ژنتیک نوین
دوره دهم، شماره ۳، پاییز ۱۳۹۴
صفحه ۳۷۸-۳۶۷

تاثیر سالیسیلیک‌اسید بر بیان ژن‌های *SOS1* و *NHX1* در ریشه گیاهچه گندم تحت تنش شوری

The effect of salicylic acid on expression of *NHX1* and *SOS1* genes in root of wheat seedlings under salt stress

فاطمه ملکی*[۱]، رضا فتوت[۱]، محمدرضا عظیمی[۱]، فرید شکاری [۱]، زهرا السادات شبر[۲]

۱- به ترتیب دانش‌آموخته کارشناسی‌ارشد، استادیاران، دانشیار، دانشگاه زنجان، ایران.
۲- استادیار پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی ایران، کرج.

Maleki F*[1], Fotovat R[1], Azimi MR[1], Shekari F[1], Shobbar ZS[2]

1. Graduated MSc Student, Assistant Professors, Associate Professor, Zanjan University, Zanjan, Iran.
2. Assistant Professor, Agricultural Biotechnology Research Institute of Iran (ABRII), karaj.

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: f.maleki313@gmail.com

(تاریخ دریافت: ۹۲/۸/۲۸- تاریخ پذیرش: ۹۳/۹/۱۸)

چکیده

سالیسیلیک‌اسید مولکول پیام‌رسان مهم در پاسخ گیاهان به تنش‌ها می‌باشد. در پژوهش حاضر، پاسخ متفاوت دو رقم گندم نان به تنش شوری (صفر، ۰/۵، ۱ و ۱/۵ گرم کلریدسدیم در هر کیلوگرم خاک) و پرایمینگ بذر با سالیسیلیک‌اسید (۱۲۰۰ میکرومولار) مورد مطالعه قرار گرفت. تنش شوری موجب کاهش معنی‌دار ($P\leq$۰/۰۱) وزن خشک گیاهچه در مورد هر دو ژنوتیپ شد. گیاهان پرایم شده با سالیسیلیک‌اسید که تحت تنش شوری ۱/۵ گرم کلریدسدیم در کیلوگرم خاک رشد کرده بودند زیست توده بیشتری در ریشه و شاخسار گیاهچه‌های گندم تولید کردند. تیمار شوری موجب افزایش بیان ژن‌های *NHX1* و *SOS1* در ریشه شد. میزان بیان ژن‌ها در گیاهان پرایم شده با سالیسیلیک‌اسید در مقایسه با گیاهان پرایم شده با آب، بالاتر بود. میزان رونویسی *NHX1* پس از تیمار با کلریدسدیم و سالیسیلیک‌اسید به‌طور معنی‌داری افزایش یافت. نتایج نشان می‌دهد که در رقم متحمل به تنش شوری، مکانیسم‌های متفاوتی اعم از اجتناب از ورود یون سدیم یا تجمع سدیم در اندامک‌های سلولی توسعه یافته است. بنابراین، سالیسیلیک‌اسید ممکن است از طریق فعال کردن پروتئین کینازهایی که در مسیر انتقال پیام تنش شوری قرار دارند بیان ژن‌های *SOS1* و *NHX1* را تنظیم کرده و سرانجام تحمل به تنش شوری را افزایش دهد.

واژه‌های کلیدی

سالیسیلیک‌اسید
شوری
گندم
NHX1
SOS1

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

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.7.7]

مقدمه

گندم نان (*Triticum aestivum* L.) در کنار برنج یکی از دو محصول زراعی مهم جهان است. این غلات اصلی، تقریبا نیمی از کالری مصرفی سراسر جهان را تامین می‌کنند (FAO 2007). گندم و جو بیشترین سطح زیر کشت محصولات زراعی در ایران را به خود اختصاص داده‌اند (FAO 2011). بیش از ۸۰۰ میلیون هکتار از زمین‌های زراعی سراسر جهان به دلیل شوری (۳۹۷ میلیون هکتار) یا شرایط مرتبط با قلیاییت (۴۳۴ میلیون هکتار) تحت تنش شوری قرار دارند که این میزان بیش از ۶ درصد از کل زمین‌های زراعی دنیا است (FAO 2008).

اگرچه ریشه‌های گندم توانایی بالایی در کنترل غلظت یون‌های Na^+ و Cl^- دارند و در شوری‌های بالا، غلظت یونی در ریشه‌ها افزایش نمی‌یابد (Gorham et al. 1990)، با این‌حال، شوری از عوامل مهم محدود کننده تولید محصول در گندم به شمار می‌رود. به‌طور کلی، در فاز اول تاثیر شوری بر گیاه (مرحله تنش اسمزی)، سیگنال‌های هورمونی بیش از روابط آبی رشد گیاه را کنترل می‌کنند. بنابراین مطالعه تنظیم کننده‌های رشد در تنش شوری اهمیت زیادی دارد (Munns 2005).

سالیسیلیک‌اسید یک هورمون گیاهی با ماهیت فنولی است که در گیاهان در مقادیر کم وجود دارد و محلول در آب می‌باشد (Raskin et al. 1992). سالیسیلیک‌اسید به‌عنوان تنظیم کننده داخلی رشد باعث تغییرات ویژه‌ای در فرآیندهای فیزیولوژیک گیاهان می‌شود (Shakirova et al. 2003)، همچنین در میزان جذب یون‌ها و انتقال آن‌ها در گیاهان نقش دارد (Gunes et al. 2005). اثر سالیسیلیک‌اسید بر روی فرآیندهای فیزیولوژیک متفاوت است، پیشرفت برخی فرآیندها یا ممانعت از برخی دیگر، به غلظت، گونه گیاهی و شرایط محیطی وابسته است (El-Mergawi et al. 2004). در سال‌های اخیر قابلیت سالیسیلیک‌اسید در ایجاد اثر محافظتی در گیاهان تحت تنش‌های غیرزنده مورد بررسی قرار گرفته است. پیش‌تیمار بذر با سالیسیلیک‌اسید یک روش ساده فیزیولوژیکی است که طبق مطالعات صورت‌گرفته بر روی گیاهان مختلف، می‌تواند در گیاهان زراعی و باغی به‌عنوان روشی مفید برای افزایش رشد گیاهچه‌های تحت تاثیر تنش‌های محیطی از جمله شوری، مورد استفاده قرار گیرد (Kaya et al. 2007; Farhoudi et al. 2005; Sivritepe et al. 2006). اگرچه نقش روش‌های به‌نژادی و به‌زراعی در افزایش عملکرد گندم در مناطق خشک بر کسی پوشیده نیست، با این‌حال، در سال‌های اخیر کاربرد ترکیبات تنظیم کننده‌های رشد، جهت افزایش عملکرد گیاهان، تحت تنش‌های مختلف رواج یافته‌است (Arfan et al. 2007). با وجود آگاهی از نقش سالیسیلیک‌اسید در تغییرات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه و نیز اثرات آن بر صفت مقاومت به تنش شوری، نحوه و مکانیسم عمل آن چندان مورد مطالعه قرار نگرفته است. لذا، هدف از این پژوهش، بررسی تأثیر سالیسیلیک‌اسید بر بیان ژن‌های *SOS1* و *NHX1* در ریشه گندم تحت تنش شوری در مرحله گیاهچه‌ای می‌باشد.

مواد و روش‌ها

بذر ارقام گندم بم به‌عنوان رقم متحمل به شوری (Saberi et al. 2013) و قدس به‌عنوان رقم حساس به شوری (Razeghi Yadak et al. 2013) از بخش غلات موسسه اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج تهیه شد. به منظور پرایمینگ، به قسمتی از بذرها، آب مقطر استریل و روی قسمت دوم از بذرها، محلول سالیسیلیک‌اسید ($C_7H_6O_3$ 1.00631. M=138.12 g) با غلظت ۱۲۰۰ میکرومولار افزوده شد. بذرها طی ۲۴ ساعت در دمای ۲±۸ درجه سانتی‌گراد در تاریکی خشک شدند و پس از ضدعفونی با قارچ‌کش کاربوکسین تیرام (۲:۱۰۰۰) در گلدان‌های محتوی خاک و ماسه به نسبت ۱:۲ کشت شدند. سطوح شوری کلریدسدیم با افزودن مقادیر صفر، ۰/۵، یک و ۱/۵ گرم کلریدسدیم در هر کیلوگرم خاک اعمال شد. هدایت الکتریکی خاک مورد استفاده جهت کشت برابر با یک دسی‌زیمنس بود که پس از اعمال تنش شوری، به ترتیب به ۳، ۷ و ۱۰ دسی‌زیمنس رسید. در هر گلدان چهار عدد بذر کشت شد. آزمایش به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در شش تکرار، طراحی و در گلخانه گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشگاه زنجان اجرا شد. فاکتورها شامل نوع ژنوتیپ (دو سطح)، سطوح شوری (چهار سطح) و پرایمینگ با سالیسیلیک اسید (دو سطح) بود. آبیاری با آب معمولی، به‌صورت وزنی و با توجه به ظرفیت زراعی خاک انجام شد. پس از سبز شدن، تغذیه گیاهان با کود کامل، به‌صورت

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

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.7.7]

محلول ۰/۲ درصد در آب آبیاری، با فواصل زمانی یک روز انجام گرفت. ریشه‌ها ۲۵ روز پس از کاشت، از گلدان خارج و شسته شدند. ریشه بوته‌های سه تکرار پس از جدا کردن بخش هوایی گیاه، به نیتروژن مایع منتقل شدند. ریشه‌ها و بخش هوایی سایر بوته‌های هر تیمار، برای اندازه‌گیری وزن خشک در داخل ورقه آلومینیومی در آون ۶۵ درجه سانتی‌گراد قرار گرفت. اندازه‌گیری وزن خشک ریشه و بخش هوایی با دقت ۰/۰۰۰۱ گرم انجام شد. استخراج RNA کل از بافت ریشه با استفاده از کیت RNX-Plus (سیناکلون، ایران) با تغییراتی در دستورالعمل آن انجام گرفت. بدین ترتیب که پس از سانتریفوژ مخلوط RNAX-PLUS و نمونه پودر شده، مایع شفاف و طلایی رنگ فوقانی به تیوپ دیگری منتقل و سپس محلول کلروفرم- ایزوآمیل‌الکل (نسبت حجمی ۱:۲۴) به آن اضافه و سانتریفوژ شد، مایع شفاف فوقانی به تیوپ دیگری منتقل و این مرحله مجددا تکرار شد. در مراحل پایانی استخراج، پس از مشاهده رسوب حاوی RNA و پیش از شستشو با اتانول، مقدار ۳۵۰ میکرولیتر از لیتیم کلراید (۴ مولار) بر روی رسوب ایجاد شده اضافه شد، تیوپ به‌مدت ۱۸-۱۶ ساعت بر روی یخ در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد قرار گرفت و سرانجام سانتریفوژ شد. سنجش کمیت RNA توسط دستگاه Spectrophotometer (مدل NANODROP 2000 ساخت شرکت Thermo SCIENTIFIC) انجام گرفت.

به‌منظور از بین بردن آلودگی DNA، از آنزیم DNaseI، بافر و محلول EDTA (Thermo SCIENTFIC, USA) طبق روش پیشنهادی شرکت سازنده استفاده شد. برای این منظور به‌ازای هر میکروگرم RNA، یک میکرولیتر بافر و یک واحد آنزیم RNase-free DNase I به داخل میکروتیوپ اضافه شد و با افزودن آب DEPC، حجم واکنش به ۱۰ میکرولیتر رسید. سپس میکروتیوپ به‌مدت ۳۰ دقیقه در دمای ۳۷ درجه سانتی‌گراد قرار گرفت. در پایان، یک میکرولیتر از EDTA با غلظت ۵۰ میلی مولار بر روی مواد قبلی افزوده و به‌مدت ۱۰ دقیقه در دمای ۶۵ درجه سانتی‌گراد نگهداری شد.

ساخت cDNA طی واکنش رونویسی معکوس با کیت دو مرحله‌ای RT-PCR (Vivantis, Malaysia) انجام شد. جهت تامین دماهای ذکر شده در راهنمای کیت، از دستگاه ترموسایکلر iCycler (مدل ۸۸۳۱-۱۷۰ ساخت شرکت BIORAD) استفاده شد.

توالی تمامی ژن‌های مورد نظر از سایت NCBI اخذ و آغازگرهای مربوطه با کمک نرم‌افزار OLIGO نسخه ۵ طراحی شد. طراحی آغازگر ژن‌های *NHX1* و *SOS1* به‌گونه‌ای صورت گرفت که جفت آغازگر در محدوده ناحیه غیر ترجمه شونده (3´UTR[1]) که برای هر ژن، اختصاصی است قرار داشته باشند تا با استفاده از هر جفت آغازگر، تنها ژن مورد نظر به‌طور اختصاصی تکثیر شود. ژن *TaActin* به‌عنوان ژن خانه‌دار استفاده شد (جدول۱).

جهت بررسی بیان ژن از روش کمیت سنجی نسبی توسط دستگاه Real-time PCR (Rotor-Gene Q) استفاده شد. آزمایش شامل سه تکرار زیستی بود. از کیت *AccuPower*® 2X *GreenStar*TM qPCR Master Mix (Bioneer, Korea) حاوی رنگ آشکارساز سایبرگرین در Real-time PCR استفاده شد و برنامه دمایی- زمانی واکنش زنجیره‌ای پلیمراز شامل دمای واسرشت‌سازی اولیه ۹۵ درجه سانتی‌گراد به‌مدت ۱۰ دقیقه، ۴۵ چرخه تکثیر با دمای واسرشت‌سازی ۹۵ درجه سانتی‌گراد به‌مدت ۱۰ ثانیه، دمای اختصاصی اتصال آغازگر ژن مرجع به‌مدت ۲۵ ثانیه و دمای اختصاصی اتصال آغازگرهای دو ژن هدف به‌مدت ۳۵ ثانیه و سرانجام دمای تکثیر ۷۲ درجه سانتی‌گراد به‌مدت ۲۰ ثانیه در دستگاه اجرا شد.

آزمون نرمالیته اشتباهات آزمایشی و داده‌های مربوط به صفات زراعی به روش Anderson-Darling در نرم‌افزار SAS نسخه ۹ انجام و داده‌ها با تبدیل لگاریتمی نرمال شد. تجزیه واریانس و مقایسه میانگین تیمارها (به روش آزمون چند دامنه‌ای دانکن) توسط نرم‌افزار MSTATC انجام شد. تجزیه داده‌های Real-time PCR کمی به روش ΔΔCT صورت گرفت.

[1] 3' Untranslated region

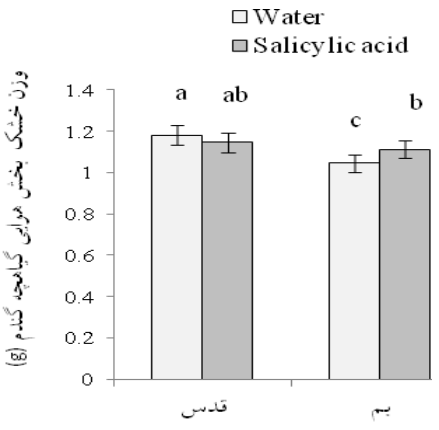
[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.7.7]

جدول ۱- مشخصات آغازگرهای مورد استفاده در بررسی بیان ژن در ریشه گیاهچه گندم تحت تنش شوری

ژن	شماره دسترسی	توالی آغازگر ('3-'5)		اندازه محصول PCR (جفت‌باز)	دمای اتصال (°C)
TaActin	AB181991.1	5'-GTGTACCCTCAGAGGAATAAGG	رفت	۱۵۱	۵۳
		5'-GTACCACACAATGTCGCTTAGG	برگشت		
NHX1	AY296910.1	5'-GGTTCACCCATAGAGAGGAG	رفت	۱۵۴	۵۵
		5'-CCCAAGAGCAAAACTGAGTG	برگشت		
SOS1	AY326952.3	5'-CGGTAGGAGAAGATGACGAC	رفت	۸۹	۵۵
		5'-GAGGGTGGATTGAACGAAAG	برگشت		

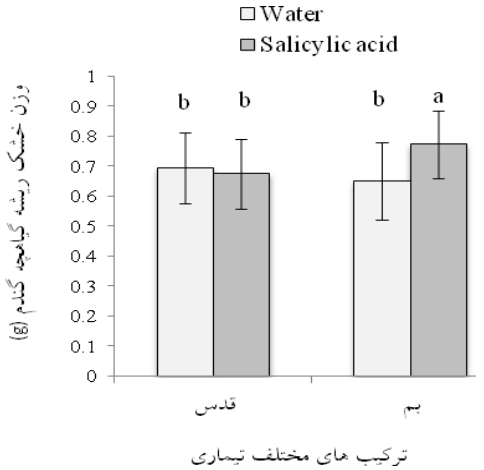
نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که تفاوت ژنوتیپ‌ها از نظر وزن خشک بخش هوایی گیاهچه در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود، ولی از نظر وزن خشک ریشه معنی‌دار نبود. نوع پرایم بذر، بر صفت وزن خشک ریشه در سطح احتمال یک درصد اثر معنی‌داری داشت ولی بر وزن خشک بخش هوایی تاثیر معنی‌داری نداشت. سطح شوری بر روی هر دو صفت گیاهچه‌ای مورد مطالعه، در سطح احتمال یک درصد تاثیر معنی‌داری داشت. اثرات متقابل دوجانبه در مورد هر دو صفت در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود (جدول ۲).



شکل ۱- نمودار مقایسه میانگین اثر متقابل ژنوتیپ × پرایم با سالیسیلیک اسید برای صفت وزن خشک بخش هوایی گیاهچه گندم

نتایج مقایسه میانگین ترکیب‌های مختلف تیماری در مورد اثر متقابل ژنوتیپ × پرایم با سالیسیلیک اسید نشان داد که کاربرد سالیسیلیک‌اسید به طور معنی‌داری ($P\leq$۰/۰۱) باعث افزایش وزن خشک بخش هوایی و ریشه گیاهچه ژنوتیپ بم شد. در صورتی‌که در مورد ژنوتیپ قدس نوع پرایم بذر تاثیری بر وزن خشک گیاهچه نداشت (شکل‌های ۱ و ۲). بر اساس برخی مطالعات انجام شده، پیش‌تیمار بذرهای گندم با سالیسیلیک‌اسید منجر به افزایش وزن خشک و طول ریشه و بخش هوایی شد که این افزایش، در ریشه بسیار بارزتر بود (Malamy and Klessig 1992; Pancheva et al. 1996; Rakhmankulova et al. 2010)، همچنین افزایش رشد ریشه و ساقه سویا در پاسخ به تیمار سالیسیلیک‌اسید گزارش شده است (Gutierrez et al. 1998).



شکل ۲- نمودار مقایسه میانگین اثر متقابل ژنوتیپ × پرایم با سالیسیلیک اسید برای صفت وزن خشک ریشه گیاهچه‌گندم

نتایج مقایسه میانگین ترکیب‌های مختلف تیماری در مورد اثر متقابل ژنوتیپ × شوری نشان داد که به‌طور کلی در مورد هر دو ژنوتیپ، با افزایش سطح تنش شوری، وزن خشک گیاهچه گندم به طور معنی‌داری ($P\leq$۰/۰۵) کاهش یافت و تنها در سطح چهارم

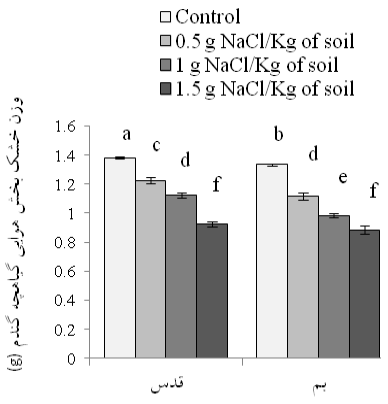
[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.7.7]

جدول ۲- تجزیه واریانس صفات وزن خشک بخش هوایی و وزن خشک ریشه در گیاهچه گندم تحت تیمارهای متفاوت پرایم بذر و سطوح مختلف تنش شوری

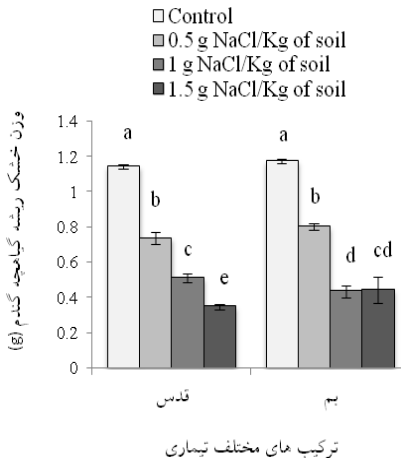
منابع تغییر	وزن خشک بخش هوایی		وزن خشک ریشه	
	درجه آزادی	میانگین مربعات	درجه آزادی	میانگین مربعات
تکرار	۳	۰/۰۰۲ ns	۱	۰/۰۰۸ ns
ژنوتیپ	۱	۰/۱۱ **	۱	۰/۰۰۶ ns
پرایم با سالیسیلیک اسید	۱	۰/۰۰۴ ns	۱	۰/۰۲۱ **
شوری	۳	۰/۵۹ **	۳	۰/۹۶۲ **
ژنوتیپ× پرایم با سالیسیلیک اسید	۱	۰/۰۴۲ **	۱	۰/۰۴۱ **
شوری× ژنوتیپ	۳	۰/۰۱ *	۳	۰/۰۱۱ *
شوری× پرایم با سالیسیلیک اسید	۳	۰/۰۲ **	۳	۰/۰۳ **
ژنوتیپ× پرایم با سالیسیلیک اسید × شوری	۳	۰/۰۲۶ **	۳	۰/۰۱ *
خطا	۴۵	۰/۰۰۲	۱۵	۰/۰۰۲
ضریب تغییرات (درصد)	۴/۳۴		۷/۰۱	

ns، * و ** به‌ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد

از تنش شوری، وزن خشک ریشه گیاهچه ژنوتیپ بم در مقایسه با ژنوتیپ قدس بیشتر بود (شکل‌های ۳ و ۴). طبق مطالعات صورت‌گرفته سطوح بالای شوری منجر به کاهش معنی‌دار پارامترهای رشد مثل سطح برگ، طول برگ و وزن خشک ریشه و بخش هوایی گیاه می‌شود (Ashrafuzzaman et al. 2002)، همچنین تنش شوری مانع از افزایش طول برگ (Munns et al. 2000) و رشد ریشه (Flowers et al. 1991) می‌شود.



شکل ۳- نمودار مقایسه میانگین اثر متقابل ژنوتیپ × شوری برای صفت وزن خشک بخش هوایی گیاهچه گندم

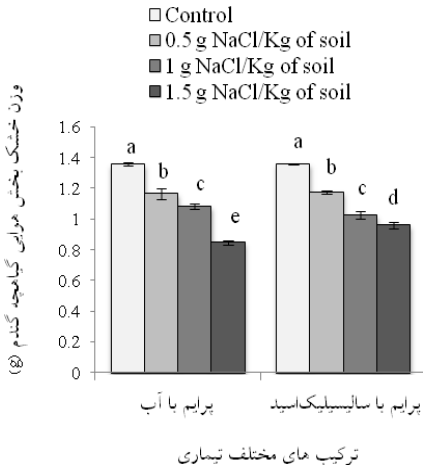


شکل ۴- نمودار مقایسه میانگین اثر متقابل ژنوتیپ × شوری برای صفت وزن خشک ریشه گیاهچه گندم

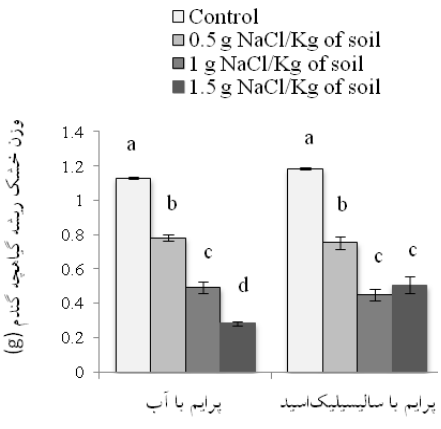
همچنین نتایج مقایسه میانگین ترکیب‌های مختلف تیماری در مورد اثر متقابل پرایم با سالیسیلیک اسید × شوری نشان داد که در شرایط شاهد و سطوح شوری ۰/۵ و یک گرم کلریدسدیم در کیلوگرم خاک، نوع پرایم بذر، تاثیری بر وزن خشک گیاهچه نداشت و تنها در سطح چهارم از تنش شوری (۱/۵ گرم کلریدسدیم در کیلوگرم خاک)، کاربرد سالیسیلیک‌اسید جهت پرایم بذر در مقایسه با آب، به طرز معنی‌داری ($P\leq$۰/۰۱) باعث

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.7.7]

افزایش وزن خشک گیاهچه گندم شد (شکل‌های ۵ و ۶). بنابر گزارشات موجود، تیمار سالیسیلیک‌اسید به‌طور معنی‌داری باعث افزایش وزن تازه و خشک ریشه و بخش هوایی گندم در شرایط شوری شد (Erdal et al. 2011). همچنین پیش‌تیمار بذرهای گندم با سالیسیلیک‌اسید باعث افزایش وزن خشک ریشه و بخش هوایی در شرایط طبیعی و شوری شد (Kaydan et al. 2007). بر اساس تعدادی از مطالعات انجام شده، پیش‌تیمار بذرهای گندم با سالیسیلیک‌اسید منجر به افزایش وزن خشک و طول ریشه و بخش هوایی شد که این افزایش، در ریشه بسیار بارزتر بود (Malamy and Klessig 1992; Pancheva et al. 1996; Rakhmankulova et al. 2010).



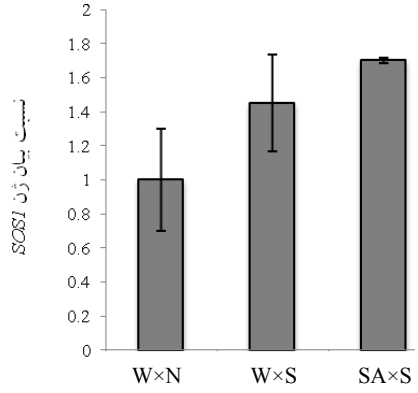
شکل ۵- نمودار مقایسه میانگین اثر متقابل پرایم با سالیسیلیک اسید × شوری برای صفت وزن خشک بخش هوایی گیاهچه گندم



شکل ۶- نمودار مقایسه میانگین اثر متقابل پرایم با سالیسیلیک اسید × شوری برای صفت وزن خشک ریشه گیاهچه گندم

بر اساس نتایج بدست آمده از آزمایش حاضر، نمونه بافت ریشه رقم بم، که بذرهای آن توسط سالیسیلیک اسید پرایم شده و در شوری ۱/۵ گرم کلریدسدیم در کیلوگرم خاک رشد کرده بودند، همراه با شاهد، به‌منظور بررسی بیان ژن انتخاب شد.

طبق گزارشات موجود، افزایش دو برابری در بررسی بیان نسبی ژن به روش ΔΔCT به‌عنوان حداقل اختلاف معنی‌دار در نظر گرفته می‌شود (Vaerman et al. 2004; Secenji et al. 2010). به‌طور کلی در این آزمایش، با اعمال تنش شوری بیان ژن *SOS1* در ریشه گیاهچه‌های گندم افزایش یافت، مقدار این افزایش بیان، در حالت پرایم با سالیسیلیک‌اسید بیشتر از پرایم با آب بود که البته این تفاوت معنی‌دار نبود (شکل ۷). طبق مطالعات انجام شده، نقش SOS1 در پارانشیم ریشه، بارگیری سدیم به داخل آوند چوبی طی تنش شوری ملایم است (Shi et al. 2000).



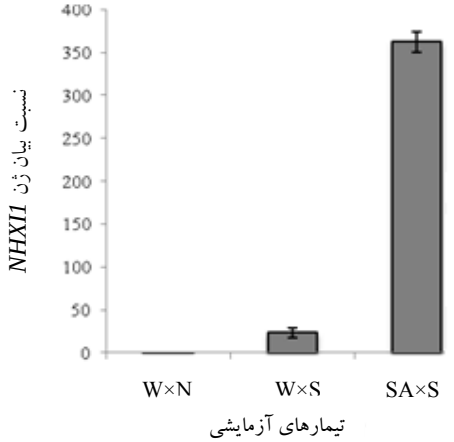
شکل۷- نمودار مقایسه بیان ژن *SOS1* در ریشه گیاهچه تیمارهای آزمایشی نسبت به تیمار شاهد در گندم رقم بم؛ W) پرایم با آب مقطر؛ SA) پرایم با سالیسیلیک اسید؛ S) اعمال تنش شوری ۱/۵ گرم کلریدسدیم در کیلوگرم خاک؛ N) عدم اعمال تنش شوری

در مسیر SOS که یک مسیر اختصاصی پاسخ به تنش شوری است، شبکه‌های حسگر و پیام‌رسان، موجب پاسخ‌های زودهنگام به تنش شوری می‌شوند (Zhu 2000). افزایش سدیم در محیط اطراف ریشه موجب انتشار کلسیم به سیتوزول از طریق غشای پلاسمایی و تونوپلاست خواهد شد (Kiegle et al. 1997, 2000; Moore et al. 2002; Tracy et al. 2008) و این افزایش، موجب بیان برخی اطلاعات ژنتیکی در سلول می‌شود (Tracy et al.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.7.7]

2008). در مسیر SOS، افزایش کلسیم آزاد سیتوزولی توسط پروتئینی به نام SOS3 یا همان CBL4[1] حس می‌شود و تشکیل دایمر CBL4/SOS3 با SOS2 (CIPK24[2]) را تسریع می‌کند (Halfter et al. 2000). SOS2 یک پروتئین «سرین/ ترئونین» و در واقع یک پروتئین کیناز است (Halfter et al. 2000; Liu et al. 2000). کمپلکس CBL4/CIPK24 (SOS3/SOS2)، غشای پلاسمایی را مورد هدف قرار می‌دهد و موجب فسفریلاسیون و فعالیت آنتی‌پورتر غشایی Na^+/H^+ یا همان SOS1 می‌شود (Shi et al. 2002; Qiu et al. 2002; Quintero et al. 2002). وقتی گیاهان با تنش شوری مواجه می‌شوند بیان *SOS1* افزایش می‌یابد (Masmoudi et al. 2009). نتایج بیان ژن *SOS1* در آزمایش حاضر نشان می‌دهد که در رقم گندم متحمل به تنش شوری احتمالا مکانیسم‌های دیگری علاوه بر مسیر SOS به‌منظور برقراری تعادل یونی و حفظ شاخص‌های رشد توسعه یافته‌است. علت تفاوت وزن خشک گیاهچه‌های رقم بم، تحت تیمارهای شوری و سالیسیلیک اسید احتمالا بخش‌بندی سدیم در اندامک‌های سلولی باشد. از سوی دیگر، عدم وجود تفاوت معنی‌دار در بیان این ژن در آزمایش حاضر را می‌توان به‌میزان بالای تغییرات موجود بین تکرارهای آزمایشی نسبت داد. بنابراین توصیه می‌شود به‌منظور دست‌یابی به نتایج دقیق‌تر و قابل استنادتر، تعداد تکرارهای آزمایش در مطالعات بعدی افزایش یابد.

طبق نتایج پژوهش حاضر، با اعمال تنش شوری، بیان ژن *NHX1* در ریشه گیاهچه‌های گندم افزایش یافت، میزان این افزایش در مقایسه با تیمار شاهد، در حالت پرایم با آب، به ۲۳ برابر و در صورت پرایم با سالیسیلیک‌اسید به ۳۶۰ برابر رسید (شکل ۸). NHX1 یک آنتی‌پورتر غشایی است که در غشای تونوپلاست قرار دارد. استفاده از این ژن برای افزایش تحمل به شوری، موفقیت‌آمیز بوده (Apse et al. 1999) و حاکی از این مطلب است که این پروتئین طیف گسترده‌ای از فرآیندهای سلولی، نمو، پیرایش پروتئین‌ها و ارتباط میان آن‌ها را تحت تاثیر قرار می‌دهد (Sottosanto et al. 2004). شواهد قانع‌کننده‌ای وجود دارد که بیان بالای ژن *NHX1* در گونه‌های مختلف، تحمل به شوری را افزایش می‌دهد (Apse et al. 1999; Zhang and Blumwald 2001; Zhang et al. 2001). ژن *NHX1* در برخی گونه‌های گیاهی مانند آرابیدوپسیس (Apse et al. 1999)، گندم (Xue et al. 2004)، برنج (Fukuda et al. 2003)، گوجه فرنگی (Zhang and Blumwald 2001) و سویا (Li et al. 2006) شناسایی شده است. همچنین بیان بالای آن در چندین گونه، منجر به ایجاد سطوح بالای تحمل به تنش شوری شده‌است. برای مثال، در برنج، پس از بیان بالای ژن *NHX1* افزایش تحمل به شوری مشاهده شد در صورتی‌که برنج‌های تراریخت در شرایط طبیعی، توانایی رشد کمتری داشتند (Fukuda et al. 2003; Chen et al. 2007).



شکل۸- نمودار مقایسه بیان ژن *NHX1* در ریشه گیاهچه تیمارهای آزمایشی نسبت به تیمار شاهد در گندم رقم بم؛ W) پرایم با آب مقطر، SA) پرایم با سالیسیلیک اسید، S) اعمال تنش شوری ۱/۵ گرم کلریدسدیم در کیلوگرم خاک، N) عدم اعمال تنش شوری

طبق مطالعات صورت‌گرفته، با تلفیق آنتی‌پورترهایی مانند SOS1 و NHX1، در شرایط تنش شوری، انتشار سدیم به آپوپلاست و بسته‌بندی آن در واکوئل سلولی، افزایش یافت (شکل ۹). در آرابیدوپسیس، ارتباط این دو آنتی‌پورتر در تنش شوری، از طریق غربال‌گری توسط ژنتیک پیشرو برای SOS1 (Wu et al. 1996) و آزمون متمم مخمر برای NHX1 (Apse et al. 1999) به اثبات رسید. در هر دو مورد، کاهش یا افزایش بیان ژن، با کاهش یا افزایش تحمل به تنش شوری همبستگی داشت. بنابراین، SOS1 و NHX1 نه‌تنها به خودی خود، بلکه به دلیل اثرات هم‌افزایی، مهم هستند. برای مثال با افزایش بیان *SOS1* و *NHX1* و در نتیجه،

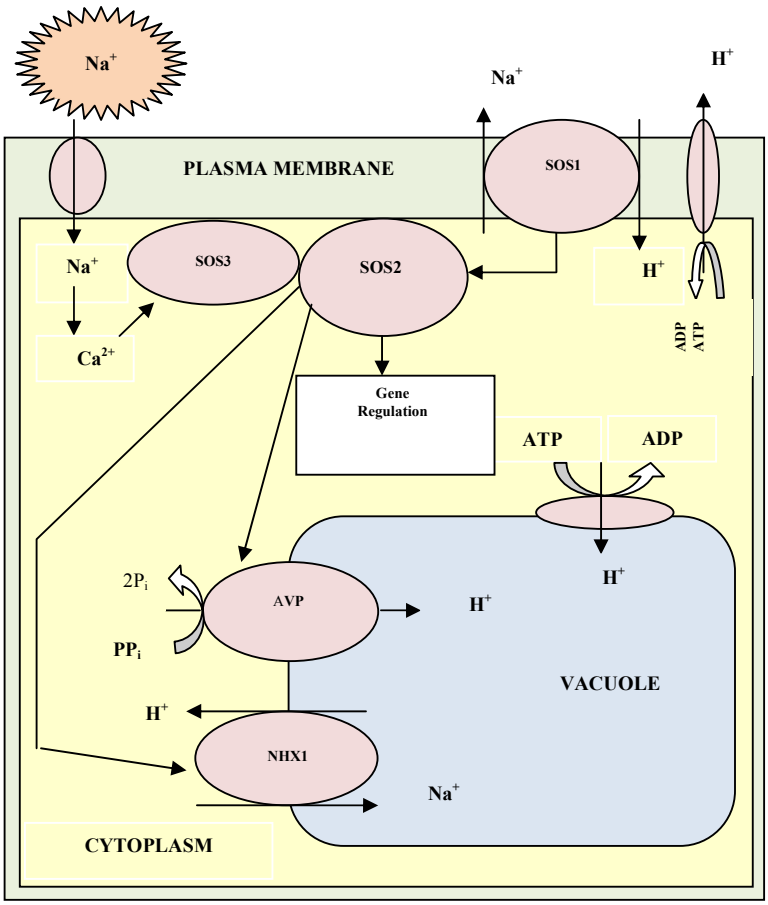
[1] Calcineurin B-like protein
[2] Calcineurin B-like interacting protein kinase

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.7.7]

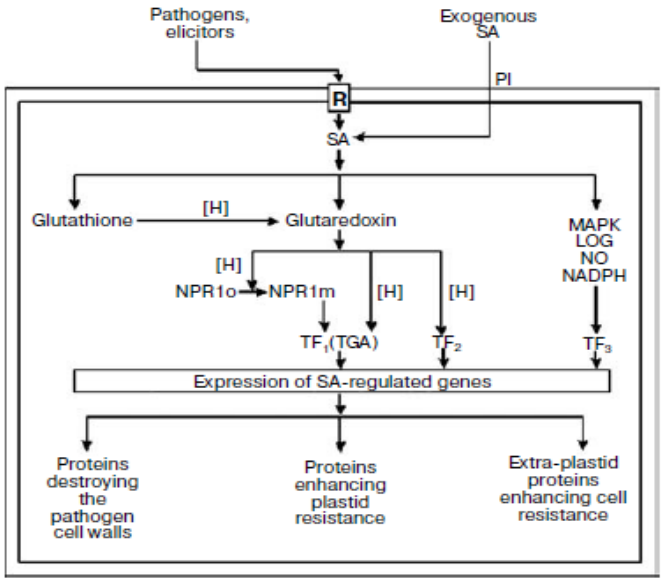
انتشار سدیم به آپوپلاست و واکوئل، فعالیت پمپ‌های تامین‌کننده انرژی برای فعالیت SOS1 و NHX1 افزایش می‌یابد (Gaxiola et al. 1999; Bartels and Sunkar 2005). به‌طور کلی جابجایی و تعادل یون‌ها در محیط‌های شور به پروتئین‌های حامل غشایی- سراسری شامل پروتئین‌های جابجاکننده پروتون (وابسته به ATP)، Ca^{2+}-ATPase و پیروفسفاتازها وابسته است. این پروتئین‌ها، آنتی‌پورترها و کانال‌ها را فعال می‌کنند و در خروج یون‌ها دخالت دارند (Sze et al. 1999). هر دو آنتی‌پورتر SOS1 و NHX1 به‌منظور فعالیت به شیب پروتون نیاز دارند که این شیب توسط H^+-ATPaseهای غشای پلاسمایی یا H^+-ATPase واکوئلی و H^+-پیروفسفاتاز واکوئلی (AVP1) ایجاد می‌شود (Mittler et al. 2004). به‌عبارت دیگر، بخش‌بندی سدیم در واکوئل‌ها یا انتشار آن از میان غشای پلاسمایی به خارج از سلول، به همان اندازه‌ای که به بیان و فعالیت آنتی‌پورترهای Na^+/H^+ مرتبط است، به بیان V-type H^+-ATPase و H^+-PPase نیز وابسته است (Chinnusamy et al. 2005; Plett and Moller 2010; Teakle and Tyerman 2010). طبق مطالب ذکر شده، افزایش بیان ژن‌های کدکننده SOS1 و NHX1 در آزمایش حاضر ممکن است ناشی از افزایش بیان پمپ‌های غشایی تامین‌کننده شیب پروتونی لازم جهت فعالیت این آنتی‌پورترها باشد. سالیسیلیک‌اسید با روش‌های مختلفی از جمله دفع و بخش‌بندی سدیم، تعدیل اسمزی، کاهش پراکسیداسیون لیپیدها، تنظیم اکسیداتیو و ساخت پروتئین کینازها در اثر تنش، موجب سازگاری به تنش شوری می‌شود (Singh and Gautam 2013). با وجود مطالعات صورت‌گرفته، آن دسته از مکانیسم‌های پیام‌رسانی که باعث تغییر در پروتئوم گیاه در پاسخ به سالیسیلیک‌اسید می‌شوند هنوز کاملا شناخته نشده‌اند ولی اطلاعات موجود نشان می‌دهد که سالیسیلیک‌اسید، MAP kinases (SIPK) را فعال می‌کند (Zhang and Klessig 1998a and b; Mikolajczyk et al. 2000) به طورکلی، فسفریله و دفسفریله شدن پروتئین‌ها در گیاهان نقش مهمی در پیام‌رسانی تنش‌ها و تخصیص پاسخ‌های سازگاری به تنش‌های شوری و خشکی ایفا می‌کند Hoyos and (Zhang 2000). اخیرا مشاهده شده که پروتئین‌های فسفریلاسیون برگشتی در گیاهان نقش تعیین کننده‌ای در پاسخ‌های درون سلولی حد وسطی به محرک‌های بیرونی ایفا می‌کنند. بنابراین، این گروه از کینازها در گیاهان ممکن است در مسیرهای انتقال پیام تنش دخیل باشند (Singh and Gautam 2013). به‌عبارت دیگر، کینازها علاوه بر تنش شوری، به تیمارهای سالیسیلیک‌اسید نیز واکنش نشان می‌دهند و بیان آن‌ها، تحت تیمار سالیسیلیک‌اسید افزایش می‌یابد، بنابراین افزایش بیان ژن‌های *SOS1* و *NHX1* می‌تواند ناشی از تغییر در بیان ژن‌های کدکننده پروتئین‌های واسطه‌ای مانند کینازها باشد. برای مثال، SOS2 می‌تواند فعالیت دفع‌کننده‌های سدیم از جمله آنتی‌پورتر واکوئلی NHX1 را تحت- تاثیر قرار دهد (Jenks et al. 2007). پرایم بذرها با سالیسیلیک‌اسید می‌تواند با تحت‌تاثیر قرار دادن سطوح درون سلولی سالیسیلیک‌اسید و یا به‌طور مستقل به‌عنوان یک محرک بیرونی، باعث فعالیت زودهنگام پروتئین کینازها و در نتیجه آغاز سریع‌تر مسیرهای پاسخ به تنش شوری شد، از این رو به هنگام مواجهه با تنش، مسیرهای تدافعی را سریع‌تر فعال می‌سازد (شکل ۱۰). سالیسیلیک‌اسید احتمالا با افزایش فعالیت کینازهایی مانند SOS2 که در مسیر درک تنش شوری و پاسخ به آن قرار دارند باعث القای بیان برخی از ژن‌ها از جمله *SOS1* و *NHX1* می‌شود، همچنین این پروتئین کیناز ممکن است با فعال کردن پروتئین‌های غشای پلاسمایی و واکوئلی مانند H^+-ATPaseها و AVP، با تامین شیب پروتون، به‌طور غیر مستقیم بیان و فعالیت آنتی‌پورترهای غشایی Na^+/H^+ از جمله *SOS1* و *NHX1* را در ریشه گیاهچه‌های گندم افزایش دهد، بدین ترتیب سدیم وارد شده به داخل سلول، از آن خارج و یا در واکوئل سلولی، بسته‌بندی می‌شود. کاربرد بیرونی سالیسیلیک‌اسید به‌منظور تطابق گیاهان با تنش شوری ممکن است ابزار مناسبی برای فهم فیزیولوژی و بیولوژی مولکولی باشد (Klessig and Malamy 1994). همچنین تشخیص و معرفی مکان‌های ژنی و گیرنده‌های غشایی دریافت‌کننده پیام سالیسیلیک‌اسید، می‌تواند در افزایش عملکرد گیاهان تحت شرایط نامساعد محیطی موثر باشد (Singh and Gautam 2013). با توجه به مطالب ذکر شده، پیشنهاد می‌شود در مطالعات بعدی به‌منظور تعیین دقیق‌تر مکانیسم تاثیر

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

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.7.7]



شکل ۹- تنظیم تعادل یونی در گیاهان در پاسخ به تنش شوری (Singh and Gautam 2013): دو مکانیسم تنظیمی شامل خروج سدیم از طریق غشای پلاسمایی توسط SOS1 و بخش‌بندی سدیم در واکوئل سلولی بوسیله NHX1 به‌منظور تنظیم تعادل یونی در گیاهان سازماندهی شده است (Mittler et al. 2004).



شکل ۱۰- شمای تولید پروتئین‌های حفاظتی توسط سالیسیلیک‌اسید (Tarchevsky et al. 2009)

MAPK, MAP kinase; LOG, lipoxygenase; NO, NO synthase; NADPH, NADPH oxidase signal systems; NPR1o, oligomeric NPR1 protein; NPR1m, monomeric NPR1 protein; TF1-TF3, transcription regulation factors TF1-TF3; Pl, plasmalemma; R, receptor.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.7.7]

سالیسیلیک‌اسید در ایجاد تحمل به تنش شوری، تعداد بیشتری از ژن‌های دخیل در این مسیر از جمله تمامی ژن‌های مسیر *SOS* و همچنین ژن‌های کد کننده پروتئین کینازها، به‌طور همزمان مورد بررسی قرار گیرند.

منابع

Arfan M, Athar HR, Ashraf M (2007) Does exogenous application of salicylic acid through the rooting medium modulate growth and photosynthetic capacity in two differently adapted spring wheat cultivars under salt stress? Journal of Plant Physiology 164:685-694.

Apse MP, Aharon GS, Snedden WA, Blumwald E (1999) Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar Na^+/H^+ antiport in Arabidopsis. Science 285:1256-1258.

Ashrafuzzaman M, Khan MAH, Shohidullah SM, Rahman MS (2000) Effect of salinity on the chlorophyll content, yield and yield components of QPM CV. Nutricta. Pakistan Journal of Biological Sciences 3:43-46.

Bartels D, Sunkar R (2005) Drought and salt tolerance in plants. Critical Reviews in Plant Sciences 24:23-58.

Chen Z, Pottosin II, Cuin TA, Fuglsang AT, Tester M, Jha D, Zepeda-Jazo I, Zhou M, Palmgren MG, Newman IA, Shabala S (2007) Root plasma membrane transporters controlling K^+/Na^+ homeostasis in salt-stressed barley. Plant Physiology 145:1714-1725.

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

Dewey DR (1962) Breeding crested wheat grass for salt tolerance. Crop Science 2:403-407.

El-Mergawi RA, Abdel-Wahed MSA (2004) Diversity in salicylic acid effects on growth criteria and different indol acetic acid forms among *faba bean* and maize. Egyptian Journal of Agronomy 26: 49-61.

Erdal S, Aydın M, Genisel M, Taspınar MS, Dumlupinar R, Kaya O (2011) Effects of salicylic acid on wheat salt sensitivity. African Journal of Biotechnology 10:5713-5718.

FAO (2007) Statistical database. Available at http://faostat.fao.stat.fao.org. FAO, Rome, Italy.

FAO (2008) FAO Land and Plant Nutrition Management Service. Available at http://www.fao.org/ag/agl/agll/spush. FAO, Rome, Italy.

FAO (2011) Statistical database. Available at http://faostat.fao.stat.fao.org. FAO, Rome, Italy.

Farhoudi R, Sharifzadeh F, Poustini K, Makkizadeh MT, Kochakpor M (2007) The effects of NaCl priming on salt tolerance in canola (*Brassica napus*) seedlings grown under saline conditions. Seed Science and Technology 35:754-759.

Fariduddin Q, Hayat S, Ahmad A (2003) Salicylic acid influences net photosynthetic rate, carboxylation efficiency, nitrate reductase activity, and seed yield in *Brassica juncea*. Plant Physiology 41:281-284.

Flowers, TJ, Hajibagheri MA, Yeo AR (1991) Ion accumulation in the cell walls of rice plants growing under saline conditions: evidence for the Oertli hypothesis. Plant, Cell and Environment 14:319-325.

Fukuda A, Nakamura A, Tagiri A, Tanaka H, Miyao A, Hirochika H, Tanaka Y (2003) Function, Intracellular Localization and the Importance in Salt Tolerance of a Vacuolar Na^+/H^+ Antiporter from Rice. Plant and Cell Physiology 45:146-159.

Gaxiola RA, Rao R, Sherman A, Grisafi P, Alper SL, Fink GR (1999) The *Arabidopsis thaliana* proton transporters, *AtNhx1* and *Avp1*, can function in cation detoxification in yeast. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 96:1480-1485.

Gorham J, Wyn Jones RG, Bristol A (1990) Partial characterization of the trait for enhanced K^+-Na^+ discrimination in the D genome of wheat. Planta 180:590-597.

Gunes A, Ina A, Alpaslan M, Cicek N, Guneri E, Eraslan F, uzelordu T (2005) Effects of exogenously applied salicylic acid on the induction of multiple stress tolerance and mineral nutrition in maize (*Zea mays* L.). Archives of agronomy and soil science 51:687-695.

Gutierrez-Coronado MA, Trejo-Lopez C, Larqué-Saavedra A (1998) Effects of salicylic acid on the growth of roots and shoots in soybean. Plant Physiology and Biochemistry 36:653-665.

Halfter U, Ishitani M, Zhu JK (2000) The Arabidopsis SOS2 protein kinase physically interacts with and is activated by the calcium-binding protein SOS3. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 97:3735-3740.

Hoyos-Rendo´n ME (1998) Molecular biology of bacterial HR in tobacco plants. PhD thesis. University of Missouri, Columbia.

Jenks MA, Hasegawa PM, Jain SM (2007) Advances in molecular breeding toward drought and salt tolerant crops. In: Jenks MA, Hasegawa PM, Jain SM (Eds), Springer Publishing (in press).

Karasavina MS (2007) Effect of salicylic acid on solute transport in plants. In: Hayat S, Ahmad A (Eds) Salicylic acid: a plant hormone. Springer 25-68.

Kaya MD, Okcu G, Atak M, Cıkıhı Y, Kolsarıcı O (2006) Seed treatments to overcome salt and drought stress during germination in sunflower (*Helianthus annuus* L.). European Journal of Agronomy 24:291-295.

Kaydan D, Yagmur M, Okut N (2007) Effects of Salicylic acid on the growth and some physiological characters in salt stressed wheat (*Triticum aestivum* L.). Tarim Bilimleri Dergisi 13:114-119.

Kiegle E, Moore C, Haseloff J, Tester M, Knight M (2000) Cell-type specific calcium responses to drought, NaCl, and cold in Arabidopsis root: a role for endodermis and pericycle in stress signal transduction. Plant Journal 23:267-278.

Klessig DF, Malamy J (1994) The salicylic acid signal in plants. Plant Molecular Biology 26:1439-1458.

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

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.7.7]

Li QF, Sun S, Yuan DY, Yu HX, Gu MH, Liu QQ (2010) Validation of candidate reference genes for the accurate normalization of real-time quantitative RT-PCR data in rice during seed development. Plant Molecular Biology Reporter 28:49-57.

Liu J, Ishitani M, Halfter U, Kim CS, Zhu JK (2000) The *Arabidopsis thaliana SOS2* gene encodes a protein kinase that is required for salt tolerance. Plant Biology 97:3730-3734.

Malamy J, Klessig DF (1992) Salicylic acid and plant disease resistance. Plant Journal 2:643-654.

Masmoudi-Allouche F, Chaâri-Rkhis A, Kriaâ W, Gargouri-Bouzid R, Jain SM, Drira N (2009) In vitro hermaphrodism induction in date palm female flower. Plant Cell Reports 28:1-10.

Mikolajczyk M, Awotunde OS, Muszynska G, Klessig DF, Dobrowolska G (2000) Osmotic stress induces rapid activation of a salicylic acid-induced protein kinase and a homolog of protein kinase ASK1 in tobacco cells. Plant Cell 12:165-178.

Mittler R, Vanderauwera S, Gollery M, Breusegem FV (2004) Reactive oxygen gene network of plants. Trends in Plant Science 9:490-498.

Moore CA, Bowden HC, Scrase-Field S, Knight MR, White PJ (2002) The deposition of suberin lamellae determines the magnitude of cytosolic Ca^{2+} elevations in root endodermal cells subjected to cooling. Plant Journal 30:457-65.

Munns R., Hare RA, James RA, Rebetzke GJ (2000) Genetic variation for improving the salt tolerance of durum wheat. Australian Journal of Agricultural Research 51: 69-74.

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

Munns R, Tester M (2008) Mechanisms of salinity tolerance. Annual Review Plant Biology 59:651-681.

Pancheva TV, Popova LP, Uzunova AN (1996) Effect of salicylic acid on growth and photosynthesis in barley plants. Journal of Plant Physiology 149:57-63.

Plett DC, Moller IS (2010) Na^+ transport in glycophytic plants: what we know and would like to know. Plant, Cell and Environment 33:612-626.

Qiu QS, Guo Y, Dietrich MA, Schumaker KS, Zhu JK (2002) Regulation of SOS1, a plasma membrane Na^+/H^+ exchanger in *Arabidopsis thaliana*, by SOS2 and SOS3. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 99:8436-41.

Quintero FJ, Ohta M, Shi HZ, Zhu JK, Pardo JM (2002) Reconstitution in yeast of the Arabidopsis SOS signaling pathway for Na^+ homeostasis. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 99:9061-66.

Rakhmankulova ZF, Fedyaev VV, Rakhmatulina SR, Ivanov CP, Gilvanova IR, Usmanov IYu (2010) The effect of wheat seed presowing treatment with salicylic acid on its endogenous content, activities of respiratory pathways, and plant antioxidant status. Russian Journal of Plant Physiology 57:778-783.

Raskin I (1992) Role of salicylic acid in plants. Annals of Botany 43:439-463.

Razeghi Yadak F, Tavakol Afshari R, Sharifzadeh F (2010) Effect of salt stress on acid and Alkalin Phosphatase activities of embryo axis during early stages of seed germination in tow bread wheat (*Triticum aestivum*) cultivars. Iranian Journal of Field Crop Science 41:403-411 (In Farsi).

Saberi MH, Amini A, Samadzadeh A, Tajalli H (2013) Evaluation of some wheat genotypes under salinity stress in field conditions. Environmental Stresses in Crop Sciences 6:77-86 (In Farsi).

Sec enji M, Lendvai A, Miskolczi P, Kocsy G, Galle A, Sz ucs A, Hoffmann B, Sa rva ri E, Schweizer N, Stein P, Dudits D, Gyo rgyey J (2010) Differences in root functions during long-term drought adaptation: comparison of active gene sets of two wheat genotypes. Plant Biology 12:871-882.

Shakirova FM, Sakhabutdinova AR, Bezrukova MV, Fathudinova RA, Fatkhutdinova D (2003) Changes in the hormonal status of wheat seedlings induced by salicylic acid and salinity. Plant Science 164:317-322.

Shi HZ, Quintero FJ, Pardo JM, Zhu JK (2002) The putative plasma membrane Na^+/H^+ antiporter SOS1 controls long-distance Na^+ transport in plants. Plant Cell 14:465-77.

Singh PK, Gautam S (2013) Role of salicylic acid on physiological and biochemical mechanism of salinity stress tolerance in plants. Acta Physiologiae Plantarum 35:2345-2353.

Sivritepe HO, Sivritepe N, Eris A, Turha E (2005) The effects of NaCl pre-treatments on salt tolerance of melons grown under long-term salinity. Scientia Horticulturae 106:568-581.

Sottosanto JB, Gelli A, Blumwald E (2004) DNA array analyses of *Arabidopsis thaliana* lacking a vacuolar NaC/HC antiporter: impact of *AtNHX1* on gene expression. Plant Journal 40:752-771.

Sze H, Li X, Palmgren MG (1999) Enegrization of plant cell membranes by H^+-pumping ATPases: regulation and biosynthesis. Plant Cell 11:677-689.

Tarchevsky IA, Yakovleva VG, Egorova AM (2010) Proteomic analysis of salicylate induced proteins of pea (*Pisum sativum* L.) leaves. Biochemistry 75: 590-597.

Teakle NL, Tyerman SD (2010) Mechanisms of Cl-transport contributing to salt tolerance. Plant, Cell and Environment 33:566-589.

Tracy FE, Gilliham M, Dodd AN, Webb AAR, Tester M (2008) NaCl-induced changes in cytosolic free Ca^{2+} in Arabidopsis thaliana are heterogeneous and modified by external ionic composition. Plant, Cell and Environment 31:1063-1073.

Vaerman JL, Saussoy P, Ingargiola I (2004) Evaluation of real-time PCR data. Journal of Biological Regulators and Homeostatic Agents 18:212-214.

Wu CA, Yang GD, Meng QW, Zheng CC (2004) The cotton *GhNHX1* gene encoding a novel putative tonoplast Na^+/H^+ antiporter plays an important role in salt stress. Plant Cell Physiology 45:600-607.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.7.7]

by TMV infection. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 95:7433-7438.
Zhang HX, Blumwald E (2001) Transgenic salt-tolerant tomato plants accumulate salt in foliage but not in fruit. Nature Biotechnology 19:765-768.
Zhang HX, Hodson JN, Williams JP, Blumwald E (2001) Engineering salt-tolerant Brassica plants: characterization of yield and seed oil quality in transgenic plants with increased vacuolar sodium accumulation. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 98:12832-12836.
Zhu JK (2000) Genetic analysis of plant salt tolerance using Arabidopsis. Plant Physiology 124:941-948.
Xue ZY, Zhi DY, Xue GP, Zhang H, Zhao YX, Xia GM (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.
Zhang S, Klessig DF (1998a) The tobacco wounding-activated MAP kinase is encoded by SIPK. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 95:7225-7230.
Zhang S, Klessig DF (1998b) N resistance gene-mediated de novo synthesis and activation of a tobacco MAP kinase

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.7.7]