

3. تخفيف إجهاد الملح من خلال استراتيجيات مختلفة في النباتات طورت النباتات أنظمة مرنة للتعامل مع إجهاد الملوحة من خلال التغيير على المستويات المورفولوجية والفسيولوجية والكيميائية الحيوية والجزيئية. يمكن تحقيق تحمل الملح من خلال إدارة محتوى الأيونات السيتوبلازمية، والذي يتضمن استتباب الأيونات وتقسيمها، وزيادة التمثيل الغذائي المضاد للأكسدة، مثل زيادة القدرة على إزالة أنواع الأكسجين التفاعلية [57]، تعد العديد من الهرمونات النباتية الذاتية مثل حمض الأبسيسيك (ABA)، والبراسينوستيرويدات (BR) ضرورية في تعديل استجابة النبات لإجهاد الملوحة، وفي إنشاء تحمل أعلى للملوحة [59]، يتم زيادة تنظيم العديد من الجينات وعوامل النسخ الخاصة بإجهاد الملوحة عند التعرض لإجهاد الملوحة، مما يمكن النباتات من التكيف مع بيئة إجهاد الملوحة. يُعد تراكم المواد العضوية المذابة المتوافقة، مثل البرولين والسكريات القابلة للذوبان والجليسين بيتاين والبوليولات، أحد أكثر الاستجابات شيوعاً في النباتات المزروعة تحت ظروف الإجهاد الملحي. تعمل هذه المركبات القابلة للذوبان ومنخفضة الوزن الجزيئي كعوامل حماية للتناضح، وتساهم في التعديل الأسموزي داخل الخلايا وإزالة سموم أنواع الأكسجين التفاعلية، مع حماية بنية الغشاء دون الإضرار بعملية الأيض الخلوي [61]. جلايسين بيتاين هو مركب أمونيوم رباعي يتراكم بكثرة استجابة للجفاف والإجهاد الملحي في العديد من النباتات [62]، يتم تصنيع جلايسين بيتاين في البلاستيدات الخضراء، حيث يتراكم للعب دور في التعديل الأسموزي لغشاء الثايلاكويد، وبالتالي الحفاظ على كفاءة التمثيل الضوئي [64]. استجابةً للإجهاد الملحي، يتم تصنيع جلايسين بيتاين في العديد من النباتات لتخفيف الآثار الضارة للإجهاد الملحي للحفاظ على الحالة الأسموزي للخلية. تتم دراسة جلايسين بيتاين على نطاق واسع عن طريق تعديل مساراته الأيضية من خلال الأساليب المعدلة وراثياً. فإن جين بيتاين ألدهيد ديهيدروجينيز من نبات الملح *Suaeda liaotungensis*، والذي يشفر إنزيمًا يحول ألدهيد البيتاين إلى بيتاين، يتم التعبير عنه بشكل مفرط في نباتات التبغ المعدلة وراثياً وقد أظهر تحملاً متزايداً بشكل كبير للملح [65]. تم إدخال جين أوكسيداز الكولين من *Arthrobacter globiformis* في أرز إنديا، ويمكن للأرز المعدل وراثياً تحمل إجهاد الملح حتى 150 ملي مولا. من المحتمل أن يكون تحمل الملح المرتفع بسبب تحويل وتراكم الجلايسين بيتاين من الكولين المحفز بواسطة أوكسيداز الكولين كتفاعل أكسدة من خطوتين [66]. بصرف النظر عن نجاح النباتات المعدلة وراثياً في زيادة تحمل الملح، فقد تم أيضاً استخدام تقنيات أخرى. أدى التطبيق الخارجي للجلايسين بيتاين في الفاصوليا الشائعة (*Phaseolus vulgaris* L. إلى تقليل امتصاص الصوديوم بشكل كبير، وحفز امتصاص البوتاسيوم وبالتالي الحفاظ على نسبة مرتفعة من البوتاسيوم / الصوديوم، مما عزز تحمل الملح في الفاصوليا الشائعة [67]. أوضحت مجموعة أخرى من العلماء أن التطبيق الخارجي للجلايسين بيتاين في *Dalbergia odorifera* عزز نمو النبات [68]. باعتباره مادة اسمولية متوافقة حيوية ومضاد للأكسدة، تحت ضغط الملوحة ويساعد النباتات في الحفاظ على امتلاء الخلايا. وقد تم تحديد الكمية المرتفعة من محتوى البرولين واستخدامها كعلامة فسيولوجية في استجابة النبات لضغط الملوحة [69]. يتم تنشيط التعبير عن الجينات المشاركة في التخليق الحيوي للبرولين عن طريق ضغط الملوحة، مما يؤدي لاحقاً إلى إنتاج وتراكم البرولين في الخلايا النباتية [70]، إن إنزيم بيرولين-5 كاربوكسيلاز سينثيتاز (P5CS) هو إنزيم مسؤول عن تحفيز الخطوة الأولى في التخليق الحيوي للبرولين. إن P5CS1 هو أحد الشكلين المتماثلين لـ P5CS ويلعب دوراً حيوياً في تراكم البرولين الناجم عن ضغط الملح. وقد أظهرت الدراسات أن إخراج P5CS1 في نبات أرابيدوبسيس ثاليانا يؤدي إلى فرط الحساسية لضغط الملح [72]. أدى التطبيق الخارجي للبرولين في *Capsicum annuum* L. إلى تقليل التأثيرات المثبطة للملوحة بشكل كبير وتحسين نمو النبات والعائد في ظل ظروف الإجهاد الملحي [73]. يساعد تراكم البرولين في نبات *Pancratium maritimum* L. الصحراوي في ظل ظروف الملوحة في الحفاظ على أنشطة الإنزيمات المضادة للأكسدة، وزيادة إنتاج بروتينات الديهيدرين الواقية من الإجهاد وتحسين تحمل الملح [74]. تتكون السكريات القابلة للذوبان بشكل أساسي من الجلوكوز والسكروز وال تريهالوز، وهي تشارك في تحمل النباتات للإجهاد الملحي. يحمي التراكم العالي للسكريات القابلة للذوبان الإنزيمات القابلة للذوبان من سمية التركيزات الأكبر من الأيونات غير العضوية داخل الخلايا تحت ضغط الملح [75]. يمكن للسلمات المميزة لل تريهالوز التي تمكن من قدرة امتصاص الماء القابلة للعكس أن تحمي الجزيئات من التلف الأسموزي [76]. أظهرت نباتات أرابيدوبسيس المعدلة وراثياً والتي تفرط في التعبير عن جين القمح المرتبط بالملح TaSST محتوى سكر قابل للذوبان أكثر من نباتات أرابيدوبسيس البرية تحت معالجة كلوريد الصوديوم [77]. وعلى الرغم من مشاركة السكريات القابلة للذوبان، تعمل البوليولات أيضاً كمذيبات متوافقة وكاسحات لأنواع الأكسجين التفاعلية. دوراً كبيراً في التنظيم الأسموزي ويعزز تحمل الملح في النباتات العليا. (2007) أدخل جين مانيتول-1-فوسفات

ديهيدروجينيز (mt/D) من E. وهو جين يشارك في تخليق المانيتول، وأظهرت نباتات الأرز المعدلة وراثيًا ارتباطًا بين زيادة تحمل الملح وتراكم المانيتول [78]. فإن معرفة الآليات ذات الصلة بالتناضحات المحددة يمكن أن تكون مفيدة في توليد المحاصيل المقاومة للملح. التوازن الأيوني والتقسيم إلى أقسام يؤثر اختلال التوازن الأيوني الناتج عن الإجهاد الملحي على جوانب عديدة من نمو النبات وتطوره. يتعطل الأيض الخلوي، وبنية الجذور بسبب انخفاض امتصاص العناصر الغذائية المعدنية في ظل ظروف الإجهاد الملحي. فقد تطورت النباتات للحفاظ على التوازن الأيوني داخل الخلايا من خلال التحكم في تدفق الأيونات وتقسيمها لل dealing with الإجهاد الملوح. يشير التوازن الأيوني إلى عملية ديناميكية أساسية في النباتات تتضمن تدرجًا مكلفًا من حيث الطاقة لامتصاص الأيونات المطلوبة والتخلص من الأيونات السامة. معرضة لتركيزات أعلى من الصوديوم في السيتوبلازم. يحدث امتصاص الصوديوم في النباتات بشكل رئيسي عند نقطة التقاء الجذر بالتربة، ومن المرجح أن يتم تسهيله بواسطة قنوات كاتيونية غير انتقائية، مثل القنوات الحلقية البوابية (CNGCs) ومستقبلات الغلوتامات (GLRs). بالإضافة إلى ذلك، يتم استخدام ناقلات البوتاسيوم عالية الألفة (HKTs) والأكوابورينات أيضًا في امتصاص الصوديوم في النباتات [79]. يحدث انتقال الصوديوم من الجذور إلى البراعم من خلال المسار الأبوبلازمي، حيث ينتقل إلى البلاستيدات السمبلستية لبشرة الجذر قبل تحميله في القصيبات الهوائية للخشب، حيث تكون آثاره أكثر وضوحًا [6]. طورت النباتات استراتيجيات مختلفة لحماية السيتوبلازم من التأثيرات السامة للصوديوم عن طريق تقييد تدفق الصوديوم إلى الخلية، وتعزيز استبعاد الصوديوم خارج الخلية، وتعظيم تقسيم الصوديوم إلى الفجوة العصارية. من بين الاستراتيجيات الرئيسية الثلاث، تم إثبات تصدير Na^+ إلى وسط خارجي أو أبوبلاست من خلال مسار الإشارة شديد الحساسية للملح (SOS) المحدد جيدًا والذي يتضمن ثلاثة جينات، SOS1 و SOS2 و SOS3، يشفر جين SOS1 ناقلًا مضادًا لـ Na^+/H^+ موضعياً في الغشاء البلازمي يصدر Na^+ في مقابل بروتون [81]. تم إثبات ضرورة SOS1 للتحكم في حركة Na^+ لمسافات طويلة، وقدرة تدفق Na^+ ، يشير تكامل SOS1 مع طفرات ناقل الصوديوم / الهيدروجين في الخميرة والتعبير التفضيلي عن SOS1 في خلايا البرنسيم عند حدود النسيج الخشبي/النسيج البلاستيدي إلى أن SOS1 يشارك في تدفق الأيونات من السيتوزول إلى الوسط المحيط وتنظيم استرجاع الصوديوم من عصارة النسيج الخشبي [84]. أظهرت العديد من الدراسات أن الإفراط في التعبير أو الإفراط المشترك في التعبير عن SOS1 مع جينات أخرى متسامحة مع الملح يؤدي إلى تحمل معزز بشكل كبير للإجهاد الملحي في نباتات مختلفة، بما في ذلك نبات أرابيدوسيس [84، 85، 86، 87]. وقد تم وصفها على نطاق واسع في نباتات مختلفة وأثبتت أنها تلعب دورًا حاسمًا في تحمل الملح من خلال استبعاد أيونات Na^+ من أنسجة البراعم الحساسة للنباتات [89، 90، 91]. يتم تعريف السمة الهيكلية لناقلات HKTs من خلال أربع تكرارات لـ MPM، حيث يشير "M" إلى الجزء عبر الغشاء ويشير "P" إلى "مجال حلقة المسام". إن تجميع التكرار -M1A-P_A-M2A-M1D-P_D-M2D والمحدد الهيكلي الموجود في المجال P الأول، PA، يحدد فئتين من HKTs: نوع HKT1 [89] ونوع HKT2 [89]. وبالتالي تعمل كناقل مترافق لـ Na^+/K^+ . عندما يتم استبدال Gly بـ Ser، فإن ناقلات HKT تظهر فقط نفاذية انتقائية لـ Na^+ وتقع في فئة نوع HKT1 [93]. حيث تمنع نقل وتراكم Na^+ في البراعم عن طريق تفريغ الصوديوم الزائد من عصارة الخشب وحجزه في خلايا برانشيم الخشب [94]. 3.2.3. مضخات البروتون يُعد تنظيم المستويات السامة لتراكم الصوديوم وزيادة امتصاص البوتاسيوم حدثين حاسمين في تحمل الملح، ويُفسران عمومًا في سياق ارتفاع نسبة البوتاسيوم إلى الصوديوم في السيتوبلازم. وبالتالي، تُصبح مضخات البروتون الغشائية، وناقلات الأيونات، تشمل مضخات البروتون النباتية الأساسية، إنزيم H^+/ATPase في الغشاء البلازمي (من النوع P)، وإنزيم H^+/ATPase الفجوي، وإنزيم بيروفوسفاتاز H^+/PPase الفجوي. يتكون إنزيم H^+/ATPase من النوع P من بولي ببتيد واحد، وهو مُدمج في الغشاء البلازمي كجزيء ثنائي متماثل. على الرغم من أن جميع أنسجة النبات تحتوي على العديد من الأشكال المتماثلة لـ H^+/ATPase P-type بدرجات متفاوتة، إلا أن بعض الأشكال المتماثلة تُظهر تعبيرًا مكانيًا أكثر تحديدًا. وبصرف النظر عن سمة تحمل الملح المتمثلة في تنشيط الناقلات الثانوية، فإن H^+/ATPase P-type لها أيضًا وظائف منزلية مثل التوسط في ضغط التورغو، وتمديد جدار الخلية، ودرجة الحموضة داخل الخلايا. وفي الوقت نفسه، تتميز أهمية مضخة البروتون هذه جيدًا في ظل ظروف الإجهاد الملحي وبالتالي تم تصويرها على أنها إنزيم بيئي. فإن إنزيم بيروفوسفاتاز H^+/PPase الفجوي هو بولي ببتيد مفرد يتكون من ثنائي متماثل بوحدة فرعية 80 كيلو دالتون. تستخدم مضخة البروتون الكهربية هذه بيروفوسفات غير عضوي (Mg^{2+}PPi) كمصدر للطاقة لتوليد فرق تدرج البروتون من أجل النقل المساعد للبروتونات من السيتوزول إلى تجويف الفجوة. تم ترميز إنزيمات H^+/PPase المرتبطة بالغشاء بواسطة ثلاثة جينات في نبات أرابيدوسيس

ثاليانا. من بين هذه الجينات، يتم استهداف إنزيم H⁺-PPase واحد فقط، والمعروف أيضاً باسم إنزيم H⁺-PPase من النوع 1 (AtVHP1 أو AVP1)، إنزيم H⁺ الفجوي: لا تقتصر وظيفة إنزيمات PPases على تنظيم توازن PPI السيتوبلازمي فحسب، بل تولّد أيضاً تدرجاً كهروكيميائياً للبروتون عبر الغشاء الفجوي، في ظل ظروف الإجهاد الملحي، تُستخدم قوة دافعة للبروتون بواسطة ناقلات ثانوية، مثل ناقلات الصوديوم والبوتاسيوم المقترنة بالبروتون، لعزل الأيونات السامة الزائدة من السيتوزول إلى الفجوة [97، 98]. تم إجراء استكشاف واسع النطاق لوظيفة AVP1 من خلال الإفراط في التعبير عن AVP1 وحده أو الإفراط المشترك في التعبير مع جينات مفيدة أخرى لدراسة تحمل الملح في نبات أرابيدوسيس [99، 100، 102، 107، ويتمركز AtNHX1-4 في الغشاء الفجوي، بينما يتمركز باقي الأعضاء AtNHX5 و AtNHX6 في الغشاء الداخلي (يساعد AtNHX5 على غشاء جولجي أيضاً في نقل Na إلى الفجوة العصارية) [111]. يؤدي التعبير المرتفع عن AtNHX1 إلى زيادة تحمل الملح في أنواع نباتية مختلفة مثل نبات أرابيدوسيس [85، 112] والأرز [113، 114] والقطن [115، 116] والطماطم [117]. تقلل النباتات أيضاً من تلف الأملاح عن طريق تقييد تدفق الصوديوم إلى الأجزاء الهوائية، تعمل شرائط كاسباريان وصفائح السوبرين كحواجز أبوبلاستيكية كارهة للماء خارج الخلية، وتقع في جدار الخلية الأديمية الباطنة، وتلعب دوراً مهماً في تقييد الانتشار الحر للمواد المذابة. يفرض شريط كاسباريان في خلايا الجذر الأديمية الباطنة حاجزاً تقييداً لحركة الأيونات من الجذر إلى البراعم. يجب أن تنتقل الأيونات من مسار الأبوبلاست إلى مسار السمبلاست لعبور غ membrane the cell wall and pass through the endodermis to avoid the Casparian strip. This transition allows plants to partially exclude harmful ions, limiting their movement to the xylem. Suberin lamellae play a secondary role in reducing sodium leakage into endodermal cells, thereby reducing the plant's energy needs. Several studies have indicated that enhancing apoplastic barriers is an effective approach to reducing sodium flux. For example, Krishnamurthy et al. (2011) showed that intensified apoplastic barriers in roots led to reduced sodium uptake, enhanced survival, [118]. The above-mentioned transporters and channels related to salt stress tolerance contribute to the absorption, and distribution of sodium and potassium. such as potassium uptake transporter (KUP)/potassium transporter, and cation-calcium exchanger, have been proven to maintain cytoplasmic ion homeostasis under salt stress conditions. 3.3 للأكسدة في ظل ظروف الإجهاد الملحي يتميز تراكم أنواع الأكسجين التفاعلية (ROS) الناتج عن الملح بقدرة تأكسدية قوية، مما يسبب تلفاً تأكسدياً للدهون الغشائية والبروتينات والأحماض النووية، تحتوي النباتات على إنزيمات مضادة للأكسدة وجزئيات غير إنزيمية لإزالة سموم أنواع الأكسجين التفاعلية الناتجة عن الملح، والتي يُحتمل أن تكون ناتجة عن سلاسل نقل الإلكترون في الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء. تُعتبر إنزيمات سوبر أوكسيد ديسميوتاز (SOD)، والكاتالاز (CAT)، والبيروكسيداز (POX)، والأسكوربات بيروكسيداز (APX) من الإنزيمات المضادة للأكسدة، بينما تُصنّف الجلوتاثيون (GSH)، والكاروتينات كجزئيات مضادة للأكسدة غير إنزيمية [119، 120]. مثل بيروكسيد الهيدروجين (H₂O₂) والأكسجين الأحادي (O₂[•]) والجذور الهيدروكسيلية (OH[•]) والأكسيد الفائق (O₂⁻) في ظل ظروف الإجهاد الملحي بواسطة إنزيمات وجزئيات مضادات الأكسدة. يعمل SOD كخط الدفاع الأول ويقضي على الجذور الفائقة عن طريق تحويل الجذور الفائقة إلى أكسجين وبيروكسيد الهيدروجين، وبالتالي تقليل الجذور الهيدروكسيلية. تقلل الجذور الفائقة من أيونات المعادن (Fe³⁺ و Cu²⁺)، مما يؤدي إلى تكوين الجذور الهيدروكسيلية التي تسبب أضراراً بالغة للدهون والأغشية الخلوية بسبب قدرتها على الأكسدة. ثم يتم تكسير بيروكسيدات الهيدروجين ومشتقاتها الناتجة في ظل ظروف الإجهاد الملحي بواسطة POX و CAT [121]. وقد أظهرت العديد من الدراسات العلاقة بين تحمل الملح وزيادة أنشطة مضادات الأكسدة. على سبيل المثال، أظهرت دراسة حديثة على نباتات أوراق الشجر ثلاثية الألوان A. كمية مرتفعة من SOD والأسكوربات و APX في صنف متسامح مع الملح (VA14) للمساعدة في إزالة سموم [122] ROS. قام حسين وآخرون (2022) بالتحقيق في تحمل الملح للأنماط الجينية المتناقضة للقمح وخلصوا إلى أن انخفاض إنتاج MDA في الأصناف المتسامحة مع الملح يرتبط بأكسدة الدهون في الغشاء المنخفض [123]. أظهرت دراسة أخرى أن الإفراط في التعبير عن جين بيروكسيداز GsPRX9 من فول الصويا البري زاد من تحمل الملح مع تعزيز مصاحب لاستجابة مضادات الأكسدة [124]. الأنثوسيانين هي مجموعة من مضادات الأكسدة وتراكمها في النباتات تحت ضغط الملح موثق جيداً.

استجابة الأنثوسيانين الضعيفة 1 (air1) هو جين متحور معزول في نبات أرابيدوبسيس، ويشارك في تحمل الملح من خلال تنظيم خطوات مختلفة من مسارات تخليق الفلافونويد والأنثوسيانين حيث أن الطفرة غير قادرة على تراكم الأنثوسيانين تحت ضغط الملح [125]. تشير هذه النتائج إلى أن العديد من الإنزيمات والجزيئات والأصبغ تلعب أدواراً وقائية في تخفيف الأضرار التأكسدية نحو تعزيز تحمل النبات للملح. 3.4. تحمل الملح بواسطة الهرمونات النباتية الهرمونات النباتية أو الهرمونات النباتية هي جزيئات تنظيمية داخلية حيوية تنظم نمو النبات وتطوره. من بينها، يتم تصنيف ABA و ethylene و SA و JA على أنها هرمونات تستجيب للإجهاد، بينما تعتبر الأوكسين و GA والسيتوكينينات والبراسينوستيرويدات (BRs) والستريجولاكتون (SLs) هرمونات تعزيز النمو [59]، ترتبط الهرمونات النباتية بشكل معقد؛ وبالتالي، في هذا السياق، ABA هو هرمون لا يمكن الاستغناء عنه، ترتفع مستويات ABA الذاتية على الفور لتنشيط سلسلة كيناز عند التعرض للإجهاد الملحي [128]. يحدث إغلاق الثغور بسبب زيادة مستويات ABA لتنظيم التوازن المائي والتناضحي. يؤدي الإجهاد التناضحي الناتج عن الإجهاد الملحي إلى تعزيز مسارات نقل إشارات ABA، والتي تتضمن مكوناً أساسياً يُعرف باسم كينازات البروتين غير المخمرة المرتبطة بالسكروز 1 (SnRK2s) [129]. في ظل ظروف الإجهاد الملحي، تعمل أنشطة كيناز 2/2. 3/2. 6 SnRK2. 2/2. 3/2. 6 وأنشطة عوامل النسخ البروتين الرابط لعنصر الاستجابة لـ ABA (ABRE) /عامل رابط ABRE (AREB/ABF) على تعزيز إغلاق الثغور بشكل أكبر [130]. ينظم حمض الأبسيسيك غير الحساس 1 (ABI1) تحمل الملح سلباً عن طريق تثبيط نشاط كيناز SnRK2 وبالتالي يتوسط نمو الجذر الأساسي [131]. عند التعرض للإجهاد الملحي، يتم تنظيم مستويات النسخ للعديد من جينات تخليق حمض الأبسيسيك بشكل تصاعدي، مما يتسبب في إنتاج حمض الأبسيسيك من خلال مسار ميثيل إريثريتول 4-فوسفات (MEP). إن أوكسيد الزياكسانثين (ZEP) و 9-سيس-إيبوكسي كاروتينويد (NCED) وديهيدروجينيز الكحول قصير السلسلة (SCAD) هي إنزيمات يتم تحفيزها في ظل ظروف الإجهاد الملحي وتلعب أدواراً أساسية في تنظيم مسار تخليق حمض الأبسيسيك [128، 132]. علاوة على ذلك، ينسق مسارا Ca^{2+} و SOS أيضاً مع إشارات حمض الأبسيسيك عن طريق منع فرط تنشيط [133] SOS2. تتخذ النباتات آلية تكيفية لتثبيط النمو للبقاء على قيد الحياة في بيئات الملوحة القاسية. يؤدي انخفاض نقل الأوكسين القطبي وتراكم الأوكسين المنخفض المرتبط به في الجذور [134] وانخفاض تنظيم الجينات المشفرة لمستقبلات الأوكسين (استجابة مثبط النقل 1 وإشارات الأوكسين 135 [F-BOX]) إلى انخفاض إشارات الأوكسين وبالتالي انخفاض تنظيم نمو الجذر بواسطة الأوكسين. يتم تعديل مستويات الجبرلين النشط بيولوجياً في مراحل نمو مختلفة من النباتات لتعزيز تحمل الملح من خلال النمو المتأخر. يسبب بروتين DELLA SLR1، وهو مثبط لإشارات GA [136] GA والعديد من الجينات الأخرى المرتبطة باستقلاب [137] GA انخفاض مستويات GA أو إشارات GA بعد الإنبات، وهو أمر ضروري لتعزيز تحمل النبات لضغط الملح. يعزز السيتوكينين نمو الخلايا وتطورها وتمايزها ويشارك في العديد من العمليات الفسيولوجية والكيميائية الحيوية في النباتات. يضحى السيتوكينين بنفسه للمساعدة في تحمل الإجهاد الملحي لأنه يلعب أدواراً متعارضة في تكيف النبات مع الإجهاد الملحي. على سبيل المثال، يؤدي فقدان ناقلة إيزوبنتينيل (IPT)، وهو إنزيم مهم في مسار تخليق السيتوكينين) أو الإفراط في التعبير عن أكسيداز السيتوكينين (CKX)، وباعتباره هرموناً يستجيب للإجهاد، يتراكم الإيثيلين تحت ضغط الملح ويتوسط العديد من العمليات البيولوجية الحرجة. بالإضافة إلى ذلك، تعمل إشارات الإيثيلين أيضاً على تعديل استجابات الملوحة. على سبيل المثال، في إحدى الدراسات، تسبب فقدان وظيفة مستقبلات الإيثيلين، على النقيض من ذلك، يؤدي فقدان الوظيفة في المنظمات الإيجابية للإيثيلين، لذلك، كما أنها تحافظ على التوازن بين نمو النبات واستجابات الإجهاد. اللوائح الوراثية لتحمل الملح والإجهاد على مدار العقد الماضي، مما أدى إلى تحديد مختلف البروتينات التنظيمية وأهدافها. علم الوراثة فوق الجينية هو تنظيم التعبير الجيني من خلال تعديلات تساهمية وراثية في بنية الكروماتين لتسهيل الوصول إلى آليات النسخ. تُعد مثيلة الحمض النووي، وتعديلات الهيستون، مثيلة الحمض النووي هي تعديل وراثي تم بحثه على نطاق واسع، والذي يتضمن إدراج مجموعة ميثيل في الموضع 5' من السيتوزين في سياقات تسلسل الحمض النووي مثل CG و CHG و CHH (يمثل H A أو T أو C). وقد تم إثبات وجود اضطراب في أنماط المثيلة وعواقبه على التعبير الجيني في ظل الظروف الملحية على نطاق واسع. على سبيل المثال، كان مستوى المثيلة عند محفز الجين المستجيب للإجهاد الملحي، أقل بشكل ملحوظ في صنف متسامح مع الملح، مما يشير إلى دور محتمل لميثلة الحمض النووي في تحمل الملح [141]. بالإضافة إلى مثيلة الحمض النووي، يتم تعديل ذيل الهيستون أو الأطراف N' لبروتينات الهيستون تساهمياً عن طريق الأسلة والمثيلة والفسفرة والسومويل واليويكوتين. تحدد إنزيمات تعديل الهيستون المحددة هذه التعديلات وهي

ضرورية في تنظيم الجينات تحت الإجهاد الملحي. فنج وآخرون. (2022) أظهر مؤخراً دور GsMYST1، أظهروا أن الفسفرة المنسقة لـ GsMYST1 بواسطة كيناز GsSnRK1 والأسئلة الناتجة للهستون H4 على الجينات المستهدفة أدت إلى زيادة التعبير الجيني المستجيب للإجهاد، مما أدى إلى زيادة تحمل الملح [142]. ميثيل الهستون هو عملية ديناميكية ترفع من كراهية الهستون للماء وتخلق مواقع ارتباط جديدة. ينظم الميثيل في H3K4me3 و H3K27me3 في حبوب الخروع نسخ جين منظم استجابة الملوحة الحرجة، RSM1 (الذي يشفر RADIALIS LIKE SANT – عامل نسخ مرتبط بـ MYB)، والذي يشارك في إشارات الإجهاد الملحي بواسطة ABA [143]. بالإضافة إلى العوامل المذكورة أعلاه التي تؤثر على ديناميكيات الكروماتين، فإن إعادة تشكيل الكروماتين تغير أيضاً التعبير الجيني. يؤدي تعطيل تفاعلات الهستون-الحمض النووي إلى تغيير إمكانية وصول آلية النسخ إلى منطقة الحمض النووي المحددة [144]. يمكن أن يلعب عامل إعادة تشكيل الكروماتين (CHR)، والذي يشمل العديد من العائلات الفرعية من ATPases، مثل SWI/SNF، ومفتاح التقليد (ISWI)، دوراً في كل من إعادة تشكيل الكروماتين المعتمدة على ATP وتعديلات الهستون بعد الترجمة [145]. وفقاً لدراسة أجراها نجوين وآخرون (2019)، أظهرت الطفرة brm-3 مستويات نسخ متزايدة من جينات PP2C المرتبطة بـ ABA (ABI1 و ABI2 و HAI1) عند تعرضها لعلاج كلوريد الصوديوم [146]. يشير هذا إلى أن BRM، وهي إنزيم ATPase لإعادة تشكيل الكروماتين يُعرف باسم BRAHMA، وقد وجد الباحثون أن الكروماتين المرتبط بجينات PP2C تغير من حالة الكابت (بواسطة مُكابِت) إلى حالة النسخ (بواسطة مُنشِط) استجابةً للإجهاد الملحي. تشير الأبحاث الحديثة حول التعديلات الجينية إلى أن فهم هذه العمليات بشكل أفضل واستخدام تقنيات تحرير الجينوم قد يُسهمان في تحسين المحاصيل في ظل ظروف الإجهاد الملحي. ومع استمرار تطور معرفتنا بعلم الوراثة الجينية، سيتسنى تطوير استراتيجيات بديلة لتربية المحاصيل تُعزز قدرتها على تحمل الملوحة، وبالتالي زيادة إنتاجيتها.