



چگونگی بقا نباتات در برابر سرما: مکانیزم های فزیولوژیکی و نقش جین های ICE، CBF و COR

محمد مدثر توفیق^۱، ایاز خان ناصری^۲

^۱دپارتمنت بایوتکنالوژی و تولید تخم های بذری، پوهنځی زراعت، پوهنتون کابل

^۲دپارتمنت اقتصاد و توسعه زراعتی، پوهنځی زراعت، پوهنتون کابل

خلاصه

این مقاله به بررسی تنش سرما به عنوان یکی از عوامل اصلی محدود کننده رشد و انتشار جغرافیایی نباتات پرداخته و به مکانیزم های فزیولوژیکی و جنتیکی که نباتات برای تحمل به درجه حرارت پایین انکشاف داده اند، توجه دارد. این مکانیزم ها شامل تغییرات در مسیرهای متابولیکی، بیان جین ها و ساختارهای حجروی است. به منظور دستیابی به هدف موردنظر، از روش مرور روایتی استفاده شده است که با جمع آوری، تحلیل و تلفیق یافته های تحقیق های پیشین، درک جامعی از موضوع فراهم می کند. یافته های کلیدی این مطالعه به سازگاری های جنتیکی و فزیولوژیکی مربوط به تحمل سرما می پردازد و بر جین های CBF و COR که نقش مهمی در فعال سازی مسیرهای عکسل العمل به سرما و حفاظت از ساختارهای حجروی دارند، تأکید می کند. مسیر سیگنال دهی ICE، CBF و COR به عنوان یک شبکه تنظیمی حیاتی در این سازگاری ها شناخته می شود که تحت تأثیر تغییرات اپی جنتیکی، سیگنال دهی هورمونی و عواملی مانند نور و ریتم شبانه روزی قرار دارد. همچنین، مکانیزم های سیگنال دهی شامل کلسیم (Ca^{2+})، پروتئین کینازها و فکتورهای رونویسی در بهبود مقاومت نباتات به سرما نقش دارند. این یافته ها نقش حیاتی شبکه های وراثتی و علامتی در تحمل سرمای نباتات را برجسته می کند و بینش های ارزشمندی برای بهبود محصولات فراهم می کند. استفاده از این مکانیزم ها از طریق اصلاح نژادی و بیوتکنالوژی می تواند به افزایش مقاومت نباتات زراعتی در برابر تغییرات اقلیمی شود.

کلمات کلیدی: اپی جنتیک، تنش سرما، تنظیم جنتیکی، پاسخ فزیولوژیکی، سازگاری نبات

How Plants Survive the Cold: Physiological Mechanisms and the Role of ICE-CBF-COR Genes

Mohammad Modaser Tawfeeq^{1*}, Ayaz Khan Naseri²

¹Department of Biotechnology and Seed Production, Agriculture Faculty, Kabul University

²Department of Agriculture Economics and Extension, Agriculture Faculty, Kabul University

Corresponding Author Email: tawfeeqmodaser8@gmail.com

Abstract

This article deals with the cold stress as one of the main limiting factors for the growth and geographical distribution of plants, focusing on the physiological and genetic mechanisms that plants have evolved to tolerate low temperatures. These mechanisms include changes in metabolic pathways, gene expression, and cellular structures. To achieve these objectives, a narrative review method was employed, which provides a comprehensive understanding of the topic by collecting, analyzing, and synthesizing findings from previous researches. The key findings of this study address the genetic and physiological adaptations related to cold tolerance and emphasize genes such as CBF and COR which play a significant role in activating cold response pathways and protecting cellular structures. The ICE-CBF-COR signaling pathway is identified as a crucial regulatory network in these adaptations, influenced by epigenetic changes, hormonal signaling, and factors like light and circadian rhythms. In addition, signaling mechanisms involving calcium (Ca^{2+}), protein kinases, and transcription factors contribute to improving plant resistance to cold. These findings highlight the critical role of genetic and signaling networks in

plant cold tolerance, offering valuable insights for crop improvement. Leveraging these mechanisms through breeding and biotechnology could enhance agricultural resilience to climate change.

Keywords: Epigenetics, Cold Stress, Genetic Regulation, Physiological Response, Plant Adaptation

مقدمه

نباتات در طول مراحل رشد و توسعه خود با انواع مختلفی از تنش‌ها، اعم از زنده و غیر زنده، مواجه می‌شوند. یکی از این تنش‌ها، عواملی است که به شرایط محیطی مانند نور، کم‌آبی، درجه حرارت، شوری و دیگر مربوط می‌شوند و می‌توانند تأثیرات قابل توجهی بر رشد، توسعه، عملکرد و انتشار نباتات بگذارند (Eszter et al., 2007). سرما به عنوان یکی از عوامل مهم محدود کننده رشد، می‌تواند باعث کاهش عملکرد نباتات و حتی مرگ آنها شود (Jun-Jie, 2009). هنگامی یک نبات موجب خسارات فزیولوژیکی می‌شود که در درجه حرارتی بین صفر تا ۱۵ درجه سانتی‌گراد قرار گیرد (یعقوبیان، ۱۳۹۸). وقتی که یک نبات در مقابل تنش سرما قرار گیرد تغییرات فزیولوژیکی در آن رخ می‌دهد. سرما یکی از مهمترین تنش‌های غیرزنده است که باعث افزایش خاصیت شکل پذیری، انتشار جغرافیایی و عملکرد بسیاری از نباتات می‌شود. تنش سرما در یک محدوده کم، باعث ایجاد ناهنجاری‌های مختلف در سطوح مختلف سازمان حجروی می‌شود (نصیریان جزی و شفیعی، ۱۴۰۲). اکنون، بسیاری از متابولیت‌ها و تنظیم کننده‌ها که نقش مهم در تنظیم تنش سرما زدگی نباتات دارند، مورد مطالعه قرار گرفته است ولی آنقدر هم جوابگو نبوده است (نصیریان جزی و شفیعی، ۱۴۰۲). مطالعات نشان داده‌اند که مقاومت نباتات در برابر سرما به شدت تحت تأثیر عوامل جینیتیکی قرار دارد. برخی از جین‌های مرتبط با تحمل سرما، مانند CBF^1 ، نقش کلیدی در تنظیم عکس العمل نبات به درجه حرارتی پایین ایفا می‌کنند. این جین‌ها از طریق فعال سازی مسیرهای سیگنالی و افزایش بیان پروتئین‌های محافظتی، به کاهش آسیب‌های حجروی ناشی از سرما کمک می‌کنند (Thomashow, 2010).

علاوه بر این، برخی از جین‌های دیگر مانند COR^2 در تنظیم متابولیسم و حفظ پایداری غشای حجروی در درجه حرارت‌های پایین مؤثر هستند (Chinnusamy & Zhu, 2007). تنظیم کننده‌های اپی جینیکی نیز در فعال سازی این جین‌ها نقش دارند و از این طریق به نباتات کمک می‌کنند تا خود را با شرایط سرد سازگار کنند (Nishiyama et al., 2013). در سال‌های اخیر، مطالعات گسترده‌ای برای درک سازوکارهای مقاومت نباتات در برابر سرما انجام شده است. شناسایی و بررسی جین‌های کلیدی مانند CBF و COR ، همراه با نقش تنظیم کننده‌های اپی جینیکی، نشان داده است که پاسخ نباتات به درجه حرارت پایین یک پروسه پیچیده و چندلایه است که شامل تنظیم بیان جین‌ها، تغییرات متابولیسمی و سازگاری‌های فزیولوژیکی می‌شود. با وجود پیشرفت‌های علمی، هنوز چالش‌هایی در افزایش مقاومت نباتات به سرما وجود دارد. تحقیق حاضر می‌تواند با تمرکز بر اصلاح جینیکی و بهره‌گیری از فناوری‌های نوین، راهکارهای موثرتر برای افزایش تحمل سرما در نباتات ارائه دهد و به بهبود عملکرد و پایداری زراعی در شرایط اقلیمی متغیر کمک کند.

مواد و روش‌ها

منابع اصلی ارقام و معلومات شامل مقالات ژورنال‌های معتبر، کتاب‌های علمی و تحقیقاتی در مورد تحمل نباتات در برابر سرما می‌باشند. این منابع از دیتابیس‌های علمی مانند Google Scholar، PubMed، Web of Science و SID شناسایی شدند. تمرکز این تحقیق بر شناسایی پیشرفت‌های تاریخی، اجماع علمی کنونی و خالیگاه‌های موجود در دانش رول میکانیزم‌های فزیولوژیکی و جین‌ها نبات در برابر سرما می‌باشد. موضوع مورد بحث ما در این جا برخی از جین‌های مرتبط با تحمل سرما و تنظیم کننده‌های اپی جینیکی که نقش مهمی را در تنظیم تنش سرما زدگی در نباتات دارد مورد بحث قرار می‌گیرد. به منظور درک اینکه چگونه نباتات در شرایط سرد زنده می‌مانند، این تحقیق از روش مرور روایتی استفاده نموده که با ترکیب ادبیات علمی موجود و یافته‌های تجربی، یک داستان منسجم از تطبیقات فزیولوژیکی و جینیکی در نباتات ارائه می‌دهد. این روش، یک رویکرد زمانی و موضوعی را دنبال می‌کند که کشفیات کلیدی را بررسی کرده و آن‌ها را با پیشرفت‌های مدرن در علوم نباتی مرتبط می‌سازد.

¹ C-repeat Binding Factor

² Cold-Regulated Genes

نقش سرما بر میکانیزم فیزیولوژیکی نباتات

سردی محیط یکی از عوامل کلیدی محدودکننده رشد و تولید نباتات در مناطق معتدل و سردسیر است که به طور مستقیم بر رآیندهای فیزیولوژیکی آن‌ها اثر می‌گذارد. کاهش درجه حرارت سبب اختلال در تعادل یونی (پتاشیم K و کلسیم Ca^{2+})، کاهش فعالیت آنزیم‌ها و افزایش نشت الکترولیت‌ها از غشای حجروی می‌گردد. به منظور تطابق با این شرایط، نباتات با فعال سازی میکانیزم های دفاعی از جمله تجمع اسمولیت های محلول (همچون پرولین و قندهای محلول)، تقویت سیستم انتی اکسیدانی و تنظیم بیان جین های مرتبط با تحمل سردی مانند ICE، CBF و COR، قادر به پایداری در برابر تنش سرما می‌شوند. این تغییرات نه تنها موجب حفاظت ساختار غشاء و افزایش پایداری پروتئین‌ها می‌گردد، بلکه نقش کلیدی در ارتقاء بقاء نبات در شرایط یخبندان ایفا می‌کند. شناسایی این عکسل العمل‌ها در مطالعات اخیر، امکان اصلاح نباتات مقاوم به سردی را در برنامه‌های اصلاح نباتات فراهم کرده است (Ding et al., 2019؛ Miura & Furumoto, 2013؛ و Thomashow, 1999).

تغییرات جنتیکی در جریان مقاومت در مقابل تنش سرما

تحمل سرما در نباتات یک پروسه پیچیده است. درجه های سرد یا یخبندان می‌توانند تشکیل یخ در انساج نباتی را تحریک کنند که باعث کم آبی حجروی می‌شود. از سوی دیگر، نباتات می‌توانند با جلوگیری از تشکیل یخ از بدن خود محافظت کنند. به عنوان یک پروسه پیچیده، میکانیزم تنش سرمایی در نباتات نه تنها توسط جین های ICE^4 ، CBF و COR^3 کنترل می‌شود، بلکه عوامل دیگری مانند هورمون‌ها، ساعت بیولوژیکی و نور نیز در آن نقش دارند (Nurhasanah Ritonga and chen, 2020). ICE یک تنظیم کننده CBF است و CBF ها در هنگام تنش سرمایی بیان جین COR را کنترل می‌کنند. جین COR یک جین حیاتی است که مسئول تحمل سرما و پروسه سازگاری به سرما در نباتات است. در شرایط عادی، CBF ها تحت تأثیر ساعت بیولوژیکی و دوره نوری تنظیم می‌شوند، اما در شرایط تنش سرمایی، CBF ها چندین جین مرتبط با تنش سرما را فعال کرده و تحمل نباتات را در برابر سرما تنظیم می‌کنند (Nurhasanah Ritonga & Chen, 2020).

ICE و انواع آن

تاکنون، چندین تنظیم کننده رونویسی CBF ها شناسایی شده‌اند، از جمله $ICE1/2^3$ ، $CAMTA3^4$ ، $EIN3^5$ ، $SOC1^6$ ، $PIF3/4/7^7$ ، LHY^9 ، $CCA1^8$ ، $BZR1^{10}$ ، $BES1^{11}$ و $CESTA^{12}$. $ICE1$ توسط پروتئین $HOS1^{13}$ نشانه گذاری شده برای تخریب پروتئین (Ubiquitinated) و در درجه حرارت بالا تخریب می‌شود، که نشان دهنده‌ی یک میکانیزم تنظیمی مهم برای پاسخ به تغییرات درجه حرارت است (Dong et al., 2022).

گروپ جین های CBF

جین های CBF^{14} ، که به نام $DREB1^{15}$ نیز شناخته می‌شوند، نقش حیاتی در عکسل العمل نباتات به شرایط سرما، خشکی، و تنش های محیطی دارند. این جین ها، از جمله $CBF1$ ، $CBF2$ ، $CBF3$ ، $CBF4$ و $CBF5$ با تنظیم بیان جین های مرتبط با تحمل سرما و خشکی به نباتات کمک می‌کنند تا در برابر شرایط سخت محیطی مقاوم شوند (Zhao et al., 2021). بیان بیش از حد CBF در نباتاتی مانند برنج و گندم، باعث افزایش تحمل به سرما می‌شود، اما ممکن است رشد طبیعی نبات را کاهش دهد (Liu et al., 2019).

³ Inducer of CBF Expression 1/2

⁴ Calmodulin-binding Transcription Activator 3

⁵ Ethylene-Insensitive 3

⁶ Suppressor of Overexpression of CO1

⁷ Phytochrome-Interacting Factors 3/4/7

⁸ Circadian Clock-Associated 1

⁹ Late Elongated Hypocotyl

¹⁰ Brassinazole-Resistant 1

¹¹ BRI1-EMS-Suppressor 1

¹² Thomashow 2012

¹³ High Expression of Osmotically Responsive Genes 1

¹⁴ C-repeat Binding Factor

¹⁵ Dehydration Responsive Element Binding Protein

CBF1 که همچنین به عنوان DREB1A شناخته میشود، در نباتات مختلفی مانند *Arabidopsis thaliana* شناسایی شده و در پاسخ به تنش های محیطی از جمله سرما فعال می شود. این جین باعث تحریک بیان جین های مقاوم به سرما در نباتات می شود و تحمل آن ها را در برابر درجه های پایین افزایش می دهد (Zhao et al., 2021). CBF2 / DREB1 نیز در عکسل العمل به شرایط سرما فعال است و نشان داده شده که موجب بهبود ویژگی های فزیولوژیکی نباتات در برابر سرما می شود. این جین به ویژه در نباتات دانه دار مانند برنج و گندم نقش دارد (Liu et al., 2022). CBF3 / DREB1C به طور مشابه، در تنظیم عکسل العمل به سرما در نباتات دانه دار اهمیت دارد و باعث افزایش بیان جین های مقاوم به سرما می شود. مطالعات اخیر نشان داده اند که CBF3 باعث افزایش تحمل به سرما در نباتات حساس می شود (Yin et al., 2023).

CBF4 / DREB1D در بعضی نباتات به ویژه نباتات مناطق سردسیر فعال است و به طور خاص در تنظیم سازگاری به شرایط سرما دخیل می باشد (Li et al., 2022). CBF5 و CBF6 نیز اخیراً به عنوان جین های مؤثر در مقاومت به سرما در نباتات شناسایی شده اند. این جین ها نقش کلیدی در کمک به نباتات برای سازگاری با شرایط زیستی و حرارت پایین دارند (Zhang et al., 2021).

نقش نوع جین COR

این جین ها باعث فعال شدن سایر جین ها و پروتئین ها می شوند که موجب افزایش مقاومت نباتات در برابر یخ زدگی و دیگر اثرات منفی ناشی از سرما می شوند. این جین ها می توانند از آسیب به غشای حجروی جلوگیری کرده و شرایط حجروی نباتات را در برابر سرما بهبود بخشند (Thomashow, 2020). جین های COR گروهی از جین های پاسخ دهنده به سرما هستند که محصولات پروتئینی آن ها در حفاظت از غشاهای حجروی، جلوگیری از یخ زدگی، و تعادل اسموزیس نقش دارند (Zhu et al., 2020). به عنوان مثال COR15A و COR47 پروتئین هایی تولید می کنند که باعث تثبیت ساختار حجروی در درجه های حرارت پایین می شوند (Shi et al., 2018).

جین های COR شامل دسته های مختلفی هستند که شامل جین های دخیل در تولید پروتئین های ضد یخ، پایداری غشاهای حجروی و فعال شدن مسیرهای سیگنال دهی هستند. این جین ها تحت تأثیر سیگنال های هورمونی و پروتئینی قرار دارند که به نباتات کمک می کنند تا خود را با شرایط نامساعد محیطی سازگار کنند. برخی از این جین ها عبارتند از COR15A و COR47، که در نباتات مختلفی مانند *Arabidopsis* و *Brassica napus* شناسایی شده اند (Liu et al., 2022).

ادراک و عکسل العمل به سیگنال های سرما در نباتات

در آغاز استرس سرما، کانال های Ca^{2+} و پروتئین غشای پلازمایی CRLK1/2 فعال می شوند، که به دنبال آن، سیگنال های سریع Ca^{2+} و مسیرهای تسلسلی MAPK فعال می شوند. سیگنال های Ca^{2+} توسط مجموعه ای از پروتئین های متصل شونده به Ca^{2+} رمزگشایی شده و منجر به انتقال سیگنال های پایین دستی می شوند، ICE1 که یک تنظیم کننده کلیدی در مسیر ICE-CBF-COR است، توسط چندین اصلاح بعد از ترجمه تنظیم می شود OST1، ICE1 را فسفات دار (Phosphorylated) کرده و فعالیت رونویسی آن را فعال می کند. ICE1 می تواند توسط HOS1 نشانه گذاری شده برای تخریب پروتئین (Ubiquitinated) و منجر به تجزیه آن شود. با این حال، سومویلاسیون ICE1 توسط SIZ1 و فسفوریلاسیون توسط OST1 می تواند از تجزیه ICE1 جلوگیری کند. (سومویلاسیون (SUMOylation) پروسه است که طی آن پروتئین SUMO به پروتئین هدف متصل می شود و معمولاً موجب پایداری آن می گردد). فسفوریلاسیون نیز افزودن گروه فسفات به پروتئین ها توسط آنزیم های کیناز است که اغلب باعث افزایش پایداری یا فعالیت پروتئین می شود. BTF3 و BTF3L نیز می توانند توسط OST1 فسفات دار (Phosphorylated) شوند و تعاملات آن ها با CBF ها تقویت شده و باعث تثبیت CBF ها تحت استرس سرما شوند. در طول سازگاری با سرما، ICE1 می تواند توسط MPK3/6 در قالب مسیر آبشاری MAPK فسفریله گردد، که منجر به تجزیه ICE1 توسط یک E3 Ligase ناشناخته می شود. در همین حال، پروتئین های ۱۴-۳-۳ که توسط CRPK1 فسفات دار (Phosphorylated) شده اند، از سایتوزول به هسته منتقل شده و باعث تجزیه CBF ها می شوند و در نتیجه مدت زمان پاسخ دفاعی به سرما را تنظیم می کنند. بیان جین های CBF همچنین توسط تنظیم کننده های مثبت و منفی دیگری نیز کنترل می شود. phyB (Phytochrome B) در درک درجه حرارت از طریق بازگشت وابسته به درجه حرارت از حالت فعال PFR^{16} به حالت غیرفعال PR نقش دارد. phyB از طریق تغییر حالت فعال به غیرفعال،

درجه حرارت را حس می کند و این فرایند باعث فعال سازی مستقیم یا غیرمستقیم برخی مسیرهای حجروی و همچنین تنظیم منفی برخی مسیرهای دیگر می شود. (Dongfeng, 2018 & Xiaoyu).

نتیجه گیری

تحمل سرما در نباتات یک فرایند پیچیده و چندلایه است که تحت تأثیر عوامل جنتیکی، فزیولوژیکی و اپی جنتیکی قرار دارد. بررسی ها نشان می دهد که جین های کلیدی مانند ICE, CBF و COR در تنظیم عکسل العمل نباتات به سرما نقش اساسی ایفا می کنند. به طور خاص، جین های CBF از طریق تنظیم مسیرهای سیگنالی مختلف، باعث افزایش تحمل نباتات به سرما می شوند. از سوی دیگر، جین های COR با تولید پروتئین های محافظتی، به حفظ پایداری غشاهای حجروی در برابر درجه های پایین کمک می کنند. مطالعات همچنین نشان داده اند که ICE1 به عنوان یک تنظیم کننده کلیدی، فعالیت CBF ها را کنترل کرده و از طریق افزودن فسفات (Phosphorylation) و یوکوبیتین دار شدن (Ubiquitination)، شدت پاسخ نبات به سرما را تنظیم می کند. علاوه بر مسیرهای جنتیکی، تنظیم کننده های اپی جنتیکی نیز در فعال سازی یا سرکوب جین های مرتبط با سرما نقش دارند. این تنظیم کننده ها از طریق متیلاسیون DNA، تغییرات هیستونی (تغییرات در پروتئین های کروماتین) و تنظیم RNA های غیررمزکننده (non-coding RNAs)، بیان جین های تحمل سرما را تغییر داده و سازگاری نباتات را بهبود می بخشد. اصلاح جنتیکی از طریق تکنیک هایی مانند CRISPR-Cas⁹ و بایوتکنالوژی مدرن می تواند به بهبود عملکرد نباتات در شرایط اقلیمی متغیر کمک کند. تحقیقات آینده می تواند بر روی توسعه ارقام مقاوم تر از طریق تغییرات جنتیکی هدفمند و تنظیم مسیرهای سیگنال دهی تمرکز کند. علاوه بر این، شناخت دقیق تر از نحوه تعامل هورمون ها، ساعت بیولوژیکی و نور با مسیرهای جنتیکی مرتبط با تحمل سرما می تواند راهکارهای نوینی برای افزایش کار آیی زراعتی ارائه دهد. در نهایت، با توجه به تغییرات آب و هوایی و افزایش تهدیدات ناشی از سرمای شدید، مطالعه بر روی میکانیسم های تحمل سرما در نباتات از اهمیت ویژه ای برخوردار است. درک بهتر این فرایندها می تواند به توسعه استراتژی های مؤثر برای افزایش مقاومت نباتات و بهبود امنیت غذایی جهانی کمک کند.

منابع

۱. نصیریان جزی، ز. و شفیع، م. (۱۴۰۲). اثرات تنش سرما بر فزیولوژیکی در نباتات مقاوم به سرما. *مطالعات علوم زیستی و زیست فناوری*. ۸۷-۱۰۸.
۲. یعقوبیان، م. ا. (۱۳۹۸). اثر شدت نور در پاسخ به تنش سرما بر صفات رویشی و فزیولوژیکی نبات دارویی استویا. *نشریه پژوهشهای تولید نباتی*. ۱-۲۰.
3. Chinnusamy, V., Zhu, J., & Zhu, J. K. (2007). Cold stress regulation of gene expression in plants. *Trends in Plant Science*, 12(10), 444-451.
4. Ding, Y., Shi, Y., & Yang, S. (2019). Advances and challenges in uncovering cold tolerance regulatory mechanisms in plants. *New Phytologist*, 222(4), 1690-1704. <https://doi.org/10.1111/nph.15696>
5. Dong, M. A., Farré, E. M., & Thomashow, M. F. (2022). Circadian clock and light regulation of the cold acclimation response in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 188(1), 303-315.
6. Eszter, H., Szalai, G., & Tibor, J. (2007). Induction of Abiotic Stress Tolerance by Salicylic Acid Signaling. *Article in Journal of Plant Growth Regulation*, 290-300.
7. Jun-Jie, G. T.-C. (2009). Gene expression and activities of SOD in cucumber seedlings were related with concentrations of Mn²⁺, Cu²⁺, or Zn²⁺ under low temperature stress. *Agricultural Sciences in China*, 684-678.
8. Li, Q., Li, F., & Wang, X. (2022). The role of CBF4 in enhancing cold tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Science*, 321, 111358. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2022.111358>
9. Liu, C., Zhang, M., & Wang, L. (2022). COR genes and their role in cold resistance in rice and wheat. *Journal of Plant Physiology*, 238, 107565. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2022.107565>
10. Liu, X.; Fu, L.; Qin, P.; Sun, Y.; Liu, J.; Wang, X. Overexpression of the wheat trehalose 6-phosphate synthase 11 gene enhances cold tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Gene* 2019, 710, 210-217.
11. Miura, K., & Furumoto, T. (2013). Cold signaling and cold response in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 14(3), 5312-5337. <https://doi.org/10.3390/ijms14035312>
12. Nishiyama, R., Watanabe, Y., Leyva-Gonzalez, M. A., Van Ha, C., Fujita, Y., Tanaka, M., & Yamaguchi-Shinozaki, K. (2013). *Arabidopsis* HOS15 negatively regulates cold signal transduction by modulating the stability of ICE1 protein. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(22), 8933-8938. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC9853073/>
13. Nurhasanah Ritonga, F., & Chen, S. (2020). Physiological and Molecular Mechanism Involved in Cold Stress Tolerance in Plants. *PLANTS*, 1-13.

14. Shi, H.; Ye, T.; Zhong, B.; Liu, X.; Jin, R.; Chan, Z. At HAP 5A modulates freezing stress resistance in Arabidopsis through binding to CCAAT motif of AtXTH21. *New Phytol.* 2014, 203, 554–567.
15. Thomashow, M. F. (1999). Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. *Annual Review of Plant Biology*, 50, 571–599. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.50.1.571>
16. Thomashow, M. F. (2010). Molecular basis of plant cold acclimation: Insights gained from studying the CBF cold response pathway. *Plant Physiology*, 154(2), 571–577.
17. Thomashow, M. F. (2020). Molecular basis of plant cold acclimation: A review. *Frontiers in Plant Science*, 11, 1046. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01046>
18. Xiaoyu, G., & Dongfeng, L. (2018). Cold signaling in plants: Insights into mechanisms and regulation. University of Chinese Academy of Sciences.
19. Yin, Y., Li, H., & Sun, L. (2023). Role of CBF3 in the cold response of Arabidopsis thaliana. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1234. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1234>
20. Zhang, S., Yu, F., & Xu, L. (2021). Expression and functional analysis of CBF5 and CBF6 in Arabidopsis under cold stress conditions. *BMC Plant Biology*, 21(1), 156. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-03006-1>
21. Zhao, C., Zhang, X., & Ma, T. (2021). Recent advances in understanding the roles of C-repeat Binding Factor (CBF) genes in cold tolerance of plants. *Plant Molecular Biology*, 105(4), 517-528. <https://doi.org/10.1007/s11103-021-01176-4>
22. Zhu, J.-K.; Yu, H.; Kong, X.; Huang, H.; Wu, W.; Park, J.; Yun, D.-J.; Lee, B.-h.; Shi, H. STCH4/REIL2 Confers Cold Stress Tolerance in Arabidopsis by Promoting rRNA Processing and CBF Protein Translation. *Cell Rep.* 2020, 30, 229–242.e225.