناسایی مسیرهای متعدد بیولوژیکی و فیزیولوژیکی مسئول تحمل تنش‌های غیرزیستی در گونه‌های مختلف گیاهی شده است. در این راستا، شناسایی ژن رمزکننده‌ی پروتئین‌های درگیر در این فرآیندها و نیز انتقال و بیش‌بیان این ژن‌های کاندید در گیاهان مقاوم به تنش، به یک استراتژی مؤثر جهت بهبود مقاومت به تنش در محصولات اقتصادی تبدیل شده است. علاوه بر این، بیان افتراقی ژن‌ها در پاسخ به تنش‌های مختلف نشان داده است که برخی پروتئین‌ها دارای تظاهرات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی یکسانی در پاسخ به تنش‌های مختلف اعمال‌شده روی آن‌ها هستند.

واژه‌های کلیدی: گیاهان، پروتئومیکس، تنش‌های غیر زیستی

مقدمه

تغییرات اقلیمی که باعث کاهش راندمان محصولات کشاورزی می‌شود، یک چالش اصلی برای تامین مواد غذایی مورد نیاز مردم است (FAO, 2012). تنش‌های غیرزیستی مثل خشکی، شوری، گرما، سرما و اکسیداتیو منجر به کاهش کیفیت و کمیت محصولات کشاورزی شده‌اند. گیاهان در محل خود ثابت هستند؛ بنابراین قادر به فرار از این شرایط نامساعد نیستند. در نتیجه در طول زمان استراتژی‌های متعددی برای مقابله با شرایط زیست‌محیطی مختلف کسب کرده‌اند. همچنین بایستی به‌سرعت با این شرایط سازگار شده و بر تنش فائق آیند. در این صورت در گیاهان هموستازی برقرار می‌شود. پروتئین‌ها یک جزء حیاتی در پاسخ به تنش گیاهان محسوب می‌گردند، زیرا ساختار سلول گیاهی را تشکیل داده و فعالانه در متابولیسم تمام اجزای سلولی مشارکت دارند (Kosová *et al*., 2011). مجموع پروتئین‌ها در یک بافت مشخص و در یک‌زمان معین (پروتئوم) به طور منحصربه‌فردی متغیر است. برخلاف ژنوم که منحصر به

* نگارنده مسئول: r.darvishzadeh@urmia.ac.ir تاریخ دریافت: ۱۴۰۱/۰۹/۰۱ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۲/۰۵/۰۲

یک ارگانیسم است، پروتئوم‌های نامحدودی بسته به مرحله رشد و نمو ارگانیسم، شرایط محیط رشد، بافت گیاهی و نوع سلول وجود دارند. علاوه بر این، یک ژن می‌تواند از طریق مکانیزم‌های پس از رونویسی همچون پیرایش متناوب[1]، ویرایش[2] RNA و تغییرات پس از ترجمه‌ای[3] همچون فسفریلاسیون، گلیکوزیلاسیون، یوبی کوئیتینه شدن و ... محصولات پروتئینی متنوعی ایجاد کند؛ بنابراین مجموع پروتئین‌های متمایز سنتز شده توسط یک ارگانیسم مشخص می‌تواند چندین مرتبه بالاتر از مجموع ژن‌های کد شده توسط ژنوم یک ارگانیسم معین باشد (Kosová *et al.*, 2011). در شرایط تنشی، پروتئین‌های جدیدی بیان می‌شوند که در تحمل به تنش نقش دارند و همچنین تغییراتی در پروفایل بیان ژن رخ می‌دهد. پروتئومیکس به شناسایی پروتئین‌ها، پروفایل بیان، تغییرات پس از ترجمه‌ای و اثر متقابل پروتئین با پروتئین در ارقام تحت شرایط تنش و نرمال می‌پردازد (Ghosh and Xu, 2014). باتوجه‌به این مسئله، پروتئومیکس توانایی شناسایی ژن‌های کاندید را دارد که این ژن‌ها می‌توانند باعث بهبود مقاومت به تنش در گیاهان تراریخت و در نتیجه افزایش عملکرد محصول شوند. (Barkla *et al.*, 2016). بنابراین ضروری است که پروتئین‌های مسئول مقاومت شناسایی و بااطلاع از نقش آنها در مکانیزم مقاومت، استراتژی‌های موثری برای بهبود مقاومت در گیاهان ایجاد گردد. علاوه بر این، مسیرهای سیگنال‌دهی مختلفی گزارش کرده‌اند که در پاسخ به تنش فعال شده و باعث تشکیل یک شبکه تنظیمی پیچیده شامل فاکتورهای رونویسی، هموستاز یون، آنتی‌اکسیدان‌ها، هورمون‌ها، آبشارهای کینازی، گونه‌های فعال اکسیژن[4] و سنتز اسمولیت‌ها می‌شوند که با همدیگر تلاقی[5]دارند و از این طریق سلول اطلاعات حاصل از مسیرهای سیگنال‌دهی مختلف را جهت شروع واکنش تحمل به تنش در هم ادغام می‌کند (Yin *et al.*, 2015).

مواد و روش‌ها

مقاله حاضر یک مقاله مروری است که با جستجو در مقاله‌های مرتبط در سایت‌های معتبر (Google scholar, Web of science, PubMed, Scopus, SID) به دست آمده است و باهدف بررسی جامع رویکرد پروتئومیکس در افزایش تحمل گیاهان به تنش‌های غیرزیستی با حداقل کاهش عملکرد ارائه می‌شود.

یافته‌ها

۱) تنش خشکی[6]

تنش خشکی یکی از چالش‌های مهم زیست‌محیطی است که با تأثیر منفی روی مراحل تولیدمثل و رشد رویشی گیاه منجر به کاهش عملکرد محصولات می‌گردد (Ashraf and Akram, 2011). این کاهش عملکرد در نتیجه تنش اسمزی، عدم تعادل هورمونی و تغذیه‌ای، سیستم اکسیداتیو و همچنین اختلال در فرآیندهای بیوشیمیایی گیاه مثل کاهش جذب کربن به دلیل کاهش فتوسنتز است. گیاهان برای مقابله با خشکی استراتژی‌های اقلیمی و اکولوژیکی مختلفی همچون فرار، اجتناب و تحمل به خشکی در نظر می‌گیرند که برای گیاهان تخصصی شده‌اند. اجتناب از خشکی، اولین استراتژی مقاومت گیاه به تنش است که با افزایش جذب آب و کاهش اتلاف آب از روزنه‌ها همراه است. در تنش خشکی طولانی‌مدت، مکانیزم اجتناب از خشکی به‌تنهایی جهت حفظ رشد و راندمان گیاه کافی نیست و بایستی مکانیزم‌های دیگری در نظر گرفته شود. در استراتژی فرار از خشکی، گیاهان چرخه رشد خود را قبل از اینکه تنش خشکی به آن‌ها آسیب برساند تکمیل می‌کنند. ولی استراتژی تحمل به خشکی از طریق تنظیم اسمزی و افزایش ظرفیت آنتی اکسیدانی میانجی‌گری می‌شود (Zhang, 2008). در پاسخ به خشکی پروتئین‌های منحصربه‌فردی شناسایی شده‌اند که در فرآیندهای سیگنالینگ، ترجمه، دفاع، سنتز و تجزیه پروتئین، پروتئین فولدینگ[7]، فتوسنتز و تنفس نوری، متابولیسم انرژی و کربوهیدرات، ساختار سلولی و چرخه سلولی، انتقال غشایی، تنظیم اسمزی، هموستاز یونی، تنظیم بیان ژن،

[1]Alternative splicing
[2]RNA editing
[3]Post-Translational Modification
[1]Reactive oxygen species (ROS)
[2]Cross talk
[6]Drought stress
[7]Protein folding

جذب نیتروژن و متابولیسم اسیدهای آمینه و همچنین متابولیسم اسیدهای چرب مشارکت دارند. همچنین فسفو پروتئین‌های پاسخگو به تنش خشکی که دچار تغییر پس از ترجمه‌ای فسفوریلاسیون می‌شوند در سیگنالینگ، ترجمه، فتوسنتز و متابولیسم کربن و همچنین سنتز و انتقال پروتئین درگیرند (Wang *et al*., 2016). بنابراین آنالیز ارقام گیاهی مقاوم و حساس به خشکی با استفاده از تکنیک‌های پروتئومیکس، جهت شناسایی پروتئین‌های درگیر در این مکانیزم‌ها و نقش احتمالی آن‌ها در پاسخ به تنش ما را رهنمون می‌سازد. در نتیجه پروتئومیکس مسیرهای بیولوژیکی و فیزیولوژیکی تحمل به خشکی را در ارقام مقاوم به خشکی آشکار می‌کند و این خود یک استراتژی جهت بهبود عملکرد گیاهان محسوب می‌شود.

مکانیزم‌های درگیر در پاسخ به خشکی و راهکار پروتئومیکس

گیرنده نوری فیتوکروم c با تعدیل فعالیت چندین فاکتور رونویسی تحت تنش خشکی، رونویسی ژن‌های پاسخگو به نور را تنظیم می‌کند. همچنین در گیاه رشادی ۳ ژن کدکننده فیتوکروم‌های A، B و E شناسایی شده که مقاومت به خشکی را میانجی‌گری می‌کنند (Boggs *et al*., 2010). این موارد نشان‌دهنده نقش احتمالی فیتوکروم c به‌عنوان میانجی‌گر تنش اسمزی دارد.

در پاسخ به خشکی، کلسیم به‌عنوان پیک ثانویه عمل می‌کند و در تنظیم فعالیت پروتئین‌کینازها و بیان ژن پایین‌دست تاثیرگذار است. براساس مطالعات پروتئومیکس، فراوانی چندین پروتئین متصل به کلسیم همچون کالمودولین[1]، کالرتیکولین[2]، پروتئین‌کیناز وابسته به کلسیم[3] و پذیرنده‌ی حساس کلسیم[4] تحت تنش خشکی افزایش می‌یابد. بر اساس مطالعات انجام شده، بیش بیان پروتئین‌کینازهای وابسته به کلسیم در برنج (Wei *et al*., 2014) باعث افزایش تحمل به خشکی در این گیاه شد. علاوه بر این، فرا تنظیمی کالرتیکولین در گندم تیمار شده با خشکی باعث افزایش زنده‌مانی این گیاهان شد (Islam *et al*., 2015). افزون بر این، ژن کالرتیکولین در اثر خشکی در سویا القا شد؛ اما تنش خشکی طولانی‌مدت اعمال شده بر بلوط قرمز اروپایی (*Quercus robur*) باعث کاهش سطح بیان این ژن گردید (Sergent *et al*., 2011) که این موضوع نشان می‌دهد که عملکرد کالرتیکولین به‌شدت تنش بستگی دارد. موارد ذکرشده نقش مهم این پروتئین را در مقاومت به خشکی نشان می‌دهد. افزون بر این، پروتئین‌کیناز اختصاصی سرئین/ ترئونین، گلوکوکیناز، پروتئین‌کیناز شبه گیرنده‌ای و پروتئین‌کیناز خانواده فوتوتروپین در پاسخ به خشکی دچار تغییرات فسفریلاسیون شده و نقش خود را در تنظیم مسیرهای سیگنالینگ القاشده در پاسخ به خشکی ایفا نمودند (You and Chan, 2015). پروتئین‌های۳-۳-۱۴ پروتئین‌های تنظیمی هستند که در رنج وسیعی از فرآیندهای تنظیمی همچون سیگنالینگ، گیرنده‌های غشایی و فعال‌سازی رونویسی نقش ایفا می‌کنند. این پروتئین‌ها همچنین تنظیم‌کننده‌های مثبت پمپ پروتونی (H^+-ATPase) محسوب شده و گرادیان شیب الکتروشیمیایی را در طول غشا کنترل می‌کنند (Malakshah *et al*., 2014). در مطالعات پروتئومیکس، بعضی از اعضای خانواده پروتئین-های ۳-۳-۱۴ و پروتئین‌های شبه ۳-۳-۱۴ در برگ‌های بسیاری از گونه‌های گیاهی تحت تیمار با خشکی دچار فرا تنظیمی شدند. علاوه بر این، ژن‌های بعضی از این پروتئین‌ها می‌توانند به‌عنوان کاندید با بیش بیان یا خاموشی بیان خود در گیاهان تراریخته‌ی پنبه و گیاه رشادی باعث بهبود تحمل به خشکی شوند (Sun *et al*., 2014). این نتایج نشان می‌دهد که پروتئین‌های ۳-۳-۱۴ دارای نقش‌های تنظیمی متنوعی بسته به نوع پروتئین، نوع گونه و شرایط خشکی متفاوت بوده و دخالت هر نوع پروتئین ۳-۳-۱۴ در پاسخ به خشکی در مطالعات آینده باید بیشتر موردبحث قرار گیرد (Wang *et al*., 2016).

تنظیم بیان ژن فرآیند پیچیده‌ای است که مطالعه تحمل به خشکی را در گیاهان دشوار کرده است. در مطالعات پروتئومیکس فراوانی هیستون‌ها که پروتئین‌های اصلی کروماتین هستند و در تنظیم بیان ژن نقش دارند و همچنین پروتئین‌های گروه تحرک بالا که متصل به DNA هسته‌ای و نوکلئوزوم‌ها هستند و در تغییرات ساختاری فیبر کروماتین نقش دارند؛ افزایش‌یافته است (Trivedi *et*

[1]Calmodulin (CaM)
[2]Calreticulin (CRT)
[3]Calcium-dependent protein kinase (CDPK)
[4]Calcium sensing receptor (CaSR)

al., 2012). علاوه بر این، پردازش RNA نقش مهمی در تحمل به خشکی دارد. در طی مطالعه‌ای فراوانی چندین پروتئین درگیر در پردازش RNA در گیاهان تحت تنش خشکی تغییر کرد، به‌طوری که فراوانی پنج پروتئین متصل‌شونده به RNA افزایش و فراوانی سه پروتئین نیز کاهش یافت (Singh *et al*., 2011). افزون بر این، ریبونوکلئازها نقش مهمی در تنظیم تنش، دفاع در برابر میکروارگانیسم‌ها، زدودن فسفات‌ها و ذخیره نیتروژن دارند. برای مثال در مطالعه پروتئوم برنج تحت تیمار با خشکی، فراوانی و سطح فسفریلاسیون ریبونوکلئازها به میزان قابل‌توجهی افزایش یافت (Ke *et al*., 2009).

بیوسنتز و تجزیه‌ی پروتئین‌ها یک فرآیند متابولیکی مهم در مقاومت به تنش خشکی محسوب می‌گردد. پروتئین-های ریبوزومی، فاکتورهای ادامه ترجمه، فاکتور شروع ترجمه، tRNA سنتاز و فاکتور آزادسازی ریبوزوم در شرایط تنش خشکی افزایش می‌یابند و نقش مهمی در سنتز پروتئین‌ها دارند. پروتئین‌ها و آنزیم‌های کمکی همچون آنزیم سیس-ترانس پپتیدیل پرولیل ایزومراز، آنزیم دی سولفید ایزومراز و چاپرون‌های مولکولی در تسهیل تاشدگی پروتئین‌ها نقش دارند و در پاسخ به خشکی در ارقام مقاوم و حساس دچار تغییرات بیانی متفاوتی شدند (Ford *et al*., 2011). چاپرون‌های مولکولی همچون پروتئین‌های متصل به شبکه آندوپلاسمی، پروتئین عامل محرک، پروتئین‌های شوک حرارتی، کالنکسین و آندوپلاسمین (یک پروتئین شوک گرمایی ۹ کیلودالتونی)، پروتئین کمپلکس T، پروتئین‌های شوک گرمایی ۷۰ و ۹۰ کیلودالتونی و فاکتورهای شوک حرارتی در پاسخ به خشکی شناسایی شدند (Mohammadi *et al*., 2012). باتوجه‌به اینکه پروتئین‌های شوک حرارتی نقش مهمی در سازماندهی پروتئین‌ها دارند و عملکرد آن‌ها به طور گسترده‌ای موردبحث قرار گرفته، در نتیجه ژن‌های این خانواده را به‌عنوان بیومارکر شناسایی و به مخمر و گیاه رشادی منتقل کردند و باعث بهبود تحمل به خشکی شدند (Masand and Yadav, 2016). ژن‌های خانواده فاکتورهای شوک حرارتی هم که به دنبال تنش خشکی در ارقام مقاوم گوجه فرنگی بیان شدند، نقش مهمی در جلوگیری از تجمع پروتئین‌های آسیب‌دیده و نیز حفظ هموستاز سلولی دارند (Wang *et al*., 2015 b). بر اساس مطالعات پروتئومیکس در واکنش به خشکی، مسیر تجزیه پروتئین (پروتئازوم - یوبی کوئیتین) و پروتئین‌های درگیر در این مسیر همچون یوبی‌کوئیتین و شبه یوبی‌کوئیتین (Yao *et al*., 2012) و آنزیم یوبی‌کوئیتین‌لیگاز که یکی از آنزیم‌های درگیر در یوبی‌کوئیتینه شدن است (Zhang *et al*., 2014) افزایش یافته اند.

یکی از پیامدهای اجتناب‌ناپذیر تنش خشکی افزایش تولید گونه‌های فعال اکسیژن در اندامک‌های سلولی نظیر کلروپلاست، پراکسی‌زوم، میتوکندری و تحریک تنش اکسیداتیو است. به طور کلی چهار مسیر آنتی‌اکسیدانی مهم شامل مسیرهای سوپراکسید دیسموتاز-پراکسیداز-کاتالاز، مسیرهای آسکوربات-گلوتاتیون، مسیرهای پروکسی ردوکسین/ تئوردوکسین و گلوتاتیون پراکسیداز/گلوتاتیون اس ترانسفراز در پاسخ به تنش خشکی شناسایی شده‌اند.

الف) مسیرهای سوپراکسید دیسموتاز، پراکسیداز و کاتالاز: سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز به‌صورت هم‌زمان در مقاومت به خشکی در گیاهان دخیل‌اند. ازآنجایی‌که نقش ژن کاتالاز به‌عنوان یک ژن القاکننده مقاومت به خشکی به اثبات رسیده است، روند بیان مشابه ژن DREB1 با ژن کاتالاز می‌تواند دلالت بر نقش این ژن در ایجاد مقاومت به خشکی داشته باشد (Mazandarani *et al*., 2014). در پاسخ به تنش خشکی، پراکسیداز سوبسترای اختصاصی خود یعنی پراکسید هیدروژن را تبدیل به آب می‌کند. بر اساس مطالعات پروتئومیکس تحت تنش خشکی، پراکسیدازها در برگ‌های رقم مقاوم به خشکی برنج (Raoranee *et al*., 2015) با فراوانی بالایی بیان می‌شوند. علاوه بر این، ژن پراکسیداز در برگ‌های یونجه القا شده است (Wang *et al*., 2009). تمامی این نتایج و مشاهدات نقش پراکسیداز را به‌عنوان پاکروبی‌کننده گونه‌های فعال اکسیژن در مقاومت به تنش خشکی نشان می‌دهد.

ب) مسیرهای آسکوربات-گلوتاتیون: این مسیر، یک مسیر آنتی‌اکسیدانی کلیدی در پاسخ به تنش خشکی است. در چرخه آسکوربات-گلوتاتیون با فعالیت آنزیم آسکوربات - پراکسیداز، آسکوربات به مونو دِهیدرو آسکوربات اکسیده می‌شود و برای ادامه چرخه تولید آسکوربات لازم است. در

تحقیقی، افزایش فعالیت آسکوربات پراکسیداز در بافت ساقه ارقام نخود آرمان و بیونیچ نسبت به رقم حساس جم تحت تنش خشکی گزارش شده است که این موضوع می‌تواند مربوط به کارکرد بالای سیستم آنتی‌اکسیدانی این دو رقم برای پاکروبی گونه‌های فعال اکسیژن و جلوگیری از پراکسیداسیون غشا تحت تیمار خشکی باشد (Nasr Esfahani, 2013). علاوه بر این، پروفایل مشابهی از فعالیت بالاتر آسکوربات پراکسیداز در رقم مقاوم به خشکی گندم نسبت به رقم حساس مشاهده شد (Ford *et al*., 2011). گلوتاتیون ردوکتاز نیز دارای نقش کلیدی در تنش اکسیداتیو است. وظیفه این آنزیم تبدیل گلوتاتیون اکسیدشده به گلوتاتیون احیاشده و حفظ نسبت بالای حالت اکسیدشده است (Pang and Wang, 2010). در مطالعه‌ای حساسیت یک رقم جو به تنش خشکی، به کاهش فعالیت گلوتاتیون ردوکتاز نسبت داده شد (Bor *et al*., 2003). بیش‌بیان ژن‌های گلوتاتیون ردوکتاز در لوبیا چشم بلبلی (*Vigna unguiculata*) و باکتری گرم منفی (Torres-Franklin *et al*., 2008) و همچنین بیش‌بیان ژن گلوتاتیون ردوکتازِ گیاه کلم[1] در اشرشیاکُلای نشان می‌دهد که عملکرد این آنزیم ارتباط مستقیمی با تحمل به خشکی در گیاهان دارد (Kim *et al*., 2009). مونو دی‌هیدرو دی‌آسکوربات ردوکتاز و دی‌هیدرو دی‌آسکوربات ردوکتاز نیز در گیاهانی مثل چایر و برنج در اثر خشکی سطح بیان بیشتری نشان دادند (Wang *et al*., 2016). جداسازی آنزیم مونو دی‌هیدرو دی‌آسکوربات ردوکتاز از گیاه هالوفیت *Aeluropus littoralis* و انتقال آن به گیاه تراریخته توتون باعث تحمل بالا به خشکی و شوری شد (Mohseni *et al*., 2013). همچنین بیش‌بیان دی‌هیدرو دی‌آسکوربات ردوکتاز در گیاهان تراریخته سیب‌زمینی (Eltayeb *et al*., 2011)، برنج (Kim *et al*., 2013) و تنباکو (Eltayeb *et al*., 2006) تحمل به خشکی را بالا برد. این امر نشان می‌دهد که دی‌هیدرو دی‌آسکوربات ردوکتاز می‌تواند هدف مهمی برای بهبود تحمل به خشکی در گیاهان باشد. مطالعات پروتئومیکس نشان می‌دهد که مسیرهای دفاعی آنتی‌اکسیدانی که توسط گلوتاتیون میانجی‌گری می‌شوند به طور غیر مستقیمی باعث سازگاری به خشکی می‌شوند. در این مسیر گلای‌اکسالاز، فسفولیپید هیدروپراکسید گلوتاتیون پراکسیداز، گلوتاردوکسین، گلوتامات - سیستئین‌لیگاز و مونوتیول گلوتاردوکسین گلای‌اکسالاز غیرمستقیم در پاکروبی گونه‌های فعال اکسیژن دخیل‌اند (Han and Lee, 2005). افزایش بیان فسفولیپید هیدروپراکسید گلوتاتیون پراکسیداز در هندوانه (Akashi *et al*., 2011) تحت تنش خشکی صحت ادعای فوق را اثبات می‌کند.

پ) مسیرهای پروکسی ردوکسین/ تئوردوکسین: این مسیر نقش اصلی را در سم‌زدایی پراکسید هیدروژن ایفا می‌کند. آنزیم مرتبط با تئوردوکسین یعنی متیونین سولفوکسید ردوکتاز درگیر در تبدیل آنزیمی سولفوکسید به متیونین است و از بافت‌های گیاهی در برابر تنش حاصل از پراکسید هیدروژن حفاظت می‌کند (Le *et al*., 2013). افزایش ژن‌های متیونین سولفوکسید ردوکتاز در اثر تنش‌های اکسیداتیوی همچون تنش خشکی نمایانگر نقش مهم این آنزیم در تحمل به خشکی می‌باشد (Rouhier *et al*., 2006).

ت) مسیرهای گلوتاتیون پراکسیداز/گلوتاتیون اِس - ترانسفراز: گلوتاتیون پراکسیداز با میانجی‌گری تئوردوکسین وظیفه احیا پراکسید هیدروژن را بر عهده دارد (Foyer and Shigeoka, 2011). گلوتاتیون اِس - ترانسفراز هم واکنش‌های کونژوگه شدن (جفت شدن) بین گلوتاتیون و تعدادی از زنوبیوتیک‌ها را کاتالیز می‌کند. بیش‌بیان گلوتاتیون اِس ترانسفراز در تنباکو (Ji *et al*., 2010) و همچنین بیش‌بیان گلوتاتیون پراکسیداز نوعی قارچ (*Penicillium glaucum*) در برنج (Islam *et al*., 2015) منجر به افزایش مقاومت این گیاهان نسبت به خشکی شد.

یکی دیگر از مکانیزم‌های درگیر در شرایط کمبود یا فقدان آب، هموستاز اسمزی است که جهت مقاومت در برابر تنش خشکی لازم و ضروریست. در تنظیم اسمزی تجمع پروتئین‌های فراوان جنین‌زای تاخیری [2]، دِهیدرین‌ها به‌عنوان پروتئین‌های گروه دوم جنین‌زا، بتائین آلدهید - دهیدروژناز در برگ‌ها گزارش شده است (Hu *et al*., 2010). همچنین پروتئین میتوکندریایی جنین‌زایی[3] که

[1]Glutathione reductase of *Brassica rapa* (BrGR)
[2]Late embryogenesis abundant (LEA)
[3]PsLEAm

خصوصیات و ویژگی‌های پروتئین‌های جنین‌زایی تأخیری را نشان می‌دهد، در طول نمو دیرهنگام بذور بیان می‌شود و اولین بار در فضای ماتریکس میتوکندری دانه نخودفرنگی القا و شناسایی گردید (Ahmad *et al*., 2016). علاوه بر این در مطالعه پروتئوم ریشه‌های سویا تحت تنش خشکی، تجمع فریتین و دِهیدرین گزارش شده است (Nouri *et al*., 2011). در مطالعه پروتئوم ریشه لوبیای معمولی (*Phaseolus vulgaris* L.) در تیمار با پلی اتیلن گلیکول، تجمع دِهیدرین‌ها گزارش شده است که نقش مهمی در حفاظت از دیواره سلولی در برابر درهم گسیختگی القاشده توسط پلی‌اتیلن‌گلیکول ایفا می‌کنند (Yang *et al*., 2013). دیگر آنزیم درگیر در تنظیم اسمزی بتائین آلدهید دِهیدروژناز است که با تبدیل آلدهید به گلایسین بتائین نقش میانجی‌گر را در هموستاز اسمزی ایفا می‌کند (Ashraf and Foolad, 2007). RNA مداخله‌گر[1] با خاموشی ژن بتائین آلدهید دِهیدروژناز[2] باعث کاهش مقاومت به تنش خشکی و در نتیجه افزایش تنش اکسیداتیو می‌شود (Ashraf and Foolad, 2007). در مطالعه‌ای انتقال ژن پروتئین جنین زا[3] به سیب‌زمینی شیرین و بیش‌بیان آن در کالوس‌های تراژنی سبب مهار فعالیت RNA مداخله‌گر و در نتیجه افزایش مقاومت به خشکی شد (Park *et al*., 2011). این موضوع نشان‌دهنده این است که پروتئین جنین‌زایی تأخیری می‌تواند به‌عنوان ژن کاندید برای افزایش مقاومت به خشکی معرفی شود.

از طریق رهیافت پروتئومیکس، چندین پروتئین در غشای پلاسمایی، غشای خارجی میتوکندری و تونوپلاست مکان‌یابی شده که با اعمال تنش خشکی/ اسمزی دچار تغییرات بیانی شدند. آکواپورین‌ها مسئول حمل آب و مولکول‌های کوچک هستند و نقش مهمی در مسیر سیم‌پلاستیک ایفا می‌کنند (Wang *et al*., 2016). مطالعات مختلف نشان می‌دهد که تنش خشکی (Guo *et al*., 2006) باعث القا آکواپورین‌ها شده و روش‌های بیوتکنولوژیکی باعث افزایش بیان این پروتئین‌ها و در نتیجه بهبود تحمل به خشکی می‌شود. بیش‌بیان آکواپورین‌ها توانایی گیاه را در تحمل به تنش‌های غیرزیستی با بهبود کارایی مصرف آب، بهبود هدایت هیدرولیکی و حفظ وضعیت بهتر آب افزایش می‌دهد (Cui *et al*., 2008). تیمار با پلی‌اتیلن گلیکول منجر به بیش‌بیان TaAQP7 شده و بیش‌بیان TaAQP7 تحمل به خشکی را در گیاهان تراریخته تنباکو از طریق افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی همچون سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز افزایش داده است (در شرایط تنش آبی گیاه دچار ممانعت روزنه‌ای و در ادامه کاهش غلظت CO_2 جذب شده در مزوفیل و در نهایت اختلال در فرآیندهای تاریکی فتوسنتز می‌شود (Kaiser and Kappen, 1997). بنابراین پیش‌بینی می‌شود که پروتئین‌های درگیر در واکنش‌های فتوسنتزی دچار تنظیم کاهشی شوند (Maroco *et al*., 2002). تأثیرات بازدارندگی تنش‌های محیطی علی‌الخصوص تنش خشکی روی گیاهان مشخص شده است (Flexas and Medrano, 2002). به‌عنوان‌مثال اثبات شده است که به دنبال تنش خشکی، پروتئین متصل‌شونده به روبیسکو دچار فروتنظیمی می‌شود (Aranjuelo *et al*., 2011). گیاهان مکانیزم‌های مختلفی برای بهبود فتوسنتز در مقابل تنش خشکی توسعه داده‌اند. بدین صورت که ارقام محتمل‌تر به تنش آبی که دارای فعالیت کنترل روزنه‌ای بهتری در ارتباط با پروتئین‌های خاصی هستند موجب تثبیت کربن در شرایط تحت تنش و بهبود کارایی مصرف آب و فعالیت فتوسنتزی می‌شود (Yordanov *et al*., 2000). نتایج تحقیقات نشان می‌دهد که پروتئین‌های درگیر در واکنش نوری فتوسنتز و چرخه کالوین دارای بیشترین نقش در تحمل به خشکی هستند (Wang *et al*., 2016). مطالعات پروتئومیکس از شناسایی پروتئین‌های درگیر در واکنش‌های نوری فتوسنتز که به طور مشترک در ارقام متحمل و حساس بیان می‌شوند پرده برداشته است. این پروتئین‌ها شامل پروتئین‌های متصل به کلروفیل a و b کمپلکس برداشت نور، سیس-ترانس پپتیدیل پرولیل ایزومراز، کمپلکس در حال تکامل اکسیژن[4] (متصل به پروتئین‌های D1 و D2 مرکز واکنش فتوسیستم II) و کمپلکس سیتوکروم b6/f بودند (Bassi *et al*., 1997). پروتئین‌های اتصال یافته با کلروفیل a و b که وظایف مهمی همچون دریافت نور، انتقال انرژی و ذخیره رنگریزه‌ها را بر عهده دارند (Bassi *et al*., 1997)،

[1] RNA interference (RNAi)
[2] OsBADH
[3] IbLEA14
[4] Oxygen-evolving complex (OEC)

در ارقام مقاوم سیب (Zhou *et al*., 2015) افزایش و در ارقام حساس کاهش یا ثابت ماندند. کمپلکس سیتوکروم b6/f نیز همزمان با فرآیند انتقال الکترون باعث ایجاد یک شیب پروتونی در غشای تیلاکوئیدی می‌گردد (Allen, 2003). کاهش در نسبت انتقال الکترون و نسبت تولید دی‌اکسیدکربن با تنظیم کاهشی کمپلکس سیتوکروم b6/f گزارش شده است (Ruuska *et al*., 2000). عملکرد سیس-ترانس پپتیدیل پرولیل ایزومراز در گیاه رشادی (*Arabidopsis thaliana*) سبب تنظیم فعالیت فسفاتاز پروتئین D1 در غشای تیلاکوئیدی شده و بنابراین باتوجه‌به عملکرد این پروتئین می‌توان نتیجه گرفت که پروتئین سیس-ترانس پپتیدیل پرولیل ایزومراز در تجمع و ساخت فتوسیستم II نقش دارد (Lepedu *et al*., 2009).

بسیاری از گیاهان به دنبال تنش‌های غیرزیستی طی فرآیند اسیمیلاسیون نیتروژن، نیتروژن جذب شده برون‌زاد را توسط دو آنزیم نیتریت ردوکتاز و نیترات ردوکتاز تبدیل به آمونیوم می‌کنند و در نهایت، آمونیوم توسط گلوتامین سنتتاز و گلوتامات سنتاز به فرم آمینواسید که اسیمیلاسیون آمونیوم نامیده می‌شود جذب گیاهان می‌شود. مطالعات پروتئومیکس نشان داد که آنزیم‌های مرتبط با اسیمیلاسیون نیتروژن و اسیمیلاسیون آمینواسیدها تحت تیمار با خشکی دچار فروتنظیمی شدند. از جمله این مطالعات، کاهش بیان نیتریت ردوکتاز در جو طی تنش خشکی بلندمدت (Ashoub *et al*., 2015)، فروتنظیمی گلوتامین‌سنتتاز I (Medina *et al*., 2012;Yu *et al*., 2020)، گلوتامین سنتتاز II (Medina *et al*., 2012) و گلوتامات سنتاز (Ramos *et al*., 1999) در بسیاری از گونه‌های گیاهی، فروتنظیمی نیترات ردوکتاز و گلوتامین سنتتاز در گندم (Fresneau *et al*., 2007)، گوجه فرنگی (Sánchez-Rodríguez *et al*., 2011) و به طور مشابه کاهش سطح رونویسی ژن گلوتامین سنتتاز[1] در خردل چینی (*Brassica juncea*) و دیگر ژن‌های درگیر در اسیمیلاسیون نیتروژن[2] (Goel and Singh, 2015) که نشان‌دهنده‌ی متوقف شدن اسیمیلاسیون نیتروژن به دنبال تنش خشکی در گیاهان است و تصور می‌شود که علت کاهش رشد و نمو محصولات به همین دلیل باشد. افزون بر این، فروتنظیمی آلانین آمینوترانسفراز در چمن مرتعی (Xu and Huang, 2010) و همچنین فروتنظیمی آسپارتات آمینوترانسفراز در چمن مرتعی (Xu and Huang, 2010) تحت تیمار با خشکی نشان داد که متابولیسم اسیدهای آمینه و متابولیت‌های مشتق‌شده از این‌ها توسط تنش خشکی متوقف می‌شود. اما آنزیم‌های اِس- آدنوزیل- اِل- هموسیستئین هیدرولاز[3]، متیونین - سنتاز و متیونین که در چرخه اِس- آدنوزیل متیونین[4] مشارکت دارند در پاسخ به خشکی در برگ‌ها دچار فراتنظیمی شدند.

(Zhou *et al*., 2012). این امر نشان می‌دهد که این ژن تحمل به خشکی را نه فقط با حفظ وضعیت آبی بهتر بلکه با کاهش تجمع گونه‌های فعال اکسیژن و کاهش آسیب غشا از طریق افزایش فعالیت‌ها و بیان آنزیم‌های آنتی-اکسیدانی افزایش می‌دهد. نقش پروتئین انتقال لیپید به‌عنوان یکی دیگر از پروتئین‌های متمرکز در غشای پلاسمایی در مقاومت به تنش‌های غیرزیستی اثبات شده است (Tapia *et al*., 2013). نتایج تحقیقات نشان می‌دهد که ژن هدف فاکتور رونویسی میانجی‌گر آبسزیک اسید[5] درگیر در تحمل به تنش خشکی و انجماد است (Gao *et al*., 2016). جهش در ژن کدکننده پروتئین انتقال لیپید در آرابیدوبسیس سبب حساسیت به خشکی در این گیاه گردید، درحالی‌که بیش‌بیان ژن مربوط باعث افزایش تحمل به خشکی در گیاه رشادی شد (Guo *et al*., 2013). ژن کدکننده پروتئین انتقال لیپید در بساک[6] به دنبال تنش خشکی در برنج القا شده و نقش مهمی را در تحمل به خشکی در مراحل رشد رویشی و زایشی با مکانیزم حفاظت از باروری دانه گرده ایفا می‌کند. این موارد نشان می‌دهد که پروتئین انتقال لیپید در مقاومت به خشکی نقش دارد و احتمالاً می‌تواند به‌عنوان یک ژن کاندید جهت بهبود ژنتیکی عملکرد محصول در سازگاری به خشکی باشد. رمورین‌ها پروتئین‌های غشای پلاسمایی ویژه گیاهی هستند. ثابت شده که رمورین‌ها نقش مهمی در انتقال سیگنال و فعل‌وانفعالات مولکولی گیاه - میکروبه دارند

[1]GST-1
[2]BjGDH1, BjGDH2 vs BjASN2
[3]S-adenosyl-L- homocystein hydrolase (SAMS)
[4]S-Adenosyl methionine (SAM)
[5]LTP3
[6]OsDIL

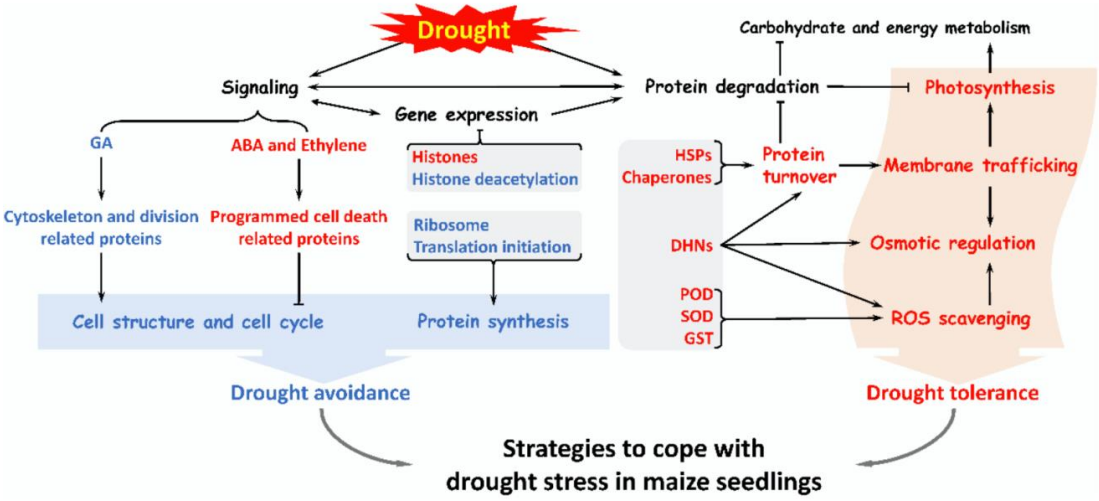
(Lefebvre *et al*., 2010). به‌عنوان مثال، پروتئین رمورین مرتبط با غشای پلاسمایی[1] به دنبال تیمار برگ‌های سیب‌زمینی با اسید پلی گالاکترونیک فسفریله شده و در سیگنالینگ سلولی و فرآیندهای دفاعی در گیاهان نقش ایفا می‌کند (Perraki *et al*., 2012). بیش‌بیان هترولوگ رمورین در گیاه رشادی، باعث افزایش تحمل گیاه به خشکی در مراحل جوانه‌زنی و گیاهچه‌ای شد (Checker and Khurana, 2013).

مطالعات پروتئومیکس نشان می‌دهد حدود ۲۰ درصد مجموع پروتئین‌هایی که به دنبال تنش خشکی در برگ گیاهان القا می‌شوند مربوط به متابولیسم کربوهیدرات و انرژی هستند (Wang *et al*., 2016). گلیکولیز، گلوکونئوژنز و چرخه کربس از فرآیندهای آنابولیک درگیر در متابولیسم کربوهیدرات‌ها هستند. گلیکولیز (قندکافت)، فرآیند تولید آدنوزین تری فسفات غیرهوازی است که آنزیم‌های درگیر در آن شامل آلفا اِنولاز، گلیسرآلدهید ۳-فسفات دِهیدروژناز[2]، تریوز فسفات ایزومراز و پیرووات کیناز هستند که در ریشه‌های تحت تنش ماندابی و گیاهچه‌ها و گیاهان جوان گندم تحت تنش آبی و خشکی و شوری افزایش یافتند (Caruso *et al*., 2009; Caruso *et al*., 2008). همچنین، فروکتوز بیس فسفات آلدولاز آنزیم دیگر مرتبط با گلیکولیز است که در برنج و یکی از گونه‌های بذرانداز (*Sporobolus stapfianus*) دچار فراتنظیمی شد (Pandey *et al*., 2010; Oliver *et al*., 2011; Raorane *et al*., 2015) . افزون بر این، فراوانی فروکتوز بیس فسفات آلدولاز در گونه‌های مقاوم و حساس به خشکی مگس خانگی (*M.domestica*) و چمن مرتعی به ترتیب افزایش و کاهش بیان نشان داد (Roarane *et al*., 2015). از بین این‌ها، فروکتوز بیس فسفات آلدولاز و گلیسر آلدهید ۳- فسفات دِهیدروژناز همبستگی مثبتی با تحمل به خشکی نشان دادند (Degenkolbe *et al*., 2013)، به طوری که بیش‌بیان گلیسر آلدهید ۳- فسفات دِهیدروژناز در سیب زمینی باعث بهبود تحمل به خشکی در این گیاه شد (Kappachery *et al*., 2015). چرخه کربس به دنبال گلیکولیز برای تولید آدنوزین تری فسفات هوازی ادامه می‌یابد. آکونیتاز، یکی از آنزیم‌های درگیر در این چرخه تغییرات بیانی مشابهی با فروکتوز بیس فسفات آلدولاز نشان داد و در برگ‌های ارقام مقاوم و حساس ذرت و چمن مرتعی به ترتیب افزایش و کاهش یافت (Xu and Huang, 2010). گلوکونئوژنز نیز عکس عمل گلوگز و فرآیند تبدیل غیرکربوهیدرات‌ها به گلوگز می‌باشد. فسفو انول پیروات کربوکسی کیناز آنزیم کلیدی در چرخه متابولیک گلوکونئوژنز است و طی مطالعه‌ای باعث افزایش راندمان عملکرد کاج مدیترانه‌ای (*Pinus halepensis*) تحت تنش خشکی شد (Fontaine *et al*., 2003). فروکتوز بیس فسفات آلدولاز، دیگر آنزیم کلیدی مرتبط با گلوکونئوژنز محسوب می‌شود. در مطالعه انجام‌شده روی لاین‌های متحمل به خشکی گوجه فرنگی، ژن کدکننده این آنزیم دچار کاهش بیان شد (Gong *et al*., 2010). علاوه بر این، گزارش شده که بیان آنزیم فوق در آرابیدوبسیس تحت تنش خشکی کاهش می‌یابد (Lu *et al*., 2012). با توجه به موارد بالا، تنظیم کمتر فروکتوز بیس فسفات آلدولاز می‌تواند مرتبط با مصرف زیاد انرژی توسط گلوکونئوژنز باشد. فسفوگلوکوموتاز آنزیم مشترک درگیر در گلیکولیز و گلوکونئوژنز، در برگ‌های برنج کاهش (Raorane *et al*., 2015) ولی در هندوانه و برنج (در معرض رطوبت نسبی ۳۰ درصدی) افزایش یافت (Pandey *et al*., 2010; Akashi *et al*., 2011). جدا از این، مطالعات پروتئومیکس دفسفریله شدن فروکتوز بیس فسفات آلدولاز و مالات دِهیدروژناز که درگیر در متابولیسم کربوهیدرات هستند را نشان داد (Hu *et al*., 2015) و این موضوع نشان دهنده تعدیل متابولیسم کربن در پاسخ به دِهیدراتاسیون است. فرآیند پاسخ به تنش در گیاهان نیازمند انرژی است. بنابراین پروتئین‌های درگیر در متابولیسم انرژی همچون پروتئین‌های زنجیره انتقال الکترون میتوکندریایی و پروتئین‌های مرتبط با سنتزآدنوزین تری‌فسفات سبب تغییراتی در متابولیسم انرژی می‌شوند. آدنوزین تری - فسفات یک منبع انرژی است که به عنوان کوفاکتور در واکنش‌های نیازمند انرژی عمل می‌کند. شکل ۱ مسیرهای متفاوتی را که در تیمار گیاهچه‌های ذرت با اعمال تنش خشکی فعال گشتند نشان می‌دهد.

[1]StREM1.3

[2]Glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase (GAPDH)

۲) تنش گرمایی[1] تنش گرمایی باعث اختلال در هموستاز سلولی شده و می‌تواند موجب کاهش رشد گیاه و حتی مرگ سلول گیاهی شود (Brosché *et al.*, 2014). تنش گرمایی همچنین می‌تواند موجب ریزش برگ‌ها، عدم تشکیل میوه و گل یا مرگ کل گیاه شود که این امر به‌طورجدی روی تولیدمثل و عملکرد گیاه تأثیر می‌گذارد (Lobell *et al.*, 2011). از سال ۱۹۸۰ تا ۲۰۰۸، تنش گرما منجر به کاهش ۳/۸ و۵/۵ درصدی بازده محصولات در گندم و ذرت شد (Lobell *et al.*, 2011). تحت تنش گرمایی، اکثر پروتئین‌های القاشده پروتئین‌های شوک حرارتی (HSP) هستند که میزان و نحوه بیان آن‌ها در ارقام متحمل و حساس متفاوت است. دمای بالا باعث سنتز پروتئین‌های شوک حرارتی با حجم مولکولی بالا (۱۰۰-۶۰ کیلودالتون) و نیز حجم مولکولی پایین (۴۵-۱۵ کیلودالتون) می‌گردد (Lee *et al.*, 2007).



شکل ۱- مسیرهای مختلف فعال شده توسط تنش خشکی در مطالعه پروتئوم گیاهچه‌های ذرت. تنش خشکی چندین مسیر سیگنالینگ را جهت تنظیم بیان برخی ژن‌ها فعال می‌کند و با افزایش پاکروبی گونه‌های فعال اکسیژن، تنظیم اسمزی، بیوسنتز و تجزیه پروتئین‌ها، نقل‌وانتقالات غشایی و فتوسنتز تحمل به خشکی را در گیاهچه‌های ذرت بهبود می‌بخشد. علاوه بر این، تنش خشکی با مهار سنتز بعضی پروتئین‌های درگیر در تقسیم سلولی و اسکلت سلولی از اتلاف بیشتر آب جلوگیری می‌نماید. از همه مهم‌تر، در گیاهچه‌های ذرت مجموعه پیچیده‌ای از استراتژی‌ها برای کنارآمدن با تنش خشکی فعال می‌گردد (Jiang *et al.*, 2019).

Fig 1. Different pathways activated by drought stress in the study of proteome of maize seedlings. Drought stress activates several signaling pathways to regulate the expression of some genes, and by increasing the scavenging of reactive oxygen species, osmotic regulation, biosynthesis and breakdown of proteins, membrane transfers and photosynthesis, improves tolerance to drought in maize seedlings. In addition, drought stress prevents more water loss by inhibiting the synthesis of some proteins involved in cell division and cell skeleton. Most importantly, a complex set of strategies is activated in maize seedlings to cope with drought stress (Jiang *et al.*, 2019).

مکانیزم‌های درگیر در پاسخ به گرما و راهکار پروتئومیکس

مطالعات پروتئومیکس نشان می‌دهد که بعضی پروتئین‌های پاسخگو به تنش گرما در متابولیسم انرژی نقش دارند (Wang *et al.*, 2017). به‌طوری که فراوانی زیر واحدهای α β γ δ ε آنزیم اِی تی پی سنتاز در ارقام حرارت دیده تغییر کرد. برای مثال، زیر واحد گاما آنزیم اِی تی پی سنتاز کاهش معنی‌داری در برگ‌های علف بوریا (*Agrostis sp*) نشان داد. این در حالی است که زیر واحد آلفا این آنزیم در ارقام متحمل به گرمای گندم معمولی و کلم وحشی (*Brassica oleracea*) افزایش و در ارقام حساس کاهش یافت (Lin *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2015a). تغییرات در فراوانی زیر واحدهای اِی تی پی سنتاز در تیمار با گرما نشان داد که این آنزیم در حفظ متابولیسم انرژی تحت تنش گرما مهم است (Wang *et al.*, 2017). علاوه بر این، زیرواحدِ آلفا کمپلکس CF1

[1] High temperature stress

(بزرگ‌ترین زیر واحد ATP synthase) به‌محض دناتوره‌شدن حرارتی باعث تجمع سازمان‌یافته زیرواحدهای این آنزیم می‌شود (Liu *et al*., 2014). این موارد نشان می‌دهد که حفظ فعالیت و فراوانی زیرواحدهای ATP synthase برای تأمین انرژی در ارقام متحمل به گرما حائز اهمیت است (Wang *et al*., 2017). همچنین انتقال الکترون در فرآیند فتوسنتز به طور قابل‌توجهی توسط تنش گرما تحت تأثیر قرار می‌گیرد (Wang *et al*., 2017).

جدول ۱- لیست برخی از ژن‌های مسئول تحمل به تنش در گونه‌های مختلف
Table 1. List of some genes responsible for stress tolerance in different species

ژن Gene	پروتئین رمزشونده Encoded protein	عملکرد Function	نوع تنش Type of stress	نحوه بیان Expression mode	گونه Species	منبع Reference
G6PDH	گلوکز ۶ فسفات دِهیدروژناز Glucose-6-phosphate dehydrogenase	تولید NADPH NADPH production	شوری Salinity	بیش بیان Over expression	*H. vulgare*	Cardi *et al*., 2015
HVA1	پروتئین‌های فراوان جنین‌زای تاخیری Late embryogenesis abundant protein	بهبود راندمان استفاده از آب Improving water use efficiency	خشکی Dry	بیش بیان Over expression	*H. vulgare*	Gürel *et al*., 2016
HvPIP2;5	پروتئین ذاتی غشای پلاسمایی Plasma Membrane Intrinsic Protein	انتقال آب بین سلولی و درون سلولی Intercellular and intracellular water transport	شوری Salinity	بیش بیان Over expression	*H. vulgare*	Alavilli *et al*., 2016
OsNAC9	پروتئین دارای دومین NAC NAC domain-containing protein	افزایش جذب در ریشه‌ها Increase absorption in roots	خشکی Dry	بیش بیان Over expression	*O.sativa*	Redillas *et al*., 2012
OsASR5	پروتئین رسیدن به تنش آبسیزیک اسید Abscisic stress ripening protein	تنظیم باز و بسته شدن روزنه‌ها Adjusting opening and closing of the apertures	خشکی Dry	بیش بیان Over expression	*O. sativa*	Li *et al*., 2016
OsJRL	لکتین مرتبط با جاکالین Jacalin-related lectin	حفاظت سلولی و انتقال سیگنال Cell protection and signal transduction	شوری Salinity	بیش بیان Over expression	*O. sativa*	He X *et al*., 2016
OsMYB55	فاکتور رونویسی MYB55 MYB transcription factor 55	تعدیل بیان ژن‌های مرتبط با خشکی Modulating the expression of drought-related genes	خشکی Dry	بیش بیان Over expression	*O. sativa*	Casaretto *et al*., 2016
OsNAC2	پروتئین دارای دومین NAC NAC domain-containing protein	کاهش بیان LEA و SAPK Decreased expression of LEA and SAPK	خشکی Dry	خاموشی Silencing	*O. sativa*	Shen *et al*., 2017
OsPEX11	فاکتور بیوژنز پراکسیزومال Peroxisomal biogenesis factor	تنظیم پمپ سدیمی پتاسیمی، کاهش تجمع ROS Regulation of the Na^+ K^+-ATPase pump , reducing the accumulation of ROS	شوری Salinity	بیش بیان Over expression	*O. sativa*	Cui P *et al*., 2016
OsSAP1	پروتئین مرتبط با تنش Stress associated protein	افزایش رشد و وزن تر ریشه Increase the growth and fresh weight of the roots	خشکی/شوری Dry /Salinity	بیش بیان Over expression	*O. sativa*	Kothari *et al*., 2016
OsSGL	پروتئین طول دانه و تحمل تنش Stress tolerance and grain length protein	افزایش جذب اسمولیت‌ها و رشد ریشه Increasing absorption of osmolytes and root growth	خشکی Dry	بیش بیان Over expression	*O. sativa*	Cui Y *et al*., 2016

ژن Gene	پروتئین رمزشونده Encoded protein	عملکرد Function	نوع تنش Type of stress	نحوه بیان Expression mode	گونه Species	منبع Reference
TaCRT1	کالرتیکولین Calreticulin	افزایش فعالیت ROS scavenging Increase ROS scavenging activity	شوری Salinity	بیش بیان Over expression	*T. aestivum*	Xiang *et al*., 2016
TaGBF1	فاکتور متصل به پروموتر G-Box G-Box Binding Factor	القاء حساسیت به تنش شوری Induction of sensitivity to Salinity stress	شوری Salinity	خاموشی Silencing	*T. aestivum*	Sun *et al*., 2015
TaFER-5B	فریتین Ferritin	کاهش تجمع ROS Reduction of ROS accumulation	خشکی/گرما Dry/Heat	بیش بیان Over expression	*T. aestivum*	Zang *et al*., 2017
TdMnSOD	سوپراکسید دیسموتاز Superoxide dismutase	افزایش فعالیت ROS scavenging Increase ROS scavenging activity	خشکی/شوری Dry /Salinity	بیش بیان Over expression	*T. turgidum*	Kaouthar *et al*., 2016
ZmMPK5	پروتئین کیناز فعال شده با میتوژن Mitogen-activated protein kinase	تنظیم محتوای آبسیزیک اسید Regulation of abscisic acid content	خشکی Dry	بیش بیان Over expression	*Z. mays*	Ma F *et al*., 2016
ZmPP2C-A10	پروتئین فسفاتاز 2C Protein phosphatase 2C	تنظیم منفی مسیرهای آبسیزیک اسید Negative regulation of abscisic acid pathways	خشکی Dry	خاموشی Silencing	*Z. mays*	Xiang *et al*., 2016
FtbHLH2	پروتئین bHLH bHLH protein	افزایش راندمان فتوسنتز Increasing the efficiency of photosynthesis	سرما Cold	بیش بیان Over expression	*F. tataricum*	Yao *et al*., 2018
Sb08g007310	گلوتاتیون اِس ترانسفراز Glutathione S-transferase	افزایش راندمان فتوسنتز Increasing the efficiency of photosynthesis	سرما Cold	بیش بیان Over expression	*S. bicolor*	Ortiz *et al*., 2017
AtGRXS17	گلوتاردوکسین Glutaredoxin	حفظ تعادل رداکس سلولی و کاهش تجمع ROS Maintaining cellular redox balance and reducing ROS accumulation	یخ زدگی Freezing	بیش بیان Over expression	*S. lycopersicum*	Hu *et al*., 2015
SiDHN	دِهیدرین Dehydrin	حفاظت سلولی در شرایط کم آبی و دمای کم Cell protection in conditions of dehydration and low temperature	خشکی/یخزدگی Dry/ Freezing	بیش بیان Over expression	*S. involucrata*	Guo *et al*., 2017
MaPIP2-7	آکواپورین Aquaporin	حفظ تعادل اسمزی، افزایش پایداری غشاء Maintaining osmotic balance, increasing membrane stability	خشکی/سرما/شوری Dry/ Cold/ Salinity	بیش بیان Over expression	*M. acuminata*	Xu *et al*., 2020
CsCPKs	پروتئین کیناز وابسته به کلسیم Calcium-dependent protein kinase	انتقال سیگنال Signal transmission	سرما Cold	بیش بیان Over expression	*C. sinensis*	Ding *et al*., 2019
Hsp110	پروتئین شوک حرارتی Heat shock protein	افزایش تحمل به گرما Increased tolerance to heat	گرما Heat	بیش بیان Over expression	*O. sativa*	Katiyar-Agarwal *et al*., 2003
sHSP17.7	HSP17.7 پروتئین شوک حرارتی ۱۷.۷	افزایش تحمل به گرما Increased tolerance to heat	گرما Heat	بیش بیان Over expression	*O. sativa*	Murakami *et al*., 2004
SBPase	سدو هپتولو بیس فسفات Sédoheptulose-1,7-bisphosphate	جذب CO_2 و افزایش فتوسنتز CO_2 absorption and increased photosynthesis	گرما Heat	بیش بیان Over expression	*O. sativa*	Feng *et al*., 2007

ژن Gene	پروتئین رمزشونده Encoded protein	عملکرد Function	نوع تنش Type of stress	نحوه بیان Expression mode	گونه Species	منبع Reference
mtHSP70	پروتئین شوک حرارتی ۷۰ کیلودالتونی Heat shock protein 70 kDa	توقف مرگ برنامه ریزی شده سلولی و جلوگیری از تجمع ROS Stop programmed cell death and prevent ROS accumulation	گرما Heat	بیش بیان Over expression	*O. sativa*	Qi *et al.*, 2011
GHDREB1	عامل رونویسی متصل-شونده به عناصر پاسخ‌گو به کم آبی Dehydration responsive element binding transcription factor	افزایش تحمل به یخ زدگی از طریق سنتز پرولین Enhancement of freezing tolerance through proline synthesis	یخ زدگی Freezing	بیش بیان Over expression	*G. hirsutum*	Shan *et al.*, 2007

فردوکسین نیکوتین آمید آدنین دی نوکلئوتید فسفات اکسیدو ردوکتاز، که یک آنزیم کلیدی در انتقال الکترون فتوسنتزی است و آخرین مرحله آنزیمی واکنش نوری فتوسنتزی را کاتالیز می‌کند، در برگ‌های سویا تحت تنش گرمایی دچار فروتنظیمی شد (Ahsan *et al*., 2010). پروتئین دیگر درگیر در انتقال الکترون فتوسنتزی، پلاستوسیانین در برگ‌های یونجه تحت تنش گرمایی کوتاه‌مدت (۲۴ و ۴۸ ساعت) افزایش و تحت تنش گرمایی طولانی‌مدت (۷۲ ساعت) کاهش یافت (Li *et al*., 2013). بااین‌حال پروتئین حاوی آهن و گوگرد ریسکه که جزئی از کمپلکس سیتوکروم b6/f است در برگ‌های گرمادیده *P. ternata* افزایش یافت (Zhu *et al*., 2013). پروتئین ریسکه یک بخش ضروری زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی در کلروپلاست است (Molik *et al*., 2001). این موارد نشان می‌دهد که تحمل به گرما در گیاهان نیازمند انرژی زیادی است (Wahid *et al*., 2007). در مطالعه پروتئوم برگ‌های برنج تحت تنش گرما، ۱۸ پروتئین گرماشوک شناسایی گردید (Zhu *et al*., 2006). همچنین بیان پروتئین شوک گرمایی ۷۰ کیلودالتونی در گیاهان تراریخت سویا از طریق الحاق ژن همولوگ فاکتور رونویسی شوک حرارتی A1 [1] به داخل خزانه ژنتیکی گیاه سویا تحمل به گرما را در این گیاه افزایش داد (Skylas *et al*., 2002). جدول ۲ نمونه‌هایی از انتقال موفق ژن گیاهان میزبان که منجر به افزایش تحمل به تنش‌های مختلف غیرزیستی در گیاهان تراریخت شده را نشان می‌دهد. افزون بر این، فراتنظیمی پروتئین‌های شوک حرارتی در رقم نسبتاً مقاوم گندم[2] همبستگی مثبتی با مقاومت به گرما نشان داد (Hashiguchi *et al*., 2010). علاوه بر این، پروتئین‌های اِس- آدنوزیل متیونین به دنبال تنش گرمایی در ارقام حساس و مقاوم جو بیان شده و یک مارکر مقاوم به حرارت محسوب می‌شوند (Süle *et al*., 2004). در مطالعه دیگری، تجمع بیش از حد فاکتورهای آغاز ترجمه یوکاریوتی که در سازماندهی مجدد سلولی نقش دارند به دلیل قرارگرفتن گیاهان تحت تنش در معرض دمای بالا به مدت طولانی، منجر به آپوپتوز یا مرگِ برنامه‌ریزی شده سلولی[3] شد (Rollins *et al*., 2013). در آنالیز پروتئوم برگ دو رقم مقاوم و حساس[4] گیاه مریم‌گلی آتشین (*S. splendens*)، پروتئین‌های القا شده تحت تنش گرمایی در تنظیم فتوسنتز و تنظیم پردازش پروتئین نقش داشتند (Liu *et al*., 2013). همچنین در آنالیز پروتئومیکس ارقام یونجه حرارت دیده، ۱۸ پروتئین دچار بیش بیان شدند که این پروتئین‌ها در سنتز پروتئین، انتقال سیگنال، ذخیره-سازی، انتقال، توازنِ آنتروپیِ شارِ الکترونی و همچنین سیستم دفاعی در برابر بیماری‌ها درگیر بودند (Liu *et al*., 2013a). افزون بر این در مطالعه پروتئومیکس دانه‌های برنجِ حرارت دیده در مراحل اولیه شیری شدن، ۲۵ پروتئین با بیان افتراقی بین ارقام مقاوم و حساس گزارش شدند که این پروتئین‌های پاسخگو به گرما درگیر در بیوسنتز، متابولیسم انرژی، اکسیداسیون، تنظیم رونویسی و متابولیسم شوک حرارتی بودند (Liao *et al*., 2014b). ثابت شده است که گیاهچه‌های برنج حرارت دیده، فسفوپروتئوم‌های برگ‌های خود را دوباره بازسازی می‌کنند

[1]Heat Stress Transcription Factor A-1 (HSFA1)
[2]cv. Fang
[3]Apoptosis (Programmed cell death)
[4]cv. vista (Resistant) vs cv. king (Sensitive)

(Chen *et al*., 2011). در این فرآیند، فسفوپروتئوم‌های برگ‌های برنج تغییرات فسفریلاسیون قابل‌توجهی نشان دادند و فعالیت‌های چرخه کالوین، کاتابولیسم هیدروژن پراکسید، سنتز آدنوزین تری فسفات و حرکت مبتنی بر میکروتوبول‌ها را حمایت کردند. در بین این پروتئین‌ها، دفسفریلاسیونِ آنزیم روبیسکو و فسفریلاسیونِ زیرواحدِ بتا آدنوزین‌تری‌فسفات موجب افت عملکرد روبیسکو و ATP synthase گردید. همچنین محتمل است که کاهش در سطح فسفریلاسیون پروتئین اتصال یافته به mRNA و پروکسی ردوکسین ۲ سیستئینی در ترارسانی مسیرهای سیگنالینگ تنش گرمایی دخیل باشد (Wu *et al*., 2016). به‌طورکلی، شناسایی و درونی‌سازی پروتئین‌های متحمل به گرما با کمک ابزارهای بیوتکنولوژیکی مدرن می‌تواند برای بهبود تحمل به گرما در محصولات مهم اقتصادی در سراسر دنیا استفاده شود.

۳) تنش سرمایی[1]

پدیده قرارگیری گیاهان در معرض دماهای بین ۱۵-۰ درجه سانتی‌گراد را تنش سرما می‌گویند. تقریباً ۳۰-۲۰ درصد زمین‌های کشاورزی جهان در معرض تنش سرما هستند (Miura and Furumoto, 2013). بسیاری از محصولات مهم همچون برنج، ذرت، سویا و پنبه به سرما حساس‌اند و بنابراین قادر به سازگاری با این شرایط نیستند (Wu *et al*., 2016). افزایش تحمل یخزدگی

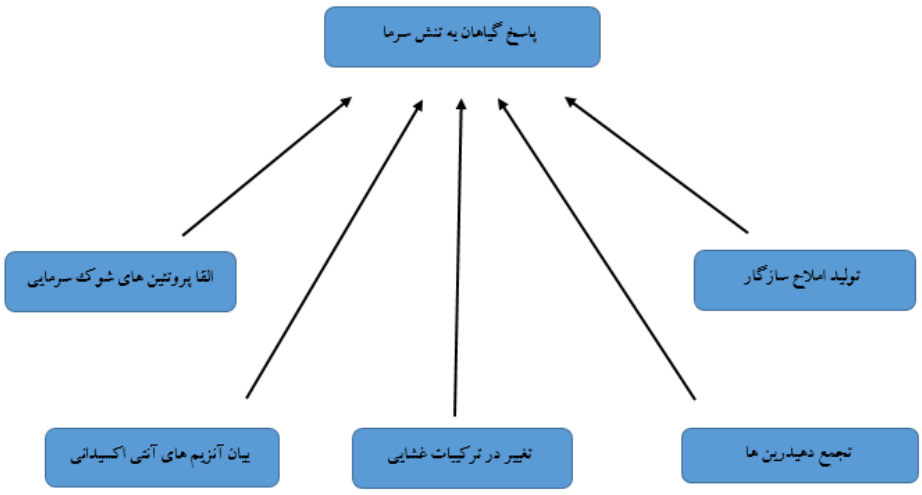
جدول ۲- نمونه‌هایی از انتقال موفق ژن در گیاهان به منظور تحمل به تنش‌های غیرزیستی

Table 2. Examples of successful gene transfer in plants to tolerate abiotic stresses

ژن Gene	پروتئین رمزشونده Encoded protein	تنش Stress	گیاه میزبان Host plant	گیاه تراریخت Transgenic plant	عملکرد ژن در گیاه تراریخت Gene function in transgenic plant	منبع Reference
Sod	سوپراکسید دیسموتاز منگنز Manganese superoxide dismutase	خشکی Dry	*E. coli*	*M. sativa*	افزایش تحمل به کمبود آب Increased tolerance to water deficit	McKersie *et al*., 1999
tstB	ترهالوز ۶- فسفات سنتاز Trehalose 6-phosphate synthase	خشکی Dry	*E. coli*	*N. tabacum*	افزایش وزن و راندمان بالاتر Increased weight and higher efficiency	Pilon-Smits *et al*., 1995
HVA1	گروه سوم پروتئین‌های LEA Group 3 Late Embryogenesis Abundant Proteins	خشکی/شوری Dry /Salinity	*H. vulgare*	*O. sativa*	افزایش مقاومت به خشکی و شوری Increased resistance to drought and salinity	Xu *et al*., 1996
Phes	پرولین کربوکسیلات سنتاز Proline carboxylate synthase	خشکی/شوری Dry /Salinity	*V. aconitifolia*	*O. sativa*	افزایش تولید بیومس Increasing biomass production	Zhu *et al*., 1998
OsCDPK7	سوپراکسید دیسموتاز منگنز Manganese superoxide dismutase	خشکی Dry	*E. coli*	*M. sativa*	افزایش تحمل به کمبود آب Increased tolerance to water deficit	McKersie *et al*., 1999
OsCDPK7	فاکتور رونویسی Transcription factor	سرما/شوری/خشکی Cold /Salinity/ Dry	*O. sativa*	*O. sativa*	افزایش مقاومت به سرما، خشکی و شوری Increased resistance to cold, drought and salinity	Saijo *et al*., 2000
HVA1	گروه سوم پروتئین‌های LEA Group 3 Late Embryogenesis Abundant Proteins	خشکی Dry	*H. vulgare*	*T. aestivum*	افزایش راندمان مصرف آب Enhancing water use efficiency	Sivamani *et al*., 2000
HVA1	گروه سوم پروتئین‌های LEA Group 3 Late Embryogenesis Abundant Proteins	خشکی/شوری Dry /Salinity	*H. vulgare*	*O. sativa*	افزایش تحمل به تنش در شرایط رشد و تقسیم سلولی Increasing tolerance to stress in growth and cell division conditions	Rohila *et al*., 2002

[1]Low temperature stress

منبع Reference	عملکرد ژن در گیاه تراریخت Gene function in transgenic plant	گیاه تراریخت Transgenic plant	گیاه میزبان Host plant	تنش Stress	پروتئین رمزشونده Encoded protein	ژن Gene
Yang *et al*., 2008	بهبود جذب CO_2 و رشد گیاهچه‌ها Improving CO_2 absorption and seedling growth	*N. tabacum*	*S. oleracea*	شوری Salinity	بتائین آلدهید دهیدروژناز Betaine aldehyde dehydrogenase	**BADH**
Roy and Wu, 2002	افزایش فتوسنتز/ کاهش نشت یونی و پراکسیداسیون لیپید Increasing photosynthesis/reducing ion leakage and lipid peroxidation	*O. sativa*	*Tritordeum*	شوری Salinity	اِس آدنوزیل متیونین دِکربوکسیلاز S-Adenosylmethionine decarboxylase	**SAMDC**
He *et al*., 2010	افزایش میزان گلایسین بتائین و کلروفیل/ کاهش آسیب غشا/ افزایش فتوسنتز Increasing the amount of glycine betaine and chlorophyll/reducing membrane damage/increasing photosynthesis	*T. aestivum*	*E. coli*	شوری Salinity	کولین دِهیدروژناز Choline dehydrogenase	**Beta**
Juhász *et al*., 2014	افزایش تولید متابولیت شامل قند، پروتئین، اسمولیت و هورمون Increased production of metabolites including sugar, protein, osmolyte and hormone	*S. tuberosum*	*P. angusta*	خشکی Dry	ترهالوز-۶- فسفات سنتاز Trehalose 6-phosphate synthase	**TPS1**
Chauhan *et al*., 2012	افزایش تحمل به تنش Increased tolerance to stress	*A. thaliana*	*T. aestivum*	گرما Heat	پروتئین شوک حرارتی کوچک Small heat shock protein	**HSP26**
Zang *et al*., 2017	افزایش فعالیت ROS scavenging Increase ROS scavenging activity	*T. aestivum*	*T. aestivum*	گرما Heat	فریتین Ferritin	**TaFER-5B**
Qin *et al*., 2015	افزایش تحمل به تنش در مراحل رویشی و زایشی Increasing tolerance to stress in vegetative and reproductive stages	*O. sativa*	*T. aestivum*	گرما Heat	فاکتورِ پل‌زنیِ چندپروتئینی ۱ Multiprotein bridging factor 1	**TaMBF1c**
Wang *et al*., 2012	افزایش تحمل به تنش با دخالت در مسیرهای سیگنالینگ Increasing tolerance to stress by interfering with signaling pathways	*O. sativa*	*T. aestivum*	گرما Heat	فاکتورهای رونویسی Transcription factors	**TamiR159**
Roxas *et al*., 1997	رشد پایدار تحت تنش Sustainable growth under stress	*N. tabacum*	*N. tabacum*	سرما/شوری Cold/ Salinity	گلوتاتیون اِس ترانسفراز Glutathione S-transferase	**Nt107**



شکل ۲- مکانیزم‌های درگیر در مقاومت به سرما

Fig 2. Mechanisms involved in cold resistance

توسط گیاهان، تحت دمای پایین را سازگاری با سرما می‌گویند (Miura and Furumoto, 2013) که منجر به تغییرات مختلفی در بیان ژن و پروتئین و همچنین متابولیت‌ها می‌گردد (Miura and Furumoto, 2013). در طی مکانیزم سازگاری با سرما (شکل ۲)، تخریب و متابولیسم اسیدهای چرب در فاز اولیه مواجهه با سرما فعال می‌گردد تا یک هوموستاز جدید در انرژی و متابولیت‌های اولیه ایجاد شود که این امر می‌تواند باعث تغییرات گسترده مولکولی برای سازگاری با تنش سرما در طولانی‌مدت شود (Sobhanian et al., 2020).

مکانیزم‌های درگیر در پاسخ به سرما و راهکار پروتئومیکس

گیاهان برای مقابله با تنش سرما استراتژی‌های مختلفی به کار می‌گیرند. از جمله این استراتژی‌ها می‌توان به خفتگی بذور، بهبود تحمل به سرما در دمای پایین به‌عنوان یک فرآیند شناخته شده جهت سازگاری با دما، سنتز و تجمع پروتئین‌های ضدِ انجماد، آمینواسیدها و قندهای محافظ سرما و نیز بهاره‌سازی (تأخیر در انتقال به مرحله زایشی) اشاره کرد (Amasino, 2004).

در آنالیز پروتئوم ارقام مقاوم و حساس زوسترا ژاپنی (*Zostera japonica*)، پروتئین‌های پاسخگو به تنش سرما در تاشدگی پروتئین، پاکروبی گونه‌های فعال اکسیژن، ذخیره‌سازی انرژی، پروتئولیز و بیوسنتز کربوهیدرات‌ها و پروتئین‌ها و نوکلئوتیدها دخیل بودند (Xuan *et al.*, 2013). مطالعه دیگری روی پروتئومیکس بذور سویای سرمادیده انجام گرفت و پروتئین‌های القاشده در اثر سرما در رشد و تقسیم سلول، ذخیره‌سازی، رونویسی، انتقال، دفاع از سلول و سنتز انرژی پروتئین نقش ایفا کردند (Cheng *et al.*, 2009). تنش دمایی شدید باعث آسیب یخ‌زدگی (انجماد) می‌شود (Perez-Munuera *et al.*, 2009). همچنین دمای انجماد باعث خشک‌شدن سلول و عدم تعادل غشاهای پلاسمایی و در نتیجه منجر به تشکیل ساختار غددی شکل هگزاگونال می‌گردد (Timperio *et al.*, 2008). یکی از استراتژی‌های گیاهان سرمادیده در صورت مواجهه با این شرایط، سنتز پروتئین‌های ضد انجماد است. برای مثال در یکی از مطالعات صورت گرفته روی پروتئوم گیاهچه‌های سویا تحت تنش سرمایی طولانی‌مدت (۲ روز)، پروتئین‌های مرتبط با بیماری‌زایی تحت عنوان پروتئین مربوط به دفاع پاتوژن دچار بیش‌بیان شدند. همچنین در این مطالعه، پروتئین کافئیک اُ متیل ترانسفراز میزان بیان پایینی از خود نشان داد (Toorchi *et al.*, 2009). افزون بر این، القا پروتئین‌های ضد انجمادِ پاسخگو به سرمای شدید توسط محققان گزارش شده است (Timperio *et al.*, 2008). این پروتئین‌ها که عملکردی شبیه پروتئین‌های مرتبط با بیماری‌زایی دارند درگیر در رفع تنش یخ‌زدگی و ایجاد مقاومت در گیاهان هستند (Timperio *et al.*, 2008). همچنین مطالعات پروتئومیکس نشان داد که غلات زمستانه مثل چاودار زمستانه (*Secale cereal* L.) و گندم، پروتئین‌های ضد انجماد را جهت تحمل به تنش انجماد در آپوپلاست خود ذخیره کردند (Marentes *et al.*, 1993). علاوه بر این، افزایش فراوانی پروتئین‌های مرتبط با فرآیندهای آنتی‌اکسیدانی به دنبال تنش سرما در مطالعات پروتئومیکس یافت شد. از جمله این یافته‌ها فرا تنظیمی سوپراکسید دیسموتاز حاوی روی و مس در ریشه‌های کاسنی سرمازده (Degand *et al.*, 2009) فراتنظیمی ایزوفورم‌های آسکوربات پراکسیداز در دانه گرده برنج سرمازده (Imin *et al.*, 2004). جدا از این، تجمع ایزوفورم-های پروتئین‌های شوک حرارتی (پروتئین‌های خانواده ۷۰ و ۹۰ کیلودالتونی) و چاپرون‌های ۶۰ و ۲۰ در گیاهان سرمادیده گزارش شده است (Taylor *et al.*, 2005). اما یکی از پروتئین‌های متعلق به خانواده شوک حرارتی ۷۰ کیلودالتونی[1] درگیاهان برنج سرمادیده دچار فروتنظیمی شد که این امر منجر به تخریبِ کلروپلاست در این گیاهان گردید (Bashir *et al.*, 2010). مطالعات اخیر روی پروتئوم برنج و خردل چینی (*Brassica Juncea*) نشان داده که تنش سرما به‌شدت روی تغییرات پس از ترجمه‌ای پروتئین‌ها مخصوصا فسفوریلاسیون و اِن- نیتروزیلاسیون تاثیر می‌گذارد. برای مثال، مطالعه این تغییرات در غلاف برگ و ریشه گیاهچه‌های دو هفته‌ای برنج در معرض سرمای کوتاه‌مدت (۵ درجه سانتی‌گراد به مدت ۱۲ ساعت) افزایش قابل توجهی در سطوح فسفریلاسیون پروتئین‌های

[1]LB-a

کالمودولین و گلیکو اگزالات نشان داد. در مطالعه فوق اعمال تنش سرمایی طولانی‌مدت (۵ درجه سانتی گراد به مدت ۴۸ ساعت) باعث افزایش سطح کالرتیکولینِ فسفریله شده نسبت به کالرتیکولینِ اِن-گلیکولیزه شد. بنابراین تحت تنش سرما تغییراتی در سطوح فسفریلاسیون و گلیکوزیلاسیون هر دو ایزوفورم کالرتیکولین (ایزوفورم فسفریله و اِن -گلیکولیزه شده، ایزوفورم دِفسفریله و دِگلیکولیزه شده) صورت گرفت که این تغییرات نقش مهمی در تنظیم کنترل کیفیت در شبکه آندوپلاسمی ایفا کردند (Chen *et al*., 2012). افزون بر این در مطالعه دیگری، پروتئین‌های القاشده در برنج تحت تیمار سرمایی دچار تغییرات فسفریلاسیون قابل‌توجهی شدند (Chen *et al*., 2012). از بین این پروتئین‌ها، آنولاز و گلیسر آلدهید ۳- فسفات دِهیدروژناز، درگیر در متابولیسم کربوهیدرات و نوکلئوزید دی فسفات کیناز، آدنوزین‌کیناز و پروتئین-کیناز وابسته به کلسیم، درگیر در انتقال سیگنال بودند. مسیرهای سیگنالینگ مرتبط با کلسیم پاسخ به سرما را از طریق فسفریلاسیون/ دِفسفریلاسیون و گلیکوزیلاسیون/ دِگلیکوزیلاسیون میانجی‌گری می‌کنند. جدا از این، نقش میانجی‌گر مسیرهای سیگنالینگ کلسیم در پاسخ به خشکی و شوری نشان می‌دهد که مسیرهای سیگنالینگ در پاسخ به تنش‌های مختلف با هم تلاقی دارند (Wu *et al*., 2016). ایزوفورم‌های هسته‌ای آنزیم‌های گلیگولیتیک سیتوپلاسمی می‌توانند در مسیرهای پاسخ به تنش درگیر باشند. برای مثال، ژن کدکننده ایزوفورم هسته‌ای اِنولاز[1] در تنظیم مسیر فاکتور اتصال هسته‌ای که در اثر سرما القا می‌شود دخالت می‌کند (Lee *et al*., 2002). همچنین ژن کدکننده فاکتور اتصال هسته‌ای[2] به عنوان یک ژن تنظیم‌کننده سازگاری به سرما شناخته شده است (Park *et al*., 2009). موارد بالا نشان می‌دهد که سازگاری گیاهان به تنش سرما و یخزدگی از طریق تنظیم فعالیت ژن‌ها و متابولیسم سلولی انجام می‌شود. فاکتورهای اتصال هسته‌ای علاوه بر القای تحمل به تنش سرما در نقش پروتئین‌های چاپرونی، دارای عملکردهای دیگری همچون همانندسازی DNA، حفاظت از ساختار کروموزوم، زمان گلدهی، چیرگی راسی، نمو بذر و گل و جوانه‌زنی بذر هستند (Heidarvand and Amiri, 2010). جدا از این، بیش بیان پروتئین‌های خانواده COR/LEA در پاسخ به سرما نشان می‌دهد که این پروتئین‌ها می‌توانند به‌عنوان مارکری برای تحمل به تنش سرما باشند (Gharechahi *et al*., 2014). علاوه بر این، بیش‌بیان آکواپورین‌ها در ریشه‌های ارقام مقاوم به سرمای خیار منجر به کاهش تجمع یون لیکاژ و هیدروژن پراکسید و در نتیجه بهبود انتقال آب شد (Aroca *et al*., 2005). این امر نشان می‌دهد که سیستم آنتی‌اکسیدانی با کمک آکواپورین‌ها در تعدیل پاسخ به تنش درگیرند. به‌طورکلی، کشف پروتئین‌های القاشده در پاسخ به تنش سرما با رهیافت پروتئومیکس، منجر به بهبود تحمل به سرما و انتخاب گونه‌های مقاوم به سرما و در نتیجه باعث افزایش عملکرد محصول در گیاهان تراریخت می‌گردد.

۴) سایر تنش‌ها

انتظار می‌رود که شوری زمین‌های قابل‌کشت در ۲۵ سال آینده منجر به ازدست‌رفتن ۳۰ درصد زمین‌های زراعی شده و تا سال ۲۰۵۰ به ۵۰ درصد نیز برسد (Ma et al., 2015). تنش شوری، پتانسیل آب ریزوسفر و توانایی گیاه برای جذب آب را کاهش می‌دهد و این مشکل منجر به محدودیت گسترش سلول در کل گیاه و بافت‌های درحال‌رشد می‌شود. علاوه بر این، تحت تنش شوری میزان فتوسنتز نیز کاهش می‌یابد. در نتیجه جریان مواد فتوسنتزی به بافت‌های مریستمی درحال‌رشد گیاه تقلیل یافته و باعث کاهش رشد و عملکرد گیاه می‌گردد (Ma et al., 2015). هالوفیت‌ها می‌توانند این شرایط نامساعد را تحمل کرده و به‌عنوان گیاهان مدل در تحمل به شوری استفاده شوند (Witzel and Mock, 2016). همچنین آنالیز ارقام گیاهی مقاوم و حساس به شوری با استفاده از تکنیک‌های پروتئومیکس، جهت شناسایی پروتئین‌های درگیر در پاسخ به شوری و نقش مهم آن‌ها در مکانیزم‌های تحمل به شوری به ما کمک می‌کند (Sobhanian et al., 2020). بنابراین بهبود تحمل به شوری در محصولات با روش مهندسی ژنتیک به‌عنوان یکی از ابزارهای قدرتمند

[1] LOS2

[2] Atcsp3

جهت غلبه بر مشکل شوری در سراسر جهان در نظر گرفته می‌شود.

مکانیزم‌های درگیر در پاسخ به تنش شوری و راهکار پروتئومیکس

در آنالیز پروتئوم ریشه‌های دو رقم برنج با غلظت‌های مختلف سدیم کلرید (۵۰ و ۱۰۰ میلی‌مولار)، سه نوع پروتئین کافئیک اُ متیل‌ترانسفراز (درگیر در بیوسنتز لیگنین)، پروتئین شوک اسیدی (در پاسخ به سالیسیک اسید و اکسین و درگیر در متابولیسم سلول و تغییرات پس از ترجمه‌ای) و پروتئین آسکوربات پراکسیداز القا شدند. نتایج نشان‌دهنده بیش‌بیان کافئیک اُ متیل ترانسفراز و پروتئین شوک اسیدی در ارقام متحمل‌تر برنج نسبت به ارقام حساس بود. همچنین بیان یکنواخت آسکوربات - پراکسیداز در هر دو رقم نشان از پاسخ یکسان آن‌ها به تنش اکسیداتیو دارد (Vincent and Zivy, 2007). علاوه بر این، در ارزیابی پاسخ‌های پروتئینی ارقام مقاوم و حساس جو به تنش شوری، پروتئین‌های مونو دِهیدرو آسکوربات ردوکتاز، آسکوربات پراکسیداز و لاکتوئیل گلوتاتیون لیاز منجر به هموستاز سلولی (تنظیم رداکس) شدند (Witzel *et al*., 2009). در آنالیز مقایسه‌ای پروتئوم‌های دو رقم متفاوت جو، افزایش فراوانی گلوتاتیون در ارقام متحمل جو منجر به بهبود فعالیت پاکروبی گونه‌های فعال اکسیژن شد، درحالی‌که کاهش روبندگی گونه‌های کنشگر اکسیژن در ارقام حساس به افزایش تجمع پروتئین‌های جذب آهن نسبت داده شد (Witzel *et al*., 2009). در آنالیز پروتئومیکس ریشه‌های آرابیدوبسیس با اعمال تیمار سدیم کلرید، ۱۷ پروتئین کاندید با سطوح فراوانی متفاوت شناسایی گردید که این پروتئین‌های کاندید در فرآیندهای دفاعی، متابولیسم انرژی، متابولیسم دیواره سلولی، اتصال‌دهنده‌های کاتالیزوری، انتقال سیگنال، انتقال و پاکروبی گونه‌های فعال اکسیژن دخیل بودند (Guo *et al*., 2013). درآنالیز پروتئوم غشای پلاسمایی رقم متحمل به شوری برنج[1]، نیز پروتئین‌های درگیر در تعاملات پروتئین - پروتئین و فرآیندهای سیگنالینگ شامل پروتئین‌های ۳-۱۴-۳ و پروتئین‌های پورینی و همچنین پروتئین‌های درگیر در کنترل کانال‌های یونی کلسیم القا شدند (Nohzadeh *et al*., 2007). افزون بر این، شناسایی پروتئین‌های غشای پلاسمایی در مخمر تحت رژیم‌های شوری متفاوت (۱ و ۰/۴ مولار NaCl) و فروتنظیمی تعدادی از این پروتئین‌ها شامل انتقال‌دهنده‌های کاست متصل به آدنوزین‌تری‌فسفات[2]، انتقال‌دهنده‌های آمینواسیدها، پروتئین‌های بیوژنز دیواره سلولی، پمپ پروتونی غشای پلاسمایی و پمپ پروتونی غشا از نوع P نشان داد که درونی‌سازی[3] این پروتئین‌ها به دلیل تغییر در هموستاز یونی و تغییر در مرفولوژی غشای پلاسمایی می‌باشد (Szopinska *et al*., 2011). مطالعات محققین حاکی از تغییر بیان ژن‌های رمزکننده پمپ پروتونی غشای پلاسمایی در تیمار توتون و گوجه‌فرنگی با شوری دارد (Binzel, 1995). همچنین، تحقیقات نشان می‌دهد که تنش شوری باعث افزایش فعالیت پمپ پروتونی هم در هالوفیت‌ها و هم در گلیکوفیت‌ها می‌شود (Shen *et al*., 2011). زیرواحد ریبوزومی ۵۰S که در آنالیز پروتئوم برگ‌های سویا تحت تنش شوری القا شد، در بیوسنتز پروتئین سویا دخالت داشته و کاهش بیان این پروتئین منجر به کاهش رشد گیاه گردید (Ma *et al*., 2012). جدا از این، در تنش شوری اعمال شده روی کلامیدوموناس (جلبک سبز)، روبیسکو (پروتئین چاپرون) به‌عنوان یک پروتئین منحصربه فرد القا گردید (Mastrobuoni *et al*., 2012). به نظر می‌رسد که کاهش فعالیت فتوسنتزی در سویا به دلیل کاهش تجمع روبیسکو باشد (Parker *et al*., 2006). اهمیت روبیسکو به این دلیل است که فراتنظیمی این آنزیم سبب حفاظت از پروتئین‌های سویای تنش دیده می‌شود (Sobhanian *et al*., 2010). گزارش‌های پروتئومیکس بیان زیرواحدهای آنزیم روبیسکو و به ویژه آنزیم‌های درگیر در چرخه کالوین همچون فسفوگلیسروکیناز، فسفو ریبوکیناز و ترانس کتولاز را در گندم دوروم تحت تنش شوری و خشکی و نیز در گندم بهاره کوهدشت تحت تیمار سرمایی نشان داد (Rinalducci *et al*., 2011). در مطالعه دیگری، اعمال تنش شوری شدید روی ساقه‌های برنج باعث

[1]CV.IR651
[2]ATP-binding cassette transporter (ABC transporter)
[3]Internalization

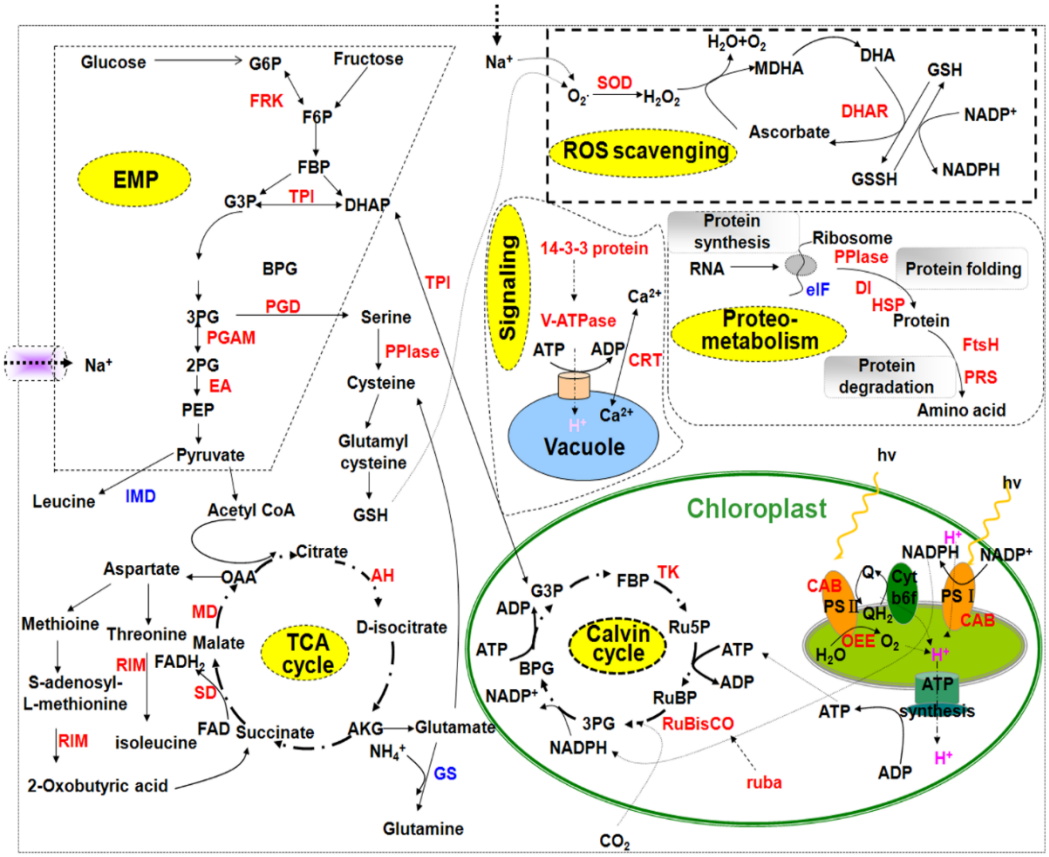
تغییرات قابل توجهی در فسفریلاسیون/ دِفسفریلاسیون پروتئین‌های آکواپورین، پروتئین H مرکز فتوسیستم II و زنجیره کوچک روبیسکو گردید (Fristedt *et al*., 2009). با توجه به این که فسفوریلاسیون فتوسیستم II باعث کنترل تاشدگی غشاهای فتوسنتزی در آرابیدوبسیس و در نتیجه پایداری فعالیت‌های فتوسنتزی می‌شود (Chang *et al*., 2012)، بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که افزایش سطح فسفریلاسیون پروتئین H مرکز فتوسیستم II نیز ممکن است عملکرد مشابهی در برنج ارائه دهد (Wu *et al*., 2016). لازم به ذکر است که کاهش در سطح فسفوریلاسیون آکواپورین‌های PIP برنج تحت تنش شوری باعث انتقال منفی جریان آب از طریق دِفسفریلاسیون شد (Chang *et al*., 2012). پروتئین‌های تقویت‌کننده تکامل اکسیژن[1] پاسخگو به تنش، یکی از اجزای کمکی فتوسیستم II هستند که موجب حداکثر کارایی اکسیداسیون آب می‌شوند (Popelkova and Yocum, 2011). تصور می‌شود که این پروتئین‌ها با حفاظت از خوشه منگنز کاتالیزوری و حفظ ساختار صحیح غشای تیلاکوئیدی باعث تثبیت فتوسیستم II می‌شوند (Sugihara *et al*., 2000). این گروه از پروتئین‌ها به‌عنوان بیومارکر شناخته شدند، چرا که ایزوفرم‌های مختلفی از این پروتئین‌ها در پاسخ به تنش‌های چندگانه بیان می‌شوند (Barkla, 2016). گزارش‌های متنوع پروتئومیکس حاکی از فراتنظیمی گروه اول و دوم پروتئین‌های تقویت‌کننده تکامل اکسیژن در جو و تنباکو تحت تنش شوری شدید است (Razavizadeh *et al*., 2009; Fatehi *et al*., 2012). همچنین فراتنظیمی این خانواده از پروتئین‌ها در گیاهان مقاوم و یا با اعمال تنش ملایم و فروتنظیمی آن‌ها در گیاهان حساس و یا با اعمال تنش ملایم گزارش شده است (Kausar *et al*., 2013). در بررسی پاسخ پروتئینی درخت حرا (*B. gymorrhiza*) درجات مختلفی از بیان پروتئین‌ها در غلظت‌های مختلف شوری (۵۰۰-۲۰۰ میلی‌مولار NaCl) مشاهده شد (شکل ۳). بیش‌بیان پروتئین‌های مرتبط با فتوسنتز و آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی تحت تیمار ۲۰۰ میلی‌مولار NaCl منجر به بهبود رشد گیاه و در نتیجه افزایش تحمل به شوری در درخت حرا شد. علاوه بر این، بیش بیان آنزیم‌های گلیسین دِکربوکسیلاز و سرین هیدروکسی متیل ترانسفراز (درگیر در متابولیسم کربن) باعث تحمل بیشتر رقم آمفی‌پلوئید گندم به شوری شد (Jacoby *et al*., 2013). این دو آنزیم تبدیل گلیسین و سرین را با مشارکت کوفاکتور تتراهیدروفولات میانجی‌گری می‌کنند و می‌توانند به‌عنوان مارکر مولکولی برای اصلاح ارقام مقاوم به شوری گندم استفاده شوند (Jacoby *et al*., 2013). همچنین در مطالعه پروتئوم بساک‌های برنج تحت تنش شوری شدید، بیش‌بیان ایزوفورم‌های فروکتوکیناز-۲ و پروتئین‌های مرتبط با بیوسنتز اسیدهای آمینه و پلی آمین در ارقام متحمل به شوری برنج، به ترتیب منجر به حفظ نمو دانه گرده و فعال‌شدن مکانیزم تفکیک (جداسازی) واکوئلی گردید (Gill and Tuteja, 2010). لازم به ذکر است که افزایش تجمع پلی‌آمین مرتبط با بیوسنتز آن توسط آنزیم اسپرمیدین سنتاز می‌باشد (Gill and Tuteja, 2010). بیان ایزوفورم‌های آنزیم‌های گلیکولیزی (مرتبط با متابولیسم کربوهیدرات) نیز در مطالعه پروتئومیکس ریشه‌های آفتابگردان تحت تنش شوری گزارش شده است (Jain *et al*., 2018). در حین بررسی تغییرات پروتئین‌های جنین‌زا در گیاهان برنج، چهار پروتئین از این خانواده تحت تنش شوری شناسایی شد که دچار فراتنظیمی شدند، اما پس از رفع تنش تجزیه گردیدند (Chourey *et al*., 2003). همچنین بیش‌بیان پروتئین‌های جنین‌زا به دنبال اعمال تنش شوری در سویا (Aghaei *et al*., 2009) و نیز بیش‌بیان ژن کدکننده این دسته از پروتئین‌ها[2]در ارقام تراریخت برنج (Xu *et al*., 1996) باعث افزایش تحمل به خشکی در این گیاهان شد. این موارد نشان می‌دهد که ژن‌های مرتبط با پروتئین‌های جنین‌زای تاخیری (LEA) می‌توانند به‌عنوان یک مارکر مولکولی برای بهبود ژنتیکی محصول تحت شرایط تنش باشند. جدول ۱ لیستی از برخی ژن‌های کاندید مسئول تحمل به تنش‌های غیرزیستی در گونه‌های مختلف گیاهان ذکر شده است. متابولیسم اسیدهای نوکلئیک نیز نقش مهمی در مقاومت به شوری ایفا می‌کند، به‌طوری که بر اساس گزارش‌های پروتئومیکس نوکلئازها در پاسخ به شوری، پلی‌اتیلن گلیکول و آبسیزیک اسید نقش دارند

[1]Oxygen-evolving enhancer protein (OEE)

[2]HVAI

(Zheng *et al.*, 2014). باتوجه‌به مطالب بالا، شناسایی برخی پروتئین‌های خاص درگیر در تحمل به شوری و میزان بیان آن‌ها در گیاهان مختلف می‌تواند در بهبود تحمل به شوری با استفاده از ابزارهای نوین و مدرن مولکولی مفید باشد.

-



شکل ۳- شماتیکی از مکانیزم‌های درگیر در تحمل به تنش شوری در گیاه *Kandelia candel* (درخت حرا). در شکل پروتئین‌های با بیان متفاوت با رنگ‌های قرمز (تنش شوری ملایم – پروتئین‌های فراتنظیم‌شده) و آبی (تنش شوری شدید- پروتئین‌های فروتنظیم‌شده) نشان داده شده‌اند.ADP: آدنوزین دی فسفات، AKG: اکسوگلوتارات، BPG: ۱، ۳ بیس فسفات گلیسرات، cytb6f: سیتوکروم b6f، DHA: دهیدروآسکوربات، DHAP: دی هیدروکسی استون فسفات، EA: آنولاز، eIF: عامل شروع ترجمه یوکاریوتی، F6P: فروکتوز-۶-فسفات، FADH2: فلاوین آدنین دی نوکلئوتید کاهیده شده، FtsH: پروتئین تقسیم سلولی کاهیده شده، G3P: گلیسرآلدئیدها-۳-فسفات، G6P: گلوکز-۶- فسفات، GS: گلوتامین سنتاز، GSH: گلوتاتیون کاهیده شده، GSSH: گلوتاتیون اکسید شده، IMD: ایزوپروپیل مالات دهیدراتاز، MDHA: مونودهیدروآسکوربات ردوکتاز، MDHAR: دهیدروآسکوربات ردوکتاز، NADP + / NADPH: نیکوتین آمید آدنین دی نوکلئوتید فسفات، OAA: اسید اگزالواستیک، PEP: فسفوانول پیروات، PG: فسفوگلیکولات، PGD: فسفوگلیسرات دهیدروژناز، PPIase: ایزومراز پپتیدیل- پرولیل سیس ترانس، PRS: پروتئازوم، Ru5P: ریبولوز-۵-فسفات، RuBisCO: ریبولوز- ۱،۵- بیس فسفات کربوکسیلاز اکسیژناز، RuBP: ریبولوز- ۱،۵- بیس فسفات، TPI: ایزومراز تری فسفات (Zhu *et al.*, 2012).

Fig 3. Schematic of the mechanisms involved in tolerance to salt stress in *Kandelia candel* (mangrove tree). In the figure, proteins with different expression are shown in red (mild salt stress - upregulated proteins) and blue (severe salt stress - downregulated proteins). ADP: adenosine diphosphate, AKG: oxoglutarate, BPG: 1,3-bisphosphate glycerate, cytb6f: cytochrome b6f, DHA: dehydroascorbate, DHAP: dihydroxyacetone phosphate, EA: enolase, eIF: eukaryotic translation initiation factor, F6P: fructose-6-phosphate, FADH2: reduced flavin adenine dinucleotide, FtsH: reduced cell division protein, G3P: glyceraldehydes-3-phosphate, G6P: glucose-6-phosphate, GS: glutamine synthase, GSH: reduced glutathione, GSSH: oxidized glutathione, IMD: isopropyl malate dehydratase, MDHA: monodehydroascorbate reductase, MDHAR: dehydroascorbate reductase, NADP + / NADPH: nicotinamide adenine dinucleotide phosphate, OAA: oxaloacetic acid, PEP: phosphoanol pyruvate, PG: phosphoglycolate, PGD: phosphoglycerate dehydrogenase, PPIase: peptidyl-prolyl cis/trans isomerase, PRS: proteasome, Ru5P: ribulose-5-phosphate, RuBisCO: ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase oxygenase, RuBP: ribulose-1,5-bisphosphate, TPI: triphosphate isomerase (Zhu *et al.*, 2012).

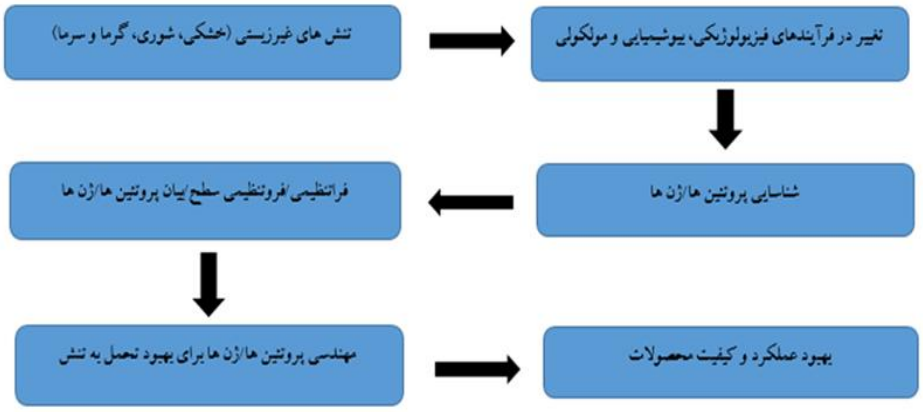
نتیجه گیری کلی

تنش‌های غیرزیستی مثل خشکی، شوری، گرما، سرما و ماندابی باعث کاهش رشد و راندمان محصولات شده و تبدیل به یک معضل و نگرانی بزرگ برای مقابله با افزایش تقاضای مواد غذایی در جهان تبدیل شده است. تنش‌های غیرزیستی به طور معمول با ایجاد اثرات مخرب مثل اختلال در عملکردهای مورفولوژیکی، بیوشیمیایی، سلولی، فیزیولوژیکی و مولکولی باعث کاهش رشد و عملکرد گیاهان می‌شوند. اصلاح گیاهان نشان داد که تحمل به تنش‌های غیرزیستی توسط مکان‌های ژنی متعددی کنترل می‌گردد و در نتیجه سازگاری با این شرایط را با پیچیدگی روبه‌رو می‌کند. با این حال در پاسخ به تنش‌های غیرزیستی پروتئین-های متنوعی در گونه‌های مختلف گیاهی بیان می‌شوند که تغییرات در بیان این پروتئین‌ها، راهکارها و سرنخ-های جدیدی جهت درک فرآیندهای پیچیده سلولی و مولکولی تحمل به تنش فراهم می‌سازد. الگوهای کمّی پروتئین در گونه‌های مختلف منجر به درک مکانیزم-های متنوع پاسخ به تنش می‌شود. از جمله این مکانیزم‌ها می‌توان به انتقال سیگنال، انتقال، فتوسنتز، متابولیسم اسیدهای آمینه، انرژی- کربوهیدرات، سنتز و تجزیه و تخریب پروتئین، پاکروبی گونه‌های فعال اکسیژن، تغییرات دیواره سلولی، تنظیم اسمزی، انتقال، ذخیره‌سازی انرژی و ... اشاره کرد. همچنین تغییرات پس از ترجمه پروتئین به‌ویژه فسفریلاسیون برای سیگنالینگ، ترجمه، فتوسنتز و متابولیسم کربن و همچنین سنتز و انتقال پروتئین در پاسخ به تنش مهم است. افزون بر این، برخی پروتئین‌ها دارای تظاهرات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی یکسانی در پاسخ به تنش-های چندگانه بودند. به‌عنوان مثال ژن رمزکننده آکواپورین‌ها که درگیر در نقل‌وانتقالات غشایی و حفظ تعادل اسمزی بودند در برخی گیاهان نمود مورفولوژیکی- فیزیولوژیکی مشترکی در تحمل به شوری، خشکی و سرما نشان دادند. یا بیش‌بیان ژن رمزکننده سوپر اکسید دیسموتاز، پروتئین درگیر در پاکروبی گونه‌های فعال اکسیژن در برخی گونه‌ها منجر به مقاومت به تنش‌های مشترک اعمال شده (شوری و خشکی) در این گیاهان شد. در مسیرهای سیگنالینگ مرتبط با مسیرهای مستقل و مجزا از آبسیزیک اسید از زمان درک سیگنال تنش تا بیان ژن، فاکتورهای رونویسی مختلفی همچون پروتئین اتصال‌دهنده‌ی عنصر پاسخگو به خشکی (DREB)، خانواده MYB/MYC، NAC، AREB/ABF و عناصر متناظر آن‌ها درگیرند. این عوامل رونویسی نیز، تنظیم بیان افتراقی را در پاسخ به تنش‌های مختلف نشان دادند (جدول ۳). بااین‌حال تغییرات دینامیکی این دسته از پروتئین‌ها بسته به گونه گیاهی و شدت تنش، تفسیر واضح و روشنی از مکانیزم‌های درگیر در واکنش به تنش فراهم نمی‌سازد. بااین‌وجود در غربالگری و آنالیز پروتئومیکس کمّی گیاهان مختلف، ژن‌ها و پروتئین-های منحصربه‌فردی (کاندید) شناسایی شده‌اند. شناسایی و انتقال این پروتئین‌ها (ژن‌ها) با استفاده از ابزارهای بیوتکنولوژی مدرن می‌تواند برای بهبود تحمل به تنش‌های غیرزیستی در محصولات مهم اقتصادی در سراسر جهان تبدیل شود. رهیافت پروتئومیکس به دلیل کنترل آسان ابزارهای آنالیز پروتئوم و دقت نتایج بسیار مورد توجه قرار گرفته است. براین‌اساس تکنیک-های متعددی برای جداسازی و شناسایی پروتئین‌های مختلف در گونه‌های متعدد گیاهی وجود دارد که اطلاعات خوبی در مورد توصیف پروتئین‌ها به ما می-دهد (شکل ۴).

جدول ۳ ـ پروتئین‌های مشترک بیانی در پاسخ به تنش‌های مختلف غیرزیستی

Table 3. Common proteins expressed in response to different abiotic stresses

ژن/ژن‌ها Gene/Genes	پروتئین Protein	تنش‌ها Stresses	منبع Reference
GhMKK1	پروتئین کیناز فعال شده با میتوژن Mitogen-activated protein kinase	خشکی/شوری Dry /Salinity	Lu *et al*., 2013
OsCPK4	پروتئین کیناز وابسته به کلسیم Calcium-dependent protein kinase	خشکی/شوری Dry /Salinity	Campo *et al*., 2014
BnaCPKs	پروتئین کیناز وابسته به کلسیم Calcium-dependent protein kinase	خشکی/سرما/گرما/شوری Dry/Cold/Heat/ Salinity	Zhang *et al*., 2014
DST	انگشت روی از نوع C2H2 C2H2 zinc finger	خشکی/شوری Dry /Salinity	Huang *et al*., 2009
JERF3	فاکتور پاسخگو به اتیلن Ethylene Response Factors	خشکی/شوری/سرما Dry/ Salinity/Cold	Wu *et al*., 2008
SNAC3	فاکتور رونویسی NAC NAC transcription factor	خشکی/گرما/اکسیداتیو Dry/ Heat/Oxidative	Fang *et al*., 2015
OsAPX2	آسکوربات پراکسیداز Ascorbate peroxidase	خشکی/شوری/سرما Dry/ Salinity/Cold	Zhang *et al*., 2013
GhMT3a	متالوتیونین تیپ ۳ MTI Type III	خشکی/شوری/سرما Dry/ Salinity/Cold	Xue *et al*., 2009
ABF2	فاکتور متصل‌شونده به ABRE ABRE-binding factor	خشکی/شوری/انجماد Dry/ Salinity/ Freezing	Kim *et al*., 2004
ABF3	فاکتور متصل‌شونده به ABRE ABRE-binding factor	خشکی/سرما/انجماد/گرما Dry/Cold/ Freezing/Heat	Kang *et al*., 2002
ABF4	فاکتور متصل‌شونده به ABRE ABRE-binding factor	خشکی/انجماد/گرما Dry/ Freezing/Heat	Kang *et al*., 2002
OsMYB3R2	فاکتور رونویسی MYB MYB transcription factor	سرما/خشکی/شوری Cold/Dry/ Salinity	Dai *et al*., 2007
SNAC2	فاکتور رونویسی NAC NAC transcription factor	خشکی/شوری/سرما Dry/ Salinity/Cold	Hu *et al*., 2006
ZmDREB2A	پروتئین اتصال‌دهنده‌ی عنصر پاسخگو به خشکی Dehydration responsive element binding protein	خشکی/گرما Dry /Heat	Qin *et al*., 2007
OsDREB1A	پروتئین اتصال‌دهنده‌ی عنصر پاسخگو به خشکی Dehydration responsive element binding protein	انجماد /خشکی/شوری Freezing/ Dry/ Salinity	Dubouzet *et al*., 2003
OsDREB1F	پروتئین اتصال‌دهنده‌ی عنصر پاسخگو به خشکی Dehydration responsive element binding protein	خشکی/شوری/سرما Dry/ Salinity/Cold	Wang *et al*., 2008
OsMYB3R-2	پروتئین اتصال‌دهنده‌ی عنصر پاسخگو به خشکی Dehydration responsive element binding protein	خشکی/شوری/سرما Dry/ Salinity/Cold	Dai *et al*., 2007
GmbZIP44	دومین زیپ لوسینی بازی bZIP domain	خشکی/شوری/کم آبی Dry/ Salinity/ Dehydration	Liao *et al*., 2008a
GmbZIP62	دومین زیپ لوسینی بازی bZIP domain	خشکی/شوری/سرما Dry/ Salinity/Cold	Liao *et al*., 2008a
GmbZIP132	دومین زیپ لوسینی بازی bZIP domain	خشکی/شوری/سرما Dry/ Salinity/Cold	Liao *et al*., 2008b
BnaHsfs	پروتئین‌های شوک حرارتی Heat shock proteins	گرما/خشکی Heat/Dry	Zhu *et al*., 2017
BnaWRKYs	فاکتور رونویسی WRKY WRKY transcription factor	خشکی/شوری/سرما Dry/ Salinity/Cold	He *et al*., 2016
BnGSTU/ BnGSTZ/ BnGSTF	گلوتاتیون ترانسفراز Glutathione transferase	خشکی/شوری Dry /Salinity	Wei *et al*., 2019
LEA4-1	پروتئین فراوان جنین‌زای تاخیری Late embryogenesis abundant protein	خشکی/شوری Dry /Salinity	Dalal *et al*., 2009



شکل ۴- بهبود عملکرد در محصول تحت تنش‌های غیرزیستی با استفاده از رهیافت پروتئومیکس

Fig 4. Improving the performance of the product under abiotic stresses using the proteomics approach

منابع

Aghaei K, Ehsanpour AA, Shah AH, Komatsu S. 2009. Proteome analysis of soybean hypocotyls and root under salt stress. Amino Acids 36: 91–98.

Ahmad P, Abdel Latef AA, Rasool S, Akram NA, Ashraf M, Gucel S. 2016. Role of proteomics in crop stress tolerance. Frontiers in Plant Science 7: 1336.

Ahsan N, Donnart T, Nouri MZ, Komatsu S. 2010. Tissue-specific defense and thermo-adaptive mechanisms of soybean seedlings under heat stress revealed by proteomic approach. Journal of Proteome Research 9(8): 4189-4204.

Akashi K, Yoshida K, Kuwano M, Kajikawa M, Yoshimura K, Hoshiyasu S, Inagaki N, Yokota A. 2011. Dynamic changes in the leaf proteome of a C 3 xerophyte, wild watermelon (*Citrullus lanatus*) in response to water deficit. Planta 233(5): 947-960.

Alavilli H, Awasthi J.P, Rout GR, Sahoo L, Lee B, Panda SK. 2016. Overexpression of a barley aquaporin Gene, HvPIP2;5 confers salt and osmotic stress tolerance in yeast and plants. Front. Plant Sci 7: 1566.

Allen JF. 2003. Cyclic, pseudocyclic and noncyclic photophosphorylation: new links in the chain. Trends Plant Sci 8: 15-19.

Amasino R. 2004. Vernalization, competence, and the epigenetic memory of winter. Plant Cell 16(10): 2553–2559.

Aranjuelo I, Molero G, Erice G, Avice JC, Nogués S. 2011. Plant physiology and proteomics reveal the leaf response to drought in alfalfa (*Medicago sativa* L.). Journal of Experimental Botany 62(1): 111-123.

Aroca R, Amodeo G, Fernández-Illescas S, Herman EM, Chaumont F, Chrispeels MJ. 2005. The role of aquaporins and membrane damage in chilling and hydrogen peroxide-induced changes in the hydraulic conductance of maize roots. Plant Physiology 137(1): 341-353.

Ashoub A, Baeumlisberger M, Neupaertl M, Karas M, Brüggemann W. 2015. Characterization of common and distinctive adjustments of wild barley leaf proteome under drought acclimation, heat stress and their combination. Plant Molecular Biology 87(4-5): 459-471.

Ashraf M, Akram NA, Al-Qurainy F, Foolad MR. 2011. Drought tolerance: roles of organic osmolytes, growth regulators, and mineral nutrients. Advances in Agronomy 111: 249-296.

Ashraf M, Foolad MR. 2007. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. Environmental and Experimental Botany 59: 206–216.

Barkla BJ, Vera-Estrella R, Raymond C. 2016. Single-cell-type quantitative proteomic and ionomic analysis of epidermal bladder cells from the halophyte model plant Mesembryanthemum crystallinum to identify salt-responsive proteins. BMC Plant Biology 16(1): 1-16.

Bashir H, Qureshi MI, Muneer S, Ahmad J, Zolla L. 2010. Proteomic approaches to map thylakoid proteins and study differential protein expression under various abiotic stresses. In Proceedings of International

Conference of Biology, Biochemistry and Biotechnology (ICBBB), World Academy of Science, Engineering & Technology, Rome, 28-30.

Bassi R, Sandonà D, Croce R. 1997. Novel aspects of chlorophyll a/b-binding proteins. Physiologia Plantarum 100(4): 769-779.

Binzel ML. 1995. NaCl-induced accumulation of tonoplast and plasma membrane H+-ATPase message in tomato. Physiologia Plantarum 94(4): 722-728.

Boggs JZ, Loewy K, Bibee K, Heschel MS. 2010. Phytochromes influence stomatal conductance plasticity in *Arabidopsis thaliana*. Plant Growth Regul 60: 77–81.

Bor M, Ozdemir F, Turkan, I. 2003. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in leaves of sugar beet Beta vulgaris L. and wild beet *Beta maritima* L. Plant Science 164: 77-84.

Brosche M, Blomster T, Salojärvi J, Cui F, Sipari N, Leppälä J, Lamminmäki A, Tomai G, Narayanasamy S, Reddy RA, Keinänen M. 2014. Transcriptomics and functional genomics of ROS-induced cell death regulation by RADICAL-INDUCED CELL DEATH1. PLoS Genetics 10(2): e1004112.

Campo S, Baldrich P, Messeguer J, Lalanne E, Coca M, San Segundo B. 2014. Overexpression of a calcium-dependent protein kinase confers salt and drought tolerance in rice by preventing membrane lipid peroxidation. Plant Physiol 165: 688–704.

Cardi M, Castiglia D, Ferrara M, Guerriero G, Chiurazzi M, Esposito S. 2015. The effects of salt stress cause a diversion of basal metabolism in barley roots: possible different roles for glucose-6-phosphate dehydrogenase isoforms.Plant Physiol. Biochem 86: 44–54.

Caruso G, Cavaliere C, Foglia P, Gubbiotti R, Samperi R, Laganà A. 2009. Analysis of drought-responsive proteins in wheat (*Triticum durum*) by 2D-PAGE and MALDI-TOF mass spectrometry. Plant Sci 177: 570–576.

Caruso G, Cavaliere C, Guarino C, Gubbiotti R, Foglia P, Laganà A. 2008. Identification of changes in *Triticum durum* L. leaf proteome in response to salt stress by two-dimensional electrophoresis and MALDI-TOF mass spectrometry. Anal. Bioanal. Chem 391: 381–390.

Casaretto JA, El-kereamy A, Zeng B, Stiegelmeyer SM, Chen X, Bi YM., Rothstein SJ. 2016. Expression of OsMYB55 in Maize activates stress-responsive genes and enhances heat and drought tolerance. BMC Genomics 17: 312.

Chang F, Hsu JL, Hsu PH, Sheng WA, Lai SJ, Lee C, Chen CW, Hsu JC, Wang SY, Wang LY, Chen CC. 2012. Comparative phosphoproteomic analysis of microsomal fractions of *Arabidopsis thaliana* and Oryza sativa subjected to high salinity. Plant Science 185: 131-142.

Chauhan H, Khurana N, Nijhavan A, Khurana JP, Khurana P. 2012. The wheat chloroplastic small heat shock protein (sHSP26) is involved in seed maturation and germination and imparts tolerance to heat stress. Plant Cell Environ 35(11): 1912-31.

Checker VG, Khurana P. 2013. Molecular and functional characterization of mulberry EST encoding remorin (MiREM) involved in abiotic stress. Plant Cell Reports 32(11): 1729-1741.

Chen J, Lin T, Xu H, Tian D, Luo Y, Ren C, Yang L, Shi J. 2012. Cold-induced changes of protein and phosphoprotein expression patterns from rice roots as revealed by multiplex proteomic analysis. Plant Omics 5(2): 194-199.

Chen X, Zhang W, Zhang B, Zhou J, Wang Y, Yang Q, Ke Y, He H. 2011. Phosphoproteins regulated by heat stress in rice leaves. Proteome Science 9(1): 1-9.

Cheng Z, Tang Y, Chen Y, Kim S, Liu H, Li SS, Gu W, Zhao Y. 2009. Molecular characterization of propionyllysines in non-histone proteins. Molecular & Cellular Proteomics 8(1): 45-52.

Chourey K, Ramani S, Apte SK. 2003. Accumulation of LEA proteins in salt (NaCl) stressed young seedling of rice (*Oryza sativa* L.) cultivar BuraRata and the degradation during recovery from salinity stress. Journal of Plant Physiology 160: 1165-1174.

Cui P, Liu H, Islam F, Li L, Farooq MA, Ruan S, Zhou W. 2016. OsPEX11, a peroxisomal biogenesis factor 11, contributes to salt stress tolerance in *Oryza sativa*.Front. Plant Sci. 7: 1357.

Cui XH, Hao FS, Chen H, Chen J, Wang XC. 2008. Expression of the Vicia faba VfPIP1 gene in *Arabidopsis thaliana* plants improves their drought resistance. Journal of Plant Research 121(2): 207-214.

Cui Y, Wang M, Zhou H, Li M, Huang L, Yin X, Zhao G, Lin F, Xia X, Xu G. 2016. OsSGL, a novel DUF1645 domain-containing protein, confers enhanced drought tolerance in transgenic rice and Arabidopsis. Front. Plant Sci. 7: 2001.

Dai X, Xu Y, Ma Q, Xu W, Wang T, Xue Y, Chong K. 2007. Overexpression of an R1R2R3 MYB gene OsMYB3R-2, increases tolerance to freezing, drought, salt stress in transgenic Arabidopsis. Plant Physiol 143: 1739-1751.

Dalal M, Tayal D, Chinnusamy V, Bansal KC. 2009. Abiotic stress and ABA-inducible Group 4 LEA from *Brassica napus* play a key role in salt and drought tolerance. J. Biotechnol 139: 137–145.

Degand H, Faber AM, Dauchot N, Mingeot D, Watillon B, Cutsem PV, Morsomme P, Boutry AM. 2009. Proteomic analysis of chicory root identifies proteins typically involved in cold acclimation. Proteomics 9(10): 2903-2907.

Degenkolbe T, Do PT, Kopka J, Zuther E, Hincha DK, Köhl KI. 2013. Identification of drought tolerance markers in a diverse population of rice cultivars by expression and metabolite profiling. PLoS One 8(5): e63637.

Ding C, Lei L, Yao L, Wang L, Hao X, Li N, Wang Y, Yin P, Guo G, Yang Y. 2019. The involvements of calcium-dependent protein kinases and catechins in tea plant [*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze] cold responses. Plant Physiol. Biochem 143: 190–202.

Dubouzet JG, Sakuma Y, Ito Y, Kasuga M, Dubouzet EG, Miura S, Seki M, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. 2003. OsDREB genes in rice, *Oryza sativa* L., encode transcription activators that function in drought, high, salt and cold-responsive gene expression. Plant J 33(4): 751-63.

Eltayeb AE, Kawano N, Badawi GH, Kaminaka H, Sanekata T, Morishima I, Shibahara T, Inanaga S, Tanaka, K. 2006. Enhanced tolerance to ozone and drought stresses in transgenic tobacco overexpressing dehydroascorbate reductase in cytosol. Physiologia Plantarum 127(1): 57-65.

Eltayeb AE, Yamamoto S, Habora MEE, Yin L, Tsujimoto H, Tanaka K. 2011. Transgenic potato overexpressing Arabidopsis cytosolic AtDHAR1 showed higher tolerance to herbicide, drought and salt stresses. Breeding Science 61(1): 3-10.

Fang Y, Liao K, Du H, Xu Y, Song H, Li X, Xiong L. 2015. A stress-responsive NAC transcription factor SNAC3 confers heat and drought tolerance through modulation of reactive oxygen species in rice. J Exp Bot 66(21): 6803-17.

FAO, 2012. OECD-FAO Agricultural Outlook 2012-2021. Paris: OECD Publishing.

Fatehi F, Hosseinzadeh A, Alizadeh H, Brimavandi T, Struik PC. 2012. The proteome response of salt-resistant and salt-sensitive barley genotypes to long-term salinity stress. Molecular Biology Reports 39(5): 6387-6397.

Feng L, Wang K, Li Y, Tan Y, Kong J, Li H, Li Y, Zhu Y. 2007. Overexpression of SBPase enhances photosynthesis against high-temperature stress in transgenic rice plants. Plant Cell Reports 26: 1635–1646.

Flexas J, Medrano H. 2002. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. Annals of Botany 89(2): 183-189.

Fontaine V, Cabané M, Dizengremel P. 2003. Regulation of phosphoenolpyruvate carboxylase in Pinus halepensis needles submitted to ozone and water stress. Physiol Plant 117(4): 445-452.

Ford KL, Cassin A, Bacic AF. 2011. Quantitative proteomic analysis of wheat cultivars with differing drought stress tolerance. Frontiers in Plant Science 2: 44.

Foyer CH, Shigeoka S. 2011. Understanding oxidative stress and antioxidant functions to enhance photosynthesis. Plant Physiology 155(1): 93-100.

Fresneau C, Ghashghaie J, Cornic G. 2007. Drought effect on nitrate reductase and sucrose-phosphate synthase activities in wheat (*Triticum durum* L.): role of leaf internal CO2. Journal of Experimental Botany 58(11): 2983-2992.

Fristedt R, Willig A, Granath P, Crevecoeur M, Rochaix JD, Vener AV. 2009. Phosphorylation of photosystem II controls functional macroscopic folding of photosynthetic membranes in Arabidopsis. The Plant Cell 21(12): 3950-3964.

Gao S, Guo W, Feng W, Liu L, Song X, Chen J, Hou W, Zhu H, Tang S, Hu J. 2016. LTP3 contributes to disease susceptibility in Arabidopsis by enhancing abscisic acid (ABA) biosynthesis. Molecular Plant Pathology 17(3): 412-426.

Gharechahi J, Alizadeh H, Naghavi MR, Sharifi G. 2014. A proteomic analysis to identify cold acclimation-associated proteins in wild wheat (*Triticum urartu* L.). Molecular Biology Reports 41(6): 3897-3905.

Ghosh D, Xu J. 2014. Abiotic stress responses in plant roots: a proteomics perspective. Frontiers in Plant Science 5: 6.

Gill SS, Tuteja N. 2010. Polyamines and abiotic stress tolerance in plants. Plant Signaling and Behavior 5(1): 26-33.

Goel P, Singh AK. 2015. Abiotic stresses downregulate key genes involved in nitrogen uptake and assimilation in *Brassica juncea* L. PLoS One 10: e0143645.

Gong P, Zhang J, Li H, Yang C, Zhang C, Zhang X, Khurram Z, Zhang Y, Wang T, Fei Z, Ye Z. 2010. Transcriptional profiles of drought-responsive genes in modulating transcription signal transduction, and biochemical pathways in tomato. Journal of Experimental Botany 61(13): 3563-3575.

Guo L, Wang ZY, Lin H, Cui WE, Chen J, Liu M, Chen ZL, Qu LJ, Gu H. 2006. Expression and functional analysis of the rice plasma-membrane intrinsic protein gene family. Cell Research 16(3): 277-286.

Guo L, Yang H, Zhang X, Yang S. 2013. Lipid transfer protein 3 as a target of MYB96 mediates freezing and drought stress in Arabidopsis. Journal of Experimental Botany 64(6): 1755-1767.

Guo X, Zhang L, Zhu J, Liu H, Wang A. 2017. Cloning and characterization of SiDHN, a novel dehydrin gene from *Saussurea* involucrata Kar. et Kir. that enhances cold and drought tolerance in tobacco. Plant Sci 256: 160–169.

Gürel F, Öztürk Z.N, Uçarlı C, Rosellini D. 2016. Barley genes as tools to confer abiotic stress tolerance in crops. Front. Plant Sci 7:1137.

Han HS, Lee KD. 2005. Plant growth promoting rhizobacteria effect on antioxidant status, photosynthesis, mineral uptake and growth of lettuce under soil salinity. Res J Agric Biol Sci 1(3): 210-215.

Hashiguchi A, Ahsan N, Komatsu S. 2010. Proteomics application of crops in the context of climatic changes. Food Research International 43(7): 1803-1813.

He C, Yang A, Zhang W, Gao Q, Zhang J. 2010. Improved salt tolerance of transgenic wheat by introducing betA gene for glycine betaine synthesis. Plant Cell Tiss. Organ Cult 101: 65–78.

He X, Li L, Xu H, Xi J, Cao X, Xu H, Rong S, Dong Y, Wang C, Chen R, Xu J, Gao X, Xu Z. 2016. A rice jacalin-related mannose-binding lectin gene, OsJRL, enhances *Escherichia coli* viability under high salinity stress and improves salinity tolerance of rice. Plant Biol 19: 257–267.

He Y, Mao S, Gao Y, Zhu L, Wu D, Cui Y, Li J, Qian W. 2016. Genome-Wide Identification and Expression Analysis of WRKY Transcription Factors under Multiple Stresses in *Brassica napus*. PLoS One 11(6): e0157558.

Heidarvand L, Amiri RM. 2010. What happens in plant molecular responses to cold stress?. Acta Physiologiae Plantarum 32(3): 419-431.

Hu H, Dai M, Yao J, Xiao B, Li X, Zhang Q, Xiong L. 2006. Overexpressing a NAM, ATAF, and CUC (NAC) transcription factor enhances drought resistance and salt tolerance in rice. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 35: 12987-12992.

Hu L, Wang Z, Do H, Huang B. 2010. Differential accumulation of dehydrins in response to water stress for hybrid and common bermudagrass genotypes differing in drought tolerance. J. Plant Physiol 167: 103–109.

Hu X, Wu L, Zhao F, Zhang D, Li N, Zhu G, Li C, Wang W. 2015. Phosphoproteomic analysis of the response of maize leaves to drought, heat and their combination stress. Frontiers in plant science 6: 298.

Hu Y, Wu Q, Sprague SA, Park J, Oh M, Rajashekar CB, Koiwa H, Nakata PA, Cheng N, Hirschi KD, White FF, Park S. 2015. Tomato expressing Arabidopsis glutaredoxin gene AtGRXS17 confers tolerance to chilling stress via modulating cold-responsive components. Hortic. Res 2: 1–11.

Huang XY, Chao DY, Gao JP, Zhu MZ, Shi M, Lin HX. 2009. A previously unknown zinc finger protein, DST, regulates drought and salt tolerance in rice via stomatal aperture control. Genes Dev 23: 1805–1817.

Imin N, Kerim T, Rolfe BG, Weinman JJ. 2004. Effect of early cold stress on the maturation of rice anthers. Proteomics 4(7): 1873-1882.

Islam M, Begum MC, Kabir AH, Alam MF. 2015. Molecular and biochemical mechanisms associated with differential responses to drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). Journal of Plant Interactions 10(1): 195-201.

Jacoby RP, Millar AH, Taylor NL. 2013. Investigating the role of respiration in plant salinity tolerance by analyzing mitochondrial proteomes from wheat and a salinity-tolerant Amphiploid (wheat × *Lophopyrum elongatum*). Journal of Proteome Research 12(11): 4807-4829.

Jain P, Toerne C, Lindermayr C, Bhatla SC. 2018. S-nitrosylation/denitrosylation as a regulatory mechanism of salt stress sensing in sunflower seedlings. Physiologia Plantarum 162(1): 49-72.

Ji W, Zhu Y, Li Y, Yang L, Zhao X, Cai H, Bai X. 2010. Over-expression of a glutathione S-transferase gene, GsGST, from wild soybean (*Glycine soja*) enhances drought and salt tolerance in transgenic tobacco. Biotechnology letters 32(8): 1173-1179.

Jiang Z, Jin F, Shan X, Li Y. 2019. iTRAQ-Based Proteomic Analysis Reveals Several Strategies to Cope with Drought Stress in Maize Seedlings. International Journal of Molecular Sciences 20(23): 5956.

Juhász Z, Balmer D, Sós-Hegedűs A, Vallat A, Mauch-Mani B, Bánfalvi Z. 2014. Effects of drought stress and storage on the metabolite and hormone contents of potato tubers expressing the yeast trehalose-6-phosphate synthase 1. Gene J. Agric. Sci 6: 142–166.

Kaiser H, Kappen L. 1997. In situ observations of stomatal movements in different light-dark regimes: the influence of endogenous rhythmicity and long-term adjustments. Journal of Experimental Botany 48(8): 1583-1589.

Kang J, Choi H, Im M, Kim SY. 2002. Arabidopsis basic leucine zipper proteins that mediate stress-responsive abscisic acid signaling. Plant Cell 14: 343-357.

Kaouthar F, Ameny FK, Yosra K, Walid S, Ali G, Faiçal B. 2016. Responses of transgenic Arabidopsis plants and recombinant yeast cells expressing a novel durum wheat manganese superoxide dismutase TdMnSOD to various abiotic stresses. J. Plant Physiol 198: 56–68.

Kappachery S, Baniekal-Hiremath G, Yu JW, Park SW. 2015. Effect of over-and under-expression of glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase on tolerance of plants to water deficit stress. Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC) 121(1): 97-107.

Katiyar-Agarwal S, Agarwal M, Grover A. 2003. Heat-tolerant basmati rice engineered by over-expression of hsp101. Plant Molecular Biology 51: 677–686.

Kausar R, Arshad M, Shahzad A, Komatsu S. 2013. Proteomics analysis of sensitive and tolerant barley genotypes under drought stress. Amino Acids 44(2): 345-359.

Ke Y, Han G, He H, Li J. 2009. Differential regulation of proteins and phosphoproteins in rice under drought stress. Biochemical and Biophysical Research Communications 379(1): 133-138.

Kim IS, Shin SY, Kim YS, Kim HY, Yoon HS. 2009. Expression of a glutathione reductase from *Brassica rapa* subsp. pekinensis enhanced cellular redox homeostasis by modulating antioxidant proteins in *Escherichia coli*. Molecules and Cells 28(5): 479.

Kim S, Kang JY, Cho DI, Park JH, Kim SY. 2004. ABF2, an ABRE-binding bZIP factor, is an essential component of glucose signaling and its overexpression affects multiple stress tolerance. Plant J 40(1): 75-87.

Kim YS, Kim IS, Bae MJ, Choe YH, Kim YH, Park HM, Kang HG, Yoon HS. 2013. Homologous expression of cytosolic dehydroascorbate reductase increases grain yield and biomass under paddy field conditions in transgenic rice (*Oryza sativa* L. *japonica*). Planta 237(6): 1613-1625.

Kosová K, Vítámvás P, Prášil IT, Renaut J. 2011. Plant proteome changes under abiotic stress contribution of proteomics studies to understanding plant stress response. Journal of Proteomics 74(8): 1301-1322.

Kothari KS, Dansana PK, Giri J, Tyagi AK. 2016. Rice stress associated protein 1 (OsSAP1) interacts with Aminotransferase (OsAMTR1) and pathogenesis-related 1a protein (OsSCP) and regulates abiotic stress responses. Front Plant Sci 7: 1057.

Le DT, Tarrago L, Watanabe Y, Kaya A, Lee BC, Tran U, Nishiyama R, Fomenko DE, Gladyshev VN, Tran LSP. 2013. Diversity of plant methionine sulfoxide reductases B and evolution of a form specific for free methionine sulfoxide. PloS One 8(6): e65637.

Lee DG, Ahsan N, Lee SH, Kang KY, Bahk JD, Lee IJ, Lee BH. 2007. A proteomic approach in analyzing heat-responsive proteins in rice leaves. Proteomics 7(18): 3369-3383.

Lee H, Guo Y, Ohta M, Xiong L, Stevenson B, Zhu JK. 2002. LOS2, a genetic locus required for cold-responsive gene transcription encodes a bi-functional enolase. The EMBO Journal 21(11): 2692-2702.

Lefebvre B, Timmers T, Mbengue M, Moreau S, Hervé C, Tóth K, Bittencourt-Silvestre J, Klaus D, Deslandes L, Godiard L, Murray JD. 2010. A remorin protein interacts with symbiotic receptors and regulates bacterial infection. Proceedings of the National Academy of Sciences 107(5): 2343-2348.

Lepeduš H, Tomašić A, Jurić S, Katanić Z, Cesar V, Fulgosi H. 2009. Photochemistry of PSII in CYP38 *Arabidopsis thaliana* Deletion Mutant. Food Technology and Biotechnology 47(3).

Li J, Li Y, Yin Z, Jiang J, Zhang M, Guo X. 2016. OsASR5 enhances drought tolerance through a stomatal closure pathway associated with ABA and H2O2 signalling in rice. Plant Biotechnol J 15: 183–196.

Li W, Wei Z, Qiao Z, Wu Z, Cheng L, Wang Y. 2013. Proteomics analysis of alfalfa response to heat stress. PLoS One 8(12): e82725.

Liao JL, Zhou HW, Zhang HY, Zhong PA, Huang YJ. 2014. Comparative proteomic analysis of differentially expressed proteins in the early milky stage of rice grains during high temperature stress. Journal of Experimental Botany 65(2): 655-671.

Liao Y, Zhang JS, Chen SY, Zhang WK. 2008b. Role of soybean GmbZip132 under abscisic acid and salt stresses. J. Int. Plant Biol 50: 221-230.

Liao Y, Zou H, Wei W, Hao YJ, Tian AG, Huang J, Liu YF, Zhang JS, Chen SY. 2008a. Soybean GmbZIP44, GmbZIP62 and GmbZIP78 genes function as a negative regulator of ABA signaling and confer salt and freezing tolerance in transgenic *Arabidopsis*. Planta 228: 225-240.

Lin HH, Lin KH, Chen SC, Shen YH, Lo HF. 2015. Proteomic analysis of broccoli (*Brassica oleracea*) under high temperature and waterlogging stresses. Botanical Studies 56(1): 1-11.

Liu D, Liu Y, Rao J, Wang G, Li H, Ge F, Chen C. 2013b. Overexpression of the glutathione S-transferase gene from Pyrus pyrifolia fruit improves tolerance to abiotic stress in transgenic tobacco plants. Molecular Biology 47(4): 515-523.

Liu GT, Ma L, Duan W, Wang BC, Li JH, Xu HG, Yan XQ, Yan BF, Li SH, Wang LJ. 2014. Differential proteomic analysis of grapevine leaves by iTRAQ reveals responses to heat stress and subsequent recovery. BMC Plant Biology 14(1): 1-17.

Liu H, Shen G, Fang X, Fu Q, Huang K, Chen Y, Yu H, Zhao Y, Zhang L, Jin L, Ruan S. 2013a. Heat stress-induced response of the proteomes of leaves from *Salvia splendens* Vista and King. Proteome Science 11(1): 1-16.

Lobell DB, Schlenker W, Costa-Roberts J. 2011. Climate trends and global crop production since 1980. Science 333(6042): 616-620.

Lu W, Chu X, Li Y, Wang C, Guo X. 2013. Cotton GhMKK1 induces the tolerance of salt and drought stress, and mediates defence responses to pathogen infection in transgenic *Nicotiana benthamiana*. PLoS One 8: e68503.

Lu W, Tang X, Huo Y, Xu R, Qi S, Huang J, Zheng C, Wu CA. 2012. Identification and characterization of fructose 1, 6-bisphosphate aldolase genes in Arabidopsis reveal a gene family with diverse responses to abiotic stresses. Gene 503(1): 65-74.

Ma F, Ni L, Liu L, Li X, Zhang H, Zhang A, Tan M, Jiang M. 2016. ZmABA2, an interacting protein of ZmMPK5, is involved in abscisic acid biosynthesis and functions. Plant Biotechnol. J 14: 771–782.

Ma H, Song L, Shu Y, Wang S, Niu J, Wang Z, Yu T, Gu W, Ma H. 2012. Comparative proteomic analysis of seedling leaves of different salt tolerant soybean genotypes. Journal of Proteomics 75(5): 1529-1546.

Ma H, Yang R, Song L, Yang Y, Wang Q, Wang Z, Ren C, Ma H, Zafar S, Ashraf MY. 2015. Differential proteomic analysis of salt stress response in jute (*Corchorus capsularis & olitorius* L.) seedling roots. Pak J Bot 47(2): 385-96.

Malakshah SN, Rezaei M, Heidari M, Salekdeh GH. 2014. Proteomics reveals new salt responsive proteins associated with rice plasma membrane. Biosci. Biotechnol Biochem 71: 2144–2154.

Marentes E, Griffith M, Mlynarz A, Brush RA. 1993. Proteins accumulate in the apoplast of winter rye leaves during cold acclimation. Physiologia Plantarum 87(4): 499-507.

Maroco JP, Rodrigues ML, Lopes C, Chaves MM. 2002. Limitations to leaf photosynthesis in field-grown grapevine under drought—metabolic and modelling approaches. Functional Plant Biology 29(4): 451-459.

Masand S, Yadav SK. 2016. Overexpression of MuHSP70 gene from Macrotyloma uniflorum confers multiple abiotic stress tolerance in transgenic *Arabidopsis thaliana.* Mol Biol 43: 53–64.

Mastrobuoni G, Irgang S, Pietzke M, Aßmus HE, Wenzel M, Schulze WX, Kempa S. 2012. Proteome dynamics and early salt stress response of the photosynthetic organism *Chlamydomonas reinhardtii*. BMC Genomics 13(1): 1-13.

Mazandarani A, Rahim Malek M, Navabpour S, Ramezanpour S. 2014. Evaluation of Chlorophyll Content and Genes Expression (Catalase and DREB1) in Soybean Cultivars Under Drought Stress Condition. Agricultural Biotechnology 13(1): 45-58 (In Persian).

McKersie BD, Bowley SR, Jones KS. 1999. Winter survival of transgenic alfalfa overexpressing superoxide dismutase. Plant Physiol 119(3): 839-48.

Medina S, Vicente R, Amador A. and Araus, J.L. 2012. Interactive effects of elevated [CO2] and water stress on physiological traits and gene expression during vegetative growth in four durum wheat genotypes. Frontiers in Plant Science, 7: 1738.

Miura K, Furumoto T. 2013. Cold signaling and cold response in plants. International Journal of Molecular Sciences 14(3): 5312-5337.

Mohammadi PP, Moieni A, Hiraga S, Komatsu S. 2012. Organ-specific proteomic analysis of drought-stressed soybean seedlings. Journal of Proteomics, 75(6): 1906-1923.

Mohseni A, Nematzadeh GA, Dehestani A. 2013. Isolation of Monodehydroascorbate reductase (MDHAR) gene from *Aeluropus littilaris*. 8th national biotechnology congress of I.R. Iran & 4th National Conference on biosecurity (In Persian).

Molik S, Karnauchov I, Weidlich C, Herrmann RG, Klösgen RB. 2001. The Rieske Fe/S Protein of the Cytochromeb 6/f Complex in Chloroplasts: Missing Link in the Evolution of Protein Transport Pathways In Chloroplasts? Journal of Biological Chemistry 276(46): 42761-42766.

Murakami T, Matsuba S, Funatsuki H, Kawaguchi K, Saruyama H, Tanida M, Sato Y. 2004. Over-expression of a small heat shock protein, sHSP17. 7, confers both heat tolerance and UV-B resistance to rice plants. Molecular Breeding 13: 165–175.

Nasr Esfahani M. 2013. Effect of dry stress on growth and antioxidant system in three chickpea (*Cicer arietinum* L.) cultivars. Iranian Journal of Plant Biology 5(15): 111-124.

Nohzadeh Malakshah S, Habibi Rezaei M, Heidari M, Hosseini Salekdeh G. 2007. Proteomics reveals new salt responsive proteins associated with rice plasma membrane. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry 71(9): 2144-2154.

Nouri MZ, Toorchi M, Komatsu S. 2011. Proteomics approach for identifying abiotic stress responsive proteins in soybean. Soybean-Molecular Aspects of Breeding 187-214.

Oliver MJ, Jain R, Balbuena TS, Agrawal G, Gasulla F, Thelen JJ. 2011. Proteome analysis of leaves of the desiccation-tolerant grass, *Sporobolus stapfianus*, in response to dehydration. Phytochemistry 72(10): 1273-1284.

Ortiz D, Hu J, Salas Fernandez MG. 2017. Genetic architecture of photosynthesis in *Sorghum bicolor* under non-stress and cold stress conditions. J. Exp. Bot 68: 4545–4557.

Pandey A, Rajamani U, Verma J, Subba P, Chakraborty N, Datta A, Chakraborty S, Chakraborty N. 2010. Identification of extracellular matrix proteins of rice (*Oryza sativa* L.) involved in dehydration-responsive network: a proteomic approach. Journal of Proteome Research 9(7): 3443-3464.

Pang CH, Wang BS. 2010. Role of ascorbate peroxidase and glutathione reductase in ascorbate–glutathione cycle and stress tolerance in plants. In Ascorbate-Glutathione Pathway and Stress Tolerance in Plants. Anjum, A.N., Chan, M.-T., Umar, S., Eds.; Springer: Dordrecht, The Netherlands 91–113.

Park SC, Kim YH, Jeong JC, Kim CY, Lee HS, Bang JW, Kwak SS. 2011. Sweet potato late embryogenesis abundant 14 (IbLEA14) gene influences lignification and increases osmotic-and salt stress-tolerance of transgenic calli. Planta 233(3): 621-634.

Park SJ, Kwak KJ, Oh TR, Kim YO, Kang H. 2009. Cold shock domain proteins affect seed germination and growth of *Arabidopsis thaliana* under abiotic stress conditions. Plant and Cell Physiology 50(4): 869-878.

Parker R, Flowers TJ, Moore AL, Harpham NV. 2006. An accurate and reproducible method for proteome profiling of the effects of salt stress in the rice leaf lamina. Journal of Experimental Botany 57(5): 1109-1118.

Pérez-Munuera I, Hernando I, Larrea V, Besada C, Arnal L, Salvador A. 2009. Microstructural study of chilling injury alleviation by 1-methylcyclopropene in persimmon. HortScience 44(3): 742-745.

Perraki A, Cacas JL, Crowet JM, Lins L, Castroviejo M, German-Retana S, Mongrand S, Raffaele S. 2012. Plasma membrane localization of *Solanum tuberosum* remorin from group 1, homolog 3 is mediated by conformational changes in a novel C-terminal anchor and required for the restriction of potato virus X movement. Plant Physiology 160(2): 624-637.

Pilon-Smits E, Ebskamp M, Paul MJ, Jeuken M, Weisbeek PJ, Smeekens S. 1995. Improved Performance of Transgenic Fructan-Accumulating Tobacco under Drought Stress. Plant Physiol 107(1): 125-130.

Popelkova H, Yocum CF. 2011. PsbO, the manganese-stabilizing protein: analysis of the structure–function relations that provide insights into its role in photosystem II. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology 104(1-2): 179-190.

Qi Y, Wang H, Zou Y, Liu C, Liu Y, Wang Y, Zhang W. 2011. Over-expression of mitochondrial heat shock protein 70 suppresses programmed cell death in rice. FEBS Letters 585: 231–239.

Qin D, Wang F, Geng X, Zhang L, Yao Y, Ni Z, Peng H, Sun Q. 2015. Overexpression of heat stress-responsive TaMBF1c, a wheat (*Triticum aestivum* L.) Multiprotein Bridging Factor, confers heat tolerance in both yeast and rice. Plant Mol Biol 87(1-2): 31-45.

Qin F, Kakimoto M, Sakuma Y, Maruyama K, Osakabe Y, Tran LS, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. 2007. Regulation and functional analysis of ZmDREB2A in response to drought and heat stresses in *Zea mays* L. Plant J 50(1): 54-69.

Ramos MLG, Gordon AJ, Minchin FR, Sprent JI, Parsons R. 1999. Effect of water stress on nodule physiology and biochemistry of a drought tolerant cultivar of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Annals of Botany 83(1): 57-63.

Raorane ML, Pabuayon IM, Varadarajan AR, Mutte SK, Kumar A, Treumann A, Kohli A. 2015. Proteomic insights into the role of the large-effect QTL qDTY 12.1 for rice yield under drought. Molecular Breeding 35(6): 1-14.

Razavizadeh R, Ehsanpour AA, Ahsan N, Komatsu S. 2009. Proteome analysis of tobacco leaves under salt stress. Peptides 30(9): 1651-1659.

Redillas MC, Jeong JS, Kim YS, Jung H, Bang SW, Choi YD, Ha SH, Reuzeau C, Kim JK. 2012. The overexpression of OsNAC9 alters the root architecture of rice plants enhancing drought resistance and grain yield under field conditions. Plant Biotechnol J 10: 792–805.

Rinalducci S, Egidi MG, Karimzadeh G, Jazii FR, Zollan L. 2011. Proteomic analysis of a spring wheat cultivar in response to prolonged cold stress. Electrophoresis 32(14): 1807-1818.

Rohila JS, Jain RK, Wu R. 2002. Genetic improvement of Basmati rice for salt and drought tolerance by regulated expression of a barley Hva1 cDNA. Plant Sci 163: 525-532.

Rollins JA, Habte E, Templer SE, Colby T, Schmidt J, Von Korff M. 2013. Leaf proteome alterations in the context of physiological and morphological responses to drought and heat stress in barley (*Hordeum vulgare* L.). Journal of Experimental Botany 64(11): 3201-3212.

Rouhier N, Dos Santos CV, Tarrago L, Rey P. 2006. Plant methionine sulfoxide reductase A and B multigenic families. Photosynthesis Research 89(2): 247-262.

Roxas VP, Smith RK Jr, Allen ER, Allen RD. 1997. Overexpression of glutathione S-transferase/glutathione peroxidase enhances the growth of transgenic tobacco seedlings during stress. Nat Biotechnol 15(10): 988-91.

Roy M, Wu R. 2002. Overexpression of S-adenosylmethionine decarboxylase gene in rice increases polyamine level and enhances sodium chloride-stress tolerance. Plant Sci 163: 987– 992.

Ruuska SA, Andrews TJ, Badger MR, Price GD, von Caemmerer S. 2000. The role of chloroplast electron transport and metabolites in modulating Rubisco activity in tobacco. Insights from transgenic plants with reduced amounts of cytochrome b/f complex or glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase. Plant Physiology 122(2): 491-504.

Saijo Y, Hata S, Kyozuka J, Shimamoto K, Izui K. 2000. Over-expression of a single Ca2+-dependent protein kinase confers both cold and salt/drought tolerance on rice plants. Plant J 23(3): 319-27.

Sánchez-Rodríguez E, del Mar Rubio-Wilhelmi M, Ríos JJ, Blasco B, Rosales MÁ, Melgarejo R, Romero L, Ruiz JM. 2011. Ammonia production and assimilation: its importance as a tolerance mechanism during moderate water deficit in tomato plants. Journal of Plant Physiology 168(8): 816-823.

Sergeant K, Spieß N, Renaut J, Wilhelm E, Hausman JF. 2011. One dry Summer: a leaf proteome study on the response of oak to drought exposure. Journal of Proteomics 74(8): 1385-1395.

Shan DP, Huang JG, Yang YT, Guo YH, Wu CA, Yang GD, Gao Z, Zheng CC. 2007. Cotton GhDREB1 increases plant tolerance to low temperatures and is negatively regulated by gibberellic acid. New Phytol 176: 70–81.

Shen J, Lv B, Luo L, He J, Mao C, Xi D, Ming F. 2017. The NAC-typetranscription factor OsNAC2 regulates ABA-dependent genes and abiotic stress tolerance in rice. Sci. Rep 7: 40641.

Shen P, Wang R, Jing W, Zhang W. 2011. Rice phospholipase Dα is involved in salt tolerance by the mediation of H(+) -ATPase activity and transcription. J Integr Plant Biol 53(4): 289-99.

Singh U, Deb D, Singh A, Grover A. 2011. Glycine-rich RNA binding protein of *Oryza sativa* inhibits growth of M15 E. coli cells. BMC Research Notes 4(1): 1-7.

Sivamani E, Bahieldin A, Wraith JM, Al-Niemi T, Dyer WE, Ho TD, Qu R. 2000. Improved biomass productivity and water use efficiency under water deficit conditions in transgenic wheat constitutively expressing the barley HVA1 gene. Plant Sci 155: 1-9.

Skylas DJ, Cordwell SJ, Hains PG, Larsen MR, Basseal DJ, Walsh BJ, Blumenthal C, Rathmell W, Copeland L, Wrigley CW. 2002. Heat shock of wheat during grain filling: proteins associated with heat-tolerance. Journal of Cereal Science 35(2): 175-188.

Sobhanian H, Pahlavan S, Meyfour A. 2020. How does proteomics target plant environmental stresses in a semi-arid area?. Molecular Biology Reports 47(4): 3181-3194.

Sobhanian H, Razavizadeh R, Nanjo Y, Ehsanpour AA, Jazii FR, Motamed N, Komatsu S. 2010. Proteome analysis of soybean leaves, hypocotyls and roots under salt stress. Proteome Science 8(1): 1-15.

Sugihara K, Hanagata N, Dubinsky Z, Baba S, Karube I. 2000. Molecular characterization of cDNA encoding oxygen evolving enhancer protein 1 increased by salt treatment in the mangrove *Bruguiera gymnorrhiza*. Plant and Cell Physiology 41(11): 1279-1285.

Süle A, Vanrobaey, F, Hajós GY, Van Beeumen J, Devreese B. 2004. Proteomic analysis of small heat shock protein isoforms in barley shoots. Phytochemistry 65(12): 1853-1863.

Sun X, Luo X, Sun M, Chen C, Ding X, Wang X, Yang S, Yu Q, Jia B, Ji W, Cai H. 2014. A Glycine soja 14-3-3 protein GsGF14o participates in stomatal and root hair development and drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*. Plant and Cell Physiology 55(1): 99-118.

Sun Y, Xu W, Jia Y, Wang M, Xia G. 2015. The wheat TaGBF1 gene is involved in the blue-light response and salt tolerance. Plant J 84: 1219–1230.

Szopinska A, Degand H, Hochstenbach JF, Nader J, Morsomme P. 2011. Rapid response of the yeast plasma membrane proteome to salt stress. Molecular & Cellular Proteomics 10(11).

Tapia G, Morales-Quintana L, Parra C, Berbel A, and Alcorta M. 2013. Study of nsLTPs in Lotus japonicus genome reveals a specific epidermal cell member (LjLTP10) regulated by drought stress in aerial organs with a putative role in cutin formation. Plant Molecular Biology 82(4-5): 485-501.

Taylor NL, Heazlewood JL, Day DA, Millar AH. 2005. Differential Impact of Environmental Stresses on the Pea Mitochondrial Proteome* S. Molecular & Cellular Proteomics 4(8): 1122-1133.

Timperio AM, Egidi MG, Zolla L. 2008. Proteomics applied on plant abiotic stresses: role of heat shock proteins (HSP). Journal of Proteomics 71(4): 391-411.

Toorchi M, Yukawa K, Nouri MZ, Komatsu S. 2009. Proteomics approach for identifying osmotic-stress-related proteins in soybean roots. Peptides 30(12): 2108-2117.

Torres-Franklin ML, Contour-Ansel D, Zuily-Fodil Y, Pham-Thi AT. 2008. Molecular cloning of glutathione reductase cDNAs and analysis of GR gene expression in cowpea and common bean leaves during recovery from moderate drought stress. Journal of Plant Physiology 165(5): 514-521.

Trivedi I, Rai KM, Singh SK, Kumar V, Singh M, Ranjan A, Lodhi N, Sawant SV. 2012. Analysis of histones and histone variants in plants. In Chromatin Remodeling, 225-236. Humana Press.

Vincent D, Zivy M. 2007. Plant proteome responses to abiotic stress. In Plant proteomics, 346-364. Springer, Berlin, Heidelberg.

Wahid A, Gelani S, Ashraf M, Foolad MR. 2007. Heat tolerance in plants: an overview. Enviromental and Experimental Botany 61(3): 199-223.

Wang Q, Guan Y, Wu Y, Chen H, Chen F, Chu C. 2008. Overexpression of a rice OsDREB1F gene increases salt, drought, and low temperature tolerance in both Arabidopsis and rice. Plant mol. Biol 67: 589-602.

Wang WB, Kim YH, Lee HS, Kim KY, Deng XP, Kwak SS. 2009. Analysis of antioxidant enzyme activity during germination of alfalfa under salt and drought stresses. Plant Physiology and Biochemistry 47(7): 570-577.

Wang X, Cai X, Xu C, Wang Q, Dai S. 2016. Drought-responsive mechanisms in plant leaves revealed by proteomics. International Journal of Molecular Sciences 17(10): 1706.

Wang X, Dinler BS, Vignjevic M, Jacobsen S, Wollenweber B. 2015a. Physiological and proteome studies of responses to heat stress during grain filling in contrasting wheat cultivars. Plant Science 230: 33-50.

Wang X, Xu C, Cai X, Wang Q, Dai S. 2017. Heat-responsive photosynthetic and signaling pathways in plants: insight from proteomics. International Journal of Molecular Sciences 18(10): 2191.

Wang Y, Cai S, Yin L, Shi K, Xia X, Zhou Y, Yu J, Zhou J. 2015b. Tomato HsfA1a plays a critical role in plant drought tolerance by activating ATG genes and inducing autophagy. Autophagy 11(11): 2033-2047.

Wang Y, Sun F, Cao H, Peng H, Ni Z, Sun Q, Yao Y. 2012. TamiR159 directed wheat TaGAMYB cleavage and its involvement in another development and heat response. PLoS One 7(11): e48445.

Wei L, Zhu Y, Liu R, Zhang A, Zhu M, Xu W, Lin A, Lu K, Li J. 2019. Genome wide identification and comparative analysis of glutathione transferases (GST) family genes in *Brassica napus*. Sci Rep 9(1): 9196.

Wei S, Hu W, Deng X, Zhang Y, Liu X, Zhao X, Luo Q, Jin Z, Li Y, Zhou S, Sun T. 2014. A rice calcium-dependent protein kinase OsCPK9 positively regulates drought stress tolerance and spikelet fertility. BMC Plant Biology 14(1): 1-13.

Witzel K, Mock HP. 2016. A proteomic view of the cereal and vegetable crop response to salinity stress. In Agricultural Proteomics, 2: 53-69. Springer, Cham.

Witzel K, Weidner A, Surabhi GK, Börner A, Mock HP. 2009. Salt stress-induced alterations in the root proteome of barley genotypes with contrasting response towards salinity. Journal of Experimental Botany 60(12): 3545-3557.

Wu L, Zhang Z, Zhang H, Wang XC, Huang R. 2008. Transcriptional modulation of ethylene response factor protein JERF3 in the oxidative stress response enhances tolerance of tobacco seedlings to salt, drought, and freezing. Plant Physiol 148: 1953–1963.

Wu X, Gong F, Cao D, Hu X, Wang W. 2016. Advances in crop proteomics: PTMs of proteins under abiotic stress. Proteomics 16(5): 847-865.

Xiang Y, Sun X, Gao S, Qin F, Dai M. 2016. Deletion of an endoplasmic reticulum stress response element in a ZmPP2C-A gene facilitates drought tolerance of Maize seedlings. Mol Plant 10: 456–469.

Xu C, Huang B. 2010. Comparative analysis of drought responsive proteins in Kentucky bluegrass cultivars contrasting in drought tolerance. Crop Science 50(6): 2543-2552.

Xu D, Duan X, Wang B, Hong B, Ho T, Wu R. 1996. Expression of a Late Embryogenesis Abundant Protein Gene, HVA1, from Barley Confers Tolerance to Water Deficit and Salt Stress in Transgenic Rice. Plant Physiol 110(1): 249-257.

Xu Y, Hu W, Liu J, Song S, Hou X, Jia C, Li J, Miao H, Wang Z, Tie W. 2020. An aquaporin geneMaPIP2-7 is involved in tolerance to drought, cold and salt stresses in transgenic banana (*Musa acuminata* L.). Plant Physiol Biochem 147: 66–76.

Xuan J, Song Y, Zhang H, Liu J, Guo Z, Hua Y. 2013. Comparative proteomic analysis of the stolon cold stress response between the C4 perennial grass species *Zoysia japonica* and *Zoysia metrella*. PLoS One 8(9): e75705.

Xue T, Li X, Zhu W, Wu C, Yang G, Zheng C. 2009. Cotton metallothionein GhMT3a, a reactive oxygen species scavenger, increased tolerance against abiotic stress in transgenic tobacco and yeast. J. Exp. Bot 60: 339–349.

Yang X, Liang Z, Wen X, Lu C. 2008. Genetic engineering of the biosynthesis of glycine betaine leads to increased tolerance of photosynthesis to salt stress in transgenic tobacco plants. Plant Mol Biol 66: 73–86.

Yang ZB, Eticha D, Führs H, Heintz D, Ayoub D, Van Dorsselaer A, Schlingmann B, Rao IM, Braun HP, Horst WJ. 2013. Proteomic and phosphoproteomic analysis of polyethylene glycol-induced osmotic stress in root tips of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Journal of Experimental Botany 64(18): 5569-5586.

Yao P, Sun Z, Li C, Zhao X, Li M, Deng R, Huang Y, Zhao H, Chen H, Wu Q. 2018. Overexpression of *Fagopyrum tataricum* FtbHLH2 enhances tolerance to cold stress in transgenic Arabidopsis. Plant Physiol Biochem 125: 85–94.

Yao X, Xiong W, Ye TT, Wu Y.2012. Overexpression of the aspartic protease ASPG1 gene confers drought avoidance in *Arabidopsis*. J Exp Bot 63: 2579–2593.

Yin CC, Ma B, Collinge DP, Pogson BJ, He SJ, Xiong Q, Duan KX, Chen H, Yang C, Lu X, Wang YQ. 2015. Ethylene responses in rice roots and coleoptiles are differentially regulated by a carotenoid isomerase-mediated abscisic acid pathway. The Plant Cell 27(4): 1061-1081.

Yordanov I, Velikova V, Tsonev T. 2000. Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance. Photosynthetica 38(2): 171-186.

You J, Chan Z. 2015. ROS regulation during abiotic stress responses in crop plants. Frontiers in Plant Science 6: 1092.

Yu H, Zhang Y, Zhang Z, Zhang J, Wei Y, Jia X, Wang X, Ma X. 2020. Towards identification of molecular mechanism in which the overexpression of wheat cytosolic and plastid glutamine synthetases in tobacco enhanced drought tolerance. Plant Physiology and Biochemistry 151: 608-620.

Zang X, Geng X, Wang F, Liu Z, Zhang L, Zhao Y, Tian X, Ni Z, Yao Y, Xin M, Hu Z, Sun Q, Peng H. 2017. Overexpression of wheat ferritin gene TaFER-5B enhances tolerance to heat stress and other abiotic stresses associated with ROS scavenging. BMC Plant Biol 17(1): 14.

Zhang H, Liu Y, Wen F, Yao D, Wang L, Guo J, Ni L, Zhang A, Tan M, Jiang M. 2014. A novel rice C2H2-type zinc finger protein, ZFP36, is a key player involved in abscisic acid-induced antioxidant defence and oxidative stress tolerance in rice. J Exp Bot 65(20): 5795-809.

Zhang J, Deng Z, Cao S, Wang X, Zhang A, Zhang X. 2008. Isolation of six novel aquaporin genes from *Triticum aestivum* L. and functional analysis of TaAQP6 in water redistribution. Plant Molecular Biology Reporter 26(1): 32-45.

Zhang M, Lv D, Ge P, Bian Y, Chen G, Zhu G, Li X, Yan Y. 2014. Phosphoproteome analysis reveals new drought response and defense mechanisms of seedling leaves in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Journal of Proteomics 109: 290-308.

Zhang Z, Zhang Q, Wu J, Zheng X, Zheng S, Sun X, Qiu Q, Lu T. 2013. Gene knockout study reveals that cytosolic ascorbate peroxidase 2(OsAPX2) plays a critical role in growth and reproduction in rice under drought, salt and cold stresses. PLoS One 8(2): e57472.

Zheng J, Wang Y, He Y, Zhou J, Li Y, Liu Q, Xie X. 2014. Overexpression of an S-like ribonuclease gene, OsRNS4, confers enhanced tolerance to high salinity and hyposensitivity to phytochrome-mediated light signals in rice. Plant Science 214: 99-105.

Zhou S, Hu W, Deng X, Ma Z, Chen L, Huang C, Wang C, Wang J, He Y, Yang G, He G. 2012. Overexpression of the wheat aquaporin gene, TaAQP7, enhances drought tolerance in transgenic tobacco. PloS One 7(12): e52439.

Zhou S, Li M, Guan Q, Liu F, Zhang S, Chen W, Yin L, Qin Y, Ma F. 2015. Physiological and proteome analysis suggest critical roles for the photosynthetic system for high water-use efficiency under drought stress in Malus. Plant Science 236: 44-60.

Zhu B, Sua J, Changa M, Verma DPS, Fan YL, Wu R. 1998. Overexpression of a Δ1 pyrroline-5-carboxylate synthetase gene and analysis of tolerance to water-and salt-stress in transgenic rice. Plant Sci 139: 41-48.

Zhu J, Mickelson SM, Kaeppler SM, Lynch JP. 2006. Detection of quantitative trait loci for seminal root traits in maize (*Zea mays* L.) seedlings grown under differential phosphorus levels. Theoretical and Applied Genetics 113(1): 1-10.

Zhu X, Huang C, Zhang L, Liu H, Yu J, Hu Z, Hua W. 2017. Systematic analysis of HSF family genes in the *Brassica napus* genome reveals novel responses to heat, drought and high CO_2 stresses. Front Plant Sci 8: 1174.

Zhu Y, Zhu G, Guo Q, Zhu Z, Wang C, Liu Z. 2013. A comparative proteomic analysis of *Pinellia ternata* leaves exposed to heat stress. International Journal of molecular sciences 14(10): 20614-20634.

Zhu Z, Chenand J, Zheng H. 2012. Physiological and proteomic characterization of salt tolerance in a mangrove plant, *Bruguiera gymnorrhiza* (L.) Lam. Tree Physiol 32: 1378–1388.

DOI: 10.22092/IDAJ.2023.360658.385

Proteomics Studies in Abiotic Stresses

Hamed Broushan[1], Reza Darvishzadeh[1*], Hamid Hatami Maleki[2], Naser Mohammadi[3]

1- Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Urmia University, Urmia, Iran.
2-Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, University of Maragheh, Maragheh, Iran.
3- Dryland Agricultural Research Institute, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Maragheh, Iran.

Extended abstract

Introduction: Climate change, which reduces the efficiency of agricultural products, is a major challenge for food security. Abiotic stresses such as drought, salinity, heat and cold cause many changes in the physiological, biochemical and molecular processes of plants. By knowing the role of proteins expressed in response to stress, the mechanisms and processes of stress tolerance can be accurately and comprehensively analyzed and evaluated. Also, by discovering new stress-resistant proteins, it is possible to improve stress resistance in transgenic plants with genetic engineering and genome editing methods and increase yield performance. The study of proteomics as a powerful tool for the separation and detection of stress-responsive proteins will help us in this way.

Materials & Methods: This article is a review paper that was obtained by searching related articles on reliable sites.

Research findings: Proteomics studies have led to the identification of several biological and physiological pathways responsible for tolerance to abiotic stresses in different plant species. In this regard, the identification of genes encoding the proteins involved in these processes as well as the transfer and overexpression of these candidate genes in plants is an effective strategy to improve stress resistance in economic agricultural products. In addition, the differential expression of genes in response to different stresses showed that some proteins have the same morphological and physiological manifestations in response to multiple stresses applied to them.

Keywords: Abiotic Stresses, Plants, Proteomics

[*] Corresponding author*: r.darvishzadeh@urmia.ac.ir* Submit date: 2022/11/22 Accept date: 2023/07/24