مجله ایمنی زیستی

دوره ۱۸، شماره ۲، تابستان ۱۴۰۴

شاپای چاپی: ۰۶۳۲ – ۲۷۱۷، شاپای الکترونیکی: ۹۸۰۴ - ۲۷۱۶

آنالیز شبکه هم‌بیانی ژن‌های رمزگذار پروتئین‌های تراغشایی و آران‌های بلند غیررمزشونده گیاه هالوفیت *Suaeda salsa* با هدف توسعه کشاورزی شورزیست و امنیت غذایی

نوع مقاله: پژوهشی 20.1001.1.27170632.1404.18.2.5.2

مریم عزیزی[۱]، احسان محسنی‌فرد[۱*]، کاوه کاووسی[۲]، محمدرضا غفاری[۳*]

۱. گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زنجان، زنجان، ایران

۲. مرکز تحقیقات بیوشیمی و بیوفیزیک IBB، دانشگاه تهران، تهران، ایران

۳. بخش بیوانفورماتیک، پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی ایران، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران

mohsenifard.ehsan@znu.ac.ir

mrghaffari52@gmail.com

تاریخ دریافت: ۱۴۰۴/۱۲/۰۳، تاریخ پذیرش: ۱۴۰۵/۰۵/۰۵

صفحه ۷۱-۵۶

چکیده

تنش شوری یکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده تولید محصولات کشاورزی در اراضی شور است. با وجود نقش شناخته‌شده پروتئین‌های تراغشایی در حفظ هموستازی یونی، الگوهای هم‌بیانی آن‌ها با آران‌های بلند غیررمزشونده در گیاهان هالوفیت هنوز به‌خوبی شناخته نشده است. در این پژوهش، شبکه هم‌بیانی ژن‌های کدگذار پروتئین‌های تراغشایی و آران‌های بلند غیررمزشونده دارای بیان تفاضلی در *Suaeda salsa* با استفاده از داده‌های RNA-Seq بررسی شد. از میان ۴۱۴۸ ژن دارای بیان تفاضلی، ۴۵۴ ژن رمزگذار پروتئین‌های تراغشایی شناسایی و ۱۵۷۵ تعامل هم‌بیانی معنی‌دار میان این ژن‌ها و ۳۴۸ آرانا بلند غیررمزشونده دارای بیان تفاضلی شناسایی شد. بر اساس تعداد تعامل‌ها، ۲۰۸ ژن برای آنوتیشن عملکردی انتخاب شدند. این ژن‌ها عمدتاً در گروه‌های انتقال‌دهنده‌ها و کانال‌های یونی، گیرنده‌ها و پروتئین‌کینازهای غشایی، مسیرهای پیام‌رسانی، فسفریلاسیون و متابولیسم غشا قرار داشتند. همچنین، فراوانی بالای ناقل‌های چندگذر و گیرنده‌های تک‌گذر، اهمیت پروتئین‌های مرتبط با ادراک تنش، انتقال پیام و حفظ هموستازی یونی را نشان داد. نتایج این پژوهش مجموعه‌ای از ژن‌ها و آران‌های بلند غیررمزشونده کاندید را برای مطالعات عملکردی آینده معرفی می‌کند و می‌تواند مبنایی برای شناسایی اهداف مولکولی در برنامه‌های به‌نژادی گیاهی و توسعه کشاورزی شورزیست باشد.

واژه‌های کلیدی: بیان ژن، تنش شوری، پروتئین تراغشایی، توالی‌یابی آرانا

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.2.5.2]

مقدمه

تنش شوری یکی از مهم‌ترین تنش‌های غیرزیستی مؤثر بر بهره‌وری گیاهان در سطح جهانی است و از طریق ایجاد اختلال در هموستازی یونی و تعادل اسمزی، رشد و عملکرد گیاه را محدود می‌کند (Balasubramaniam *et al*., 2023; Bahmani *et al*., 2024). شوری با اثرات اسمزی و تجمع یون‌ها عملکرد سلولی را مختل می‌کند و شبکه‌ای از پاسخ‌های سیگنالینگ را فعال می‌سازد که برای حفظ تعادل یونی و بقا ضروری هستند (Hao *et al*., 2021; Jamalirad *et al*., 2024). از آنجا که نخستین نقطه درک و پاسخ به این تغییرات، غشاهای زیستی هستند، پروتئین‌های تراغشایی نقش محوری در تنظیم پاسخ سلول به تنش شوری و سرنوشت سلول تحت شرایط شور ایفا می‌کنند (Dutta, 2023). پروتئین‌های تراغشایی مجموعه‌ای گسترده از ناقل‌ها، کانال‌های یونی، پمپ‌های غشایی و گیرنده‌های غشایی را شامل می‌شوند که انتقال انتخابی یون‌ها و مولکول‌ها را کنترل می‌کنند و در عین حال به‌عنوان حسگرهای محیطی عمل می‌نمایند (Dutta, 2023). تنظیم دقیق ورود، خروج یون‌های سدیم و پتاسیم وابسته به فعالیت هماهنگ این پروتئین‌هاست. ناقل‌های تبادلی Na^+/H^+، کانال‌های کاتیونی انتخابی، ناقل‌های وابسته به ATP و پروتئین‌های چندگذر غشایی، همگی در حفظ تعادل یونی و جلوگیری از سمیت سلولی نقش دارند (Almeida *et al*., 2017). بنابراین، کارایی سیستم‌های انتقال غشایی یکی از شاخص‌های اصلی تحمل به شوری محسوب می‌شود در گیاهان هالوفیت مانند *Suaeda salsa* ظرفیت بالا برای تنظیم انتقال یونی و پایداری عملکرد غشایی عامل کلیدی در سازگاری به شوری است. این گیاهان قادرند با افزایش بیان یا فعالیت مجموعه‌ای از پروتئین‌های تراغشایی یون‌های سدیم اضافی را به واکوئل منتقل کرده از تجمع سمی آن در سیتوزول جلوگیری کنند و تعادل الکترولیتی را حفظ نمایند (Yu *et al*., 2022). علاوه بر این، مسیرهای سیگنالینگ فعال‌شده در پاسخ به شوری از جمله سیگنالینگ ROS و MAPK در نهایت بیان ژن‌های رمزگذار پروتئین‌های غشایی را تنظیم می‌کنند (Shinta *et al*., 2026). این موضوع نشان می‌دهد که پروتئین‌های تراغشایی نه‌تنها عناصر اجرایی پاسخ به شوری هستند، بلکه در مرکز شبکه‌های تنظیمی قرار دارند. در سطح تنظیم بیان ژن، خانواده‌های متعددی از فاکتورهای رونویسی نظیر bZIP، NAC، MYB و ERF در کنترل ژن‌های دخیل در انتقال یونی و سازگاری به تنش نقش دارند (Gu *et al*., 2023). با این حال، الگوی تنظیمی ژن‌های تراغشایی و نحوه هماهنگی شبکه‌ای آن‌ها هنوز به‌طور کامل روشن نیست. تحقیقات اخیر نشان می‌دهند که آران‌های بلند غیررمزشونده (long non-coding RNA, lcnRNA) نقش مهمی به‌عنوان مولکول‌های تنظیمی در پاسخ گیاهان به تنش‌های محیطی، از جمله شوری، ایفا می‌کنند. این RNAها قادرند با مکانیسم‌های مختلف مانند رقابت با miRNAها، کنترل رونویسی و تعامل با فاکتورهای رونویسی، بیان ژن‌های هدف را تنظیم کنند و در شبکه‌های پیچیده تنظیمی برای سازگاری با شوری مشارکت داشته باشند (Das *et al*., 2023). مطالعات انجام‌شده در گونه‌هایی مانند *Chenopodium quinoa* و *Brassica juncea* نشان داده‌اند که آران‌های بلند غیررمزشونده می‌توانند مستقیماً با ژن‌های پاسخ‌دهنده به شوری تعامل کنند و اجزای کلیدی کنترل بیان ژن را هدایت کنند (Luo *et al*., 2022; Tribhuvan *et al*., 2024). با وجود این پیشرفت‌ها، اطلاعات جامعی درباره نقش lncRNAها در شبکه‌های هم‌بیانی با ژن‌های تراغشایی در پاسخ به تنش شوری، به‌ویژه در هالوفیت‌ها، هنوز در دسترس نیست. ژن‌های تراغشایی، شامل ناقل‌ها، کانال‌ها و گیرنده‌کینازها، نقش حیاتی در تعادل یونی و انتقال سیگنال

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.2.5.2]

دارند، ولی نحوه ارتباط آن‌ها با lncRNAها و چگونگی مشارکت این شبکه‌ها در پاسخ به شوری نیازمند بررسی دقیق‌تر است. بنابراین، در مطالعه حاضر با استفاده از تحلیل بیان تفاضلی و ساخت شبکه‌های هم‌بیانی، ژن‌های تراغشایی پاسخ‌دهنده به تنش شوری و ارتباط آن‌ها با lncRNAها در گیاه *S. salsa* مورد بررسی قرار گرفت. تمرکز اصلی این پژوهش بر شناسایی پروتئین‌های تراغشایی کلیدی، تعیین دسته‌های عملکردی غالب آن‌ها و شناسایی الگوهای هم‌بیانی میان ژن‌های تراغشایی و lncRNAها به‌منظور بررسی نقش بالقوه این ارتباطات در پاسخ به تنش شوری است. این رویکرد می‌تواند ژن‌ها و lncRNAهای کاندید را برای مطالعات عملکردی آینده و برنامه‌های به‌نژادی گیاهی با هدف توسعه گیاهان مقاوم به شوری و کشاورزی شورزیست معرفی کند.

مواد و روش‌ها

نمونه برداری و جمع‌آوری داده‌ها

برای انتخاب محل نمونه‌برداری، از اطلاعات مربوط به مؤسسه تحقیقات بیوتکنولوژی کشاورزی ایران استفاده شد (Zeinalabedini *et al.*, 2021). بذرهای گیاه *S. salsa* از بندر گز در استان گلستان جمع‌آوری شدند. این بذرها به مدت ۳۰ روز در یک گلخانه با دمای ۲۸ درجه سانتی‌گراد و چرخه نوری ۱۶ ساعت روشن و ۸ ساعت تاریک (نمونه‌ها در شرایط مختلف شوری شامل ۰، ۲۰۰، ۴۰۰ و ۸۰۰ میلی‌مولار NaCl) رشد کردند. پس از این مدت، دو نمونه از گیاهچه‌ها برداشت شده و بلافاصله در نیتروژن مایع فریز شدند تا آران‌ای آن‌ها استخراج گردد (Jamalirad *et al.*, 2023). آران‌ای کل با استفاده از پروتکل استخراج به روش CTAB-LiCl استخراج شد (Ling *et al.*, 2013). پس از استخراج، میزان و خلوص آرانا با استفاده از اسپکتروفتومتر بررسی شد و کیفیت آرانا با استفاده از بیوانالایزر تأیید گردید. سپس، ساخت کتابخانه انجام شده و نمونه‌ها با استفاده از پلتفرم Illumina HiSeq 2000 توالی یابی paired-end با طول ۱۵۰ جفت‌باز توالی‌یابی شدند.

داده های RNA-seq و تحلیل بیان تفاضلی

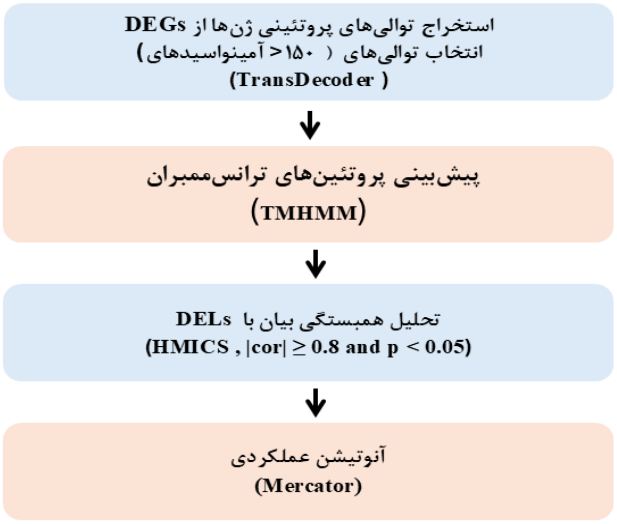
در این پژوهش، تحلیل‌ها بر پایه مجموعه داده‌های RNA-Seq مربوط به گیاه *S. salsa* انجام شد که پیش‌تر تحت شرایط کنترل و سه سطح تنش شوری تولید و پردازش شده بودند. ژن‌ها و آران‌اهای بلند غیررمزشونده دارای بیان تفاضلی بر اساس معیارهای $|\log2 \text{ Fold Change}| > 1$ و P-value < 0.01 شناسایی شدند. بر اساس این معیارها، ۴۱۴۸ ژن دارای بیان تفاضلی (DEGs) و ۳۴۸ آران‌اهای بلند غیررمزشونده دارای بیان تفاضلی (DELs) به دست آمد که به عنوان مجموعه داده ورودی در تحلیل‌های این مطالعه مورد استفاده قرار گرفتند.

استخراج توالی‌های پروتئین‌های رمز شده توسط ژن‌ها با بیان تفاضلی

برای استخراج توالی‌های پروتئینی متناظر با ژن‌های دارای بیان تفاضلی، ترانوشت‌های متناظر مورد بررسی قرار گرفتند. نواحی چهارچوب خوانش باز (ORFs) با استفاده از نرم‌افزار TransDecoder (v5.5.0) پیش‌بینی شدند؛ این نرم‌افزار به‌طور گسترده برای شناسایی ORFها در داده‌های حاصل از سرهم‌شده *De novo* مورد استفاده قرار می‌گیرد (Haas *et al.*, 2013). به‌منظور کاهش احتمال شناسایی ORFهای کوتاه و افزایش قابلیت اطمینان تحلیل‌های بعدی، تنها پروتئین‌هایی با طول حداقل ۱۵۰ اسیدآمینه برای مراحل بعدی انتخاب شدند. نمای کلی مراحل تحلیل در شکل ۱ ارائه شده است.

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.2.5.2]



شکل ۱. نمودار جریان مراحل تحلیل پروتئین‌های ترانس‌ممبران از ژن‌های با بیان تفاضلی (DEGs).

پیش‌بینی پروتئین‌های تراغشایی

توالی‌های پروتئینی استخراج‌شده از ژن‌های دارای بیان تفاضلی با استفاده از DeepTMHMM مورد بررسی قرار گرفتند (Hallgren *et al.*, 2022). این ابزار مبتنی بر یادگیری عمیق، نوع پروتئین، تعداد و موقعیت نواحی تراغشایی و همچنین پپتیدهای سیگنال را با دقت بالا پیش‌بینی می‌کند. تنها پروتئین‌هایی که حداقل دارای یک ناحیه تراغشایی (TMR ≥ 1) بودند، برای تحلیل‌های بعدی انتخاب شدند.

تحلیل همبستگی بیان پروتئین‌های تراغشایی

پس از شناسایی پروتئین‌های تراغشایی از میان ژن‌های دارای بیان تفاضلی، مقادیر بیان آن‌ها از داده‌های RNA-Seq استخراج شد. همبستگی بیان بین ژن‌های رمزکننده پروتئین‌های تراغشایی و آران‌های بلند غیررمزشونده دارای بیان تفاضلی با استفاده از نرم‌افزار HMICS (v5.2.3) و بر اساس ضریب همبستگی پیرسون (Pearson correlation coefficient, PCC) محاسبه شد. تنها جفت‌هایی که دارای | PCC| ≥ 0.8 و مقدار P-value < 0.05 بودند، به‌عنوان تعامل‌های هم‌بیانی معنی‌دار انتخاب شدند. این تعامل‌ها مبنای ساخت شبکه هم‌بیانی و انجام تحلیل‌های عملکردی بعدی قرار گرفتند.

آنوتیشن عملکردی پروتئین‌های تراغشایی با Mercator

توالی‌های پروتئینی تراغشایی که با آران‌های بلند غیررمزشونده دارای بیان تفاضلی همبستگی معنی‌دار داشتند، برای آنوتیشن عملکردی با استفاده از Mercator (version 4 v8.0) تحلیل شدند (Schwacke *et al.*, 2019). ابزاری برای آنوتیشن عملکردی توالی‌های پروتئینی گیاهی است که بر اساس طبقه‌بندی MapMan4، پروتئین‌ها را در دسته‌های عملکردی و مسیرهای زیستی مختلف قرار می‌دهد. خروجی این ابزار شامل اختصاص هر پروتئین به دسته‌های عملکردی MapMan4 و مسیرهای زیستی مرتبط

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-02]

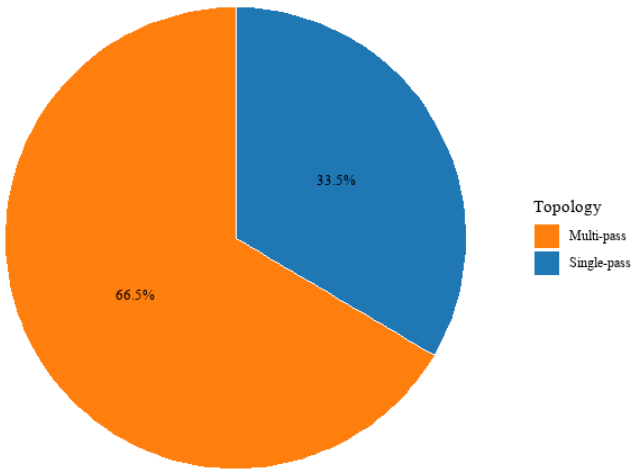
[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.2.5.2]

بود که برای طبقه‌بندی و تفسیر عملکردی پروتئین‌های تراغشایی مورد استفاده قرار گرفت.

نتایج

استخراج و پیش‌بینی پروتئین‌های تراغشایی با بیان تفاضلی

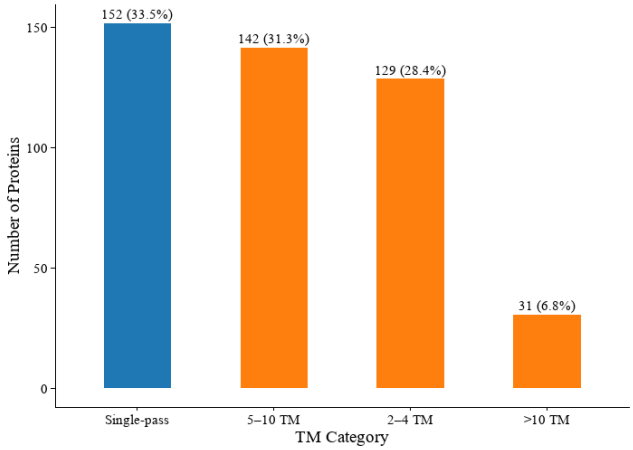
از مجموع ۴۱۴۸ ژن دارای بیان تفاضلی، توالی‌های پروتئینی متناظر استخراج شدند. پس از اعمال فیلتر طولی (≤۱۵۰ اسیدآمینه)، ۲۹۸۹ توالی پروتئینی برای تحلیل‌های بعدی انتخاب شدند. پیش‌بینی با استفاده از DeepTMHMM نشان داد که ۴۵۴ پروتئین دارای حداقل یک ناحیه درون‌غشایی (TMR≥1) هستند. این پروتئین‌ها برای تحلیل هم‌بیانی با آران‌های بلند غیررمزشونده و آنوتیشن عملکردی در مراحل بعدی انتخاب شدند. بررسی تعداد و آرایش نواحی درون‌غشایی نشان داد که پروتئین‌های شناسایی‌شده از تنوع ساختاری قابل‌توجهی برخوردار هستند و شامل پروتئین‌های تک‌گذر و چندگذر می‌شوند. توزیع تعداد نواحی درون‌غشایی و نمونه‌هایی از ساختار پیش‌بینی‌شده این پروتئین‌ها به‌ترتیب در شکل‌های ۲ و ۳ ارائه شده است.



شکل ۲. توزیع ژن‌های رمزگذار پروتئین‌های تراغشایی شناسایی‌شده از میان ژن‌های با بیان تفاضلی بر اساس درصد نواحی تک یا چند گذر غشایی

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.2.5.2]



شکل ۳. توزیع ژن‌های رمزگذار پروتئین‌های تراغشایی شناسایی‌شده از میان ژن‌های با بیان تفاضلی بر اساس تعداد نواحی درون‌غشایی

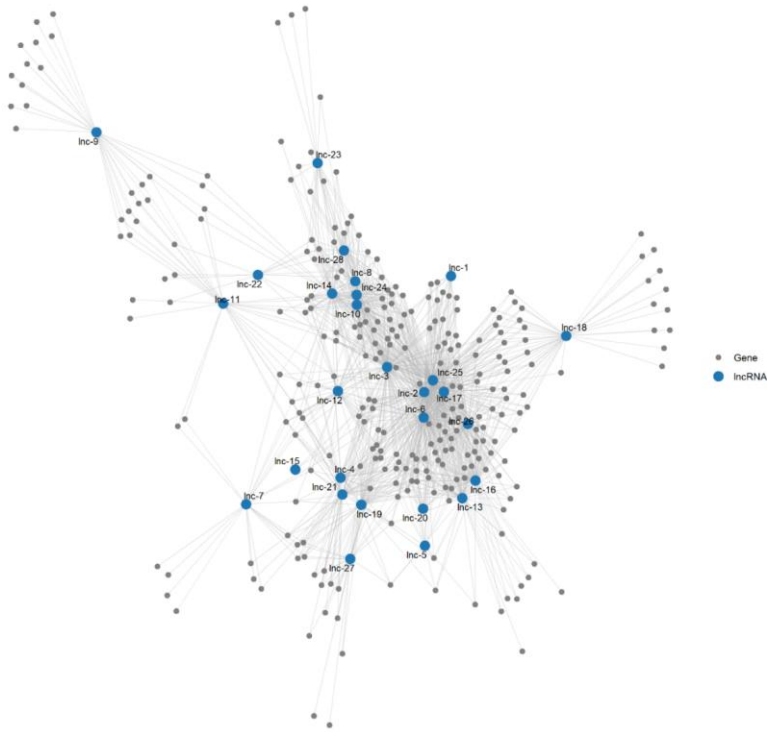
نتایج تحلیل همبستگی بیان ژن‌ها و آران‌اهای بلند غیررمزشونده

به‌منظور بررسی ارتباط الگوهای بیان ژن‌های دارای بیان تفاضلی رمزکننده پروتئین‌های تراغشایی با آران‌اهای بلند غیررمزشونده دارای بیان تفاضلی، تحلیل همبستگی میان ۴۵۴ ژن تراغشایی و ۳۴۸ آران‌اهای بلند غیررمزشونده دارای بیان تفاضلی بر اساس مقادیر بیان حاصل از داده‌های RNA-Seq انجام شد. بر اساس معیارهای از پیش تعیین‌شده، در مجموع ۱۵۷۵ تعامل هم‌بیانی معنی‌دار میان ژن‌های تراغشایی و آران‌اهای بلند غیررمزشونده دارای بیان تفاضلی شناسایی شد. از این تعداد، ۸۱۵ تعامل دارای همبستگی مثبت و ۷۶۰ تعامل دارای همبستگی منفی بودند که بیانگر حضور هر دو نوع الگوی هم‌بیانی در شبکه است. در گام بعدی، به‌منظور شناسایی ژن‌هایی که بیشترین تعداد تعامل‌های هم‌بیانی را با آران‌اهای بلند غیررمزشونده داشتند، ژن‌هایی که با بیش از دو آران‌اهای بلند غیررمزشونده دارای بیان تفاضلی همبستگی معنی‌دار نشان دادند، استخراج شدند. بر اساس این معیار، ۲۰۸ ژن شناسایی و برای آنوتیشن عملکردی و تحلیل‌های بعدی انتخاب شدند. این ژن‌ها به دلیل تعداد بیشتر تعامل‌های هم‌بیانی، به‌عنوان ژن‌های کاندید برای بررسی نقش احتمالی آن‌ها در پاسخ به تنش شوری در نظر گرفته شدند.

به‌منظور نمایش ساختار کلی شبکه، زیرشبکه‌ای شامل ۳۰ آران‌ای بلند غیررمزشونده با بیشترین تعداد تعامل‌های معنی‌دار و ژن‌های تراغشایی مرتبط با آن‌ها ترسیم شد (شکل ۴). در این شبکه، هر یال نشان‌دهنده یک تعامل هم‌بیانی معنی‌دار میان یک آران‌اهای بلند غیررمزشونده و یک ژن رمزگذار تراغشایی است. به‌منظور افزایش خوانایی شکل، آران‌اهای بلند غیررمزشونده با برچسب‌های اختصاری lnc-1، lnc-2 و ... نمایش داده شدند و شناسه کامل آن‌ها در جدول مکمل ۱ ارائه شده است. لازم به ذکر است که شکل ۴ تنها بخشی از ۱۵۷۵ تعامل هم‌بیانی معنی‌دار را نمایش می‌دهد و تمامی تحلیل‌های آماری و عملکردی بر اساس کل تعامل‌های شناسایی‌شده انجام شده‌اند.

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.2.5.2]



شکل ۴. شبکه تعامل بین ۳۰ آران‌ای بلند غیررمزشونده با بیشترین تعامل و ژن‌های رمزگذار پروتئین‌های تراغشایی.گره‌ها نشان‌دهنده آران‌اهای بلند غیررمزشونده (رنگی) و ژن‌های رمزگذار پروتئین‌های تراغشایی (خاکستری) هستند

جدول ۱. دسته‌بندی عملکردی ژن‌های رمزگذار پروتئین‌های تراغشایی هم‌بیان‌شده با DELs بر اساس آنوتیشن مراکاتور. توالی‌ها بر اساس بیشترین تطابق عملکردی در رده‌های زیستی و مولکولی طبقه‌بندی شده‌اند

	Mercator annotation	Num of protein
1	not classified	68
2	membrane protein of unknown function	8
3	L-Lectin protein kinase	7
4	EC_2.7 transferase transferring phosphorus-containing group	6
5	WAK/WAKL protein kinase	4
6	solute transporter	4
7	phosphate transporter	4
8	anion transporter	4
9	ABC1 subfamily-C transporter	4
10	sugar efflux transporter	3
11	RING-H2-class ATL-subclass E3 ubiquitin ligase	3
12	protein of unknown function	3
13	metabolite transporter	3
14	DUF26 protein kinase	3
15	Component (structural/regulatory)	3

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.2.5.2]

16	auxin efflux transporter	3
17	ABCB-type transporter	3
18	ABC2 subfamily-G half-size transporter	3
19	xylosyltransferase	2
20	UMF23-type solute transporter	2
21	sulfate transporter	2
22	regulatory protein	2
23	putative PPR-type organelle RNA editing factor	2
24	phosphatidate phosphatase	2
25	Pepsin-type protease	2
26	oligopeptide transporter	2
27	LRK10-1-like protein kinase	2
28	ligand-gated cation channel	2
29	iron/zinc/manganese/cobalt cation transporter	2
30	EC_3.6 hydrolase acting on acid anhydride	2
31	EC_3.2 glycosylase	2
32	EC_2.4 glycosyltransferase	2
33	cyt-b561 electron shuttle hemoprotein	2
34	borate transporter	2
35	amino acid transporter	2
36	Functional categories with single members	47

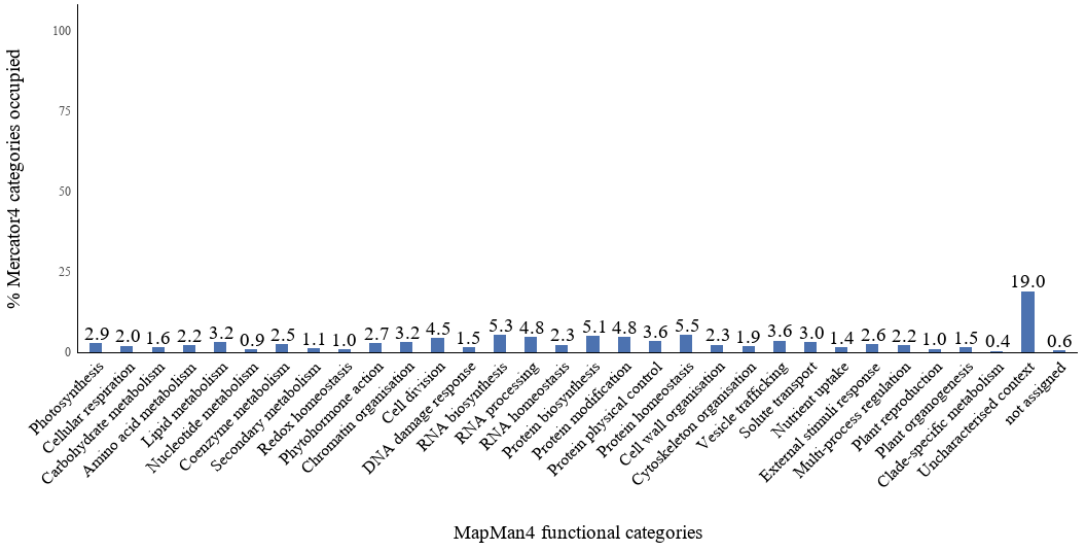
آنوتیشن عملکردی ژن‌های رمزگذار پروتئین‌های تراغشایی با Mercator

به‌منظور بررسی توزیع عملکردی پروتئین‌های تراغشایی مرتبط با آران‌اهای بلند غیررمزشونده دارای بیان تفاضلی، آنوتیشن عملکردی این پروتئین‌ها با استفاده از Mercator انجام شد. نتایج نشان داد که پروتئین‌های شناسایی‌شده در دسته‌های عملکردی متنوعی بر اساس طبقه‌بندی MapMan4 قرار گرفتند (جدول ۱). بیشترین تعداد پروتئین‌ها در گروه فاقد طبقه‌بندی عملکردی (۶۸ پروتئین) قرار داشتند. پس از آن، پروتئین‌های غشایی با عملکرد ناشناخته (۸ پروتئین)، پروتئین کینازهای نوع L-Lectin (۷پروتئین)، آنزیم‌های انتقال‌دهنده گروه‌های فسفردار (EC 2.7) (۶پروتئین) و پروتئین کینازهای WAK/WAKL (۴ پروتئین) از فراوان‌ترین دسته‌های عملکردی بودند. همچنین، گروه‌های متعددی از پروتئین‌های مرتبط با انتقال مواد و یون‌ها شناسایی شدند که شامل ناقل‌های مواد محلول، ناقل‌های فسفات، ناقل‌های آنیون، ناقل‌های خانواده ABC، ناقل‌های خروجی قند، ناقل‌های خروجی اکسین، ناقل‌های سولفات، ناقل‌های بورات و ناقل‌های اسیدهای آمینه بودند. علاوه بر این، پروتئین‌های مرتبط با سیگنالینگ و تنظیم سلولی، از جمله لیگازهای یوبی‌کوئیتین نوع RING-H2، پروتئین کینازهای دارای دامنه‌های DUF26 و LRK10-1، کانال‌های کاتیونی وابسته به لیگاند، پروتئازها، گلیکوزیل‌ترانسفرازها و فاکتورهای ویرایش آران‌ا نیز در میان پروتئین‌های شناسایی‌شده مشاهده شدند. افزون بر این، ۴۷ دسته عملکردی دیگر هر یک تنها توسط یک پروتئین نمایندگی شدند که بیانگر تنوع عملکردی بالای پروتئین‌های تاغشایی شناسایی‌شده است.

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.2.5.2]

توزیع نسبی این دسته‌های عملکردی در شکل ۵ ارائه شده است.



شکل ۵. توزیع دسته‌های عملکردی MapMan4 برای پروتئین‌های تراغشایی هم بیان با DELها

بحث

نتایج تحلیل هم‌بیانی ژن‌های رمزگذار پروتئین‌های تراغشایی و آران‌های بلند غیررمزشونده دارای بیان تفاضلی در *S. salsa* نشان داد که بخش قابل‌توجهی از ژن‌های رمزگذار پروتئین‌های تراغشایی در شبکه‌های هم‌بیانی مرتبط با پاسخ به تنش شوری حضور دارند. آنوتیشن عملکردی این ژن‌ها نیز نشان داد که بیشترین فراوانی به پروتئین‌های دخیل در انتقال مواد و یون‌ها، گیرنده‌ها و پروتئین کینازهای غشایی اختصاص دارد (جدول ۲). این یافته‌ها بیانگر آن است که پاسخ به تنش شوری در *S. salsa* با تغییر هماهنگ الگوهای بیان ژن‌های مرتبط با انتقال غشایی و سیگنالینگ همراه است. با این حال، از آنجا که این مطالعه بر پایه تحلیل هم‌بیانی انجام شده است، ارتباط‌های مشاهده‌شده بیانگر هم‌تغییری الگوهای بیان بوده و لزوماً نشان‌دهنده روابط تنظیمی مستقیم میان ژن‌ها و آران‌های بلند غیررمزشونده نیستند.

جدول ۲. طبقه‌بندی عملکردی ژن‌های رمزگذار پروتئین‌های تراغشایی در شبکه هم‌بیانی مرتبط با تنش شوری در *S. salsa*. گروه‌بندی عملکردی توسط این مطالعه و بر اساس آنوتیشن‌های موجود انجام شده است. جدول شامل تعداد ژن‌ها، توزیع ساختار چندگذر و تک‌گذر، و میانه تعداد نواحی درون‌غشایی در هر دسته می‌باشد

Category	Number_of_genes	Multi_pass	Single_pass	Median_TM
Transporters / Channels	103	97	6	5
Unknown / Miscellaneous	68	32	36	1
Signaling / Kinases / Receptors	42	5	37	1
Proteases / Hydrolases	16	9	7	2.5
Metabolism / Carbohydrate metabolism	12	9	3	2

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.2.5.2]

Metabolism / Lipid metabolism	9	8	1	4
Stress / Defense / Immunity	7	3	4	1
RNA / DNA / Protein processing	6	6	0	3

انتقال‌دهنده‌ها و کانال‌ها: هسته عملکردی شبکه

بیشترین فراوانی در میان دسته‌های عملکردی شناسایی‌شده به ناقل‌ها و کانال‌های یونی اختصاص داشت. بررسی ساختار این پروتئین‌ها نیز نشان داد که بخش عمده‌ای از آن‌ها دارای چندین ناحیه درون‌غشایی هستند که با ماهیت ساختاری بسیاری از ناقل‌های غشایی مطابقت دارد. وجود چندین مارپیچ تدرون‌غشایی امکان تشکیل مسیرهای اختصاصی برای انتقال یون‌ها و سایر ترکیبات را فراهم می‌کند و این ویژگی با نقش شناخته‌شده این پروتئین‌ها در تنظیم انتقال مواد از غشا سازگار است. در گیاهان، تحمل به شوری تا حد زیادی به حفظ هموستازی یون‌های Na^+و K^+، تنظیم انتقال سایر یون‌ها و برقراری تعادل اسمزی وابسته است (Amin *et al.*, 2021). در مطالعه حاضر، حضور ناقل‌های مرتبط با انتقال فسفات، سولفات، بورات، اسیدهای آمینه، قندها و کاتیون‌های فلزی در کنار ناقل‌های یونی نشان می‌دهد که پاسخ *S. salsa* به تنش شوری احتمالاً تنها به تنظیم انتقال سدیم محدود نبوده و طیف گسترده‌ای از سامانه‌های انتقال غشایی را در بر می‌گیرد. این مشاهده با گزارش‌های پیشین مبنی بر چندبعدی بودن پاسخ گیاهان هالوفیت به تنش شوری و ضرورت تنظیم هم‌زمان مسیرهای مختلف انتقال مواد همخوانی دارد (Hao *et al.*, 2021). در میان ژن‌های شناسایی‌شده، اعضای خانواده ناقل‌های وابسته به ATP، از جمله ناقل‌های خانواده ABC، نیز مشاهده شدند. این ناقل‌ها با استفاده از انرژی حاصل از هیدرولیز ATP در انتقال فعال یون‌ها و متابولیت‌ها مشارکت دارند و در حفظ هموستازی سلولی تحت شرایط تنش نقش مهمی ایفا می‌کنند (Dahuja *et al.*, 2021).

حضور این گروه از ناقل‌ها در شبکه هم‌بیانی، همراه با سایر پروتئین‌های انتقال‌دهنده، بیانگر آن است که پاسخ به شوری در *S. salsa* احتمالاً علاوه بر انتقال غیرفعال، به مسیرهای انتقال فعال وابسته نیز متکی است. از سوی دیگر، هم‌بیانی این ناقل‌ها با آران‌های بلند غیررمزشونده دارای بیان تفاضلی می‌تواند بیانگر مشارکت آن‌ها در ماژول‌های بیان مشترک مرتبط با پاسخ به شوری باشد. مطالعات پیشین نشان داده‌اند که آران‌های بلند غیررمزشونده می‌توانند از طریق مکانیسم‌هایی مانند تنظیم رونویسی، تغییر ساختار کروماتین یا برهم‌کنش با آران‌های بلند غیررمزشونده در تنظیم بیان ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش مشارکت داشته باشند (Ma *et al.*, 2022). بنابراین، این احتمال وجود دارد که برخی از آران‌های بلند غیررمزشونده شناسایی‌شده نیز در هماهنگی الگوهای بیان ژن‌های انتقال‌دهنده نقش داشته باشند، اما تأیید این فرضیه نیازمند مطالعات عملکردی مستقل است.

گیرنده‌ها و کینازها: لایه ادراکی شبکه

دومین گروه عمده از پروتئین‌های شناسایی‌شده را گیرنده‌ها و پروتئین‌کینازهای غشایی تشکیل می‌دهند که اغلب دارای یک ناحیه درون‌غشایی منفرد هستند. این ویژگی با ساختار شناخته‌شده بسیاری از گیرنده‌کینازهای شبه‌گیرنده (Receptor-like kinases; RLKs) مطابقت دارد که از یک دامنه خارج‌سلولی برای دریافت سیگنال، یک ناحیه درون‌غشایی و یک دامنه کینازی سیتوزولی تشکیل شده‌اند در میان ژن‌های شناسایی‌شده، خانواده‌هایی مانند L-lectin

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.2.5.2]

WAK/WAKL protein ،receptor kinases kinases و پروتئین‌های دارای دامنه DUF26 مشاهده شدند. مطالعات پیشین نشان داده‌اند که این گروه از پروتئین‌ها در درک تغییرات محیطی، انتقال پیام‌های وابسته به تنش و فعال‌سازی مسیرهای فسفریلاسیون نقش دارند و در پاسخ گیاهان به تنش‌های اسمزی و اکسیداتیو مشارکت می‌کنند (Ye *et al.*, 2017; Gandhi and Oelmüller, 2023; Yao *et al.*, 2025). بنابراین، حضور این خانواده‌های پروتئینی در میان ژن‌های دارای بیان تفاضلی با نقش شناخته‌شده آن‌ها در پاسخ به تنش شوری همخوانی دارد. قرار گرفتن گیرنده‌ها و پروتئین‌کینازهای عمدتاً تک‌گذر در کنار فراوانی بالای ناقل‌ها و کانال‌های چندگذر، تصویری از یک سازمان عملکردی مکمل را ارائه می‌دهد؛ به‌گونه‌ای که گیرنده‌های غشایی احتمالاً در دریافت و انتقال اولیه پیام‌های ناشی از تنش نقش دارند، در حالی که ناقل‌ها و کانال‌های غشایی در اجرای پاسخ‌های فیزیولوژیک از طریق تنظیم انتقال یون‌ها و سایر ترکیبات مشارکت می‌کنند. البته این برداشت بر پایه ویژگی‌های شناخته‌شده این خانواده‌های پروتئینی و الگوهای هم‌بیانی مشاهده‌شده در مطالعه حاضر است و بیانگر اثبات یک مسیر تنظیمی مستقیم نیست. هم‌بیانی این گیرنده‌ها با آران‌های بلند غیررمزشونده دارای بیان تفاضلی نیز می‌تواند نشان‌دهنده مشارکت آن‌ها در ماژول‌های بیان مشترک مرتبط با پاسخ به شوری باشد.

متابولیسم لیپیدی و بازآرایی غشا

اگرچه تعداد ژن‌های مرتبط با متابولیسم لیپید در مقایسه با سایر دسته‌های عملکردی کمتر بود، بخش قابل‌توجهی از این پروتئین‌ها دارای نواحی درون‌غشایی بودند که با نقش آن‌ها در ساختار و عملکرد غشا سازگار است. مطالعات پیشین نشان داده‌اند که تنش شوری با ایجاد تغییر در ترکیب لیپیدهای غشا، از جمله میزان اشباع اسیدهای چرب و آرایش فسفولیپیدها، به حفظ سیالیت، پایداری و عملکرد غشا کمک می‌کند (Upchurch, 2008). همچنین در گیاهان هالوفیت گزارش شده است که این تغییرات در حفظ عملکرد پروتئین‌های غشایی و افزایش سازگاری گیاه با تنش شوری نقش دارند (Yang *et al.*, 2025). در مطالعه حاضر، هم‌بیانی برخی از آران‌های بلند غیررمزشونده با ژن‌های مرتبط با متابولیسم لیپیدی می‌تواند بیانگر مشارکت احتمالی این ژن‌ها در ماژول‌های بیان مشترک مرتبط با پاسخ به تنش شوری باشد. در مجموع، حضور این گروه از ژن‌ها در کنار ناقل‌ها، کانال‌های یونی و گیرنده‌های غشایی نشان می‌دهد که پاسخ به شوری احتمالاً علاوه بر تنظیم سامانه‌های انتقال غشایی، با تغییر در فرآیندهای مرتبط با حفظ ساختار و پایداری غشا نیز همراه است.

سیستم‌های یوبی‌کوئیتین و پروتئازها: پویایی پساترجمه‌ای

شناسایی ژن‌های رمزگذار E3 ubiquitin ligase و پروتئازهای غشایی در میان ژن‌های دارای بیان تفاضلی نشان می‌دهد که علاوه بر تغییرات رونویسی، فرایندهای مرتبط با تنظیم پساترجمه‌ای نیز ممکن است در پاسخ *S. salsa* به تنش شوری مشارکت داشته باشند. در گیاهان، سیستم یوبی‌کوئیتین–پروتئازوم یکی از سازوکارهای اصلی تنظیم مقدار، پایداری و فعالیت پروتئین‌ها محسوب می‌شود و از طریق یوبی‌کوئیتینه شدن انتخابی، پروتئین‌های آسیب‌دیده یا پروتئین‌هایی را که باید حذف یا بازیافت شوند، به سمت تخریب یا بازیافت هدایت می‌کند. این فرایند در تنظیم پاسخ به تنش‌های محیطی، از جمله تنش شوری، نقش مهمی ایفا می‌کند (Stone, 2014; Dabravolski and Isayenkov, 2024). از سوی دیگر، مطالعات اخیر نشان داده‌اند که برخی

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.2.5.2]

آران‌های بلند غیررمزشونده قادرند با برهم‌کنش با لیگازهای E3 ubiquitin ligase، فرایند یوبی‌کوئیتینه شدن و در نتیجه پایداری پروتئین‌های هدف را تنظیم کنند. برای مثال، lncRNA lncWD83 در گیاه رز از طریق تعامل با لیگاز PUB11، یوبی‌کوئیتینه شدن و تخریب پروتئین RcMYC2L را تنظیم کرده و در کنترل گلدهی نقش دارد (Yeqing *et al*., 2023). این شواهد نشان می‌دهد که آران‌های بلند غیررمزشونده علاوه بر تنظیم رونویسی، می‌توانند در برخی فرایندهای تنظیم پساترجمه‌ای نیز مشارکت داشته باشند.

در این مطالعه، ژن‌های مرتبط با مسیر یوبی‌کوئیتین در میان ژن‌های دارای هم‌بیانی معنی‌دار با آران‌های بلند غیررمزشونده شناسایی شدند. اگرچه این هم‌بیانی به‌تنهایی وجود یک رابطه تنظیمی مستقیم را اثبات نمی‌کند، اما می‌تواند بیانگر مشارکت هم‌زمان این ژن‌ها و آران‌های بلند غیررمزشونده در پاسخ مولکولی گیاه به تنش شوری باشد. برای روشن شدن اینکه آیا آران‌های بلند غیررمزشونده شناسایی‌شده واقعاً از طریق مسیر یوبی‌کوئیتین بر پایداری یا فعالیت پروتئین‌های هدف اثر می‌گذارند، انجام مطالعات عملکردی و بررسی مستقیم برهم‌کنش‌های مولکولی ضروری است.

پروتئین‌های ناشناخته: سرنخی از مکانیسم‌های اختصاصی هالوفیت‌ها

بخش قابل توجهی از پروتئین‌های تراغشایی شناسایی‌شده در این مطالعه در دسته «عملکرد ناشناخته» یا «فاقد آنوتیشن» قرار گرفتند. این موضوع احتمالاً ناشی از محدود بودن اطلاعات عملکردی موجود برای بسیاری از ژن‌های گونه‌های هالوفیت و نیز ناکامل بودن پایگاه‌های داده مربوط به این گیاهان است (Cheema *et al*., 2025).

حضور این گروه از پروتئین‌ها نشان می‌دهد که هنوز همه اجزای مولکولی موثر در پاسخ هالوفیت‌ها به تنش شوری به‌خوبی شناخته نشده‌اند. ازاین‌رو، این ژن‌ها می‌توانند به‌عنوان گزینه‌های مناسبی برای مطالعات عملکردی آینده، با هدف شناسایی مسیرها و سازوکارهای جدید مرتبط با تحمل شوری، مورد بررسی قرار گیرند.

نتیجه گیری

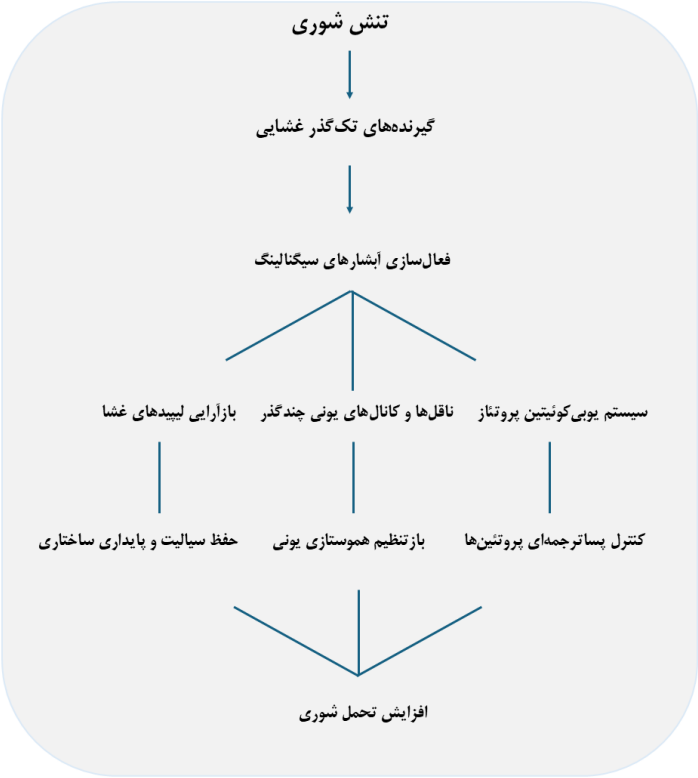
این مطالعه تصویری جامع از پروتئین‌های تراغشایی دارای بیان تفاضلی و ارتباط هم‌بیانی آن‌ها با آران‌های بلند غیررمزشونده در پاسخ *S. salsa* به تنش شوری ارائه می‌دهد. شناسایی ژن‌های مرتبط با انتقال یون، سیگنالینگ غشایی، بازآرایی غشا و تنظیم پساترجمه‌ای نشان می‌دهد که پاسخ این هالوفیت به تنش شوری احتمالاً حاصل مشارکت هم‌زمان چندین فرایند زیستی است، نه یک مسیر منفرد. شبکه هم‌بیانی به‌دست‌آمده بیانگر ارتباط آران‌های بلند غیررمزشونده با ژن‌های درگیر در این فرایندها است، اما با توجه به ماهیت هم‌بستگی‌محور این تحلیل، این روابط به‌تنهایی بیانگر تعاملات تنظیمی مستقیم نیستند. ازاین‌رو، نقش دقیق آران‌های بلند غیررمزشونده شناسایی‌شده در تنظیم بیان ژن‌ها، پایداری پروتئین‌ها یا مسیرهای سیگنالینگ نیازمند مطالعات عملکردی تکمیلی است.

همچنین، حضور تعداد قابل توجهی از پروتئین‌های تراغشایی با عملکرد ناشناخته نشان می‌دهد که هنوز همه مؤلفه‌های مولکولی پاسخ به شوری در *S. salsa* شناخته نشده‌اند. این ژن‌ها، در کنار شبکه‌های هم‌بیانی شناسایی‌شده، می‌توانند به‌عنوان اهداف مناسبی برای مطالعات عملکردی آینده و شناسایی سازوکارهای جدید تحمل شوری در گیاهان هالوفیت مورد استفاده قرار گیرند. در

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.2.5.2]

مجموع، نتایج این پژوهش چارچوبی برای درک بهتر ارتباط میان آران‌های بلند غیررمزشونده و پروتئین‌های ترانس‌ممبران در پاسخ به تنش شوری فراهم می‌کند و می‌تواند مبنایی برای مطالعات عملکردی و کاربردهای اصلاحی آینده باشد (شکل ۶).



شکل ۶. مدل مفهومی نقش احتمالی ژن‌های رمزگذار پروتئین‌های تراغشایی هم بیان با آران‌های بلند غیررمزشونده با بیان افتراقی در پاسخ به تنش شوری در *Suaeda salsa*

منابع

Almeida DM, Oliveira MM, Saibo NJ. (2017) Regulation of Na^+ and K^+ homeostasis in plants: towards improved salt stress tolerance in crop plants. ***Genetics and Molecular Biology***. *40*(1): 326-345. https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2016-0106.

Amin I, Rasool S, Mir MA, Wani W, Masoodi KZ, Ahmad P. (2021) Ion homeostasis for salinity tolerance in plants: A molecular approach. ***Physiologia Plantarum***. *171*(4): 578-594. https://doi.org/10.1111/ppl.13185.

Bahmani Z, Mirsoleymani Z, Paknzhad A. (2024) Development of forest trees resistant tob and abiotic stresses using advanced genome editing technologies. ***Journal of Biosafety***. *17*(3): 35-57. https://dorl.net/dor/20.1001.1.27170632.1403.17.3.3.5. [In persian]

Balasubramaniam T, Shen G, Esmaeili N, Zhang H. (2023) Plants' response mechanisms to salinity stress. ***Plants***. *12*(12): 2253. https://doi.org/10.3390/plants12122253.

Cheema RA, Rehman HM, Nawaz S, Ahmad S, Lam HM. (2025) Deciphering the sodium sensing mechanisms in glycophytes and halophytes. ***Plant, Cell & Environment***. *48*(12): 8586-8603.

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.2.5.2]

https://doi.org/10.1111/pce.70128.

Dabravolski SA, Isayenkov SV. (2024) The role of plant ubiquitin-like modifiers in the formation of salt stress tolerance. ***Plants***. *13*(11): 1468. https://doi.org/10.3390/plants13111468.

Dahuja A, Kumar RR, Sakhare A, Watts A, Singh B, Goswami S, Sachdev A, Praveen S. (2021) Role of ATP-binding cassette transporters in maintaining plant homeostasis under abiotic and biotic stresses. ***Physiol Plant***. *171*(4): 785-801. https://doi.org/10.1111/ppl.13302.

Das P, Agarwala N, Gill SS, Varshney RK. (2023) Emerging role of plant long non coding RNAs (lncRNAs) in salinity stress response. ***Plant Stress***. *10*: 100265. https://doi.org/10.1016/j.stress.2023.100265.

Dutta D. (2023) Interplay between membrane proteins and membrane protein-lipid pertaining to plant salinity stress. ***Cell Biochemistry and Function***. *41*(4): 399-412. https://doi.org/10.1002/cbf.3798.

Gandhi A, Oelmüller R. (2023) Emerging roles of receptor-like protein kinases in plant response to abiotic stresses. ***International Journal of Molecular Sciences***. *24*(19): 14762. https://doi.org/10.3390/ijms241914762.

Gu R, Wan Z, Tang F, Shi F, Yan M. (2023) Leaf transcription factor family analysis of halophyte *Glaux maritima* under salt stress. ***Agriculture***. *13*(7): 1404. https://doi.org/10.3390/agriculture13071404.

Haas BJ, Papanicolaou A, Yassour M, Grabherr M, Blood PD, Bowden J, Couger MB, Eccles D, Li B, Lieber M. (2013) *De novo* transcript sequence reconstruction from RNA-seq using the Trinity platform for reference generation and analysis. ***Nature Protocols***. *8*(8): 1494-1512. https://doi.org/10.1038/nprot.2013.084.

Hallgren J, Tsirigos KD, Pedersen MD, Almagro Armenteros JJ, Marcatili P, Nielsen H, Krogh A, Winther O. (2022) DeepTMHMM predicts alpha and beta transmembrane proteins using deep neural networks. ***Biorxiv***. 487609. https://doi.org/10.1101/2022.04.08.487609.

Hao S, Wang Y, Yan Y, Liu Y, Wang J, Chen S. (2021) A review on plant responses to salt Stress and their mechanisms of salt resistance. ***Horticulturae***. *7*(6): 132. https://doi.org/10.3390/horticulturae7060132.

Jamalirad S, Azimi MR, Sima NAK, Zeinalabedini M, Farsad LK, Salekdeh GH, Ghaffari MR. (2023) Comprehensive transcriptional analysis unveils salt stress-regulated key pathways in *Suaeda salsa* leaves. ***Plant Gene***. *36*: 100433. https://doi.org/10.1016/j.plgene.2023.100433.

Jamalirad S, Azimi MR, Ghaffari MR. (2024) Correlation network analysis of genes responding to salinity stress in *Suaeda salsa*. ***Journal of Biosafety***. *17*(1): 78-92. https://dorl.net/dor/20.1001.1.27170632.1403.17.1.5.3. [In persian]

Ling Z, ZhiKe Z, ShunQuan L, TingTing Z, Xianghui Y. (2013) Evaluation of six methods for extraction of total RNA from loquat. ***Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Clui-Napoca***. *14*(1): 313-316. https://doi.org/10.15835/nbha4118233.

Luo C, He B, Shi P, Xi J, Gui H, Pang B, Cheng J, Hu F, Chen X, Lv Y. (2022) Transcriptome dynamics uncovers long non-coding RNAs response to salinity stress in *Chenopodium quinoa*. ***Frontiers in Plant Science***. *13*: 988845. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.988845.

Ma X, Zhao F, Zhou B. (2022) The characters of non-coding RNAs and their biological roles in plant development and abiotic stress response. ***International Journal of Molecular Sciences***. *23*(8): 4124. https://doi.org/10.3390/ijms23084124.

Schwacke R, Ponce-Soto GY, Krause K, Bolger AM, Arsova B, Hallab A, Gruden K, Stitt M, Bolger ME, Usadel B. (2019) MapMan4: A refined protein classification and annotation framework applicable to multi-omics data analysis. ***Molecular Plant***. *12*(6): 879-892. https://doi.org/10.1016/j.molp.2019.01.003.

Shinta, Bentoy KMY, Fauzia AN, Nampei M, Linh NM, Ueda A. (2026) Physiological and transcriptomic insights into mechanisms of salt tolerance in the leaves and roots of the halophyte *Suaeda japonica* Makino under high salinity stress. ***Journal of Plant Growth Regulation***. *45*(1): 321-339.

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.2.5.2]

https://doi.org/10.1007/s00344-025-11864-8.

Stone SL. (2014) The role of ubiquitin and the 26S proteasome in plant abiotic stress signaling. ***Frontiers in Plant Science***. *5*: 135. https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00135.

Tribhuvan KU, Shivakumaraswamy M, Mishra T, Kaur S, Sarkar B, Pattanayak A, Singh BK. (2024) Identification, genomic localization, and functional validation of salt-stress-related lncRNAs in Indian Mustard (*Brassica juncea* L.). ***BMC Genomics***. *25*(1): 1121. https://doi.org/10.1186/s12864-024-10964-1.

Upchurch RG. (2008) Fatty acid unsaturation, mobilization, and regulation in the response of plants to stress. ***Biotechnology Letters***. *30*(6): 967-977. https://doi.org/10.1007/s10529-008-9639-z.

Yang L, Wang Y, Bai Y, Yang J, Gao Y, Hou C, Gao M, Gu X, Liu W. (2025) Lipid metabolism improves salt tolerance of Salicornia europaea. ***Annals of Botany***. *135*(4): 789-802. https://doi.org/10.1093/aob/mcae189.

Yao X, Humphries J, Johnson KL, Chen J, Ma Y. (2025) Function of WAKs in regulating cell wall development and responses to abiotic stress. ***Plants***. *14*(3): 343. https://doi.org/10.3390/plants14030343.

Ye Y, Ding Y, Jiang Q, Wang F, Sun J, Zhu C. (2017) The role of receptor-like protein kinases (RLKs) in abiotic stress response in plants. ***Plant Cell Reports***. *36*(2): 235-242. https://doi.org/10.1007/s00299-016-2084-x.

Yeqing C, Jun L, Weinan W, Chunguo F, Guozhen Y, Jingjing S, Jinyi L, Changquan W. (2023) Rose long noncoding RNA lncWD83 promotes flowering by modulating ubiquitination of the floral repressor RcMYC2L. ***Plant Physiology***. *193*(4): 2573-2591. https://doi.org/10.1093/plphys/kiad502.

Yu W, Wu W, Zhang N, Wang L, Wang Y, Wang B, Lan Q, Wang Y. (2022) Research advances on molecular mechanism of salt tolerance in *Suaeda*. ***Biology***. *11*(9): 1273. https://doi.org/10.3390/biology11091273.

Zeinalabedini M, Khoshkholgh Sima NA, Ghaffari MR, Ebadi A, Farsi M. (2021) Application of DNA barcodes and spatial analysis in conservation genetics and modeling of Iranian *Salicornia* genetic resources. ***PLOS ONE***. *16*(4): e0241162. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0241162.

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.2.5.2]

Co-Expression Network Analysis of Gene Encoding Transmembrane Proteins and Long Non-Coding RNAs in the Halophyte *Suaeda salsa* for the Development of Saline Agriculture and Food Security

Maryam Azizi[1], Ehsan Mohsenifard[1*], Kaveh Kavousi[2], Mohammad Reza Ghaffari[3*]

1. Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, University of Zanjan, Zanjan, Iran
2. Department of Biochemistry, Institute of Biochemistry and Biophysics (IBB), University of Tehran, Tehran, Iran
3. Bioinformatics Department, Agricultural Biotechnology Research Institute of Iran, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran

mohsenifard.ehsan@znu.ac.ir
mrghaffari52@gmail.com

Abstract

Salinity stress is one of the major factors limiting agricultural production in saline soils. Although transmembrane proteins are known to play essential roles in maintaining ion homeostasis, their co-expression patterns with long non-coding RNAs (lncRNAs) in halophytes remain poorly understood. In this study, the co-expression network of differentially expressed transmembrane protein-coding genes and long non-coding RNAs in *Suaeda salsa* was investigated using RNA-Seq data. Among 4,148 differentially expressed genes, 454 transmembrane protein-coding genes were identified, and 1,575 significant co-expression interactions were detected between these genes and 348 differentially expressed lncRNAs. Based on the number of co-expression interactions, 208 genes were selected for functional annotation. Functional analysis showed that these genes were mainly associated with transporters and ion channels, membrane receptors and protein kinases, signaling pathways, phosphorylation, and membrane metabolism. In addition, the high abundance of multi-pass transporters and single-pass receptors highlighted the importance of proteins involved in stress perception, signal transduction, and ion homeostasis. These findings provide a set of candidate genes and lncRNAs for future functional studies and may serve as a valuable resource for identifying molecular targets in plant breeding programs and advancing saline agriculture.

Keywords: Gene expression, Transmemebrane protein, Salinity stress, RNA-Seq

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.2.5.2]