ژنتیک نوین
دوره چهارم ، شماره۱ ، بهار ۱۳۸۸
صفحه۴۰-۲۷

بررسی بیان ژن‌های قابل القاء توسط تنش شوری طولانی مدت در دو رقم حساس و متحمل گندم

مسعود گماریان[۱]، محمدعلی ملبوبی[۲]، فرخ درویش[۳]، سیدابوالقاسم محمدی[۴]، خدیجه رضوی[۵]، مهدی رهایی[۶]، هوشنگ علیزاده[۷]

۱- دانشجوی دوره دکتری اصلاح نباتات دانشگاه آزاد اسلامی واحد علوم و تحقیقات تهران
۲- دانشیار، پژوهشگاه ملی مهندسی ژنتیک و فناوری زیستی، پژوهشکده بیوتکنولوژی گیاهی
۳- استاد دانشکده کشاورزی دانشگاه آزاد اسلامی واحد علوم و تحقیقات تهران
۴- دانشیار گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز
۵- استادیار، پژوهشگاه ملی مهندسی ژنتیک و فناوری زیستی، پژوهشکده بیوتکنولوژی گیاهی
۶- دانشجوی دوره دکتری اصلاح نباتات گرایش ژنتیک مولکولی و مهندسی ژنتیک دانشگاه تهران
۷- استادیار گروه زراعت و اصلاح نباتات پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران
*نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی : Malboobi@nigeb.ac.ir

(تاریخ دریافت: ۸۸/۲/۵ – تاریخ پذیرش: ۸۸/۶/۱۴)

چکیده

در این تحقیق بیان ٦١ ژن منتخب القاء شونده با تنش شوری در دو رقم گندم متحمل و حساس به ترتیب به نام‌های ماهوتی و چینی بهاره تحت شرایط تنش شوری صفر و ۲۵۰ میلی مولار با استفاده از روش نورترن بلات معکوس مورد بررسی و مقایسه قرار گرفت. پس از لکه‌گذاری قطعات DNA مربوط به هر ژن، دورگ سازی cDNA نشاندار تهیه شده از گیاهان در شرایط بدون تنش و تنش شوری انجام گرفت و میزان تیرگی لکه‌ها بعنوان شاخصی از بیان ژن‌ها مورد بررسی قرار گرفت. از ٦١ ژن منتخب مطالعه شده ۲۱ ژن منتخب (٣٤ درصد) در رقم ماهوتی و ٤ ژن (٦ درصد) در رقم چینی بهاره در شرایط تنش نسبت به شرایط بدون تنش شوری دارای افزایش بیان معنی‌دار بودند. تحت شرایط تنش ۵۲ درصد و تحت شرایط بدون تنش ۲۷ درصد از ژن‌های مطالعه شده در این آزمایش در رقم ماهوتی نسبت به رقم چینی بهاره در همین شرایط دارای بیان بالاتر معنی‌دار بودند. تحت شرایط تنش شوری نسبت به شرایط بدون تنش شوری بیشترین نسبت افزایش بیان (۱۷/۵برابر) در ژن منتخب TVP در رقم ماهوتی مشاهده گردید. بیان ژن منتخب HKT1 در رقم ماهوتی با اعمال تنش افزایش بیان و در رقم چینی بهاره دارای بیشترین کاهش بیان بود. این نتایج نشان می‌دهد تحمل به شوری در رقم ماهوتی می‌تواند با الگوی متفاوتی از بیان ژن‌ها مرتبط باشد.

واژه‌های کلیدی

گندم،
شوری،
بیان ژن،
نورترن بلات معکوس

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1388.4.1.3.7]

مقدمه

شوری خاک یکی از مهمترین عوامل محیطی محدود کننده تولیدات کشاورزی در بسیاری از مناطق جهان می‌باشد زیرا اغلب گونه‌های گیاهان زراعی جزء گیاهان گلیکوفیت و در نتیجه حساس به شوری می‌باشند (۴۵). گندم گیاهی گلیکوفیت است و به عنوان یک محصول استراتژیک سهم عمده‌ای از تولیدات کشاورزی کشور را به خود اختصاص می‌دهد و این در حالی است که بخشی از این محصول در اراضی شور کشت می‌شود. طبق گزارش سیمیت ۸ الی ۱۰ درصد از مناطق تحت کشت گندم در کشورهای ایران، هند، پاکستان، لیبی و مکزیک تحت تاثیر شوری می‌باشند (۱۰).

پاسخ گیاهان به تنش‌های غیر زنده همانند شوری یکی از موضوعات مهم در مطالعات فیزیولوژی بوده است و هم اکنون این مطالعات در سطح ژنتیک معکوس و مولکولی تمرکز بیشتری پیدا کرده است (۱۵، ۴۸). شناسایی ژن‌های جدید و تعیین الگوی بیان آنها در پاسخ به انواع تنش‌ها موجب خواهد شد تا درک بهتری از عملکرد آنها در سازگار نمودن گیاهان به انواع تنش‌ها حاصل گردد و راهکارهای موثری در اصلاح گیاهان جهت بهبود تحمل به تنش ایجاد گردد (۱۱).

جهت بررسی الگوی بیان ژن‌ها در سطح mRNA روش‌های مختلفی وجود دارد که به طور کلی می‌توان آنها را به دو دسته روش‌های مبتنی بر PCR همانند Real-time PCR و تکنیک‌های مبتنی بر دورگ‌سازی همانند نورترن بلات، درشت آرایه و ریز آرایه تقسیم بندی نمود (۲۶). اخیرا مطالعه الگوی رونوشت برداری و بیان ژن‌ها با استفاده از روش ریز آرایه غالب‌ترین روش در ژنومیک عملکردی شده است. با این وجود، از روش درشت آرایه نیز به عنوان یک ابزار قدرتمند در بررسی الگوی بیان ژن‌ها استفاده می‌شود (۱۸، ۲۰).

در سال‌های اخیر با در اختیار داشتن روش‌های فوق، توجه برخی از محققین به مقایسه الگوی بیان ژن‌ها در گیاهان متحمل و حساس به تنش‌های محیطی و یا بین شرایط محیطی مختلف جلب شده است. کاواساکی و همکاران (۲۰۰۱) الگوی بیان ۱۷۲۸ ژن را در پاسخ به تنش شوری در گیاه برنج با روش ریز آرایه مورد بررسی قرار دادند. نتایج نشان دهنده آن بود که رقم متحمل نسبت به رقم حساس به سرعت به تنش شوری واکنش نشان می‌دهد و بیان ژن‌ها دستخوش تغییر می‌گردد، در حالی که در رقم حساس این پاسخ با فاصله زمانی بیشتری اتفاق می‌افتد. آنها همچنین نشان دادند در رقم متحمل خیلی زود الگوی کلی بیان ژن‌ها به حالت مشابه حالت بدون تنش برمی‌گردد به طوری که در مدت طولانی تنش را به خوبی تحمل می‌کنند. اوزتورک و همکاران (۲۰۰۲) الگوی بیان ۱۴۶۳ ژن را تحت تنش خشکی و شوری در گیاه جو بررسی کردند. در حدود ۳۸ درصد از رونوشت‌ها عملکرد مشخصی نداشتند، حدود ۱۵ درصد از رونوشت‌ها بیان متفاوتی را در شرایط تنش خشکی نشان دادند در صورتی که تنش شوری منجر به تغییر بیان حدود ۵ درصد از رونوشت‌ها شد. سکی و همکاران (۲۰۰۲) الگوی بیان ۷۰۰۰ ژن را در پاسخ به تنش خشکی، سرما و شوری شدید در گیاه آرابیدوپسیس مورد بررسی قرار دادند. در این بررسی آنها موفق به شناسایی ۲۷۷ ژن القاء شونده با تنش خشکی، ۵۳ ژن القاء شونده با تنش سرما و ۱۹۴ ژن القاء شونده با تنش شوری شدند که بیان آنها تحت شرایط تنش بیشتر از ۵ برابر شده بود. ربانی و همکاران (۲۰۰۳) الگوی بیان ۱۷۰۰ ژن را در پاسخ به تنش سرما، خشکی، شوری شدید و اسید آبسزیک در گیاه برنج در زمان‌های ۵، ۱۰ و ۲۴ ساعت بعد از اعمال تنش مورد بررسی قرار دادند. ژنگ و همکاران (۲۰۰۴) با استفاده از روش درشت آرایه بیان ۱۹۰ EST را تحت تنش خشکی طبیعی و خشکی حاصل از تیمار با پلی‌اتیلن‌گلیکول (PEG) در گیاهچه‌های ذرت مورد مطالعه قرار دادند. نتایج نشان دهنده آن بود که تحت تنش حاصل از پلی‌اتیلن گلیکول بیان ۱۱۳ ژن و تحت تنش خشکی طبیعی بیان ۱۶۳ ژن افزایش معنی‌داری داشتند. کاوورا و همکاران (۲۰۰۸) الگوی بیان ۳۲۰۰۰ ژن را در پاسخ به تنش شوری در گیاه گندم بررسی نمودند. به طور کلی ۳۴۱۶ ژن افزایش و ۲۵۸۰ ژن کاهش بیان نشان دادند.

بررسی‌هایی که در سطح رونوشت‌برداری با استفاده از فناوری ریز آرایه انجام شده است نشانگر آن است که ژن‌هایی که در اثر تنش در گیاه القاء می‌گردند را می‌توان براساس عملکرد محصولات آنها

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1388.4.1.3.7]

به دو گروه عمده تقسیم‌بندی نمود. گروه اول شامل پروتئین‌های عملکردی می‌باشند که از آن جمله می‌توان به پروتئین‌های غشایی (که در حرکت و انتقال آب و یون‌ها دخیل می‌باشند)، آنزیم‌های کلیدی برای سنتز اسمولایت‌ها (همانند پرولین، بتائین و قندها)، آنزیم‌های سم‌زدا (همانند آسکوربات پراکسیداز، کاتالاز) و پروتئین‌های حفاظت کننده از درشت مولکول‌ها (همانند پروتئین‌های LEA، اسموتین) اشاره نمود. گروه دوم شامل پروتئین‌های تنظیم کننده مانند عوامل رونویسی (شامل bZIP، bHLH، WRKY، MYB و DREB) و عناصر دخیل در انتقال سیگنال (مانند MAP کیناز ها، پروتئین کینازهای وابسته به کلسیم) می‌باشند (۶، ۵۱).

در این تحقیق سعی گردید تا ژن‌های منتخب از داخل هر یک از گروه‌های فوق با توجه به اهمیت نقش آنها در تنش شوری و دخالت آنها در مکانیزم‌های تحمل به تنش شوری انتخاب شوند. هدف از این مطالعه بررسی و مقایسه الگوی بیان ژن‌های منتخب القاء شونده با تنش شوری در گیاه گندم بود تا بدین وسیله ژن‌های موثر در تحمل به تنش شوری در ارقام متحمل این گیاه شناسایی گردند و در مطالعات آینده برای گزینش به کمک نشانگرهای مولکولی مورد استفاده قرار گیرند. در این مطالعه از تنش شوری طولانی مدت در دو رقم گندم متحمل و حساس استفاده گردید تا بتوان ژن‌هایی که موجب بقای گیاه در مواجه طولانی مدت با این تنش می‌شود را شناسایی کرد. در واقع این پژوهش هم از جنبه مقایسه الگوی بیان ژن‌ها در ارقام متحمل و حساس گندم در سطح رونوشت‌برداری و هم از جنبه مطالعه در تنش شدید و طولانی مدت شوری جدید می‌باشد.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی

در این مطالعه بر اساس اطلاعات حاصل از پژوهش قوامی و همکاران (۱۳۸۳) از رقم ماهوتی به عنوان رقم متحمل و از رقم چینی بهاره به عنوان رقم حساس به تنش شوری استفاده گردید.

کشت گیاهان و اعمال تیمار تنش شوری

ارقام گندم ماهوتی و چینی بهاره در دو محیط هیدروپونیک حاوی صفر و ۲۵۰ میلی مولار کلرید سدیم کشت گردیدند. برای این کار، ابتدا بذور گیاهان به مدت ده دقیقه در محلول هیپوکلریدسدیم ۵ درصد ضدعفونی گشته و سپس ۵ بار با آب مقطر استریل شستشو داده شدند. سپس در ظروف پتری اتوکلاو شده بر روی کاغذ صافی استریل قرار داده شدند. به هر ظرف پتری سه میلی لیتر آب مقطر استریل اضافه گردید. پس از پنج روز گیاهچه‌ها به محیط کشت هوگلند (۱۶) با رقت ۰/۵ منتقل گردیدند. در روز بعد، از غلظت کامل محلول هوگلند استفاده شد. به محلول غذایی هوگلند مقدار مناسبی $CaCl_2$ اضافه گردید تا نسبت مولی سدیم به کلسیم در محلول ۱۵ به ۱ بماند (۲۸). گیاهچه‌ها به مدت هفت روز در همین شرایط باقی ماندند و از روز هفتم به طور تدریجی به نیمی از گیاهچه‌ها تنش شوری اعمال گردید. بدین صورت که به مدت پنج روز و هر روز ۵۰ میلی مولار کلرید سدیم به محلول هوگلند اضافه گردید تا پس از پنج روز به غلظت نهایی ۲۵۰ میلی مولار کلرید سدیم رسید. از این زمان به بعد، گیاهچه‌ها به مدت ۱۲ روز به حال خود گذاشته شدند. در خلال ۱۲ روز، هر سه روز یکبار محیط کشت تعویض گردید. پس از ۱۲ روز قسمت‌های هوایی برداشت گردیدند و در دمای $-70^{\circ}C$ ذخیره گردیدند. همچنین از هر رقم در شرایط تنش سه بوته بطور تصادفی انتخاب گردید و وزن تر و خشک قسمت‌های هوایی بوته و غلظت سدیم و پتاسیم برگ چهارم در آنها مطابق با روش قوامی و همکاران (۱۳۸۳) اندازه‌گیری شد و میانگین‌های مربوطه با استفاده از آزمون t–استیودنت مورد مقایسه قرار گرفتند.

انتخاب ژن‌ها و تکثیر آنها

در این تحقیق، در مجموع از ۶۱ ژن منتخب القاء شونده با تنش شوری استفاده گردید (جدول ۴). بر اساس مرور منابع ۳۰ ژن دخیل در پاسخ به تنش شوری انتخاب گردیدند. در مرحله بعد با استفاده از توالی‌های گرفته شده جستجوی BLAST در پایگاه اطلاعاتی GenBank صورت گرفت و توالی‌هایی که دارای کمترین E-value و همچنین بالاترین امتیاز بودند از این پایگاه دریافت شدند و در نرم افزار EditSeq توالی‌های پروتئینی و

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1388.4.1.3.7]

cDNA هر ژن جداگانه ذخیره گردیدند. جهت بدست آوردن توالی‌های کامل هر ژن و توالی mRNA آنها از پایگاه‌های اطلاعاتی MapViewer و TIGR و نرم افزار BLAST استفاده شد. در مرحله بعد توالی‌های ذخیره شده در نرم افزار MegAlign از مجموعه نرم افزارهای DNASTAR (شرکت Lasergene) همردیف گردیدند. بدین صورت که ابتدا توالی‌های پروتئینی مربوط به هر ژن همردیف شدند و مناطق حفاظت شده در سطح پروتئین شناسایی شد. جهت مشخص نمودن توالی حفاظت شده پروتئینی در روی توالی DNA هر ژن بدین صورت عمل شد که اگر چنانچه قبلا توالی ژن مورد نظر در گندم تحت شرایط تنش شوری شناسایی گردیده بود از آن استفاده گردید و اگر توالی DNA ژن مورد نظر در گیاه گندم شناسایی نشده بود توالی بدست آمده از جستجوی BLAST در پایگاه اطلاعاتی TIGR در بخش Gene Index و زیر بخش Wheat که دارای کمترین شاخص E-value و بیشترین امتیاز بود، به عنوان توالی DNA آن ژن در گندم در نظر گرفته شد. در مرحله بعد، توالی‌های DNA به نرم افزار Oligo5 انتقال داده شد تا آغازگرهای اختصاصی برای مناطق حفاظت شده هر ژن طراحی شوند. پس از سنتز آغازگرهای اختصاصی برای هر ژن شرایط PCR برای هر یک از جفت آغازگرهای اختصاصی بهینه گشت. برای انجام PCR از الگوی cDNA استفاده گردید. بدین ترتیب که ابتدا RNA از گیاهان تحت تیمار استخراج گردید و سپس با استفاده از آنزیم ترنسکریپتاز معکوس به cDNA تبدیل گشت تا به عنوان الگو در تهیه محصول PCR هر ژن بکار رود. در این بررسی همچنین از ۱۱ ژن *wsr* که قبلا توسط روش DD-PCR از گندم ماهوتی (۲) و ۱۰ ژن *asr* که توسط روش cDNA-AFLP ازگیاه هالوفیت *Aeluropus lagopoides* (۱) جداسازی و در باکتری *E.coli* ذخیره گشته بودند، محصول PCR ۶ ژن مربوط به فاکتورهای رونویسی (شامل ژن‌های *DREB1* تا *DREB6*) و ۴ ژن پروتئین کیناز (شامل ژن‌های *SNFK1* تا *SNFK4*) استفاده گردید که در مطالعه‌ای دیگر از طریق روش پروتئومیکس در گیاه گندم بدست آمده بودند.

استخراج RNA و تهیه cDNA

پس از پودر کردن بافت‌های اندام هوایی گیاه در ازت مایع با استفاده از هاون چینی، استخراج RNA کل توسط کیت RNXplus شرکت سیناژن مطابق دستورالعمل موجود انجام شد. ابتدا ۵ میکروگرم RNA کل با مقدار ۱/۵ میکرولیتر آغازگر $Oligo\text{-}(dt)_{18}$ مخلوط گشت. پس از واسرشته نمودن در دمای ۷۰°C به مدت ۲۰ دقیقه، واکنش رونویسی معکوس در حضور RNase inhibitor و AMV Reverse Transcriptase به مدت ۲ ساعت در دمای ۴۲ °C انجام شد.

تهیه درشت آرایه cDNA و بررسی بیان ژن‌ها

محصول PCR ژن‌های انتخابی با استفاده از NaOH و NaCl ۰/۲۵ مولار واسرشته گردیدند و در دستگاه بلاتر ۹۶ چاهکی بر روی غشاء لکه گذاری گردیدند. پس از خشک شدن غشاء در دمای اتاق، غشاء حاصل به مدت ۱ ساعت در دمای ۱۰۰ °C قرار داده شد تا مولکول‌های cDNA بر روی آن ثابت شوند. از cDNA آلفا توبولین گندم به عنوان کنترل داخلی و از آب مقطر و محلول واکنش PCR به عنوان کنترل منفی استفاده شد (۴۹).

از RNA کل استخراج شده از رقم ماهوتی و چینی بهاره تحت شرایط بدون تنش و تنش شوری جهت تهیه نشانگر برای بررسی الگوی بیان ژن‌ها استفاده گردید. تهیه cDNA نشاندار به حجم ۵۰ میکرولیتر به صورت زیر انجام گرفت. ۵ میکرولیتر آغازگر $Oligo(dT)_{18}$ و ۵ میکروگرم RNA کل مخلوط گشت. پس از واسرشته نمودن در دمای ۷۰ °C به مدت ۲۰ دقیقه مخلوط حاصل ۵ دقیقه بر روی یخ گذاشته شد. به مخلوط حاصل جهت رونوشت برداری معکوس ۱۰ میکرولیتر بافر 5X، ۱ میکرولیتر از dNTP (A,C,G) ۲۵ میلی مولار، ۱ میکرولیتر از dTTP ۶/۵ میلی مولار، ۳/۵ میکرولیتر از DIG-dUTP ۱ میلی مولار، ۱/۵ میکرولیتر RNasin (40unit/µl) و ۰/۸ میکرولیتر AMV Reverse Transcriptase (200unit/µl) اضافه شد و مخلوط حاصل به مدت ۴ ساعت در دمای ۴۲ °C قرار داده شد. جهت واسرشته نمودن، نشانگرهای تهیه شده به مدت ۵ دقیقه در آب جوش و به دنبال آن ۵ دقیقه دیگر بر روی یخ قرار داده شدند. پیش دورگ

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1388.4.1.3.7]

سازی غشاء با ۵۰ میلی لیتر از محلول پیش دورگ سازی با اسیدیته ۷/۲ (۳۵ میلی لیتر SDS ۷ درصد، ۱۰۰ میکرولیتر EDTA ۱ میلی مولار و ۱۲/۵ میلی لیتر بافر فسفات ۰/۲۵ مولار) در دمای ۶۵ $^{\circ}C$ به مدت ۱/۵ ساعت انجام شد. در مرحله بعد ۵۰ میکرولیتر نشانگر واسرشته به ۵ میلی لیتر محلول پیش هیبریداسیون اضافه گردید و دورگ سازی در طول شب در دمای ۶۵ $^{\circ}C$ انجام گردید. بعد از دورگ سازی، شستشوی غشاء با SSC X۲ و SDS ۰/۱ درصد ۱۵ دقیقه دو بار در دمای اتاق، با SSC ۲X و SDS ۰/۱ درصد ۱۵ دقیقه در دمای ۶۵ $^{\circ}C$ و در نهایت با SSC ۰/۲X به مدت ۱۵ دقیقه در دمای اتاق انجام شد. در مرحله آخر ۱۰ میکرولیتر سوبسترای CDP-Star به غشاء اضافه گردید. سپس غشاء به تاریک خانه برده و در معرض فیلم رادیولوژی (X-ray) گذاشته شد و بعد از ۳۰ دقیقه فیلم ظاهر گردید.

امتیازدهی به لکه‌ها با استفاده از نرم افزار TotalLab صورت گرفت. برای این کار میانگین تیرگی زمینه بلات از میزان تیرگی مربوط به هر لکه کسر گردید. پس از آن تمامی لکه‌ها بر اساس لکه α-توبولین توسط نرم افزار استاندارد شدند. در این تحقیق مطابق با روش ژنگ و همکاران (۲۰۰۴) بر روی ژن‌های منتخبی که میزان بیان آنها تحت شرایط تنش به بدون تنش شوری ۲ برابر (معادل لگاریتم ۰/۳) افزایش پیدا کرده بود تجزیه واریانس در قالب طرح کاملا تصادفی با تیمارهای فاکتوریل در چهار تکرار انجام گرفت. عامل اول ژنوتیپ با دو سطح و عامل دوم محیط با دو سطح در نظر گرفته شد و میانگین‌های مربوطه با استفاده از روش دانکن در سطح احتمال ۵ درصد مورد مقایسه قرار گرفتند.

نتایج و بحث

در بسیاری از مطالعات از شاخص وزن و نسبت پتاسیم به سدیم به عنوان شاخص اصلی تحمل به تنش شوری استفاده گردیده است (۲۸، ۲۹، ۴۰). تحت تنش ۲۵۰ میلی مولار وزن تر و خشک، غلظت یون‌های سدیم و پتاسیم و نسبت پتاسیم به سدیم در دو رقم ماهوتی و چینی بهاره اندازه‌گیری شد (جدول۱). آزمون t برای صفت وزن تر و خشک و نسبت پتاسیم به سدیم نشان داد که دو رقم دارای اختلاف آماری معنی‌دار می‌باشند به طوری که برای هر سه صفت رقم ماهوتی در صدر قرار گرفت. این نتایج نشان می‌دهد که در رقم ماهوتی تحت تنش شوری، فتوسنتز به طور موثرتری نسبت به رقم چینی بهاره در همین شرایط انجام می‌گیرد زیرا وزن تر یا خشک آن از رقم چینی بهاره بالاتر می‌باشد.

تستر و داونپورت (۲۰۰۳) گزارش نمودند سمیت ناشی از غلظت بالای سدیم در سیتوپلاسم بیشتر مربوط به جانشین شدن آن به جای یون پتاسیم می‌باشد زیرا بیشتر از ۵۰ نوع آنزیم شناسایی گردیده است که برای فعالیت خود احتیاج به یون پتاسیم دارند و یون سدیم نمی‌تواند نقش یون پتاسیم را در این آنزیم‌ها ایفا کند. بنابراین با افزایش یون سدیم در سیتوپلاسم و برتری این یون در رقابت با یون پتاسیم جهت اتصال به آنزیم‌های مورد نظر، فعالیت‌های متابولیسمی گیاه دچار اختلال می‌گردد. نسبت بالاتر پتاسیم به سدیم تحت تنش شوری در رقم ماهوتی به دلیل کمتر بودن مقدار سدیم داخل بافتی آن است. بدین لحاظ، بالا بودن نسبت فوق اجازه می‌دهد فعالیت‌های متابولیسمی این رقم در شرایط بهینه‌تری نسبت به رقم چینی بهاره انجام گیرد.

جدول(۱) مقایسه میانگین برخی صفات در دو رقم ماهوتی و چینی بهاره با استفاده از آزمون t تحت تنش ۲۵۰ میلی مولار کلرید سدیم.

رقم	وزن تر بوته (گرم)	وزن خشک بوته	سدیم (میلی مول بر گرم)	پتاسیم (میلی مول بر گرم وزن)	نسبت پتاسیم به سدیم
ماهوتی	^{a}۰/۴۵	^{a}۰/۰۶۱	^{b}۳/۶۹۸۶	^{b}۰/۴۲۳۱	^{a}۰/۱۱۴۳
چینی بهاره	^{b}۰/۱۵	^{b}۰/۰۲۱	^{a}۸/۶۰۷۰	^{a}۰/۴۹۳۸	^{b}۰/۰۵۷۳

در هر ستون علامت a و b نشان دهنده تفاوت معنی‌دار در آزمون t-استیودنت در سطح معنی‌دار ۵ درصد می‌باشد.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1388.4.1.3.7]

در این بررسی ۶۱ ژن از گروه‌های انتقال پیام، عامل رونویسی، ترانسپورتر، پمپ پروتون، اسمولایت، آنتی اکسیدانت، سم زدا و چاپرونی انتخاب شدند (شکل ۱). از این تعداد ژن، ۲۱ ژن (۳۴درصد) به ترتیب شامل ژن‌های *TVP*، *SOS3*، *SOS2*، *LEA*، *APX*، *G6DH*، *DREB2*، *AHA*، *WCP*، *DREB3*، *ASN*، *NHX*، *bHLH2*، *bZIP5*، *wsr6*، *wsr7*، *SOS1*، *MYB3-2*، *DREB1*، *MYB3-1* و *BADH* در رقم ماهوتی در شرایط تنش نسبت به شرایط بدون تنش شوری دارای افزایش بیان معنی‌داری بودند، در حالی که در رقم چینی بهاره تنها ۴ ژن (۶درصد) به ترتیب شامل ژن‌های *NHX*، *WCP*، *TVP* و *P5CS* افزایش بیان معنی‌داری نشان دادند. خلاصه تجزیه واریانس برای ژن‌هایی که در شرایط تنش نسبت به شرایط بدون تنش بیان آنها ۲ برابر شده در جدول ۲ و مقایسه میانگین آنها با استفاده از روش دانکن در سطح احتمال ۵ درصد در جدول ۳ آمده است. ژن‌هایی که به طور مشترک در هر دو رقم ماهوتی و چینی بهاره تحت شرایط تنش نسبت به شرایط بدون تنش افزایش بیان معنی‌دار داشتند شامل ژن‌های *NHX*، *WCP* و *TVP* بودند (جدول ۳). ژن *P5CS* در رقم چینی بهاره دارای بیان بالای معنی‌دار بود، اما در رقم ماهوتی کاهش بیان نشان داد.

تحت شرایط تنش ۵۲ درصد و تحت شرایط بدون تنش ۲۷ درصد از ژن‌های منتخب مطالعه شده در این آزمایش در رقم ماهوتی نسبت به رقم چینی بهاره در همین شرایط دارای بیان بالاتر معنی‌دار بودند (جدول ۴). در رقم ماهوتی در شرایط تنش نسبت به شرایط بدون تنش شوری بیشترین افزایش بیان مربوط به ژن *TVP* بود (جدول ۴) که انرژی لازم برای فعالیت سایر ژن‌ها مانند ترانسپورترها را فراهم می‌آورد. محصول این ژن یک تک پلی پپتید می‌باشد که در غشاء واکوئل قرار می‌گیرد و ازجمله پمپ های H^+ می‌باشد (۲۷). در آزمایش حاضر این ژن تحت تنش شوری در هر دو رقم متحمل و حساس گندم در قسمت‌های هوایی گیاه دارای افزایش بیان بود.

ژن‌های *SOS2* و *SOS3* پس از ژن *TVP* در رقم ماهوتی دارای بیشترین افزایش بیان بودند (جدول ۴). پروتئین SOS2 از خانواده سرین– ترئونین کینازها و پروتئین SOS3 از جمله پروتئین‌های حسگر Ca^{2+} می‌باشد. با افزایش سدیم داخل سلول کلسیم سیتوزولی نیز افزایش پیدا می‌کند و با اتصال به پروتئین SOS3 موجب فعال شدن این پروتئین می‌گردد. پروتئین SOS3 فعال شده با SOS2 یک کمپلکس فعال را تشکیل می‌دهند که سبب فسفریله کردن و در نتیجه فعال‌سازی پروتئین‌های متفاوتی می‌گردند که از آن جمله می‌توان به SOS1 اشاره نمود که سبب انتقال سدیم به خارج سلول می‌گردد (۹). تحت شرایط تنش میزان بیان این دو ژن در رقم ماهوتی و چینی بهاره افزایش نشان داد، به طوری که این افزایش نسبت بیان در رقم ماهوتی بسیار بالاتر از رقم چینی بهاره بود (جدول۴).

زمانی که گیاه به بلوغ می‌رسد و به طور طبیعی آب خود را از دست می‌دهد، درون دانه‌ها نوعی از پروتئین‌ها به نام پروتئین‌های تجمع یافته در مراحل نهایی نمو جنین (LEA[1]) تجمع می‌یابند (۳۶). نقش این ژن‌ها در تنش، حفاظت از ساختار پروتئین‌ها، مرطوب نگه داشتن داخل سلول و سطح غشاء، خارج سازی یون‌های افزایش یافته در درون سلول از طریق محفظه‌هایی که خود آنها را تشکیل می‌دهند و بازیابی گیاه بعد از رفع تنش می‌باشد (۳۸). ژن منتخب *LEA* نیز از جمله ژن‌هایی بود که در رقم ماهوتی تحت شرایط تنش افزایش بیان بالایی از خود نشان داد در حالی که در رقم چینی بهاره تغییر بیان در آن مشاهده نشد. با اعمال تنش شوری بیان ژن *NHX* رمز کننده آنتی ترانسپورتر واکوئلی، در رقم ماهوتی نسبت به شرایط بدون تنش ۶/۴ برابر افزایش بیان نشان داد. محصول این ژن با انتقال سدیم به داخل واکوئل سبب تجمع سدیم در داخل سلول می‌گردد و از یک سو در تنش شوری از سمیت ناشی از تجمع سدیم در سلول جلوگیری می‌نماید و از سوی دیگر در تنش شوری و خشکی پتانسیل اسمزی داخل سلول را تنظیم می‌کند (۵).

1- Late Embryogenesis Abundant proteins

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1388.4.1.3.7]

جدول (۲) خلاصه تجزیه واریانس بیان ژن‌های مورد بررسی در مقایسه الگوی بیان ژن‌های پاسخ دهنده به تنش شوری در گندم ماهوتی و چینی بهاره.

منابع تغییر	درجه	*SOS1*	*SOS2*	*SOS3*	*TVP*	*WCP*	*P5CS*	*NHX*	*APX*	*G6DH*	*BADH*	*ASN*	*LEA*
		میانگین مربعات											
رقم	۱	/۰۰۱^{ns}	/۲۰۱**	/۱۶۱**	۰/۸**	/۰۱۴^{ns}	/۱۰۹**	/۰۱۴^{ns}	۰/۰۳**	/۰۳۵$^{××}$	۰/۰۰۱*	/۰۲۷^{ns}	۰/۰۱۷*
شوری	۱	۰/۱۳**	/۶۵۳**	/۶۸۵**	/۵۱۱**	/۷۹۱**	/۰۵۳**	/۰۰۴**	/۱۰۶**	/۳۱۷**	/۰۳۷**	/۷۳۹**	/۲۸۴**
رقم×شور	۱	۰/۰۶**	/۲۶۸**	/۳۷۴**	/۲۷۷**	/۰۲۱^{ns}	/۱۳۶**	/۰۱۹^{ns}	/۱۳۶**	/۰۴۸**	۰/۰۶**	/۰۷۳^{ns}	/۴۷۶**
اشتباه	۱۲	۰/۰۰۱	۰/۰۰۱	۰/۰۰۱	۰/۰۰۳	۰/۰۰۳	۰/۰۰۱	۰/۰۲۵	/۰۰۰۵	۰/۰۰۱	۰/۰۰۱	۰/۰۲۳	۰/۰۰۲
منابع تغییر	درجه	*HKT1*	*AHA*	*CBEF*	*bZIP5*	*bHLH*	*MYB3-*	*MYB3-*	*wsr6*	*wsr7*	*DREB*	*DREB*	*DREB*
		میانگین مربعات											
رقم	۱	/۲۸۲**	۰/۰۰۲$^{×}$	/۶۶۹**	/۰۶۵**	۰/۰۸۷*	/۰۳۴**	/۰۰۴**	/۲۰۶**	/۵۳۹**	/۰۰۱^{ns}	/۰۶۶**	/۰۶۸**
شوری	۱	/۰۰۶**	/۱۵۵**	/۰۰۹^{ns}	/۰۰۱^{ns}	۰/۰۷۴*	/۰۷۶**	/۰۹۶**	/۱۶۹**	۰/۱۰۴*	/۰۴۸**	/۱۴۵**	/۳۵۱**
رقم×شور	۱	/۰۵۹**	/۲۴۴**	/۰۰۲^{ns}	/۲۰۲**	/۰۳۸^{ns}	۰/۰۳**	/۰۹۳**	/۰۰۸^{ns}	/۰۶۸^{ns}	/۱۷۹**	/۱۶۷**	/۲۷۹**
اشتباه	۱۲	۰/۰۰۱	۰/۰۰۲	۰/۰۰۲	/۰۰۰۵	۰/۰۰۸	۰/۰۳	۰/۰۰۱	۰/۰۰۷	۰/۰۲۶	۰/۰۰۳	۰/۰۰۲	۰/۰۰۱

×، ×× و ns : به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد، ۱درصد و غیر معنی‌دار

جدول (۳) مقایسه میانگین بیان ژن‌های مورد مطالعه در ارقام گندم ماهوتی و چینی بهاره در شرایط بدون تنش و تنش شوری.

شماره	نام ژن	چینی بهاره		ماهوتی	
		بدون تنش شوری	تنش شوری	بدون تنش شوری	تنش شوری
۱	*SOS1*	۱۰۵/۳٤^{b}	۱۲٦/٦۸^{b}	۷۲/۹۱^{c}	۱۹۵/۳^{a}
۲	*SOS2*	٤۱/۱۱^{b}	٦۵/۸۸^{a}	۸/۵۳^{c}	۷۳/۷٤^{a}
۳	*SOS3*	۳٦/۷۲^{c}	۵۲/۳۱^{b}	۷/۰٦^{d}	۷۳/٤۷^{a}
۴	*TVP*	۱۰/۱۱^{c}	۳۱/۸۲^{a}	۱^{d}	۱۷/۵۹^{b}
۵	*WCP*	۸/٤۱^{c}	۲۸/۳٦^{b}	۸/۰۲^{c}	٤۳/۲۰^{a}
۶	*P5CS*	۲۰/۱۱^{c}	۵۳/۲۳^{ab}	٦۲/۷۲^{a}	٤۹/۹۳^{b}
۷	*NHX*	۲۰/۱۳^{b}	۷۵/٤٤^{a}	۱۱/۹٦^{b}	۷٦/۹٦^{a}
۸	*APX*	۸۱/۸۷^{b}	۷٦/۳۰^{b}	۵۹/۵۳^{c}	۱۸٤/٤۷^{a}
۹	*G6DH*	۷٤/٦۱^{c}	۱۳۰/۸۲^{b}	۷۱/۱۹^{c}	۲۵۳/٤٦^{a}
۱۰	*BADH*	۱۲۱/۸٦^{b}	۱۱۲/۲۱^{b}	۸۵/۸۳^{c}	۱۷٤/۹^{a}
۱۱	*ASN*	۱۵/۲٤^{bc}	٤۰/۰۵^{ab}	۷/۰۸^{c}	٤٤/۵۹^{a}
۱۲	*LEA*	۲۸٤/۱۸^{b}	۲۱۹/۹۸^{b}	۷٤/۳۹^{c}	۵٤٤/۲٤^{a}
۱۳	*HKT1*	۲۵۲/۷۸^{c}	۱٤۹/٦۹^{d}	٤۰٤/۰۷^{b}	۵۲۸/٤۰^{a}
۱۴	*AHA*	۱۰۸/۷٤^{b}	۹٦/۰٤^{b}	۵٤/۵۳^{c}	۲۲۳/٤۷^{a}
۱۵	*CBEFP*	۲۰/۹۰^{b}	۲۵/٦۹^{b}	۱۸۰/۸۵^{a}	۱۹۷/۲۲^{a}
۱۶	*bZIP5*	٤۳۲/۲٤^{b}	۲۱٤/۳۸^{d}	۳۱٤/٦٦^{c}	٦۷۳/۰۸^{a}
۱۷	*bHLH2*	۱۴۰/۳۸^{b}	۱٦۰/۰٤^{b}	۱٦۲/۸^{b}	۳٤۷/۵۹^{a}
۱۸	*MYB3-*	۱۷٤/۲۵^{b}	۲۰۵/۵٤^{b}	۱۷٦/۷۲^{b}	۳٦۸/۲۵^{a}
۱۹	*MYB3-*	۲۲۳/۵۸^{b}	۲۲۵/۷۱^{b}	٤۳/٦۰^{b}	٤۰۹/۷۲^{a}
۲۰	*wsr6*	۲٤/۱۳^{c}	٤۰/۳۳^{bc}	۷۱/۰٤^{ab}	۹٦/۷۹^{a}
۲۱	*wsr7*	۳۵/۸٦^{b}	۳۷/۸۸^{b}	۱۲۱/٤٤^{c}	۱۸۳/۷٤^{a}
۲۲	*DREB1*	۲٤۰/۸۸^{b}	۱۷۲/٦٤^{bc}	۱۳۸/۷۰^{b}	۳٤۵/۸۲^{a}
۲۳	*DREB2*	۱۷۷/۸٦^{b}	۱۷۰/۷۲^{b}	۵۵/۲^{c}	۵۰۱/٤۰^{a}
۲۴	*DREB3*	۱۹۹/۱۸^{b}	۲۲۱/۵۸^{b}	۱۳٤/۰٦^{a}	۳٤۲/۰٦^{a}

در هر ردیف a، b، c و d نشان دهنده تفاوت‌های معنی‌دار در دسته‌بندی دانکن در سطح معنی‌دار ۵ درصد می‌باشد.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1388.4.1.3.7]

با توجه به الگوهای بدست آمده برای ژن‌های *NHX* و *TVP* در ارقام ماهوتی و چینی بهاره محتمل است که ژن *NHX* در رقم ماهوتی سدیم را بطور موثرتری در داخل واکوئل ذخیره نماید زیرا همان طور که پیشتر ذکر گردید ژن *TVP* انرژی لازم برای فعالیت ژن *NHX* را فراهم می‌نماید و در رقم ماهوتی ژن *TVP* دارای بیشترین افزایش بیان بود (جدول۴). سقیب و همکاران (۲۰۰۵) با بررسی تنش شوری طولانی مدت بر روی ژنوتیپ‌های متحمل و حساس گندم میزان بیان ژن *NHX* را در این گندم‌ها اندازه‌گیری نمودند. طبق این گزارش میزان بیان این ژن در گندم‌های متحمل و حساس افزایش یافته بود اما میزان این افزایش در گندم‌های متحمل بیشتر بود که با نتایج حاصل از این مطالعه همخوانی دارد.

ژن *ASN* رمز کننده آسپاراژین سنتتاز نیز از جمله ژن‌هایی بود که با اعمال تنش شوری در رقم ماهوتی افزایش بیان نشان داد (جدول۴). زمانی که تنش در گیاه موجب تجمع مواد آمونیومی می‌شود، آنزیم آسپاراژین سنتتاز سبب سمیت زدایی این مواد می‌شود (۴۴). تحت شرایط تنش شوری افزایش بیان این ژن در گیاهان جو، سویا و ذرت گزارش شده است (۱۴). نتایج این تحقیق نیز نشان دهنده آن بود که این ژن در رقم ماهوتی تحت شرایط تنش افزایش بیان معنی‌داری از خود نشان می‌دهد که در رقم چینی بهاره این چنین نبود (جدول ۳).

پروتئین‌های کانال آبی (Aquaporins) دسته‌ای از پروتئین‌ها می‌باشند که در انتقال و جریان آب به درون گیاه نقش داشته و اهمیت این پروتئین‌ها در تحمل گیاهان به تنش‌های محیطی از این حقیقت ناشی می‌شود که تحت تنش‌های محیطی مختلف همانند خشکی، شوری و سرما در گونه‌های گیاهی مختلف بیان این ژن‌ها دستخوش تغییر می‌گردد (۱۷، ۵۳). نتایج نورترن بلات معکوس در این آزمایش نشان دهنده آن بود که این ژن تحت تنش شوری در هر دو رقم متحمل و حساس دارای افزایش بیان می‌باشد و این افزایش در رقم ماهوتی بیشتر از رقم چینی بهاره بود.

ژن *AHA* پروتئینی را رمز می‌کند که در غشاء پلاسمایی قرار گرفته و با مصرف ATP پروتون (H^+) را به خارج از سلول می‌فرستد. با رها شدن H^+ به بیرون، غلظت پروتون در بیرون سلول افزایش پیدا می‌کند و شیبی از غلظت H^+ در سرتاسر غشاء پلاسمایی به وجود می‌آید. این شیب غلظت انرژی لازم برای فعالیت ترانسپورترهایی همانند ترانسپورتر SOS1[1] را فراهم می‌کند (۳۰). یانگ و همکاران (۲۰۰۴) در بررسی دو رقم گندم که دارای درجات متفاوتی از حساسیت نسبت به تنش شوری بودند، دریافتند که با اعمال تنش شوری میزان بیان این ژن در گندم متحمل افزایش و در گندم حساس کاهش نشان می‌دهد که با الگوی بیان بدست آمده برای این ژن در مطالعه حاضر همخوانی دارد.

ژن‌های *DREB* دسته‌ای از فاکتورهای رونویسی می‌باشند که بیان آنها مستقل از ABA[2] می‌باشد (۴). با اعمال تنش شوری بیان ژن‌های *DREB1*، *DREB2* و *DREB3* در رقم ماهوتی دو برابر افزایش بیان نشان داد، درحالی که در رقم چینی بهاره هیچ گونه افزایش بیانی در آنها دیده نشد. الگوی بیان مشاهده شده برای ژن‌های مذکور نشان دهنده آن است که در رقم ماهوتی پتانسیل بالاتری برای بیان ژن‌های دخیل در تحمل به تنش شوری نسبت به رقم چینی بهاره وجود دارد. همان طور که پیشتر نیز ذکر گردید در شرایط انجام این تحقیق بر اثر اعمال تنش شوری در رقم ماهوتی ۳۴ درصد و در رقم چینی بهاره تنها ۶ درصد از ژن‌های مورد مطالعه دارای افزایش بیان بودند. لیو و همکاران (۱۹۹۸) با استفاده از روش ریز آرایه الگوی بیان ژن‌ها را در گیاه آرابیدوپسیس تراریخته با ژن *DREB1A* تحت پیشبر دائمی 35S-CaMV با گیاه غیر تراریخته مورد مقایسه قرار دادند. طبق نتایج آنها بیان ۱۲ ژن دیگر در گیاه تراریخته نسبت به گیاه غیر تراریخته دو برابر شده بود.

1- Salt Overly Sensitive
2- ABA-independent

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1388.4.1.3.7]

جدول (۴) فهرست ژن‌ها، عملکرد احتمالی و لگاریتم پایه ۱۰ نسبت بیان آنها تحت تنش و بدون تنش شوری در رقم چینی بهاره و ماهوتی

شماره	نام ژن	شماره	عملکرد احتمالی	مرجع	چینی	ماهوتی[۲]	بدون	تنش[۴]
	ژن‌های عملکردی							
۱	*SOS1*	TC۳۱۱۷۱۳	انتقال سدیم به بیرون از غشاء پلاسمایی	–	۰/۰۸	۰/۴۲	−۰/۱۵	۰/۱۸
۲	*NHX*	AY۲۶۹۹۱۰	انتقال سدیم به داخل واکوئل	(۷)	۰/۵۷	۰/۸۰	−۰/۲۲	۰/۰۰۸
۳	*WCP*	TC۲۹۱۲۴۰	انتقال و جریان آب به درون گیاه	–	۰/۵۲	۰/۷۳	−۰/۰۲	۰/۱۸
۴	*HKT1*	DQ۰۰۹۰۰۳	انتقال پتاسیم به داخل گیاه در شرایط کمبود آن	–	−۰/۲۲	۰/۱۱	۰/۲۰	۰/۵۴
۵	*TVP*	AY۲۹۶۹۱۱	انتقال H^+ به داخل واکوئل	(۷)	۰/۴۹	۱/۲۴	−۱/۰۰	−۰/۲۵
۶	*AHA*	AY۸۲۹۰۰۲	انتقال H^+ به بیرون از غشاء پلاسمایی	(۲۴)	−۰/۰۵	۰/۶۱	−۰/۲۹	۰/۳۶
۷	*P5CS*	EU۱۶۳۵۸۸	تنظیم تورژسانس، پاکسازی رادیکال های آزاد	–	۰/۴۲	۰/۰۹	۰/۴۹	−۰/۰۲
۸	*BADH*	TC۲۸۳۳۴۰	تنظیم تورژسانس، پاکسازی رادیکال های آزاد	–	−۰/۰۳	۰/۳۰	−۰/۱۵	۰/۱۹
۹	*G6DH*	AB۰۱۱۴۴۱	انتقال پیام و پاک سازی رادیکال های آزاد اکسیژن	(۳۳)	۰/۲۴	۰/۵۵	−۰/۰۲	۰/۲۸
۱۰	*APX*	AF۳۸۷۷۳۹	پاک سازی رادیکال های آزاد اکسیژن	–	−۰/۰۳	۰/۴۹	−۰/۱۳	۰/۳۸
۱۱	*ASN*	AY۶۲۱۵۳۹	تبدیل آسپاراتات به آسپاراژین، انتقال و ذخیره	(۴۳)	۰/۴۱	۰/۷۹	−۰/۳۳	۰/۰۴
۱۲	*SAMDC*	TC۲۷۸۵۶۰	سنتز پلی آمین ها	–	−۰/۰۹	−۰/۱۹	۰/۵۶	۰/۴۶
۱۳	*LEA*	TC۲۸۹۵۳۲	حفاظت از ساختار پروتئین‌ها، مرطوب نگه داشتن	–	−۰/۱۱	۰/۸۶	−۰/۵۸	۰/۳۹
۱۴	*wsr1*	CK۱۳۶۹۷۴	پروتئین شبیه سوکسینات دهیدروژناز، نقل انتقال	(۳)	۰/۰۲	۰/۱۰	۰/۱۱	۰/۱۹
۱۵	*wsr2*	CK۱۳۶۹۷۵	پروتئین شبیه پروفوبیلینوژن دی آمیناز، سنتز	(۳)	۰/۰۳	−۰/۱۱	۰/۵۱	۰/۳۶
۱۶	*wsr5*	CK۱۳۶۹۷۸	پروتئین سرین هیدروکسی متیل ترانسفراز	(۳)	۰/۰۳	−۰/۱۶	۰/۵۲	۰/۳۲
۱۷	*wsr7*	CK۱۳۶۹۸۰	پروتئین بتا آمیرین سنتتاز، ساخت تری ترپن ها	(۳)	۰/۰۲	۰/۴۱	۰/۲۹	۰/۶۸
۱۸	*asr4*	CXV۷۹۷۲۱	پروتئین شبیه به بتائین آلدهید دهیدروژناز گندم	(۱)	۰/۱۶	۰/۱۴	۰/۰۶	۰/۰۴
۱۹	*asr8*	CXV۷۹۷۲۴	پروتئین غشایی	(۱)	۰/۰۳	۰/۱۱	−۰/۰۹	−۰/۰۰۹
	ژن‌های تنظیمی و عملکرد							
۲۰	*SOS2*	TC۳۱۸۰۴۴	سرین–ترئونین کیناز، فعال کننده انواع پروتئین‌های	–	۰/۲۰	۰/۹۳	−۰/۶۸	۰/۰۴
۲۱	*SOS3*	TC۳۰۴۹۸۰	پروتئین متصل شونده به کلسیم	–	۰/۱۵	۱/۰۱	−۰/۷۱	۰/۱۴
۲۲	*GSK*	AF۵۲۵۰۸۶	پروتئین شبیه گلیکوژن سنتاز کیناز، انتقال پیام	(۸)	−۰/۰۶	۰/۱۹	۰/۱۴	۰/۴۱
۲۳	*CBEFP*	TC۲۷۸۷۹۷	حسگر افزایش کلسیم	–	۰/۰۸	۰/۰۳	۰/۹۳	۰/۸۸
۲۴	*bZIP1*	CN۰۱۱۸۳۹	فاکتور رونویسی	–	۰/۱۰	−۰/۱۴	۰/۶۸	۰/۴۳
۲۵	*bZIP2*	CA۷۴۴۷۵۲.۱	فاکتور رونویسی	–	−۰/۰۳	۰/۰۷	۰/۳۳	۰/۴۳
۲۶	*bZIP3*	CK۱۶۳۶۶۶.۱	فاکتور رونویسی	–	−۰/۰۲	−۰/۰۸	۰/۴۳	۰/۳۷
۲۷	*bZIP5*	CV۷۶۵۸۱۴.۱	فاکتور رونویسی	–	−۰/۳۰	۰/۳۳	−۰/۱۳	۰/۴۹
۲۸	*bHLH2*	CA۵۹۹۶۱۸.۱	فاکتور رونویسی	–	۰/۰۵	۰/۳۲	۰/۰۶	۰/۳۳
۲۹	*bHLH3*	CJ۶۸۵۶۲۵.۱	فاکتور رونویسی	–	−۰/۰۲	۰/۲۸	۰/۰۹	۰/۴۱
۳۰	*WRKY1*	CN۰۰۹۳۲۰.۱	فاکتور رونویسی	–	۰/۰۱	۰/۲۱	۰/۱۴	۰/۳۳
۳۱	*WRKY2*	CJ۸۷۳۱۴۶.۱	فاکتور رونویسی	–	−۰/۰۳	۰/۲۵	۰/۲۵	۰/۵۳
۳۲	*MYB2*	ABC۸۶۵۶۹.۱	فاکتور رونویسی	–	−۰/۰۹	۰/۰۸	۰/۱۷	۰/۳۴
۳۳	*MYB3-1*	AB۱۹۱۴۵۹	فاکتور رونویسی	–	۰/۰۷	۰/۳۱	۰/۰۰۶	۰/۲۵
۳۴	*MYB3-2*	AB۱۹۱۴۶۰	فاکتور رونویسی	–	۰/۰۰۴	۰/۴۳	−۰/۱۷	۰/۲۵
۳۵	*NAC*	CK۲۰۸۰۱۲.۱	فاکتور رونویسی	–	−۰/۱۹	−۰/۱۶	۰/۳۴	۰/۳۷
۳۶	*NAC67*	BU۶۷۲۲۲۹	فاکتور رونویسی	–	−۰/۰۷	۰/۱۲	۰/۱۳	۰/۳۳
۳۷	*wsr3*	CK۱۳۶۹۷۶	پروتئین شبیه 9-cis-epoxycartenoid (NCED)	(۳)	۰/۲۳	۰/۰۱	۰/۴۶	۰/۲۱
۳۸	*wsr4*	CK۱۳۶۹۷۷	عملکرد نامشخص	(۳)	۰/۲۷	−۰/۱۰	۰/۱۳	−۰/۲۴
۳۹	*wsr6*	CK۱۳۶۹۷۹	عملکرد نامشخص	(۳)	۰/۲۲	۰/۳۴	۰/۲۵	۰/۳۸
۴۰	*wsr8*	CK۱۳۶۹۸۱	عملکرد نامشخص	(۳)	−۰/۰۴	−۰/۲۶	۰/۴۸	۰/۲۶

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1388.4.1.3.7]

۴۱	*wsr9*	CK۱۳۶۹۸۲	پروتئین چسبنده به اسید نوکلئیک	(۳)	-۰/۰۲	۰/۰۵	۰/۲۷	۰/۳۶
۴۲	*wsr10*	CK۱۳۶۹۸۳	عملکرد نامشخص	(۳)	۰/۰۷	-۰.۳۸	۰/۶۶	۰/۲۰
۴۳	*wsr11*	CK۱۳۶۹۸۴	عملکرد نامشخص	(۳)	-۰/۰۰۳	-۰/۴۰	۰/۷۸	۰/۳۸
۴۴	*asr1*	CXV۷۹۷۱۶	هیستیدین کیناز	(۱)	۰/۰۶	۰/۲۳	-۰/۰۱	۰/۱۵
۴۵	*asr2*	CXV۷۹۷۱۹	پروتئین متصل شونده به DNA	(۱)	۰/۰۵	۰/۲۲	-۰/۱۱	۰/۰۵
۴۶	*asr5*	CXV۷۹۷۲۲	عملکرد نامشخص	(۱)	۰/۰۳	۰/۲۰	-۰/۱۸	-۰/۰۲
۴۷	*asr6*	CXV۷۹۷۲۳	پروتئین متصل شونده به RNA	(۱)	۰/۰۸	-۰/۱۰	۰/۲۸	۰/۰۹
۴۸	*asr9*	CXV۷۹۷۱۷	پروتئین رتروترانسپوزون	(۱)	۰/۰۷	۰/۲۴	-۰/۱۶	۰/۰۱
۴۹	*asr10*	CXV۷۹۷۱۵	عملکرد نامشخص	(۱)	۰/۰۴	-۰/۰۲	-۰/۰۰۷	-۰/۰۸
۵۰	*asr11*	CXV۷۹۷۱۴	پلی پروتئین Copia-type	(۱)	۰/۰۲	۰/۱۹	-۰/۱۵	۰/۰۱
۵۱	*asr12*	CXV۷۹۷۱۳	پروتئین شبیه NBS-LRR	(۱)	۰/۰۵	۰/۰۹	-۰/۰۷	-۰/۰۴
۵۲	*DREB1*	AYV۸۱۳۵۹	فاکتور رونویسی	-	-۰/۱۴	۰/۴۵	-۰/۲۹	۰/۳۰
۵۳	*DREB2*	AYV۸۱۳۵۸	فاکتور رونویسی	-	-۰/۰۱	۰/۵۵	-/۱۰	۰/۴۶
۵۴	*DREB3*	AYV۸۱۳۵۷	فاکتور رونویسی	-	۰/۰۴	۰/۷۹	-۰/۵۵	۰/۱۸
۵۵	*DREB4*	AYV۸۱۳۵۶	فاکتور رونویسی	-	-۰/۰۵	-۰/۰۵	۰/۳۹	۰/۳۹
۵۶	*DREB5*	AYV۸۱۳۵۵	فاکتور رونویسی	-	-۰/۰۳	۰/۰۷	۰/۲۰	۰/۳۱
۵۷	*DREB6*	AYV۸۱۳۵۴	فاکتور رونویسی	-	-۰/۱۵	۰/۱۹	۰/۳۲	۰/۶۷
۵۸	*SnRK1*	BT۰۰۹۰۰۴	پروتئین کیناز	-	۰/۱۸	-۰/۱۲	۰/۳۵	۰/۰۳
۵۹	*SnRK2*	X۶۵۶۰۴.۱	پروتئین کیناز	-	۰/۱۴	-۰/۲۷	۰/۷۶	۰/۳۴
۶۰	*SnRK3*	X۶۵۶۰۴.۲	پروتئین کیناز	-	-۰/۰۴	۰/۱۹	۰/۲۰	۰/۴۴
۶۱	*SnRK4*	X۶۵۶۰۴.۳	پروتئین کیناز	-	-۰/۰۴	۰/۱۸	۰/۱۱	۰/۳۵

۱) لگاریتم نسبت بیان ژن‌ها تحت شرایط تنش به شرایط بدون تنش شوری در رقم چینی بهاره

۲) لگاریتم نسبت بیان ژن‌ها تحت شرایط تنش به شرایط بدون تنش شوری در رقم ماهوتی

۳) لگاریتم نسبت بیان ژن‌ها تحت شرایط بدون تنش در رقم ماهوتی نسبت به رقم چینی بهاره

۴) لگاریتم نسبت بیان ژن‌ها تحت شرایط تنش شوری در رقم ماهوتی نسبت به رقم چینی بهاره

ژن *G6DH* آنزیم گلوکوز-۶-فسفات دهیدروژناز را رمز می‌کند که یکی از آنزیم‌های کلیدی در چرخه پنتوز فسفات می‌باشد. ونگ و همکاران (۲۰۰۸) گزارش نمودند که آنزیم G6DH نقش کلیدی در تحمل گیاه به تنش اکسیداتیو حاصل از تنش شوری دارد. در مطالعه حاضر نسبت بیان این ژن تحت شرایط تنش به بدون تنش شوری در رقم ماهوتی و چینی بهاره به ترتیب ۳/۵ و ۱/۷ برابر بود. بنابراین به نظر می‌رسد که پاکسازی رادیکال‌های آزاد در رقم متحمل ماهوتی به طور موثرتری نسبت به رقم حساس چینی بهاره اتفاق می افتد.

آنزیم‌های آنتی اکسیدانتی همانند آسکوربیک پراکسیداز در تنش‌های طولانی مدت در سلول‌هایی که غلظت نمک در آنها بالا می‌رود با فراهم نمودن شرایط نرمال برای فعالیت‌های متابولیکی گیاه سبب حفاظت از این واکنش‌ها می‌گردند و در نتیجه از پیری زودرس گیاه جلوگیری می‌نمایند (۳۰). در این تحقیق در رقم ماهوتی تحت شرایط تنش شوری افزایش بیان ژن منتخب *APX*[1] مشاهده گردید (۳ برابر) در صورتی که در رقم چینی بهاره هیچ گونه افزایش بیان معنی‌داری در بیان آن مشاهده نگشت. سایرام و همکاران (۲۰۰۱) نیز افزایش بیان این آنزیم را در گندم‌های متحمل به تنش شوری قبلا گزارش کرده بودند.

ژن *P5CS* آنزیم کلیدی در مسیر سنتز پرولین می‌باشد. پرولین در تنش‌هایی همانند شوری در پاک‌سازی رادیکال‌های آزاد اکسیژن، تنظیم پتانسیل اسمزی و پایداری ساختمان پروتئین‌های غشاء نقش دارد و هنگام بازیابی[2] گیاه منبع نیتروژن، کربوهیدرات و انرژی می‌باشد (۲۲). با اعمال تنش شوری میزان بیان ژن *P5CS*

1- Ascorbate Peroxidase
2- Recovery

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1388.4.1.3.7]

در رقم ماهوتی کاهش و در رقم چینی بهاره افزایش بیان نشان داد. گزارش شده است که تنظیم بیان این ژن تحت کنترل منفی می‌باشد، بدین معنی که افزایش پرولین در گیاه اثر منفی بر تولید آن دارد (۳۰). در این آزمایش که در آن از تنش طولانی مدت استفاده شده است ممکن است ابتدا این ژن در رقم متحمل ماهوتی افزایش بیان داشته و سپس با افزایش و تجمع پرولین در داخل گیاه به واسطه کنترل منفی این اسید آمینه بر روی ژن‌هایی که در مسیر سنتز پرولین دخیل می‌باشند، بیان این ژن کاهش یافته باشد. البته برخی افزایش بیان ژن *P5CS* و تجمع پرولین را معلول می‌دانند. یعنی زمانی که گیاه سازوکاری برای مقابله با شوری ندارد و دچار تنش می‌شود، سنتز پرولین صورت می گیرد (۲۲). دلیل دیگر می‌تواند استفاده رقم متحمل ماهوتی از اسمولایت‌های دیگر همانند گلایسین بتائین باشد، چنانکه در گیاهان هالوفیت، نظیر *Aeluropus lagopoides* در دراز مدت تجمع پرولین قابل توجه نیست و بجای آن تجمع گلایسین بتائین زیاد می شود (۱). لازم به ذکر است که در شرایط بدون تنش بیان ژن P5CS در رقم ماهوتی بسیار بالاتر از بیان آن در رقم چینی بهاره تحت تنش می‌باشد و در شرایط تنش شوری بیان این ژن در رقم ماهوتی در حدود بیان آن در رقم چینی بهاره تحت تنش شوری می‌باشد.

با توجه به اینکه برای تمامی ژن‌های مطالعه شده در این آزمایش با استفاده از روش درشت آرایه افزایش و یا کاهش بیان در هر دو رقم ماهوتی و چینی بهاره مشاهده گردید، بنابراین به نظر می‌رسد که تفاوت در تحمل و حساسیت این دو رقم به تنش شوری مربوط به تفاوت در نوع تنظیم بیان ژن‌ها باشد. ژو (۲۰۰۱) این فرضیه را مطرح نمود که مکانیزم‌های تحمل به تنش شوری در گیاهان هالوفیت اساسا همان مکانیزم‌هایی هستند که گیاهان گلیکوفیت بکار می‌برند و فقط تفاوت‌های جزئی در تنظیم بیان ژن‌ها می‌باشد که منجر به ایجاد تنوع بسیار بزرگ از کاملا متحمل تا کاملا حساس می‌گردد. در این مطالعه نیز با توجه به نتایج کسب شده شاید بتوان اظهار نظر نمود که تفاوت در تحمل و حساسیت گیاهان گلیکوفیت در پاسخ به تنش شوری نیز از این قاعده مستثنی نمی‌باشد.

تاجی و همکاران (۲۰۰۴) در بررسی و مقایسه الگوی بیان ۷۰۰۰ ژن در یک گیاه گلیکوفیت (آرابیدوپسیس) و یک گیاه هالوفیت (Salt cress) که در سطح ژنومی بیشتر از ۹۰ درصد شباهت داشتند، تحت تنش شوری گزارش نمودند که بسیاری از ژن‌هایی که در تنش‌های زنده و غیر زنده در گیاه گلیکوفیت القاء می‌گردند (دارای افزایش بیان هستند) تحت شرایط بدون تنش در گیاه هالوفیت دارای بیان بالایی می‌باشند که از جمله این ژن‌ها می‌توان به ژن‌های *NCED*، *P5CS* و *SOS1* اشاره نمود. در مطالعه حاضر نیز ژن‌های *P5CS* و (*wsr3*) *NCED* از جمله ژن‌هایی بودند که در رقم ماهوتی در شرایط بدون تنش نسبت به رقم چینی بهاره بیان بالایی داشتند. بیان ژن *CBEFP* در رقم ماهوتی نسبت به رقم چینی بهاره تحت شرایط بدون تنش شوری بیشترین مقدار بود (جدول۴). در این مطالعه در مقایسه با گزارش تاجی و همکاران (۲۰۰۴) ژن *SOS1* از جمله ژن‌هایی بود که تحت شرایط بدون تنش شوری در رقم ماهوتی دارای بیان پایین‌تری نسبت به رقم چینی بهاره بود، اما ژن *HKT1* برخلاف ژن *SOS1* در همین شرایط دارای بیان بالایی بود. گزارش شده است که ژن‌های *HKT1* و *SOS1* در اندام‌های هوایی گیاه در بازیافت سدیم از آوند چوبی و انتقال آن به شیره آوند آبکش جهت انتقال آن به ریشه و خروج آن از گیاه (هر کدام به طور مستقل) نقش ایفا می‌کنند (۳۱). همان طور که در جدول ۱ نیز مشخص است میزان یون سدیم در اندام‌های هوایی رقم چینی بهاره نسبت به رقم ماهوتی بسیار بیشتر می‌باشد. بنابراین به نظر می‌رسد در گیاه گندم (حداقل در مورد رقم ماهوتی) ژن *HKT1* در بازیافت سدیم از قسمت‌های هوایی گیاه از اهمیت بالاتری نسبت به ژن *SOS1* برخوردار باشد.

نتیجه گیری

نتایج تحقیق حاضر نشان دهنده آن بود که با اعمال تنش شوری در رقم ماهوتی ژن‌های بیشتری نسبت به رقم چینی بهاره القاء می‌گردند. با آنالیز عملکرد ژن‌های منتخب فوق می‌توان درک بهتری از مکانیزم‌های تحمل به تنش شوری در گیاه گندم داشت. همچنین با مقایسه توالی ژن‌های منتخب فوق در گندم‌های ماهوتی و چینی بهاره ممکن است، توالی‌های خاصی را در ناحیه

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1388.4.1.3.7]

رمز کننده و یا پیشبری این ژن‌ها مورد شناسایی قرار داد که براساس آنها بتوان نشانگرهای مبتنی بر ژن طراحی نمود. همچنین برخی از ژن‌های فوق مانند ژن *TVP* به صورت تک پلی پپتیدی در سلول فعال هستند. این گونه ژن‌ها، کاندیدای مناسبی برای ایجاد تحمل به شوری از طریق انتقال ژن هستند. علاوه بر آن در برنامه‌های اصلاحی با استفاده از روش تلاقی برگشتی می‌توان این ژن‌ها را به ژنوتیپ‌ها و یا ارقام مورد نظر انتقال داد.

منابع

۱- رضوی خ، ملبوبی م ع، فرهی آشتیانی ص، و قناتی ف (۱۳۸۴) بررسی برخی از پاسخ های فیزیولوژیکی و مولکولی یکی از خویشاوندان گندم نسبت به تنش شوری. پایان نامه دکتری، دانشکده علوم، دانشگاه تربیت مدرس، ایران.

۲- قوامی ف، ملبوبی م ع، قناد ها م ر، یزدی صمدی ب، مظفری ج، و جعفر آقایی م (۱۳۸۲) بررسی واکنش ارقام متحمل گندم ایرانی به تنش شوری در مرحله جوانه زنی و گیاهچه. مجله علوم کشاورزی ایران. ج ۳۵، ش ۲، ص۴۶۴-۴۵۳.

۳- قوامی ف، ملبوبی م. ع، قناد ها م. ر، یزدی صمدی ب، مظفری ج، و جعفر آقایی م (۱۳۸۳). جداسازی ژن‌های قابل القاء توسط تنش شوری از گندم. پایان نامه دکتری، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تهران، ایران.

4-Agarwal P K, Agarwal P, Reddy M and Sopory S (2006) Role of DREB transcription factors in abiotic and biotic stress tolerance in plants. Plant Cell Report. 25: 1263-1274.

5-Blumwald E, Aharon G and Apse M (2000) Sodium transport in plants. Biochemica et Biophysica Acta. 1465: 140-151.

6-Bohnert H J, Ayoubi P, Borchert C, Bressan R A, Burnap R L, Cushman J C, Cushman M A, Deyholos M, Galbraith D W, Hasegawa P M, Jenks M, Kawasaki S, Koiwa H, Kore-eda S, Lee B H, Michalowski C B, Misawa E, Nomura M, Ozturk M, Postier B, Prade R, Song C P, Tanaka Y, Wang H and Zhu J K (2001) A genomics approach towards salt stress tolerance, Plant Physiology and Biochemistry. **39:** 1–17.

7-Brini F, Gaxiola R, Berkowitz G and Masmoudi K (2005) Cloning and characterization of a wheat vacuolar cation/proton antiporter and pyrophosphates proton pump. Plant Physiology and Biochemistry. 43: 347-354.

8-Chen G, Ma W, Hung Z, Xu T, Xue Y and Shen Y (2003) Isolation and characterization of *TaGSK1* involved in wheat salt tolerance. Plant Science. 165: 1369-1375.

9-Chinnusamy V, Jagendorf A, and Zhu J (2005) Understanding and improving salt tolerance in plants. Crop Science. 45: 437-448.

10-Colmer T, Flowers T and Munns R (2006) Use of wild relatives to improve salt tolerance in wheat. Journal of Experimental Botany.57: 1-20.

11-Cushman J and Bohnert H (2000) Genomic approaches to plant stress tolerance. Current Opinion in Plant Biology. 3: 117-124.

12-Fukuda A, Nakamura A and Tanaka Y (1999) Molecular cloning and expression of the Na^+/H^+ exchanger gene in *Oryza sativa*. Biochemica et Biophysica Acta. 1446: 149-155.

13-Fukuda A, Yazaki Y, Ishikawa T, Koike S and Tanaka Y (1998) Na^+/H^+ antiporter in tonoplast vesicles from rice roots. Plant and Cell Physiology. 39: 196-201.

14-Gilbert G, Gadush M, Wilson C and Madore M (1998) Amino acid accumulation in sink and source tissues of *Coleus blumei* Benth. during the salinity stress. Journal of Exprimental Botany. 49: 107-114.

15-Hasegawa P, Bressan R, Zhu J and Bohnert H (2000) Plant cellular and molecular responses to high salinity. Annual Reviews of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 51: 463-499.

16-Hoagland D R, Arnon D I (1950) The water culture method for growing plants without soil. California Experiment Station Circular 347. The College of Agriculture, University of California, Berkeley, CA.

17-Jang J, Kim D, Kim Y, Kim J and Kang H (2004) An expression analysis of a gene family encoding plasma membrane aquaporins in response to abiotic stresses in Arabidopsis thaliana. Plant Molecular Biology. 54: 713-725.

18-Ji S, Lu Y, Feng J, Wei G, Li J, Shi Y, Fu Q, Liu D, Luo J and Zhu Y (2003) Isolation and analysis of genes preferentially expressed during early cotton fiber development by subtractive PCR and cDNA array. Nucleic Acids Research. 31: 2534-2543.

19-Kawasaki S, Borchert C, Deyholos M, Wang H, Brazhlle S, Kawai K, Galbraith D and Bohnert H (2001) Gene expression profile during the initial phase of salt stress in Rice. The Plant Cell. 13: 889-905.

20-Kawaura K, Mochida K, Yamazaki Y and Ogihara Y (2006) Transcriptome analysis of salinity stress responses in common wheat using a 22k oligo-DNA microarray. Functinal Integrated Genomics. 6: 132-142.

21-Kawaura K, Mochida K, Yamazaki Y and Ogihara Y (2008) Genome-wide analysis for identification of salt-responsive in common wheat. Functinal Integrated Genomics. 8: 277-286.

22-Kishor P, Sangam S, Amrutha R, et al (2005) Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. Current Science. 88: 424-438.

23-Laurie S, Feeney K, Maathuis F, Heard P, Brown S and Leigh R (2002) A role for *HKT1* in sodium uptake by wheat roots. The Plant Journal. 32: 139-149.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1388.4.1.3.7]

24-Liu H, Liu Y, Yu B, Liu Z and Zhang W (2004) Increased polyamines conjugated to tonoplast vesicles correlate with maintenance of the H^+-ATPase and H^+-PPase activities and enhanced osmotic stress tolerance in wheat. Journal of Plant Growth Regulation. 23: 156-165.

25-Liu Q, Kasuga M, Sakuma Y, Abe H, Miura S, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K (1998) Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low-temperature-responsive gene expression, respectively, in Arabidopsis. Plant Cell. 10: 1391–1406.

26-Lorkowski S and Cullen P (2003) Analysing gene expression. A hand book of methods possibilities and pitfalls. WILEY-VCH. Printed in Germany. 163-594.

27-Maeshima M (2000) Vacular H^+-pyrophosphatase. Biochimica et Biophysica Acta. 1465: 37-51.

28-Munns R, Hare R A, James R A and Rebetzke G J (2000) Genetic variation for improving the salt tolerance of durum wheat. Australian journal of Agricultural Research, 51:69-74.

29-Munns R (2002) Comparative physiology of salt and water stress. Plant, Cell and Environment. 25: 239-250.

30-Munns R (2005) Genes and salt tolerance: bringing them together. New Physiologist. 167: 645-663.

31-Munns R and Tester M (2008) Mechanisms of salinity tolerance. Annual Review of Plant Biology. 59: 651-658.

32-Nakona Y and Asada K (1981) Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. Plant Cell Physiology. 22: 867-880.

33-Nemoto Y, Kawakami N and Sasakuma T (1999) Isolation of novel salt responding genes from wheat by differential display. Theoretical and Applied Genetices. 98: 673-678.

34-Ozturk Z, Talame V, Deyholos M, Michalowski C, Galbraith D, Gozukirmizi N, Tuberosa R and Bohnert H (2002) Monitoring large scale changes abundance in drought and salt stress barley. Plant Molecular Biology. 48: 551-573.

35-Rabbani M, Maruyama K, Abe H, et al (2003) Monitoring expression profiles of rice genes under cold, drought, and high-salinity stresses and abscisic acid application using cDNA microarray and RNA gel-blot analyses. Plant Physiology. 133: 1755-1767.

36-Rodriguez M, Canales E and Borras-Hidalgo O (2005) Molecular aspects of abiotic stress in plants. Biotecnologia Aplicada. 22: 1-10.

37-Sairam R and Tyagi A (2004) Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. Current Science. 86: 3-10.

38-Sairam R, Chandrasekhar V and Sirivastava G (2001) Comparison of hexaploid and tetreploid wheat cultivars in their response to water stress. Biologia Plantarum. 44: 89-94.

39-Saqib M, Zorb C, Rengel Z and Schubert S (2005) The expression of the endogenous vacuolar Na^+/H^+ antiporters in roots and shoots correlates positively with the salt and ABA. Journal of Experimental Botany. 56: 2971-2981.

resistance of wheat (*Triticum aestivum* L.). Plant Science. 169: 959-965.

40-Schatchman D P, Munns R and Whitecross M I (1991) Variation in sodium exclusion and salt tolerance in *Triticum tauschii*. Crop Science. 31: 992-997.

41-Seki M, Narusaka M, Ishida J, Nanjo T, Fujita M, Oono Y, Kamiya A, Nakajima M, Enju A, Sakurai T, Satou M, Akiyama K, Taji T, Yamaguchi-Shinozaki K, Carninci P, Kawai J, Hayashizaki Y and Shinozaki K (2002) Monitoring the expression profiles of 7000 Arabidopsis genes under drought, cold and high-salinity using a full-length cDNA microarray. The Plant Journal. 31: 279-292.

42-Taji T, Seki M, Satou M, Sakurai T, Kobayashi M, Ishiyama K, Narusaka M, Zhu J and Shinozaki K (2004) Comparative genomics in salt tolerance between Arabidopsis and Arabidopsis related halophyte Salt Cress using Arabidopsis microarray. Plant Physiology. 135: 1697-1709.

43-Tester M and Davenport R (2003) Na^+ tolerance and Na^+ transport in higher plants. Annals of Botany. 91: 503-527.

44-Wang H, Liu D, Sun J and Zhang A (2005) Asparagines synthetase gene *TaASN1* from wheat is up-regulated by salt stress, osmotic stress and ABA. Journal of Plant Physiology. 162: 81-89.

45-Xue Z, Zhi D, Xue G, Zhang H, Zhao Y and Xia G (2004) Enhanced salt tolerance of transgenic wheat (*Triticum aestivum* L.) expressing a vacuolar Na^+/H^+ antiporter gene with improved grain yields in saline soils in the field and a reduced level of leaf Na^+. Plant Science. 167: 849-859.

46- Yang Y, Guo J, Zhang F, Zhao L and Zhang L (2004) NaCl induced changes of the H^+-ATPase in root plasma membrane of two wheat cultivars. Plant Science. 166: 913-918.

47-Yu L, Lan W, Chen C and Yang Y (2004) Glutathione levels control glucose-6-phosphate dehydrogenase activity during elicitor-induced oxidative stress in cell suspension cultures of *Taxus chinensis*. Plant Science. 167: 329-335.

48-Zhang J, Klueva N, Wang Z, Wu R, Ho T, Nguyen H and Ho T H D (2000) Genetic engineering for abiotic stress resistance in crop plants. In Vitro Cell Development Biological Plant. 36: 108-114.

49-Zheng J, Zhao J, Tao Y, Wang J, Liu Y, Fu J, Jin Y, Gao P, Zhang J, Bai Y and Wang G (2004) Isolation and analaysis of water stress induced genes in maize seedilings by subtractive PCR and cDNA macroarray. Plant Molecular Biology. 55: 807-823.

50-Zhu C, Schraut D, Hartung W and Schaffner A (2005) Differential responses of maize MIP genes to salt stress and ABA. Journal of Experimental Botany. 56: 2971-2981.

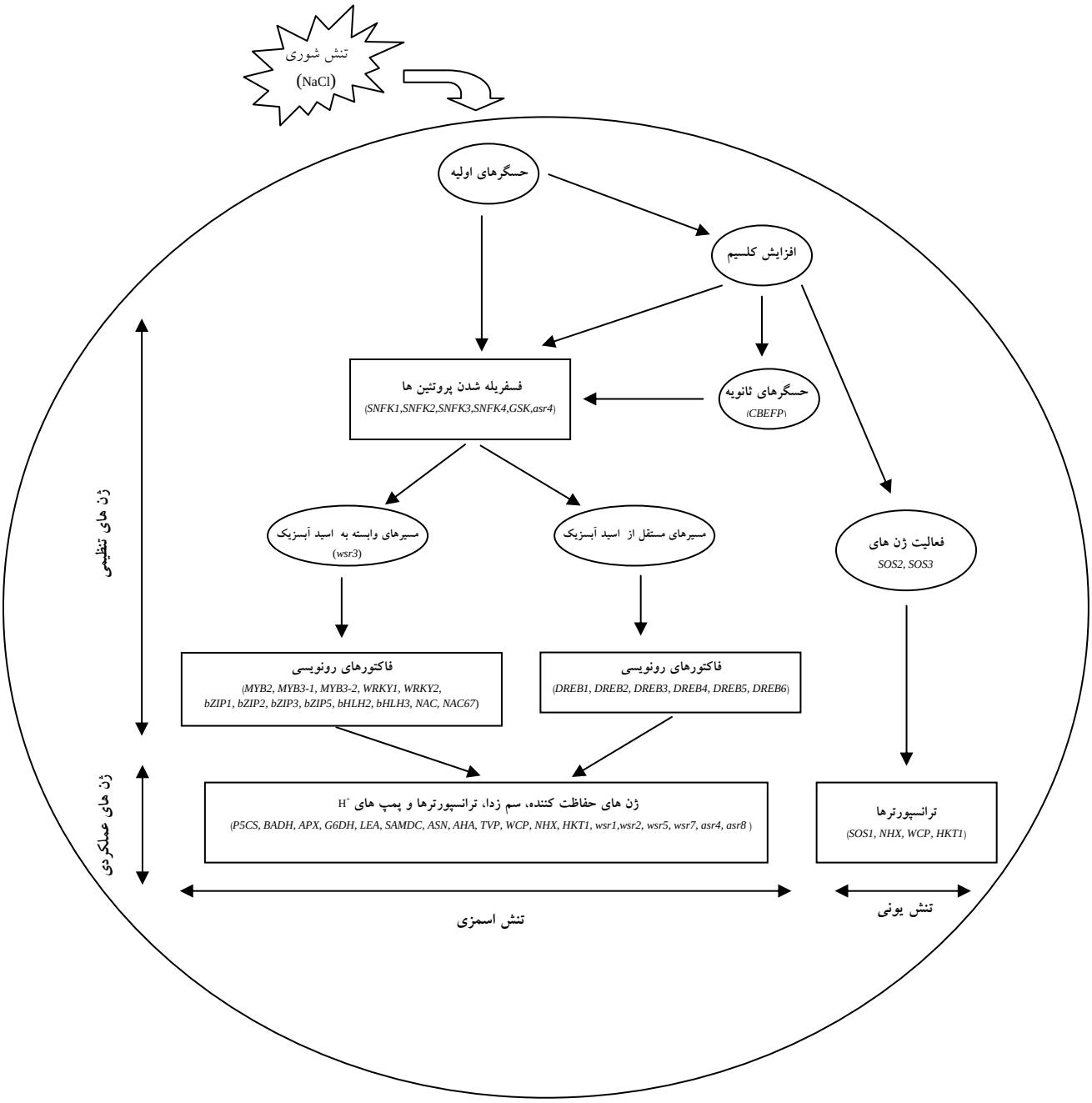
51-Zhu J (2001) Plant salt tolerance. Trends in Plant Scinces 6: 66-71.

52-Zhu J (2003) Regulation of ion homeostasis under salt stress. Current Opinion in Plant Biology. 6: 441-445.

53-Zhu C, Schraut D, Hartung W and Schaffner A (2005) Differential responses of maize MIP genes to salt stress

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1388.4.1.3.7]



شکل (۱) مدل پیشنهادی برای نشان دادن ارتباط بین ژن‌های موثر در پاسخ به تنش شوری.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1388.4.1.3.7]