

O'SIMLIKLARNING TUZ STRESSIGA CHIDAMLILIGIDA miRNKLARNING ROLI.

Usmanov Dilshod Erkinbaevich PhD., Abdukarimov Sharofiddin Sayfidinovich k.i.x., Sobirov Botirjon Masharif o'g'li k.i.x., Mirzaxmedov Muxammadjon Xoshimjonovich k.i.x., Azimov Avazxon Abbasovich k.i.x., Radjapov Farxod Sunnatullaevich k.i.x. Salaxutdinov Il'xom Baxtiyarovich PhD, Buriev Zabardast Tojiboevich b.f.d.,
O'zRFA Genomika va bioinformatika markazi.
e-mail: dilshodusmonov1987@gmail.com

Annotatsiya. MikroRNKlar (miRNKlar) kodlanmaydigan endogen kichik RNKlar sinfi (uzunligi 20-24 nukleotidlar) bo'lib, ular maqsadli mRNKning parchalanishi yoki translyatsiya jarayonining ingibitsiyasi orqali gen ekspressiyasini tartibga soladi. O'simliklar vegetatsiyasi davrida duch keladigan ko'plab abiotik va biotik omillarga javob berishda miRNKlar post-transkripsiya omili sifatida gen ekspressiyasini boshqarishda ishtrok etadi. miRNK lar gen ekspressiyasini boshqarishda nishon genga nafaqat to'g'ridan-to'g'ri bog'lanadi, balki transkripsiya omillari (TF) orqali ham tasir ko'rsatadi. miRNK lar o'simliklarning o'sishi va rivojlanishiga, morfogenezga va stress omillarga javob berishda muhim ro'l o'ynaydi. Odatda, miRNK lar stress omillar tasirida ekspressiyasining oshishi ularning maqsadli nishon gen mRNK sining parchalanishi, ijobiy regulyator gen mRNK larining ekspressiyasining oshishiga olib keladi. So'nggi o'n yillikda o'simlik miRNKlarini tadqiq qilish borasida olib borilgan tadqiqotlar, asosan bir yoki bir nechta atrof-muhit omillari (sho'rlanish, qurg'oqchilik, sovuq, haroratning ko'tarilishi, mineral moddalarni o'zlashtirishning pastligi) ga javob beradigan o'simlik miRNKlarini aniqlash, ularning tuzilishini profillash hamda stressga javob berish va bardoshlilikdagi rolini aniqlashga qaratilgan. Ushbu maqolamizda sho'rlanish stress sharoitida o'simliklarda aniqlangan miRNK lar haqida ma'lumotlar keltirib o'tamiz.

Kalit so'zlar: miRNK, *A.thaliana*, mikroRNK ekspressiyasini tahlil qilish, ekspressiyaning darajasi, Overexpressiya, short tandem target mimic (STTM)

РОЛЬ микроРНК В УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К СОЛЕВОМУ СТРЕССУ.

Усманов Дилшод Эркинбаевич PhD., Абдукаримов Шарофиддин Сайфидинович м.н.с., Собиров Ботиржон Машариф угли м.н.с., Мирзахмедов Мухаммаджон Хошимжонович м.н.с., Азимов Авазхон Аббасович м.н.с., Раджапов Фарход Суннатуллаевич м.н.с., Салахутдинов Ильхом Бахтиярович PhD, Буриев Забардаст Таджибоевич д.б.н.,
АНРУз Центр геномики и биоинформатики
e-mail: dilshodusmonov1987@gmail.com

Аннотация. МикроРНК (miRNA) являются классом эндогенных малых некодирующих РНК (длиной 20–24 нуклеотида), которые регулируют экспрессию генов посредством распада мРНК-мишени или ингибирования трансляции. В ответ на многие абиотические и биотические факторы, встречающиеся во время роста растений, микроРНК участвуют в регуляции экспрессии генов в качестве пост транскрипционных факторов. микроРНК не только напрямую связываются целевым геном в процессе контроля экспрессии, но и воздействуют на него через факторы транскрипции (TF). МикроРНК играют важную роль в росте и развитии растений, а также в морфогенезе и ответной реакции на стрессовые факторы. Обычно увеличение экспрессии микроРНК под влиянием стрессовых факторов приводит к деградации мРНК их генов-мишеней и к увеличению экспрессии мРНК позитивных регуляторных генов. В последнее время исследования микроРНК растений были в основном сосредоточены на одном или нескольких факторах окружающей среды (засоление, засуха, холод, низкое поглощение минералов) и были направлены на выявление микроРНК растений, которые реагируют на стресс, профилирование их структуры и определение их роли в ответной реакции на стрессовые факторы. В нашей статье мы представим информацию о микроРНК, обнаруженных у растений в условиях засоления.

Ключевые слова: *миРНК, A.thaliana, анализ экспрессии микроРНК, уровень экспрессии, оверэкспрессия, короткий тандемный мишень-мимик (STTM).*

THE ROLE OF MIRNAS IN PLANT RESISTANCE TO SALT STRESS.

Usmanov Dilshod Erkinbaevich Ph.D., Abdukarimov Sharofiddin Sayfidinovich junior researcher, Sobirov Botirjon Masharif ugli junior researcher, Mirzakhmedov Mukhammadjon Khoshimjonovich junior researcher, Azimov Avazkhon Abbasovich junior researcher, Radjapov Farkhod Sunnatullaevich junior researcher, Salakhutdinov Ilkhom Bakhtiyarovich Ph.D., Buriev Zabardast Tadjiboevich doctor of biological sciences, UzRFA Center for Genomics and Bioinformatics.
e-mail: dilshodusmonov1987@gmail.com

Annotation. *MicroRNAs (miRNAs) are a class of endogenous small non-coding RNAs (20–24 nucleotides in length) that regulate gene expression by degrading the target mRNA or inhibiting translation. In response to many abiotic and biotic factors encountered during plant growth, microRNAs are involved in the regulation of gene expression as post-transcriptional factors. miRNAs not only bind directly to the target gene in the process of expression control, but also act on it through transcription factors (TF). MicroRNAs play an important role in plant growth and development, as well as in morphogenesis and response to stress factors. Usually, an increase in microRNA expression under the influence of stress factors leads to the degradation of mRNA of their target genes and to an increase in the expression of mRNA of positive regulatory genes. Recently, research on plant microRNAs has been mainly focused on one or more environmental factors (salinity, drought, cold, low mineral uptake) and aimed at identifying plant microRNAs that respond to stress, profiling their structure, and determining their role in response. responses to stressors. In our article, we will present information on miRNAs found in plants under saline conditions.*

Keywords: *miRNK, A.thaliana, microRNA expression analysis, expression level, Overexpression, short tandem target mimic (STTM).*

KIRISH.

Tuproq sho'rlanishi butun dunyo bo'ylab kengayib borayotgan ekologik muommolardan biri hisoblanadi. FAO tuproqlar portal malumotlariga asosan 118 ta davlatdan olingan ma'lumotlarga ko'ra, dunyo yer maydonining 85% ni egallagan holda, 424 million gektardan ortiq tuproqning ustki qatlami (0-30 sm) va 833 million gektar er osti qatlami (30-100 sm) turli darajadagi tuz bilan zararlangan [1]. Sho'rlanish o'simliklarning o'sishi, rivojlanishi va hosildorligiga salbiy ta'sir ko'rsatadi va bu o'simliklarni ko'paytirish uchun jiddiy muammo tug'diradi. Tuz konsentratsiyasi normal darajadan oshib ketganda, tuproqdagi suv potentsiali pasayadi, bu esa o'simlik ildizlari tomonidan suvning so'rilishini kamaytiradi. Sho'rlanish stress omili o'simliklarga tasiriga ko'ra uch yoki giperosmotik, ion toksikligi va oksidlovchi darajalarga bo'linishi tasnif etilgan [2].

O'simliklarda sho'rlanishga chidamliligini oshirish uchun klassik transgenik yondashuv endogen mudofaa mexanizmlarini ko'paytirish orqali amalga oshiriladi, ko'pincha bitta genli yondashuv orqali va odatda mos keladigan osmolitlar, antioksidantlar, poliaminlar sintezini kuchaytirish, gormonlar gomeostazini saqlash, transkripsiya omillari, tashuvchilarni yoki modifikatsiyani o'z ichiga oladi. Ba'zida tartibga soluvchi oqsillar yoki fitogormonlar darajasining genetik manipulyatsiyasi sho'rlanishga chidamliligini ta'minlaydi, ammo bularning barchasi o'simliklarning o'sishi yoki hosildorligining istalmagan pasayishiga olib kelishi mumkin. Yuqorida keltirilgan barcha biologik jarayonlarning boshqarilishida mikroRNKlarning muhim post-transkripsiya regulyatorlari sifatida rol o'ynashligi so'ngi 10 yillikda olib borilayotgan tadqiqotlarda yaqqol namoyon bo'ldi [3,4].

Tuz stress omiliga chidamlilikni fiziologik, molekulyar va transkripsiya darajalari o'simlik turlarida yaxshi tavsiflangan [5,6] lekin, miRNK larning o'simlik turlarida tuz stress omiliga chidamlilikni namoyan qilishidagi mexanizmlari yetarlicha to'g'ri tushuntirilmagan [7]. Chunki bitta miRNK stress signali javob reaksiyasida gen maxsuloti mRNK, transkriptom faktorlar va ularning xosilalari bilan bog'lanadi. miRNKlar o'simliklarni rivojlanishi ishtrok

etishdan tashqari, o'simlik turlarida abiotik va biotik stress omillarga javobgar gen ekspressiyalarini ham tartibga solishda ishtrok etadi [8]. miRNK lar nishon genlarining aniqlanishi va ularga tasir qilish mexanizmlarini tushunish, abiotik va biotik stress omillarga chidamli o'simliklar olinishiga yordam beradi [9,10]

O'simliklarda miRNKlar aniqlangandan buyon aniqlangan miRNKlarning salmoqli foizi model o'simlik *Arabidopsis thaliana* (*A.thaliana*) ga tog'ri keladi. So'ngi yillarda keyingi avlod sekvinotor (NGS) larining rivojlanishi tufayli nafqat model osimliklarda balki boshqa qishloq xo'jaligi ekinlari viz. *alfalfa* [11], paxta [12], olma [13], switchgrass [14], artishok [15], tamarisk daraxtlari [16], donli ekinlari [17] va boshqalarda ham tuz stress omiligi javob beruvchi miRNKlar aniqlandi. Ulardagi tuzli muhitga javob beruvchi miRNK larni aniqlashda o'simliklarni belgilangan muhitda saqlash vaqtilari (3 soatdan 15 kungacha) va natriy xlor (NaCl) eritmasining turli darajadagi konsentratsiyalarida (80-600 mM) tajribalar olib borilgan [18]. Shu ilmiy tajribalar asosida o'simlik bargi, ildizi, poyasi, guli va mevalari hamda ularning rivojlanish bosqichlaridagi miRNKlar aniqlangan. Shu kabi tuzli muhit va tuzli eritma bilan ishlangan o'simliklarda vaqt oraliqlarida aniqlangan miRNKlar soni bir necha o'n baravrdan yuz barobargacha o'zgarib turadi, chunki bu o'simlik turlari, to'qimalarning o'ziga xosligi, rivojlanish bosqichlari bilan bog'liq bo'lishi mumkin [19]. Biroq, tuz stressi ostida miRNKlarni keng miqyosda aniqlash juda zarur va muhimdir. Chunki, aniqlamgan miRNKlar o'simlik turiga va o'rganlariga qarab turlicha ekspressiyalanishni namoyon etadi. Masalan, tuzli muhit sharoitida *miR393* miRNKsi *A.thaliana*, *T.aestivum*, *A.stolonifera*, *H. spontaneum* osimliklarda yuqori darajada, *O.sativa*, *G.hirsutum*, *G. raimondii*, *S.alterniflora* o'simliklarda esa ushbu miRNK ekspressiyasining pasayishi aniqlangan. Shunga o'xshash xolat *miR396* miRNK sida ham kuzatilgan. Yani o'simliklarga tuzli eritma bilan ishlov berilganda uning ekspressiyalanish darajasi *A.thaliana*, *O.sativa*, *G. raimondii*, *S.alterniflora* da pasayishini, *S.lycopersicum*, *N.tabacum*, *G.hirsutum*, *A.stolonifera*, *R. sativus*, *P. virgatum* da esa oshishini ko'rsatgan. miRNK larning ekspressiyalanish darajasining o'zgarishi nafaqat o'simlik turlarida farq qilishi, balki o'simlik

o'rganlarida ham farqlanishi aniqlangan. *Populus euphratica* o'simligida tuzli muhitda olib borilgan ilmiy tadqiqotlar natijasida aniqlangan miR398 miRNKsi ekspressiyasining o'simlik bargida ko'tarilishi va ildiz qismida pasayishini namoyon etgan [20]. Shu kabi manbalar miRNK lar haqida chuqurroq malumotlarga ega bo'lishni taminlash bilan bir qatorda miRNK tarmog'ini shakillantirishda poydevor bo'lib hizmat qiladi [21]. Tabiiy va suniy tuzli stress omillari tasiri ostida ko'plab o'simlik miRNKlari aniqlangan, ammo ko'p miRNKlar funktsional jihatdan batafsil tavsiflanmagan [22]. Lekin, bioinformatik dasturlar yordamida aniqlangan miRNKlar va ularning nishon genlari hamda ularning ekspressiyalanish darajasi qRT-PCR yordamida tasdiqlash yordamida olingan natijalar ushbu miRNKlarni amaliyotda qo'llash uchun birlamchi malumot sifatida hizmat qiladi. Misol uchun, miR169 kichik RNKsi *A.thalina* o'simligida 300 mM NaCl tuzli eritmad kuchli ekspressiyalinishni ko'rsatgan [23]. Xuddi shu kichik RNK *G. hirsutum* nixollariga esa 50-300 mM NaCl eritmasi bilan tasir ko'rsatilganda uning ekspressiyalanish darajasi pasayganligi kuzatilgan [24]. Albattt yuqorida keltirilgan o'simliklar ikki urug'pallalilar oilasiga mansub bo'lsada ushbu kichik RNK ning 2 hil ekspressiyalanish darajasi kuzatilgan. Bu holat bir urug'pallalilar oilasiga kiruvchi *Z.mays* (makkajo'xori) o'simligida o'zgacha natija ko'rsatgan [36]. Yani o'simliklar 125 mM li NaCl eritmasi bilan ishlangandan 45 daqiqa o'tib tekshirilganda uning ekspressiyalanish darajasi susayishi, 15 kun davomida shu eritma bilan ishlov berilib tekshirilganda esa ekspressiyalanish darajasi oshganligini kuzatishgan [25]. Bu tadqiqotlardan shuni bilish mumkinki, miRNK larning ekspressiyalanish darajasi nafaqat o'simlik turlari o'rtasida farq qilish, balki tasir ettirilayotgan muhitning davomiyligi ham juda muhim hisoblanar ekan .

Turli hil muhitlarda mikroRNK ekspressiyalanish darajasini tahlil qilish bilan o'sha muhitlar uchun chidamli bo'lgan o'simlik genotiplarini olish mumkin. miR156 tuzli stress sharoitida aniqlangan miRNK lar sirasiga mansub bo'lib, bir va ikki urug' pallali o'simliklarda bir xil ekspressiyalanish darajasini namoyon etgan. *A. thaliana*, *S. lycopersicum*, *G. hirsutum*, *T. aestivum* nihollari NaCl tuzining 100-

300 mM li eritmasi bilan ishlov berilganda miR156 miRNKsining ekspressiyalanish darajasi oshganligi va aksincha uning maqsadli geni bo'lgan *Squamosa-promoter binding protein like (SPL)* ning ekspressiyasi susayganligi kuzatilgan [26]. Ushbu ma'lumotlar asosida ushbu miRNK ning ekspressiyasini kuchaytirilishi o'simliklarda tuz stressiga chidamlilikni namoyon etgan [27].

mikroRNK ekspressiyalanish darajasini bioinformatik tahlil qilish asosida o'simliklar genomida aniqlangan miRNKlar va ularning nishon genlari funksiyasini kuchaytirish (overexpression) yoki qisman o'chirish/to'liq ochirish (knocked down/out) yordamida ularning haqiqiy funksiyalari ochib beriladi (jadval-2). Masalan, *A.thaliana* 7 kun davomida 150 mM NaCl eritmasi bilan ishlanishi natijasida *AtMIR397* miRNKsi ekspressiyasini kuchayishi va uning nishon genlari *LACCASE (LAC)*, ayniqsa *LAC2*, *LAC4* va *LAC17* ning sezilarli darajada pasayishiga kuzatildi. Bu esa lignin miqdorining kamayishiga olib keldi. Natijada o'simlik sho'r stress chidamsiz fenotipni namoyon qilgan [23]. *miR394a/b* miRNK si ekspressiyasini kuchaytrish natijasida uning nishon geni *LCR* ning ekspressiyasi darajasi pasaygan va o'simlik *lcr* mutant o'simlik kabi tuz stressiga kuchli sezuvchan fenotipni ko'rsatgan. *LCR* genini funksiyasini kuchaytirish natijasida tuz stressiga chidamli o'simliklar olingan [22]. Yuqorida keltirilgan misollardan ko'rinib turibdiki *miR397* va *miR394a/b* miRNK lar ekspressiya darajasini susayishi tuzga chidamli osimlik genotiplarini olish imkonini beradi. miRNK o'simliklardagi faoliyatini ikki xil texnologiya asosida o'rganish ularning funksiyasini to'liqroq tushinishga yordam beradi. *miR164* miRNK sining ekspressiyalanish darajasi *Z. mays* va *O. sativa* 100-250 mM li NaCl eritmasida pasayish [28,29], *T. aestivum* da esa 300 mM li NaCl eritmasida kuchayishi [26] kuzatilgan. Bunday ma'lumotlar miRNK ga to'liq funksional tarif berish uchun yetarli hisoblanmaydi. Ushbu miRNK ni makka jo'xori o'simligida ekspressiyasini *short tandem target mimic (STTM)* texnologiyasi yordamida susaytirilishi o'simliklarga tuz stressiga kuchli chidamlilikni keltirib chiqargan. Aksincha uning ekspressiyasini kuchaytirilishi o'simliklarda tuz stresiga kuchli sezgir genotiplarni namoyon qilgan [30]. *Growth Regulating Factor (GRF)* geni

faoliyatini boshqarilishida ishtrok etuvchi miR396 miRNK si ekspressiya darajasini kuchaytirilishi *A.thalina* da tuz stressiga chidamsiz, aksincha susaytirilishi chidamlilikni namoyon qilgan [31]. Shu miRNK ning ekspressiyasini *S. lycopersicum* genomida susaytirilishi [32], *N. benthamiana* [33] va *O.sativa* [34] genomlarida kuchaytirilishi o'simliklarda tuz stressiga chidamlilikni ko'rsatgan. Shu kabi amaliy ilmiy tadqiqotlar miRNK va ularning nishon genlari funksiyalari haqida to'liqroq ma'lumotlarga ega bo'lishga yordam beradi.

XULOSA

Tuproqning sho'rlanishi sharoitida sho'rlanishga chidamli o'simliklarni yetishtirish biologik yaxshilashning eng tejamli va samarali texnologiyalaridan biridir. 2000-yillarning boshlarida o'simliklarda miRNK lar aniqlangandan beri o'simlik miRNK lariga qaratilgan tadqiqotlarda ajoyib o'sish kuzatildi. O'simlik miRNK lar haqidagi ilmiy ma'lumotlarini ko'payishi, bu 18-14 nukliotid uzunligidagi kichik molekulalar o'simliklarning o'sishi, rivojlanishi va ularning atrof-muhit tasiri javoblarida hal qiluvchi ro'l o'ynashini yana bir bor tasdiqlaydi. Abiotik stresslarda miRNKlarning molekulyar mexanizmlarini tushunish, ayniqsa iqlim va inson tomonidan o'zgartirilgan atrof-muhit o'zgarishlari sharoitida o'simliklarni ko'paytirish uchun samarali vositadir. miRNK larning o'simlikning tuzli stressga javob berishdagi muhim tartibga soluvchi roli miRNK ni ekinlarda tuzli stressga chidamliligini oshirish uchun qo'llash mumkinligini ko'rsatadi. So'nggi 10 yil ichida asosiy ekin va model o'simlik turlaridan ko'p miqdordagi abiotik va biotik stressga javob beradigan o'simlik-miRNKlar aniqlandi. Yuqori sekvenslash texnologiyalarini joriy qilinishi tadqiqotchilarga nafaqat model o'simliklarda balki qishloq xo'jaligi uchun muhim bo'lgan o'simlik turlarida ham muhim abiotik stresslarga javobgar miRNK ekspressiyasini aniqlanishiga yordam berdi. Bu kabi tadqiqotlarda aniqlangan miRNKlarni arxivlashdan tashqari identifikatsiyalash, ekspressiyalanish profilini shakillantirish va nishon genini taxminiy aniqlash uchun turli xil hisoblash vositalari va bioinformatik dasturlar ishlab chiqilgan. Bioinformatik dasturlar miRNK larning nishon genini aniqlab bersada, ularning aniq funksional xolati o'sha aniqlangan miRNK ni

ekspressiyasini susaytirish yoki kuchaytirish yordamida aniqlanadi. Aniqlangan miRNK lar stress omillarga chidamlilikni oshirish bilan bir qatorda o'simlikning o'sishi va rivojlanishida ham katta ro'l o'ynaydi. Chunki bitta miRNK bir vaqtning o'zida bir necha genlarni faoliyatini boshqarilishida ishtrok etishi mumkin.

miRNK larni o'simliklardagi faoliyatini turli stress omillar tasiri ostida o'rganish va buning yordamida shu stress omillarga chidamlilikni taminlovchi miRNK larning aniqlanishi, o'simliklarning yangi stress omillarga chidamli genotiplarini olishga hizmat qiladi.

FOYDALANILGAN ADABIYOTLAR

1. <https://www.fao.org/soils-portal/data-hub/soil-maps-and-databases/global-map-of-salt-affected-soils/en/>.
2. Kumar V., Khare T., Shriram V., Wani S. H. (2018). Plant small RNAs: the essential epigenetic regulators of gene expression for salt-stress responses and tolerance. *Plant Cell Rep.* 37, 61–75. 10.1007/s00299-017-2210-4.
3. Wani S. H., Kumar V., Khare T., Guddimalli R., Parveda M., Solymosi K., et al.. (2020). Engineering salinity tolerance in plants: progress and prospects. *Planta* 251, 76. 10.1007/s00425-020-03366-6.
4. Sun X., Lin L., Sui N. (2019). Regulation mechanism of microRNA in plant response to abiotic stress and breeding. *Mol. Biol. Rep.* 46, 1447–1457. 10.1007/s11033-018-4511-2.
5. Ahmad, H.M.; Wang, X.; Mahmood-Ur-Rahman; Fiaz, S.; Azeem, F.; Shaheen, T. Morphological and Physiological Response of *Helianthus annuus* L. to Drought Stress and Correlation of Wax Contents for Drought Tolerance Traits. *Arab. J. Sci. Eng.* 2021, 47, 6747–6761.
6. Awan, S.I.; Ahmad, S.D.; Ali, M.A.; Ahmed, M.S.; Rao, A. Use of Multivariate Analysis in Determining Characteristics for Grain Yield Selection in Wheat. *Sarhad J. Agric.* 2015, 31, 139–150.
7. Li, T.; Gonzalez, N.; Inzé, D.; Dubois, M. Emerging Connections between Small RNAs and Phytohormones. *Trends Plant Sci.* 2020, 25, 912–929.

8. Farrokhi, N.; Hahieghrari, B. Chronicles of Dolos and Apate in Plant microRNAs. *Biologia* 2020, 75, 2441–2463.
9. Hombach, S.; Kretz, M. Non-coding RNAs: Classification, biology and functioning. *Adv. Exp. Med. Biol.* 2016, 937, 3–17.
10. Ferdous, J.; Hussain, S.S.; Shi, B.J. Role of microRNAs in plant drought tolerance. *Plant Biotechnol. J.* 2015, 13, 293–305.
11. Arshad M., Gruber M. Y., Wall K., Hannoufa A. (2017). An insight into microRNA156 role in salinity stress responses of alfalfa. *Front. Plant Sci.* 8, 356. 10.3389/fpls.2017.00356
12. Wang W., Liu D., Chen D., Cheng Y., Zhang X., Song L., et al.. (2019). MicroRNA414c affects salt tolerance of cotton by regulating reactive oxygen species metabolism under salinity stress. *RNA Biol.* 16, 362–375. 10.1080/15476286.2019.1574163
13. Ma Y., Xue H., Zhang F., Jiang Q., Yang S., Yue P., et al. (2021). The miR156/SPL module regulates apple salt stress tolerance by activating MdWRKY100 expression. *Plant Biotechnol. J.* 19, 311–323. 10.1111/pbi.13464
14. Liu Y., Li D., Yan J., Wang K., Luo H., Zhang W. (2019). MiR319 mediated salt tolerance by ethylene. *Plant Biotechnol. J.* 17, 2370–2383. 10.1111/pbi.13154
15. Wen F. L., Yue Y., He T. F., Gao X. M., Zhou Z. S., Long X. H. (2020). Identification of miR390-TAS3-ARF pathway in response to salt stress in *Helianthus tuberosus* L. *Gene* 738, 144460. 10.1016/j.gene.2020.144460
16. Ye Y., Wang J., Wang W., Xu L. A. (2020). ARF family identification in *Tamarix chinensis* reveals the salt responsive expression of TcARF6 targeted by miR167. *PeerJ* 8, e8829. 10.7717/peerj.8829
17. Cheng X., He Q., Tang S., Wang H., Zhang X., Lv M., et al. (2021). The miR172/IDS1 signaling module confers salt tolerance through maintaining ROS homeostasis in cereal crops. *New Phytol.* 230, 1017–1033. 10.1111/nph.17211
18. Waqar Islam, Abdul Waheed, Hassan Naveed, and Fanjiang Zeng. (2022). MicroRNAs Mediated Plant Responses to Salt Stress. *Cells.* 2022 Sep; 11(18): 2806.

19. Tao Xu, Long Zhang, Zhengmei Yang,¹ Yiliang Wei and Tingting Dong¹. (2021). Identification and Functional Characterization of Plant MiRNA Under Salt Stress Shed Light on Salinity Resistance Improvement Through MiRNA Manipulation in Crops. *Front Plant Sci.* 2021; 12: 665439.
20. Si, J.; Zhou, T.; Bo, W.; Xu, F.; Wu, R. Genome-wide analysis of salt-responsive and novel microRNAs in *Populus euphratica* by deep sequencing. *BMC Genet.* 2014, 15, S6.
21. Wilson Wen Bin Goh, Hirotaka Oikawa, Judy Chia Ghee Sng,² Marek Sergot, and Limsoon Wong. (2011). The role of miRNAs in complex formation and control. *Bioinformatics.* 2012 Feb 15; 28(4): 453–456.
22. Song, J. B., Gao, S., Sun, D., Li, H., Shu, X. X., and Yang, Z. M. (2013). MiR394 and LCR are involved in Arabidopsis salt and drought stress responses in an abscisic acid-dependent manner. *BMC Plant Biol.* 13:210. doi: 10.1186/1471-2229-13-210.
23. Liu, H.H.; Tian, X.; Li, Y.J.; Wu, C.A.; Zheng, C.C. Microarray-based analysis of stress-regulated microRNAs in *Arabidopsis thaliana*. *RNA* 2008, 14, 836–843.
24. Yin, Z., Li, Y., Yu, J. et al. Difference in miRNA expression profiles between two cotton cultivars with distinct salt sensitivity. *Mol Biol Rep* 39, 4961–4970 (2012). <https://doi.org/10.1007/s11033-011-1292-2>.
25. Luan, M., Xu, M., Lu, Y., Zhang, L., Fan, Y., and Wang, L. (2015). Expression of zma-miR169 miRNAs and their target ZmNF-YA genes in response to abiotic stress in maize leaves. *Gene* 55, 178–185. doi: 10.1016/j.gene.2014.11.001.
26. Wang, B.; Sun, Y.F.; Song, N.; Wei, J.P.; Wang, X.J.; Feng, H.; Yin, Z.Y.; Kang, Z.S. MicroRNAs involving in cold, wounding and salt stresses in *Triticum aestivum* L. *Plant Physiol. Biochem.* 2014, 80, 90–96.
27. Kang, T., Yu, C. Y., Liu, Y., Song, W. M., Bao, Y., Guo, X. T., et al. (2020). Subtly manipulated expression of zmmiR156 in tobacco improves drought and salt tolerance without changing the architecture of transgenic plants. *Front. Plant Sci.* 10:1664. doi: 10.3389/fpls.2019.01664

28. Fu, R., Zhang, M., Zhao, Y., He, X., Ding, C., Wang, S., et al. (2017). Identification of salt tolerance-related microRNAs and their targets in maize (*Zea mays* L.) using high-throughput sequencing and degradome analysis. *Front. Plant Sci.* 8:864. doi: 10.3389/fpls.2017.00864.
29. Macovei, A.; Tuteja, N. MicroRNAs targeting DEAD-box helicases are involved in salinity stress response in rice (*Oryza sativa* L.). *BMC Plant Biol.* 2012, 12, 183.
30. Shan, T.; Fu, R.; Xie, Y.; Chen, Q.; Wang, Y.; Li, Z.; Song, X.; Li, P.; Wang, B. Regulatory Mechanism of Maize (*Zea mays* L.) miR164 in Salt Stress Response. *Russ. J. Genet.* 2020, 56, 835–842.
31. Pegler, J.L.; Nguyen, D.Q.; Oultram, J.M.J.; Grof, C.P.L.; Eamens, A.L. Molecular manipulation of the mir396/grf expression module alters the salt stress response of *arabidopsis thaliana*. *Agronomy* 2021, 11, 1751.
32. Cao, D., Wang, J., Ju, Z., Liu, Q., Li, S., Tian, H., et al. (2016). Regulations on growth and development in tomato cotyledon, flower and fruit via destruction of miR396 with short tandem target mimic. *Plant Sci.* 247, 1–12. doi: 10.1016/j.plantsci.2016.02.012.
33. Chen, L., Luan, Y., and Zhai, J. (2015). Sp-miR396a-5p acts as a stress-responsive genes regulator by conferring tolerance to abiotic stresses and susceptibility to *Phytophthora nicotianae* infection in transgenic tobacco. *Plant Cell Rep.* 34, 2013–2025. doi: 10.1007/s00299-015-1847-0.
34. Yuan, S., Zhao, J., Li, Z., Hu, Q., Yuan, N., Zhou, M., et al. (2019). MicroRNA396-mediated alteration in plant development and salinity stress response in creeping bentgrass. *Hortic. Res.* 6:48. doi: 10.1038/s41438-019-0130-x.