

Научная статья

УДК 577.21

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-06



Оценка уровня экспрессии гена *GhMAPK* в условиях солевого стресса у сортов хлопчатника

Ш. А. Ализаде^{1,2}¹Бакинский государственный университет, Баку, Азербайджан²Институт генетических ресурсов Министерства науки и образования Азербайджанской Республики, Баку, Азербайджан*Автор, ответственный за переписку:* Шадер Айдын Ализаде, shader622@mail.ru

Актуальность. Абиотические стрессовые факторы окружающей среды такие, как солевой стресс, засуха, окислительный стресс, отрицательно влияют на развитие и урожайность растений. Для борьбы с неблагоприятными условиями окружающей среды у растений сформировался ряд защитных механизмов. MAP-киназы – это протеин-киназы, которые в ответ на внеклеточные стимулы регулируют клеточную активность. Учитывая важную роль MAP-киназ в регуляции биологических процессов, изучение их роли в защитных реакциях растений является актуальной задачей, а полученные данные могут быть использованы при создании стрессоустойчивых сортов. Основная цель проведенного исследования – сравнительный анализ экспрессии генов у образцов коллекции хлопчатника в условиях солевого стресса (NaCl), изучение зависимости между увеличением концентрации соли и изменением уровня транскрипции. В данном исследовании были использованы тринадцать сортов из Азербайджана, девять из Турции, четыре из Узбекистана, четыре из Греции и один из Кыргызстана. Изменение уровня экспрессии гена *GhMAPK* в образцах изучали с помощью ПЦР-анализа в реальном времени. В результате оценки тридцати одного образца хлопчатника при различных концентрациях солевого (NaCl) стресса в настоящем исследовании были обнаружены существенные различия в уровне экспрессии генов между сортами одного и того же вида. Сорт ‘Наваи-9’ из Узбекистана превосходил по уровню экспрессии гена *GhMAPK* все сорта как при концентрации соли 100 мМ, так и при концентрации 200 мМ. Среди местных сортов Азербайджана ‘Гянджа-110’, при концентрации соли (100 мМ), и сорт ‘Зафар’ (200 мМ) отличались от других сортов по уровню изменения транскрипции. В группах устойчивых и чувствительных сортов наблюдалось как повышение, так и снижение уровня экспрессии гена *GhMAPK*. Такое разнообразие в экспрессии гена в ответ на воздействие соли у чувствительных и устойчивых сортов показывает, что механизмы, обеспечивающие солеустойчивость изучаемых сортов, различны.

Ключевые слова: хлопчатник, солевой стресс, NaCl, фосфорилирование, MAPK

Для цитирования: Ализаде Ш.А. Оценка уровня экспрессии гена *GhMAPK* в условиях солевого стресса у сортов хлопчатника. *Биотехнология и селекция растений*. 2023;6(4):40-47. DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-06

Прозрачность финансовой деятельности. Автор не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах. Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы. Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, автору и его месту работы.

© Ализаде Ш.А., 2023

Original article

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-o6

Evaluation of the *GhMAPK* gene expression level under salt stress in cotton cultivars

Shader A. Alizade^{1,2}¹Baku State University, Baku, Azerbaijan²Genetic Resources Institute of Azerbaijan Ministry of Science and Education, Baku, Azerbaijan**Corresponding author:** Shader Aydin Alizade, shader622@mail.ru

Background: Abiotic environmental stress factors such as salt stress, drought, oxidative stress adversely affect the development and productivity of plants. To combat adverse environmental conditions, plants have developed a number of protective mechanisms. MAP kinases are protein kinases that regulate cellular activity in response to extracellular stimuli. Given the significant role of MAP kinase mechanisms in universal biological processes, elucidation of its role and mechanisms can be used to create stress-resistant genotypes. The use of stimulators and blockers of MAP kinase mechanisms is promising as a new direction in the management of plant stress resistance. The main goal of the conducted research is the comparative analysis of expression patterns of cotton accessions under salt stress conditions, the study of the relation between an increase in salt concentration and the change in the level of transcripts. Thirteen cultivars from Azerbaijan, nine from Turkey, four from Uzbekistan, four from Greece and one from Kyrgyzstan were used in the research, and changes in the expression level of the *GhMAPK* gene in cotton accessions was studied with the application of the real-time PCR analysis. In the present study, the evaluation of thirty-one cotton cultivars under different salt stress (NaCl) concentrations revealed significant differences in gene expression levels between cultivars of the same species. The ‘Navai-9’ cultivar from Uzbekistan had the highest expression level at both 100 mM and 200 mM salt concentrations compared to all other cultivars. Among local cultivars, cv. ‘Ganja-110’ (at 100 mM salt concentration), and cv. ‘Zafar’ (at 200 mM) differed from others in the level of changes in transcripts. In addition, there was a wide variation in the expression levels of stress-related genes between groups of accessions identified as resistant and sensitive, and within groups. Thus, both the increase and decrease in the expression level were found within these groups. This diversity in gene expression in sensitive and resistant cultivars in response to the salt stress shows that the mechanisms providing salt tolerance in the studied cultivars are different.

Keywords: cotton, salt stress, NaCl, phosphorylation, MAPK

For citation: Alizade S.A. Evaluation of the *GhMAPK* gene expression level under salt stress in cotton. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2023;6(4):40-47. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-o6

Financial transparency. The author has no financial interest in the presented materials or methods. The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work. The journal’s opinion is neutral to the presented materials, the author, and his employer.

© Alizade S.A., 2023

Введение

Хлопчатник является важной сельскохозяйственной культурой для производства текстильного волокна, а также масличной культурой, второй по объемам производства в мире. На урожайность хлопчатника сильно влияют несколько биотических и абиотических факторов, что приводит к значительным потерям урожайности. Засоление является одной из серьезных угроз для вегетативного роста хлопчатника и его урожайности (Alizade, 2022a; Alizade, Mammadova, 2023). Высокая концентрация натрия в засоленной почве ограничивает поглощение воды и питательных веществ растениями (Gong, 2021). Дефицит воды и дисбаланс питания вызывают первичные стрессы, в том числе осмотический и ионный. Эти первичные стрессы приводят к окислительному стрессу и могут вызвать серию вторичных стрессов (Zhu et al., 2002). Осмотический стресс, вызванный увеличением количества соли в почве, уменьшает количество воды, используемой растениями, и в результате образуется физиологическая засуха. После этих условий в растении возникает ионный стресс с ухудшением ионного баланса растения. Ионы Na^+ и Cl^- , количество которых увеличивается в среде при ионном стрессе, конкурируют с необходимыми питательными веществами такими, как K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , что приводит к дефициту питательных веществ в растении. В то время, как прямое воздействие засоленности – это осмотические и ионные стрессы, нарушения структуры и синтеза токсических компонентов составляют вторичное действие (Botella et al., 2005). Основными вторичными факторами, вызываемыми NaCl , являются затруднение поступления K^+ в клетки, снижение фотосинтетической активности и запрограммированная гибель клеток (Yildiz et al., 2020).

Во время стресса активируются различные сигнальные пути, в том числе активация сигнального каскада митоген-активируемых протеинкиназ (МАРК). Компоненты МАРК представляют собой набор ферментов, вызывающих реакцию растений на раздражители, вызванные различными стрессами. Соответственно, компоненты МАРК способны запускать различные реакции растений на стресс такие, как активность антиоксидантных ферментов. Компоненты МАРК активируются фосфорилированием петли активации посредством вышестоящих киназ. Такая активация может ингибироваться активностью фосфатаз (Lee et al., 2009).

Молекулы МАРК обнаруживаются в цитозоле и ядре, взаимодействуя с компонентами транскрипции и ферментами фосфатазами (Boudsocq et al., 2010), регулируют поляризацию, деление и морфологию клеток, влияя на микротрубочки, рост и развитие растений, и приводят к различным сигнальным путям при стрессе (Wurzinger et al., 2011). Передача сигналов МАРК от мембраны к ядру или цитозольному пространству определяется локализацией киназ (Benetka et al., 2008; Yang et al., 2012).

В условиях стресса важная задача путей МАРК состо-

ит в том, чтобы сделать внеклеточные стимулы понятными клеткам и, следовательно, привести к соответствующему ответу растения. К такого рода клеточным реакциям относятся экспрессия различных генов, активация ферментов и канальных белков (Morris, 2010). Основными молекулами МАРК, активируемыми при стрессе, являются МРК3, МРК4 и МРК6. Использование ингибитора МАРК2 снижает активность абсцизовой кислоты во время закрытия устьиц (Mehlmer et al., 2010).

В классическом сигнальном каскаде МАРК, МАРККК активируется стимулированными рецепторами плазматической мембраны (Wang et al., 2014; Çakır et al., 2015). МАРККК активирует МАРКК путем фосфорилирования консервативного мотива S/T-XXXXX-S/T (S/T представляет собой серин/треонин, а X – произвольную аминокислоту) в МАРКК. Впоследствии МАРКК активирует МАРК путем фосфорилирования мотива ТХУ (Т представляет собой треонин, У – тирозин и Х – любую аминокислоту) (Taj, 2010). МАРК активирует киназы, ферменты, факторы транскрипции и другие факторы ответа и передает внеклеточные сигналы окружающей среды клеткам. При солевом стрессе каскад МАРК связан с ME2K, который активирует M2K2 и подавляет МРК4 и МРК6 (Teige., 2004). Экспрессия генов МАРК, *ZmMPK3*, *ZmMAPK5* и *ZmSIMK1* в условиях солевого стресса была обнаружена у кукурузы (*Zea mays* L.) (Ding et al., 2009; Wang et al., 2010). При солевом стрессе или при обработке растения этиленом, салициловой кислотой, абсцизовой кислотой в растении накапливается РНК транскрипт *ZmMPK3* (Wang et al., 2010). *ZmMPK5* и *ZmMPK7* можно активировать путем обработки растения абсцизовой кислотой (Lin et al., 2009; Zong et al., 2009).

В ходе исследований, проведенных на трёх видах хлопчатника, было идентифицировано 74 гена МАРК, изучены белки, кодируемые этими генами, и их физические и химические свойства. (Sadau et al., 2022). Стресс-чувствительный ген МАРК группы С *GhMPK2* хлопчатника (*Gossypium hirsutum* L.) индуцировался абсцизовой кислотой и абиотическими стрессами, таким как NaCl , и обезвоживанием. Конститутивная сверхэкспрессия *GhMPK2* у табака (*Nicotiana tabacum* L.) приводила к снижению чувствительности к абсцизовой кислоте как во время прорастания семян, так и вегетативного роста. Трансгенные растения имели пониженную скорость потери воды и демонстрировали повышенную устойчивость к засухе и соли, и эти результаты убедительно свидетельствуют о том, что *GhMPK2* положительно регулирует устойчивость к соли и засухе у трансгенных растений (Zhang et al., 2011). В то же время было показано, что *GhMPK4* (Cotton mitogen-activated protein kinase 4) действует как негативный регулятор экспрессии генов, связанных со стрессом, в растениях и участвует в ответе на солевой и осмотический стресс (Wang et al., 2015).

Основная цель проведенных исследований – оценить изменения уровня экспрессии гена *GhMAPK* у хлопчат-

ника при двух разных концентрациях соли NaCl (100 мМ и 200 мМ) и одновременно сравнить экспрессию между устойчивыми и чувствительными сортами.

Материал и методы

Исследования проводили на базе Отдела технических и кормовых культур Института генетических ресур-

сов Министерства науки и образования Азербайджанской Республики. В качестве материала исследования был использован тридцать один сорт хлопчатника, относящегося к виду *Gossypium hirsutum* L. Из этих сортов, взятых из Национального Генбанка Азербайджана, тринадцать были местными (Азербайджан), а восемнадцать – интродуцированными. Используемые сорта и их происхождение представлены в таблице 1.

Таблица 1. Материал исследования

Table 1. Research material

Генбанк ID/ Genebank ID	Сорт/ Cultivar	Происхождение/ Origin	Генбанк ID/ Genebank ID	Сорт/ Cultivar	Происхождение/ Origin
AzGR-10139	‘Агдаш-3’	Азербайджан	-	‘Селект’	Греция
AzGR-3601	‘АП-317’	Азербайджан	AzGR-3590	‘Кыргызстан-174’	Кыргызстан
AzGR-10202	‘Байрактар’	Азербайджан	AzGR-13638	‘Бейазалтун-440’	Турция
AzGR-11836	‘Баракат’	Азербайджан	AzGR-13637	‘Едесса’	Турция
AzGR-5852	‘Гянджа-110’	Азербайджан	-	‘ЖСН-12’	Турция
AzGR-7733	‘Гянджа-114’	Азербайджан	AzGR-13640	‘Каризма’	Турция
-	‘Гянджа-160’	Азербайджан	AzGR-13636	‘Лима’	Турция
AzGR-11468	‘Гянджа-182’	Азербайджан	-	‘Май-344’	Турция
AzGR-12215	‘Гянджа-195’	Азербайджан	AzGR-13641	‘ПДЖ’	Турция
AzGR-12216	‘Гянджа-200’	Азербайджан	-	‘Сезенер-76’	Турция
AzGR-11839	‘Зафар’	Азербайджан	AzGR-13639	‘Флаш’	Турция
AzGR-835	‘Карабах-11’	Азербайджан	AzGR-3591	‘Наваи-9’	Узбекистан
-	‘Карабах-12’	Азербайджан	AzGR-5396	‘Ташкент-1’	Узбекистан
-	‘Ассос’	Греция	-	‘Ташкент-2’	Узбекистан
-	‘Кристина’	Греция	-	‘Ташкент-3’	Узбекистан
-	‘Прайм’	Греция			

Схема посадки. Предварительно фумигированные семена были посажены в пластиковые контейнеры в пяти повторностях по три семени на каждый образец для контрольного и солевого вариантов. Растения поливали до момента наступления стадии первого настоящего листа три раза в неделю, используя 300 мл раствора Хогланда (Hoagland, Arnon, 1950) без NaCl. От фазы перехода к основному листу растения постепенно подвергались солевому стрессу путем добавления соли NaCl к раствору для полива в концентрациях 100 мМ и 200 мМ. Контрольные образцы были политы раствором Хогланда без соли NaCl.

Молекулярно-генетический анализ. Для проведения транскриптомного анализа листья трех проростков были собраны через 72 часа после солевого стресса в одну пробирку, чтобы минимизировать эффект гетерогенности транскриптома. Все собранные образцы сразу же были заморожены в жидком азоте и хранились при -70°C до

экстракции РНК.

Выделение РНК из листьев растений было проведено по протоколу RNX-Plus Solution (SinaClon, Cat/№.EX6101). Для синтеза полноразмерной кДНК был использован набор для синтеза кДНК первой цепи SinaClon (SinaClon, Cat/№.RT5201). Определение качества кДНК было проверено с помощью оборудования NanoDrop 2000/2000c (Thermo Fisher Scientific, Cat/№. ND2000CLAPTOP).

Для разработки праймера для гена *GhMAPK*, ассоциированного со стрессом, соответствующая последовательность (FJ966890.1) с известной полной кодирующей последовательностью была выбрана из базы данных NCBI (URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucscore> [дата обращения 18.10.2023]). В качестве эндогенного стабилизирующего фактора был использован ген, кодирующий бета-тубулин AF487511.1 (табл. 2). Дизайн праймеров осуществляли с использованием интернет-ресурса URL: <https://primer3.ut.ee/> [дата обращения 18.10.2023].

Таблица 2. Характеристика использованных праймеров
Table 2. Characteristics of the primers used

Ген/ Gene	Праймер/ Primer	Последовательность/ Sequence	nmol	Tm	GC %
<i>GhTUB1</i>	Прямой/ Forward	ATGGATCTGGAACCCGGTAC	17.19	59.35	55
	Обратный/ Reverse	AATCGCAATTCTCGGCTTCC	19.16	57.30	50
<i>GhMAPK</i>	Прямой/ Forward	CCAACACCCTTACATGGCAC	16.53	59.35	55
	Обратный/ Reverse	GCAGCTTCGGGATGGTAATG	15.93	59.35	55

Количественная ПЦР-реакция была проведена с использованием оборудования Rotor Gene Q 5plex (Qiagen, Венло, Нидерланды, № по каталогу ID: 9001570) в следующих этапах: начальная денатурация (95°C, 5'), 35 циклов элонгации (95°C, 15"; 58°C, 0,5'; 72°C, 1'), кривая плавления (72°C, 1').

Нормализованный коэффициент экспрессии рассчитывали по методу 2-ΔΔCT, предложенному Пффафлом (Pfaffl, 2001), следующим образом:

Нормализованный коэффициент экспрессии = $2^{\Delta\Delta CT}$, целевой ген (контроль- стрессовый вариант) / $2^{\Delta\Delta CT}$, эталонный ген (контроль – стрессовый вариант) = $2 - [(CT, \text{целевой ген (стрессовый вариант)} - \Delta CT, \text{целевой ген (контроль)}) - [(\Delta CT, \text{эталонный ген (стрессовый вариант)} - \Delta CT, \text{эталонный ген (контроль)}) = 2 - \Delta\Delta CT$

Результаты

В результате изучения уровня экспрессии гена *GhMAPK* в концентрациях 100 мМ и 200 мМ соли NaCl выявлено, что экспрессия этого гена снизилась у 13 образцов по сравнению с контролем при обеих концентрациях соли NaCl, а увеличилась у восьми образцов и показана неопределенная динамика у 10 проб. При концентрации соли 100 мМ снижение уровня наработки транскриптов гена *GhMAPK* наблюдалось у 17 образцов по сравнению с контролем, а увеличение – у 14, тогда как при концентрации 200 мМ снижение отмечено у 19 и увеличение – у 12 образцов из всех тридцати одного изученных (табл. 3).

Таблица 3. Изменение уровня экспрессии гена *GhMAPK* по сравнению с контролем (в количество раз)

Table 3. Change in the *GhMAPK* gene expression level compared to control (number of times)

Сорт/ Cultivar	Концентрация соли (NaCl)/ Salt concentration	Относительный уровень экспрессии/ Relative expression level	Сорт/ Cultivar	Концентрация соли (NaCl)/ Salt concentration	Относительный уровень экспрессии/ Relative expression level
‘Агдаш-3’	100 mM	↑1,021	‘Селект’	100 mM	↓0,979
	200 mM	↓0,768		200 mM	↑1,986
‘АП-317’	100 mM	↓0,323	‘Кыргызстан -174’	100 mM	↓0,432
	200 mM	↓0,183		200 mM	↓0,001
‘Байрактар’	100 mM	↓0,124	‘Бейазалтун-440’	100 mM	↓0,503
	200 mM	↓0,001		200 mM	↑97,68
‘Баракат’	100 mM	↑1,057	‘Едесса’	100 mM	↑1,892
	200 mM	↓0,01		200 mM	↑7,062
‘Гянджа-110’	100 mM	↑6,105	‘ЖСН-12’	100 mM	↑14,72
	200 mM	↓0,001		200 mM	↑14,83
‘Гянджа-114’	100 mM	↓0,002	‘Каризма’	100 mM	↑1,815
	200 mM	↓0,01		200 mM	↓0,009
‘Гянджа-160’	100 mM	↓0,001	‘Лима’	100 mM	↑54,57
	200 mM	↓0,308		200 mM	↑17,75
‘Гянджа-182’	100 mM	↓0,007	‘Май-344’	100 mM	↓0,014

Сорт/ Cultivar	Концентрация соли (NaCl)/ Salt concentration	Относительный уровень экспрессии/ Relative expression level	Сорт/ Cultivar	Концентрация соли (NaCl)/ Salt concentration	Относительный уровень экспрессии/ Relative expression level
	200 mM	↓0,008		200 mM	↑1,945
‘Гянджа-195’	100 mM	↑4,141	‘ПДЖ’	100 mM	↑5,205
	200 mM	↑1,007		200 mM	↓0,017
‘Гянджа-200’	100 mM	↓0,829	‘Сезенер-76’	100 mM	↓0,033
	200 mM	↓0,012		200 mM	↓0,003
‘Зафар’	100 mM	↑2,639	‘Флаш’	100 mM	↑16,8
	200 mM	↑10,13		200 mM	↓0,02
‘Карабах-11’	100 mM	↑2,928	‘Наваи-9’	100 mM	↑215,3
	200 mM	↑8,515		200 mM	↑1261
‘Карабах-12’	100 mM	↓0,901	‘Ташкент-1’	100 mM	↓0,003
	200 mM	↑3,317		200 mM	↓0,008
‘Ассос’	100 mM	↓0,013	‘Ташкент-2’	100 mM	↓0,031
	200 mM	↓0,206		200 mM	↓0,148
‘Кристина’	100 mM	↑9,646	‘Ташкент-3’	100 mM	↓0,045
	200 mM	↑7,16		200 mM	↓0,002
‘Прайм’	100 mM	↓0,01			
	200 mM	↓0,104			

При концентрации соли NaCl 100 mM, ‘Гянджа-110’ среди местных Азербайджанских сортов, и ‘Наваи-9’ (Узбекистан) среди интродуцированных сортов, показали максимальное повышение уровня экспрессии по сравнению с контролем и превосходили другие образцы. При этой концентрации ‘Агдаш-3’ среди местных сортов, и ‘Каризма’ из интродуцированных сортов, показали наименьшее повышение уровня транскрипции по сравнению с контролем. Среди образцов со сниженной экспрессией, по сравнению с контрольным вариантом, у сортов ‘Карабах-12’ и ‘Селект’ наблюдался наибольший уровень экспрессии, тогда как у ‘Гянджа-160’ и ‘Ташкент-1’ – наименьший.

При концентрации соли NaCl 200 mM уровень экспрессии гена *GhMAPK* был максимальным у местного сорта ‘Зафар’ и у сорта ‘Наваи-9’ из Узбекистана, однако ‘Гянджа-195’ среди местных сортов, и ‘Май-344’ из Тур-

ции показали минимальное повышение уровня экспрессии данного гена среди всех образцов. В случаях сниженной экспрессии по сравнению с контролем, наибольший уровень наблюдался у сорта ‘Агдаш-3’ среди местных сортов и у сорта ‘Ассос’ из Греции среди интродуцированных сортов, тогда как наименьший уровень экспрессии среди местных и интродуцированных сортов наблюдался у ‘Байрагдар’, ‘Гянджа-110’ и ‘Кыргызстан 174’.

Обсуждение

В наших предыдущих исследованиях (Alizade 2022b; Alizade, Mammadova, 2023; Alizade et al., 2023) были проанализированы различные морфометрические показатели у изученных в данном исследовании образцов в условиях стресса и были выявлены устойчивые и чувствительные сорта (табл. 4).

Таблица 4. Солеустойчивость изучаемых сортов

Table 4. Salt tolerance of the studied cultivars

Устойчивый/ Tolerant	Умеренно устойчивый/ Moderately tolerant	Чувствительный/ Susceptible
‘АП-317’, ‘Кыргызстан-174’, ‘Ташкент-2’, ‘Ташкент-3’, ‘Наваи-9’, ‘Бейазалтун-440’	‘Агдаш-3’, ‘Байрактар’, ‘Баракат’, ‘Гянджа-110’, ‘Гянджа-114’, ‘Гянджа-160’, ‘Гянджа-195’, ‘Гянджа-200’, ‘Зафар’, ‘Карабах-11’, ‘Карабах-12’, ‘Ассос’, ‘Кристина’, ‘Прайм’, ‘Селект’, ‘Едесса’, ‘ЖСН-12’, ‘Лима’, ‘Май-344’, ‘ПДЖ’, ‘Сезенер-76’, ‘Флаш’, ‘Ташкент-1’	‘Гянджа-182’, ‘Каризма’

Сравнительный анализ уровня экспрессии изучаемого гена у устойчивых и чувствительных сортов, отобранных на основе морфофизиологических параметров, показал широкое разнообразие по уровню экспрессии. В результате исследования не было выявлено чётких тенденций в реакции выбранных устойчивых и чувствительных сортов на высокую концентрацию соли. При высокой концентрации соли у устойчивых и чувствительных сортов наблюдали как увеличение, так и уменьшение уровня транскрипции. Например, хотя уровень экспрессии у солеустойчивого сорта 'Наваи-9' увеличился при обеих концентрациях соли, он снижался у солеустойчивых сортов 'Ташкент-2' и 'Ташкент-3'. В то же время, хотя у солечувствительного сорта 'Каризма' уровень экспрессии гена *GhMAPK* повышался при концентрации соли 100 мМ, у другого чувствительного сорта 'Гянджа-182' он снижался. Результаты сравнительного анализа уровня экспрессии у солеустойчивых и чувствительных сортов не были похожими на результаты, полученные N. Taghizadeh (Taghizadeh et al., 2018) и её коллегами при оценке уровня экспрессии генов, связанных с солевым стрессом, у сортов хлопчатника. Таким образом, было установлено, что после стресса, вызванного засолением, относительная экспрессия *GhMPK2* была значительно увеличена у толерантного сорта, чем у чувствительного сорта. Также в исследовании, проведенном P. Shi и M. Gu (Shi, Gu, 2020) на растении киноа, было обнаружено, что экспрессия гена, кодирующего МКК, последовательно повышалась в разные временные интервалы у солеустойчивых генотипов.

Заключение

Таким образом, на основании полученных данных, сходные и разные уровни транскриптов у образцов, принадлежащих к разным географическим группам и различающихся по солеустойчивости, свидетельствуют о том, что солеустойчивость имеет сложный генетический контроль. В то же время различия между восприимчивой и резистентной группами позволяют говорить о том, что устойчивость образцов контролируется отдельными доминантными генами.

References/Литература

- Alizade Sh. Role of miRNAs in cotton salt stress responses. *Advances in Biology & Earth Sciences*. 2022a;7(1):80-84. [In Russian] (Ализаде Ш. Роль мРНК в ответах на солевой стресс хлопчатника. *Advances in Biology & Earth Sciences*. 2022a;7(1):80-84).
- Alizade Sh. Comparative study of SPAD values in cotton plant under salt stress. *Proceedings of Genetic Resources Institute of ANAS*. 2022b;11(1):139-145. [In Russian] (Ализаде Ш. Сравнительное исследование SPAD значения у растений хлопчатника в условиях солевого стресса. *Труды Института генетических ресурсов Национальной академии наук Азербайджана*. 2022b;11(1):139-145).
- Alizade Sh., Mammadova R. Assessment of salt stress resistance of cotton varieties based on different parameters. *Advances in Biology & Earth Sciences*. 2023;8(1):58-66.
- Alizade Sh., Mammadova R., Sirajli N. Evaluation of morphometric traits of upland cotton genotypes under different concentration of NaCl. *Advances in Biology & Earth Sciences*. 2023;8(3):301-307.
- Benetka W., Mehlmer N., Maurer-Stroh S., Sammer M., Koranda M., Neumuller R., Betschinger J., Knoblich J.A., Teige M., Eisenhaber F. Experimental testing of predicted myristoylation targets involved in asymmetric cell division and calcium-dependent signalling. *Cell Cycle*. 2008;7(23):3709-3719. DOI: 10.4161/cc.7.23.7176
- Botella M.A., Rosado A., Bressan R., Hasegawa P.M. Plant adaptive responses to salinity stress. In: M.A. Jenks, P.M. Hasegawa (eds). *Plant Abiotic Stress*. Blackwell Publishing Ltd; 2005. p.37-70. DOI: 10.1002/9780470988503.ch3
- Boudsocq M., Willmann M.R., McCormack M., Lee H., Shan L., He P., Bush J., Cheng S.-H., Sheen J. Differential innate immune signalling via Ca²⁺ sensor protein kinases. *Nature*. 2010;464:418-422. DOI: 10.1038/nature08794
- Çakır B., Kılıçkaya O. Mitogen-activated protein kinase cascades in *Vitis vinifera*. *Frontiers in Plant Science*; 2015;6:1-18. DOI: 10.3389/fpls.2015.00119
- Ding H.-D., Zhang X.-H., Xu S.-C., Sun L.-L., Jiang M.-Y., Zhang A.-Y., Jin Y.-G. Induction of protection against paraquat-induced oxidative damage by abscisic acid in maize leaves is mediated through mitogen-activated protein kinase. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2009;51(10):961-972. DOI: 10.1111/j.1744-7909.2009.00868.x
- Gong Z. Plant abiotic stress: new insights into the factors that activate and modulate plant responses. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2021;63(3):429-430. DOI: 10.1111/jipb.13079
- Hoagland D.R., Arnon D.I. The Water-Culture Method for Growing Plants without Soil. Circular 347. Revised January 1950. Berkeley: The College of Agriculture, University of California; 1950.
- Lee J.S., Wang S., Sritubtim S., Chen J.-G., Ellis B.E. Arabidopsis mitogen-activated protein kinase MPK12 interacts with the MAPK phosphatase IBR5 and regulates auxin signaling. *The Plant Journal*. 2009;57(6):975-985. DOI: 10.1111/j.1365-3113.2008.03741.x
- Lin F., Ding H., Wang J., Zhang H., Zhang A., Zhang Y., Tan M., Dong W., Jiang M. Positive feedback regulation of maize NADPH oxidase by mitogen-activated protein kinase cascade in abscisic acid signalling. *Journal of Experimental Botany*. 2009;60(11):3221-3238. DOI: 10.1093/jxb/erp157
- Mehlmer N., Wurzing B., Stael S., Hofmann-Rodriguez D., Csaszar E., Pfister B., Bayer R., Teige M. The Ca²⁺-dependent protein kinase CPK3 is required for MAPK-independent salt-stress acclimation in Arabidopsis. *The Plant Journal*. 2010;63(3):484-498. DOI: 10.1111/j.1365-3113.2010.04257.x
- Morris P.C. Integrating lipid signalling, mitogen-activated protein kinase cascades and salt tolerance. *New Phytologist*. 2010;188(3):640-643. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2010.03507.x
- Pfaffl M.W. A new mathematical model for relative quantification in real-time RT-PCR. *Nucleic Acids Research*. 2001;29(9):1-6. DOI: 10.1093/nar/29.9.e45
- Sadav S.B., Mehari T.G., Ahmad A., Tajo S.M., Ibrahim S., Iqbal M.Sh., Elasad M., Zhang J., Wei H., Yu Sh. Genome wide identification and characterization of MAPK genes reveals their potential in enhancing drought and salt stress tolerance in *Gossypium hirsutum*. *Journal of Cotton Research*. 2022;5:1-17. DOI: 10.1186/s42397-022-00131-w
- Shi P., Gu M. Transcriptome analysis and differential gene expression profiling of two contrasting quinoa genotypes in response to salt stress. *BMC Plant Biology*. 2020;20:568. DOI: 10.1186/s12870-020-02753-1
- Taghizadeh N., Ranjbar G., Nematzadeh G., Ramazani-Moghaddam R.M. Salt-related genes expression pattern in salt-tolerant and salt-sensitive cultivars of cotton (*Gossypium* sp.) under NaCl stress. *Journal of Plant Molecular Breeding*. 2018;6(1):1-15. DOI: 10.22058/JPMB.2018.75866.1151
- Taj G., Agarwal P., Grant M., Kumar A. MAPK machinery in plants, *Plant Signaling & Behavior*. 2010;5(11):1370-1378. DOI: 10.4161/psb.5.11.13020
- Teige M., Scheikl E., Eulgem T., Dóczi R., Ichimura K., Shinozaki K.,

- Dangl J.L., Hirt H. The MKK2 pathway mediates cold and salt stress signaling in *Arabidopsis*. *Molecular Cell*. 2004;15(1):141-152. DOI: 10.1016/j.molcel.2004.06.023
- Wang G., Lovato A., Polverari A., Wang M., Liang Y.-H., Ma Y.-C., Cheng Z.-M. Genome-wide identification and analysis of mitogen activated protein kinase kinase gene family in grapevine (*Vitis vinifera*). *BMC Plant Biology*. 2014;14(1):219. DOI: 10.1186/s12870-014-0219-1
- Wang N.-N., Zhao L.-L., Lu R., Li Y., Li X.-B. Cotton mitogen-activated protein kinase4 (GhMPK4) confers the transgenic *Arabidopsis* hypersensitivity to salt and osmotic stresses. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 2015;123(3):619-632. DOI: 10.1007/s11240-015-0865-5
- Wang X.-J., Zhu S.-Y., Lu Y.-F., Zhao R., Xin Q., Wang X.-F., Zhang D.-P. Two coupled components of the mitogen-activated protein kinase cascade MdMPK1 and MdMKK1 from apple function in ABA signal transduction. *Plant Cell Physiology*. 2010;51(5):754-766. DOI: 10.1093/pcp/pcq037
- Wurzinger B., Mair A., Pfister B., Teige M. Cross-talk of calcium-dependent protein kinase and MAP kinase signaling. *Plant Signaling and Behavior*. 2011;6(1):8-12. DOI: 10.4161/psb.6.1.14012
- Yang D.H., Hettenhausen C., Baldwin I.T., Wu J. Silencing *Nicotiana attenuate* calcium-dependent protein kinases, *CDPK4* and *CDPK5*, strongly up-regulates wound- and herbivory-induced jasmonic acid accumulations. *Plant Physiology*. 2012;159(4):1591-1607. DOI: 10.1104/pp.112.199018
- Yildiz M., Poyraz İ., Zavdar A., Tszgen Y., Beyaz R. Plant responses to salt stress. In: I.Y. Abdurakhmonov (ed.) *Plant Breeding – Current and Future Views*. London: IntechOpen Limited; 2020. p.1-18. DOI: 10.5772/intechopen.93920
- Zhang L., Xi D., Li S., Gao Z., Zhao S., Shi J., Wu C., Guo X. A cotton group C MAP kinase gene, *GhMPK2*, positively regulates salt and drought tolerance in tobacco *Plant Molecular Biology*. 2011;77(1-2):17-31. DOI: 10.1007/s11103-011-9788-7
- Zhu J.K. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology*. 2002;53:247-273. DOI: 10.1146/annurev.arplant.53.091401.143329
- Zong X.J., Li D.P., Gu L.K., Li D.Q., Liu L.X., Hu X.L. Absciscic acid and hydrogen peroxide induce a novel maize group C MAP kinase gene, *ZmMPK7*, which is responsible for the removal of reactive oxygen species. *Planta*. 2009;229(3):485-495. DOI: 10.1007/s00425-008-0848-4

Информация об авторе

Шадер Айдын Ализаде, Аспирант (генетика), Факультет биологии, Бакинский государственный университет, АЗ1148 Азербайджан, Баку, ул. Академика Захида Халилова, 23; научный сотрудник, Отдел технических и кормовых культур, Институт генетических ресурсов Министерства науки и образования Азербайджанской Республики, АЗ1106 Азербайджан, Баку, Азадлыг пр., 155, shader622@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6059-2330>

Information about the author

Shader A. Alizade, PhD student (Genetics), Faculty of Biology, Baku State University, 23, Academician Zahid Khalilov Street, Baku AZ1148, Azerbaijan; Researcher, Department of Industrial and Forage Crops, Genetic Resources Institute of Ministry of Science and Education of Azerbaijan Republic, 155, Azadlig Avenue, Baku, AZ1106 Azerbaijan, shader622@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6059-2330>

Вклад автора: автор сделал самостоятельный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the author: the author contributed to this article all alone.

Конфликт интересов: автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the author declares no conflict of interests.

Статья поступила в редакцию 25.10.2023; одобрена после рецензирования 23.11.2023; принята к публикации 15.12.2023.

The article was submitted on 25.10.2023; approved after reviewing on 23.11.2023; accepted for publication on 15.12.2023.