

مکانیزم‌های تحمل تنش شوری در گیاهان از دیدگاه فیزیولوژیکی و مولکولی

امین باقی‌زاده^{۱*}، سعید میرزایی^۲ و آمنه استخری^۳

*۱- دانشیار، گروه بیوتکنولوژی، پژوهشگاه علوم و تکنولوژی پیشرفته و علوم محیطی، دانشگاه تحصیلات تکمیلی صنعتی و فناوری پیشرفته، کرمان،

A.Baghizadeh@kgut.ac.ir

۲- استادیار، گروه بیوتکنولوژی، پژوهشگاه علوم و تکنولوژی پیشرفته و علوم محیطی، دانشگاه تحصیلات تکمیلی صنعتی و فناوری پیشرفته، کرمان،

smirzaei56@yahoo.com، ایران

۳- کارشناسی ارشد، گروه بیوتکنولوژی، دانشگاه تحصیلات تکمیلی صنعتی و فناوری پیشرفته، کرمان، ایران، a_estakhri89@yahoo.com

*نویسنده مسئول: امین باقی‌زاده

تاریخ پذیرش: بهمن ۱۳۹۷

تاریخ دریافت: آذر ۱۳۹۷

Mechanisms of tolerance to salinity stress in plants as physiological and molecular aspect

Amin Baghizadeh^{1*}, Saeid Mirzaei² and Ameneh Estakhri³

1*- Associate professor, Department of Biotechnology, Institute of Science and High Technology and Environmental Sciences, Graduate University of Advanced Technology, Kerman, Iran,

A.Baghizadeh@kgut.ac.ir

2- Assistant professor, Department of Biotechnology, Institute of Science and High Technology and Environmental Sciences, Graduate University of Advanced Technology, Kerman, Iran, smirzaei56@yahoo.com

3- MS.c, Department of Biotechnology, Graduate University of Advanced Technology. Kerman, Iran,

a_estakhri89@yahoo.com

*Corresponding author: Amin Baghizadeh

Accepted: January 2019

Received: November 2018

Abstract

Environmental stresses are the most important factors in reducing the yield of plants and agricultural products in Iran and all over the world. If environmental stresses did not occur, the actual yields should be equal to the potential yields of plants; while in many crops, the average true yield of plants is 20-30% of their potential yield. In certain parts of the globe, due to the specific geographic location, stressors have a more negative effect on agricultural production and agriculture in those areas has the tolerance to higher cost and lower yield. Iran is one of these countries that in most of its places major unsustainable stresses such as drought, salinity, wind, temperature and live tensions have led to decrease in yield and loss of soil fertility and, in some cases, inability to continue agriculture. For the development of salt tolerant varieties in saline areas, an integrated approach made by combining molecular tools with physiological and biochemical methods is essential. Therefore, studying different aspects of stress and a comprehensive review of the great research advances in biochemical, physiological and molecular mechanisms that regulate plant adaptability and tolerance to salt stress can be remarkably helpful in understanding the resistance mechanism and the development of resistant cultivars. Biotechnology, as a powerful and effective way, can be effective and useful in controlling various stresses. Biotechnology and Genetic Engineering researches, with the aim of increasing productivity on the one hand, and preventing losses and wastes on the other hand, allow to solve the problems of this sector by the least environmental wastes and spending minimum capital and provide fields of increasing the production of crops in a macro level with the goal of sustainable development. In this research, we have tried to discuss the environmental stresses and the effect of salinity stress on the plant and the mechanisms of coping with these stresses.

Keywords: Biotechnology, Salinity, Stress, Yield.

فصلنامه زیست‌شناسی سلولی و مولکولی گیاهی

سال ۱۳۹۷، دوره ۱۳، شماره ۳، صص ۴۵-۶۱

چکیده

تنش‌های محیطی مهم‌ترین عامل کاهش‌دهنده عملکرد گیاهان و محصولات کشاورزی در سطح ایران و جهان هستند. چنانچه تنش‌های محیطی حادث نمی‌شدند، عملکردهای واقعی باید برابر با عملکردهای پتانسیل گیاهان می‌بود؛ در حالی که در بسیاری از گیاهان زراعی و باغی متوسط عملکرد واقعی گیاهان ۲۰-۳۰ درصد عملکرد پتانسیل آنان است. در نقاط خاصی از کره زمین به دلیل موقعیت خاص جغرافیایی، عوامل تنش‌زا در تولید محصولات کشاورزی تأثیر منفی بیشتری دارند و کشاورزی در آن مناطق با تحمل هزینه بیشتر و بازده کمتر صورت می‌گیرد. ایران یکی از این کشورهاست که در اکثر نقاط آن تنش‌های غیرزنده مهمی نظیر خشکی، شوری، باد، دما و تنش‌های زنده، موجب کاهش عملکرد و از بین رفتن حاصلخیزی خاک و در مواردی عدم امکان تداوم کشاورزی گردیده است. برای توسعه واریته‌های متحمل به شوری در مناطق شور یک رویکرد یکپارچه از ترکیب ابزارهای مولکولی با روش‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی ضروری است؛ بنابراین مطالعه جنبه‌های مختلف تنش و بررسی جامع از پیشرفت‌های تحقیقاتی بزرگ در مکانیسم‌های بیوشیمیایی، فیزیولوژیکی و مولکولی که سازگاری گیاه و تحمل به تنش شوری را تنظیم می‌کنند، می‌تواند کمک شایان توجهی به درک مکانیسم مقاومت و توسعه ارقام مقاوم به تنش نماید. بیوتکنولوژی، به عنوان روشی قدرتمند و مؤثر می‌تواند در کنترل تنش‌های مختلف، مفید باشد. تحقیقات بیوتکنولوژی و مهندسی ژنتیک با هدف افزایش بازده از یک سو و جلوگیری از خسارات و ضایعات از سوی دیگر، این امکان را می‌دهد تا با حداقل ضایعات زیست محیطی و صرف حداقل سرمایه، مشکلات این بخش را حل و موجبات افزایش تولید محصولات زراعی را در سطح کلان و با هدف توسعه پایدار فراهم کند. در این تحقیق سعی شده است تعریفی از تنش‌های محیطی و تأثیر تنش شوری بر روی گیاه و مکانیسم‌های مقابله گیاهان با این تنش مورد بحث قرار گیرد.

کلمات کلیدی: بیوتکنولوژی، تنش، شوری، عملکرد.

فصلنامه زیست‌شناسی سلولی و مولکولی گیاهی

سال ۱۳۹۷، دوره ۱۳، شماره ۳، صص ۴۵-۶۱

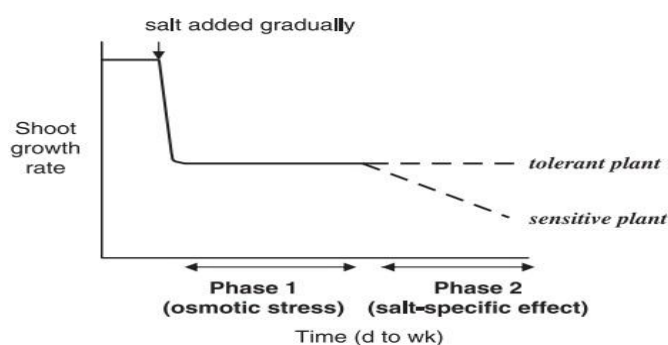
مقدمه و کلیات

چالش بزرگ برای کشاورزی جهان، تأمین غذای جمعیت بیش از ۹ میلیارد نفر تا سال ۲۰۵۰ در سراسر جهان است. از آنجا که رشد و عملکرد گیاهان در بسیاری از مناطق دنیا به وسیله تنش‌های محیطی زنده و غیرزنده متعدد، محدود می‌گردد لذا کنترل این تنش‌ها، برای وجود محیط زیستی پایدار، اجتناب ناپذیر است. تنش‌های خشکی و شوری به‌عنوان مهم‌ترین عوامل محدودکننده غیر زیستی، نقش مهمی در کاهش تولید گیاهان زراعی در جهان دارند. حدود یک سوم کره زمین را مناطق خشک و نیمه خشک در بر می‌گیرد که وسعت این مناطق بیش از ۴۵ میلیون کیلومتر مربع تخمین زده شده است (ابوالحسنی زراعت‌کار، ۱۳۸۷)؛ از آنجا که آب مهم‌ترین فاکتور محیطی مؤثر در زندگی گیاه به‌شمار می‌آید، یک دوره‌ی کمبود آب، سبب اثرات منفی در رشد و نمو گیاهان می‌شود (Abdul Jaleel, 2008) همچنین به لحاظ این‌که اکثر گونه‌های گیاهان زراعی جزء گلکوفیت‌ها یا گیاهان حساس به شوری هستند، نتیجه می‌شود که شوری یکی از محدودکننده‌ترین تنش‌های زیست محیطی است که مانع بهره‌وری محصول در سراسر جهان می‌شود (اندرزیان، ۱۳۷۹ و علی‌زاده ۱۳۶۹). بیوتکنولوژی، به‌عنوان روشی قدرتمند و مؤثر می‌تواند در کنترل تنش‌های مورد اشاره، مؤثر و مفید باشد. تحقیقات بیوتکنولوژی و مهندسی ژنتیک با هدف افزایش بازده از یک سو و جلوگیری از خسارات و ضایعات از سوی دیگر، این امکان را می‌دهد تا با حداقل ضایعات زیست محیطی و صرف حداقل سرمایه، مشکلات این بخش را حل و موجبات افزایش تولید محصولات زراعی را در سطح کلان و با هدف توسعه پایدار فراهم کند. در

گذشته، اولین رهیافت برای کاهش اثرات تنش‌های محیطی، عموماً بر استفاده از کودها، اصلاح خاک، آبیاری و آفت‌کش‌ها متکی بود؛ چنین رهیافت‌هایی، اکنون به‌عنوان عوامل بی‌ثباتی اکوسیستم تلقی شده و مسلماً گزینه‌ای برای رفع این محدودیت‌ها نخواهد بود. بنابراین هدف اصلی در علوم گیاهی جدید برای سازگار نمودن گیاهان به شرایط محیطی این است که مکانیسم‌های مقاومت گیاهان به تنش‌ها درک گردیده و از این دانش برای تغییر ژنتیکی گیاهان و حتی به منظور افزایش مقاومت به تنش‌ها بهره‌برداری گردد. این امر یکی از جالب‌ترین و پویاترین زمینه‌های تنش‌های گیاهی است که جنبه‌های مختلفی از زیست‌شناسی مولکولی و سلولی را از طریق فیزیولوژی و اکولوژی گیاهی تا قلمرو زراعت، اصلاح‌نباتات و فن‌آوری زیستی در برمی‌گیرد. تنش (Stress) در نتیجه روند غیرعادی فرآیندهای فیزیولوژیکی بوده و از تأثیر یک یا تعدادی از عوامل زیستی و محیطی حاصل می‌شود. به عبارت دیگر تنش عبارت است از قرار گرفتن ارگانیسم تحت تأثیر شدتی از یک عامل محیطی که موجب افت ظاهری، بازده و یا ارزش آن می‌شود (اندرزیان، ۱۳۷۹). در حالت کلی تنش عبارت است از فشار بیش از حد برخی از نیروهای مخالف که سبب می‌شود سیستم‌های طبیعی از عمل طبیعی خود بازداشته شوند. به بیان دیگر تنش عاملی است که پاسخ‌ها را تحت تأثیر قرار می‌دهد (کوچکی و علی‌زاده، ۱۳۶۵). در یک تقسیم‌بندی کلی، می‌توان تنش‌ها را به دو گروه زنده و غیرزنده تقسیم کرد که مجموع این دو دسته تنش می‌تواند تأثیر منفی قابل توجهی بر عملکرد، از بین رفتن حاصل‌خیزی خاک و در مواردی عدم امکان تداوم کشاورزی گردد. گفتنی

منطقه ریشه می‌شود؛ از این‌رو شوری به غلظت بالای نمک‌های محلول در خاک گفته می‌شود. خاک‌هایی به عنوان خاک‌های شور تلقی می‌شوند که 4 dS/m یا بیشتر باشد (USDA-ARS, 2008). شوری خاک می‌تواند به دو صورت مضر باشد؛ یا غلظت بالای نمک در خاک موجب می‌شود که ریشه گیاه به سختی آب خاک را جذب کند و یا این‌که غلظت بالای نمک درون خود گیاه، سمیت ایجاد کند. شوری درون ریشه، یک اثر فوری بر رشد سلول‌های گیاه می‌گذارد (تنش اسمزی، Osmotic stress)؛ علاوه بر این، غلظت سمی نمک قبل از این‌که عملکرد گیاه را تحت تأثیر قرار دهد، زمان زیادی را صرف تجمع یون درون گیاه می‌کند (تنش یونی، Ionic stress)، (شکل ۱).

است که اصولاً تنش‌ها، عواملی هستند که به نوعی روند زندگی و زیست گیاهان را دچار اختلال می‌کنند. از بین تمامی این تنش‌ها، نوشتار حاضر تنها به معرفی تنش غیر زنده شوری و مکانیزم‌های مقابله با این تنش به منظور دست‌یابی به عملکردی پایدار تاکید خواهد داشت. بیش از ۸۰۰ میلیون هکتار از زمین‌های سراسر دنیا تحت تأثیر شوری (Salty) هستند (FAO, 2008). این زمین‌های شور غالباً بر اثر بلایای طبیعی و تجمع نمک در یک دوره طولانی در مناطق خشک و نیمه خشک بوجود می‌آیند (Bouchereau, 1999)؛ همچنین تغییر کاربری زمین‌ها به نفع کشاورزی یا نوع آبیاری، از عوامل انسانی مؤثر بر ایجاد زمین‌های شور هستند که هر دو عامل طبیعی و انسانی موجب افزایش غلظت نمک در



شکل ۱: شماتیک دو فاز پاسخ‌های رشدی گیاهان به شوری برای ارقامی که به لحاظ نرخ نائل شدن شوری به سطوح سمی تفاوت دارند (Munns, 2002).

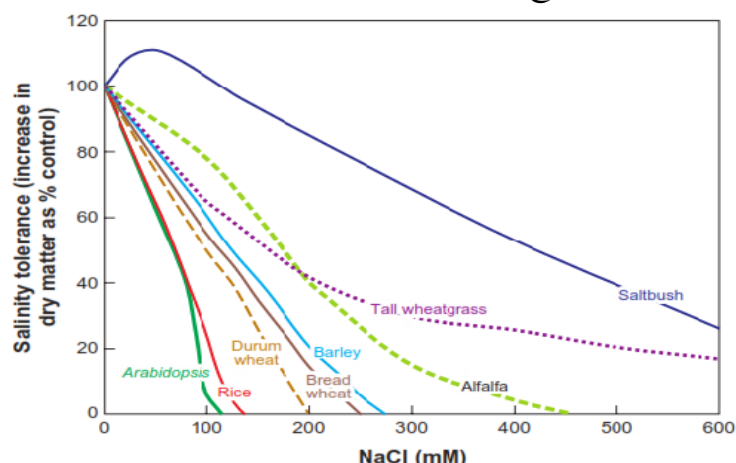
و یا کمتر از صفر می‌رسد (Munns, 2002). گیاهان بر اساس تکامل تطبیقی می‌توانند تقریباً به دو نوع عمده طبقه‌بندی شوند: هالوفیت‌ها، که می‌توانند شوری را تحمل کنند و برویند. گلیکوفیت‌ها، که نمی‌توانند شوری را تحمل کنند و در نهایت می‌میرند.

تحمل گیاهان به تنش شوری

زمان‌بندی گیاهان یک‌ساله بر اساس روز و یا هفته و زمان‌بندی گیاهان چندساله بر اساس ماه و یا سال بسته به نوع گونه و سطح شوری انجام می‌گیرد. در فاز اول، رشد هر دو ژنوتیپ (مقاوم و حساس) به دلیل اثرات اسمزی املاح نمکین خارج از ریشه، کاهش می‌یابد. در فاز دوم، برگ‌ها در اکثر ژنوتیپ‌های حساس می‌میرند و ظرفیت فتوسنتزی گیاه کاهش می‌یابد و اگر میزان نمک اضافه شده در مرحله اول همچنان اضافه شود نرخ رشد گیاه به صفر

به شوری در گونه‌های دو لپه، بسیار بیشتر از تک‌لپه-ای‌ها است. برخی از لگومینه‌ها به شوری بسیار حساس هستند (Lauchli, 1984). یونجه (*Medicago sativa*) (Kapulnik, 1989)، گیاهی بسیار متحمل است و هالوفیت‌هایی مثل خانواده اسفناجیان (*Atriplex spp.*) (Aslam, 1986)، می‌توانند رشدشان را در معرض آبی شورتر از آب دریا ادامه دهند. گیاه آرابیدوسیس (*Arabidopsis thaliana*) (Cramer, 2002)، در مقایسه با گیاهان گونه‌های دیگر، در شرایط نور و رطوبت مشابه، حساس‌ترین گیاه به شوری به حساب می‌آید (شکل ۲).

گیاهان به طور وسیعی در تحمل به شوری متفاوتند که این امر در پاسخ‌های متفاوت رشدی‌شان منعکس می‌شود. در بین غلات، برنج (*Oryza sativa*) (Aslam, 1993)، حساس‌ترین و جو (*Hordeum vulgare*) (Flowers, 2004) متحمل‌ترین به شوری است. گندم دوروم (*Triticum turgidum ssp.*) (Durum) در مقایسه با گندم نان (*Triticum aestivum*) از حساسیت بالاتری نسبت به شوری برخوردار است (Flowers, 2004). گندم علفی پابلند (*Thinopyrum ponticum, syn. Agropyron elongatum*) یک گیاه هالوفیت است و یکی از متحمل‌ترین گونه‌های تک لپه است. تنوع در تحمل



شکل ۲: تنوع در تحمل به شوری گونه‌های متعدد (بر اساس افزایش در ماده خشک بخش هوایی در محلول نمک به مدت ۳ هفته نسبت به رشد گیاه در غیاب نمک) (Munns, 2008).

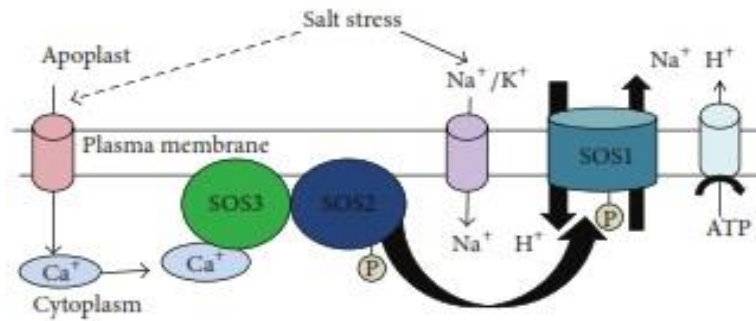
دفع Na^+ از تیغه‌های برگ: این مکانیزم این اطمینان را می‌دهد که Na^+ با غلظت‌های سمی درون برگ‌ها تجمع نیابد. ناکامی در دفع Na^+ اثرات سمی آن را پس از روزها و هفته‌ها آشکار می‌سازد و باعث مرگ زودرس برگ‌های مسن‌تر می‌شود. تحمل بافت: این مکانیزم به این صورت انجام می‌گیرد که برخی از بافت‌ها نسبت به تجمع Na^+ و گاهی Cl^- متحمل هستند. این مکانیزم تحمل، برای جلوگیری از غلظت سمی Na^+ و Cl^- درون

انواع مکانیزم‌های تحمل تنش شوری

مکانیزم‌های تحمل به شوری در گیاهان به سه دسته کلی تقسیم می‌شود: تحمل تنش اسمزی: تنش اسمزی فوراً توسعه سلول در نوک ریشه‌ها و برگ‌های جوان را کاهش می‌دهد. کاهش پاسخ به تنش اسمزی منجر به رشد بیشتر برگ و هدایت روزنه‌ای می‌شود اما افزایش سطح برگ تنها برای گیاهانی مفید است که خاک آن‌ها آب کافی داشته باشد.

ATPase پمپ حاضر غالب از نوع پمپ H^+ در سلول گیاهی است. این پمپ در شرایط بدون تنش نقش مهمی در حفظ هموستازی املاح، انرژی حمل و نقل ثانویه و تسهیل همجوشی ویزیکول‌ها ایفا می‌کند. تحت شرایط تنش، بقای گیاه به فعالیت پمپ V-ATPase بستگی دارد (Dietz, 2001). شبکه ژنی فوق حساس به شوری (Salt Overly Sensetive, SOS) نقش حیاتی در تنظیم یون سدیم و تحمل به شوری دارد (Hasegawa, 2000 & Sanders, 2000). شبکه سیگنالینگ SOS متشکل از سه پروتئین اصلی، SOS_1 ، SOS_2 و SOS_3 است. SOS_1 رمز کننده آنتی-پورتر H^+/Na^+ غشاء پلاسمایی است که حمل و نقل سدیم از بافت ریشه به ساقه را تسهیل می‌کند (Shi, 2002 & Shi, 2000). ژن SOS_2 رمز کننده یک سرین/ترئونین کیناز است که توسط سیگنال‌های Ca^{+2} فعال می‌شود. (Liu, 2000). نوع سوم از پروتئین‌های درگیر در شبکه سیگنالینگ SOS، پروتئین SOS_3 است که اتصال دهنده کلسیم به دامنه‌ی N-ترمینال SOS_2 است. این مجموعه نقش مهمی را در تحمل به شوری بازی می‌کند (Ishitani, 2000). با افزایش غلظت سدیم، افزایش شدیدی در سطح کلسیم درون سلولی روی می‌دهد که به نوبه خود اتصال آن با پروتئین SOS_3 را تسهیل می‌کند. SOS_3 پروتئین فعال SOS_2 را با آزاد کردن مهارکننده‌های خودی فعال می‌کند، سپس ترکیب SOS_2 - SOS_3 بر روی غشای پلاسمایی یعنی جایی که در آن SOS_1 فسفریله می‌شود، بارگذاری می‌گردد. فسفریله شدن SOS_1 منجر به افزایش جریان سدیم و کاهش سمیت آن می‌شود (Lee, 2010) (شکل ۳).

سیتوپلاسم به بخش‌بندی آن‌ها در سطح سلولی و درون سلولی نیاز دارد. بررسی مکانیزم‌های تحمل تنش شوری از دیدگاه فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی: گیاهان مکانیزم‌های مختلف فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی را به منظور زنده ماندن در خاک با غلظت نمک بالا توسعه می‌بخشند. هموستازی یون‌ها و توقیف آن‌ها در بافت: حفظ هموستازی یون‌ها با جذب یون و تقسیم‌بندی آن‌ها تنها برای رشد طبیعی گیاه کافی نیست بلکه یک فرایند ضروری برای رشد در طول تنش شوری است (Hasegawa, 2013 & Niu Xiaomu, 1995). صرف نظر از طبیعت هالوفیت‌ها و گلیکوفیت‌ها، هر دو آن‌ها نمی‌توانند غلظت بالای نمک را در سیتوپلاسم‌شان تحمل کنند. از این رو، نمک بیش از حد یا به واکوئل منتقل می‌شود و یا در بافت‌های قدیمی‌تر که در نهایت قربانی هستند جمع می‌شود؛ در نتیجه گیاه از تنش شوری محافظت می‌شود (Reddy, 1992 & Zhu, 2003). بنابراین تمرکز اصلی پژوهش‌ها، مطالعه در مورد مکانیزم انتقال یون‌های Na^+ و توزیع آن‌ها در قسمت‌های مختلف گیاه است. یون Na^+ بعد از ورود به سیتوپلاسم از طریق آنتی‌پورتر H^+/Na^+ به واکوئل منتقل می‌شود. دو نوع پمپ H^+ در غشا واکوئل وجود دارد که عبارتند از: نوع واکوئلی H^+ -ATPase (V-ATPase) و نوع پیروفسفاتاز واکوئلی (V-Ppiase) (Dietz, 2001 & Wang, 2001). شیب الکتروشیمیایی پروتون که توسط این دو آنزیم انتقال دهنده H^+ موجود در واکوئل ایجاد می‌گردد، نیروی لازم برای انتقال یون را فراهم می‌نماید (Blumwald et al., 2000). از بین این‌ها، V-



شکل ۳: مدل مسیر SOS برای پاسخ‌های تنش شوری (Gupta, 2014)

در گیاه انباشته می‌شود (Sweeny *et al.*, 2003). علاوه بر این پتاسیم حداقل ۶۰ آنزیم متفاوت را که در رشد گیاه مؤثرند فعال می‌کند و همچنین آنیون-های معدنی و دیگر ترکیبات گیاه را از نظر تغذیه‌ای قابل مصرف می‌کند. کلسیم در فرآیندهای فیزیولوژیک گیاه وارد شده و گزارش شده است که فرآیندهای داخل سلولی یوکاریوت‌ها را فعال یا تنظیم می‌کند (Gebeyehou, 1982). این عنصر می‌تواند متابولیسم، انتقال و ترشح را کنترل نماید. منگنز در بعضی واکنش‌های آنزیمی شرکت می‌کند. این کاتیون غذایی موجب فعال شدن تعدادی از آنزیم‌ها بویژه دکربوکسیلاز و دهیدروژنازهای چرخه‌ی تری-کربوکسیلیک (TCA) می‌شود (Sweeny *et al.*, 2003) Gardner, 1988).

تجمع املاح سازگار و حفاظت اسمزی: املاح سازگار، به عنوان اسمولیت‌های سازگار شناخته شده‌اند، از عملکردهای عمده این اسمولیت‌ها، حفاظت از ساختار و تعادل اسمزی در داخل سلول از طریق جریان مداوم نفوذی آب و کاهش خروج جریان آبی است (Hasegawa, 2000). در برابر تنش واکنش عمومی تجمع مواد حل‌شونده سازگار صورت می‌گیرد. تجمع و نوع ماده حل‌شونده در برابر تنش به منظور سازگاری در گونه‌های مختلف متفاوت است که شامل آمینواسیدها (پرولین)، قندها (ساکاروز و فروکتان)، آمین‌های چهارتایی (گلايسين بتائين)،

ناقلین واقع در غشای پلاسمایی، که متعلق به خانواده HKT (انتقال‌دهنده‌های هیستیدین کیناز) هستند، نقش مهمی را در تحمل به شوری با تنظیم حمل و نقل Na^+ و K^+ بازی می‌کنند. ناقلین HKT کلاس ۱، که در *Arabidopsis* شناسایی شده‌اند، گیاه را با جلوگیری از تجمع بیش از حد Na^+ در برگ از اثرات سوء شوری حفظ می‌کنند. نتایج مشابهی از عمل این ناقلین در برنج مشاهده شده است که نشان می‌دهد ناقلین HKT کلاس ۱، مقدار بیش از حد سدیم را از آوند چوبی حذف می‌کنند؛ در نتیجه فتوسنتز بافت برگ از اثرات سمی سدیم محافظت می‌شود (Schroeder, 2013). پروتئین‌های (Vacuolar Na^+/H^+ Exchange)NHX پورترهای Na^+ و K^+/H^+ هستند در هموستازی K^+ درگیر می‌باشند. Barragan و همکاران (2012) نشان دادند که پروتئین NHX موضعی تونوپلاست (NHX_1) و NHX_2 : دو ایزوفرم NHX موضعی عمده تونوپلاست (برای فعال‌سازی جذب K^+ در تونوپلاست، برای تنظیم تورگور و برای عملکرد روزنه ضروری است. در واقع ایزوفرم‌های NHX بیشتری شناسایی شده‌اند و نقش آن‌ها در هموستازی یون‌ها (H^+ , K^+ , Na^+) در گونه‌های گیاهی مختلف (به عنوان مثال، $LeNHX_3$ و $LeNHX_4$ در گوجه فرنگی) نشان داده شده است (Galvez, 2012). پتاسیم نخستین کاتیونی است که در شرایط کم آبی

مرحله توسط آنزیم کولین مونواکسیژناز (CMO) انجام و دومین مرحله توسط بتائین آلدهید دهیدروژناز (BADH) کاتالیز می‌شود. در برخی از گیاهان مسیر دیگری وجود دارد که، به طور عمده در هالوفیت‌ها مشاهده شده است، این مسیر سنتز بتائین گلیسین از گلیسین است. در اینجا بتائین گلیسین توسط سه N-متیلاسیون پی در پی سنتز می‌شود و واکنش‌ها توسط دو S-آدنوزیل متیونین وابسته به متیل ترانسفراز، گلیسین سارکوزین N-متیل ترانسفراز (GSMT) و سارکوزین دی‌متیل‌گلیسین N-متیل ترانسفراز (SDMT) کاتالیز می‌شود. این دو آنزیم عملکرد مشترکی با هم دارند به این صورت که، GSMT مرحله اول و دوم و SDMT مرحله دوم و سوم را کاتالیز می‌کنند (Ahmad *et al.*, 2013). اثر مثبت بتائین گلیسین بر فراساختار گیاهچه برنج، زمانی که در معرض تنش شوری قرار می‌گیرد را گزارش کردند؛ تحت شرایط تنش (۱۵۰ میلی‌مولار نمک) فراساختار گیاهچه چندین آسیب از جمله تورم تیلاکوئیدها، فروپاشی گرانا و تیغه‌های ایتروگراناها و اختلال در میتوکندری را نشان می‌دهد. با این حال، زمانی که گیاهچه‌ها تحت تیمار بتائین گلیسین قرار گرفتند از این خسارت‌ها تا حد زیادی پیش‌گیری شده است (Rahman *et al.*, 2002). هنگامی که بتائین گلیسین به عنوان یک محلول‌پاشی برگ‌ی در گیاهی که در معرض تنش است اعمال می‌شود، منجر به ثبات رنگدانه و افزایش در سرعت فتوسنتز و رشد می‌شود (Cha-Um *et al.*, 2010 & Ahmad *et al.*, 2013). تجمع بتائین گلیسین در برابر تنش اسمزی خصوصیت بارز در خانواده پلومباگیناسه (Plumbaginaceae) می‌باشد در حالی که در تنباکو و

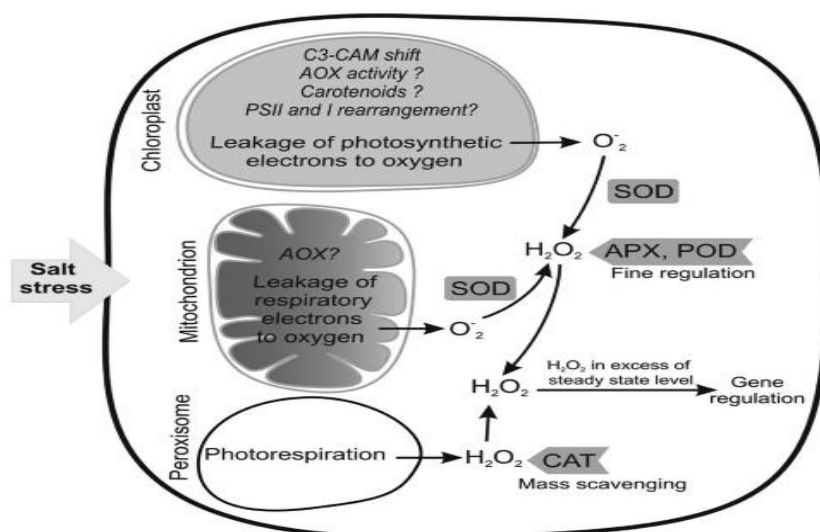
یون‌ها (پتاسیم)، اسیدهای آلی (مالات و نترات) می‌باشند (Safarnejad, 1996. Rontein *et al.*, 2002). پرولین داخل سلولی یکی از این اسمولیت‌هاست که در طول تنش شوری انباشته می‌شود و نه تنها تحمل نسبت به تنش را فراهم می‌کند بلکه به عنوان یک نیتروژن آلی ذخیره می‌شود و در دوران بهبودی تنش مورد استفاده قرار می‌گیرد. تحت شرایط تنش، پرولین در حفظ یکپارچگی غشا مؤثر می‌باشد. اثر متقابل پرولین با آنزیم‌ها سبب حفظ ساختار پروتئین‌ها و فعالیت‌های مربوط به آن‌ها می‌شود. پرولین به عنوان یک مخزن ذخیره کربنی و نیتروژن و جاروب‌گر رادیکال آزاد عمل می‌کند (Bohnert & Jensen, 1996). رابطه مثبت بین انباشت پرولین و تحمل خشکی در ذرت (Mohammadkhani & Heidari, 2008)، برنج (Mostajeran & Rahimi, 2009)، و تنش شوری در سیب‌زمینی (Aghaei *et al.*, 2008) گزارش شده است. بتائین گلیسین (Glycine betaine)، اسمولیت سلولی غیر سمی است که اسمولاریته سلول در طول دوره تنش را بالا می‌برد. بنابراین یک نقش مهم در کاهش تنش را بازی می‌کند. بتائین گلیسین همچنین با تنظیم اسمزی (Gadallah, 1999)، تثبیت پروتئین (Makela, 2000)، و محافظت دستگاه فتوسنتزی از خسارت تنش (Cha-Um, 2012) و کاهش ROS از سلول‌ها محافظت می‌کند (Ashraf, 2007 & Saxena, 2013). بتائین گلیسین در داخل سلول یا از کولین و یا از گلیسین سنتز می‌شود. سنتز بتائین گلیسین از کولین، یک واکنش دو مرحله‌ای شامل دو یا چند آنزیم است. در مرحله اول، کولین به بتائین آلدهید اکسید می‌شود و پس از آن در گام بعدی دوباره به فرم بتائین گلیسین اکسید می‌شود. در گیاهان عالی اولین

اسمزی، ذخیره سازی کربن و مهار گونه‌های فعال اکسیژن است.

تنظیم آنتی‌اکسیدان‌های متحمل به شوری: متابولیزم آنتی‌اکسیدان، شامل ترکیبات آنزیمی و غیرآنزیمی آنتی‌اکسیدان است که نقش بحرانی در زدایش ROS ناشی از تنش شوری را بازی می‌کند. تحمل به شوری همبستگی مثبتی با فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، مانند سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، کاتالاز (CAT)، گلوکاتیون پراکسیداز (GPX)، آسکوربات پراکسیداز (APX) و گلوکاتیون ردوکتاز (GR) و تجمع ترکیبات غیرآنزیمی آنتی‌اکسیدانی دارد (Asada, 1999 & Gupta, 2005) (شکل ۴).

برنج، سیر بیوستتزی بتائین گلیسین دیده نشده است (Safarnejad, 1996. Rontein et al., 2002).

پلی‌یول‌ها (Polyols): ترکیباتی با گروه هیدروکسیل-های متعدد کاربرد هستند که برای واکنش‌های آلی در دسترس هستند. الکل‌قند، یک کلاس از پلی‌یول‌ها است که به عنوان املاح سازگار، چاپرون‌ها با وزن مولکولی کم و ترکیبات مهارکننده ROS عمل می‌کنند (Ashraf, 2007). تجمع کربوهیدرات‌ها مانند قند (به عنوان مثال، گلوکز، فروکتوز، فروکتان، و ترهالوز) و نشاسته تحت تنش شوری رخ می‌دهد (Parida, 2004). نقش عمده‌ای که این کربوهیدرات‌ها در کاهش تنش بازی می‌کنند شامل فرآیندهای محافظت



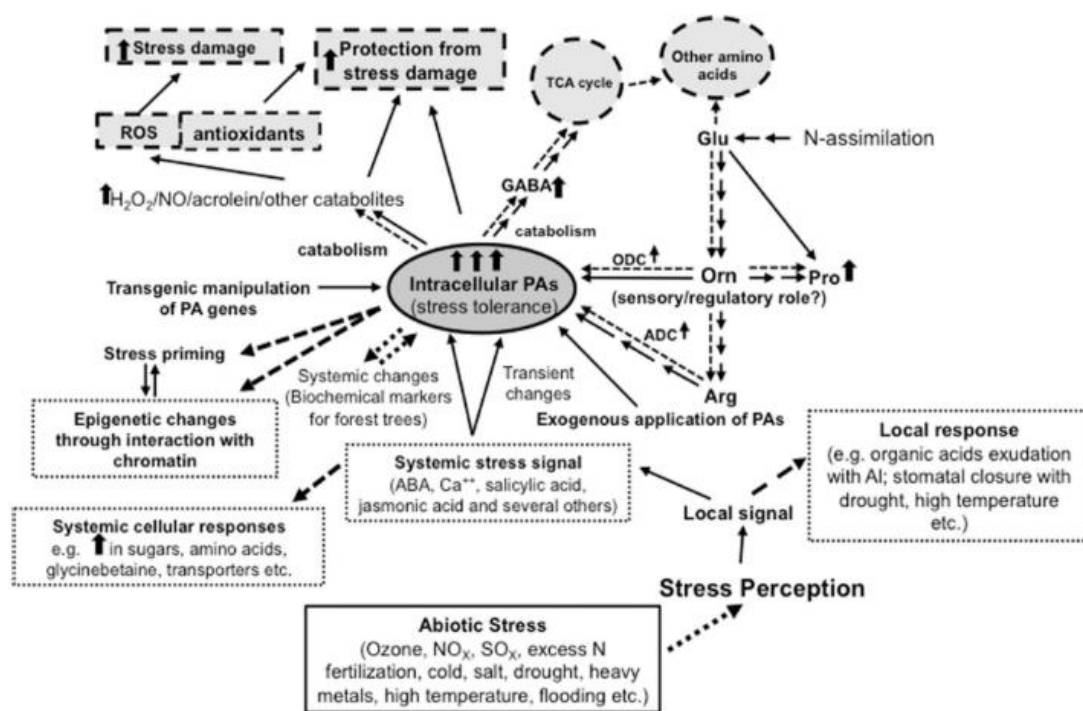
شکل ۴: مکان‌های اصلی درون‌سلولی تولید ROS تحت تنش شوری (Abogadallah, 2010).

سوپراکسید، رادیکال هیدروکسیل، و پراکسید هیدروژن واکنش دهد؛ در نتیجه به عنوان یک جاذب رادیکال آزاد عمل کند. همچنین می‌تواند در بازسازی آسکوربات از طریق چرخه آسکوربات-گلوکاتیون شرکت کند (Foyer, 1997). گلوکاتیون به حفظ نفوذپذیری غشای پلاسمایی سیر (*Allium cepa*) و زنده ماندن سلول‌ها در طول تنش شوری کمک می‌-

آسکوربات یکی از آنتی‌اکسیدان‌های مهم موجود در داخل سلول است. یکی از کاربردهای آسکوربات خارجی (Exogen) این است که عوارض جانبی تنش شوری در گونه‌های مختلف گیاهی را کاهش می‌دهد و بازیابی گیاه از تنش را افزایش می‌دهد (Agarwal, 2007 & Munir, 2011). گلوکاتیون آنتی‌اکسیدان دیگری در کاهش تنش است که می‌تواند با رادیکال

PUT کوچک‌ترین پلی‌آمین است و هم از اورنیتین و هم آرژینین به ترتیب توسط عمل آنزیم اورنیتین-دکربوکسیلاز (ODC) و آرژینین-دکربوکسیلاسیون (ADC)، سنتز می‌شود (Gupta, 2013 & Hasanuzzaman, 2014). استفاده از پلی‌آمین خارج-سلولی به افزایش سطح پلی‌آمین درون‌زا در طول تنش می‌انجامد. اثرات مثبت پلی‌آمین‌ها با حفظ تمامیت غشاء، تنظیم بیان ژن برای سنتز مواد محلول فعال اسموتیک، کاهش در تولید ROS و کنترل تجمع یون‌های Cl^- و Na^+ در اندام‌های مختلف همراه شده است (Tisi, 2008 & Yiu 2009). مشاهده شده است که گیاهانی که کمبود ADC1 و ADC2 دارند دارای حساسیت فوق‌العاده به تنش هستند (Hussain, 2011). تنش شوری، بیوسنتز و کاتابولیسم پلی‌آمین‌ها را توسط عملی به عنوان یک سیگنال سلولی در مسیر هورمونی تنظیم می‌کند (Shevyakova, 2013) (شکل ۵).

کند (Aly-Salama, 2009)؛ از طرفی تنش خشکی نیز میزان فعالیت آنزیم گلوکوتامین ردوکتاز و سوپر اکسید دسموتاز را افزایش می‌دهد (Gambel, 1984 & Lascano, 2005). نقش پلی‌آمین‌ها در تحمل به تنش: پلی‌آمین‌ها انواع نقش‌ها را در رشد و نمو نرمال گیاه مانند تنظیم تکثیر سلولی، جنین‌های سوماتیک، تمایز و مورفوژن، شکست خواب غده و جوانه‌زنی بذر، توسعه گل و میوه، و پیری بازی می‌کنند (Knott, 2007 & Galston, 1997)؛ علاوه بر این تحمل به تنش در گیاهان با افزایش سطح پلی‌آمین‌ها در ارتباط است که نشان‌دهنده نقش حیاتی آن‌ها در تحمل به تنش غیر زیستی از جمله شوری می‌باشد (Gupta, 2013 & Kovacs, 2010). شایع‌ترین پلی‌آمین‌ها که در سیستم گیاهی یافت می‌شوند، دی‌آمین پوترسین (PUT)، تری‌آمین اسپرمیدین (SPD) و تترا آمین اسپرمین (SPM) هستند (Alcazar, 2011 & Shu, 2012).

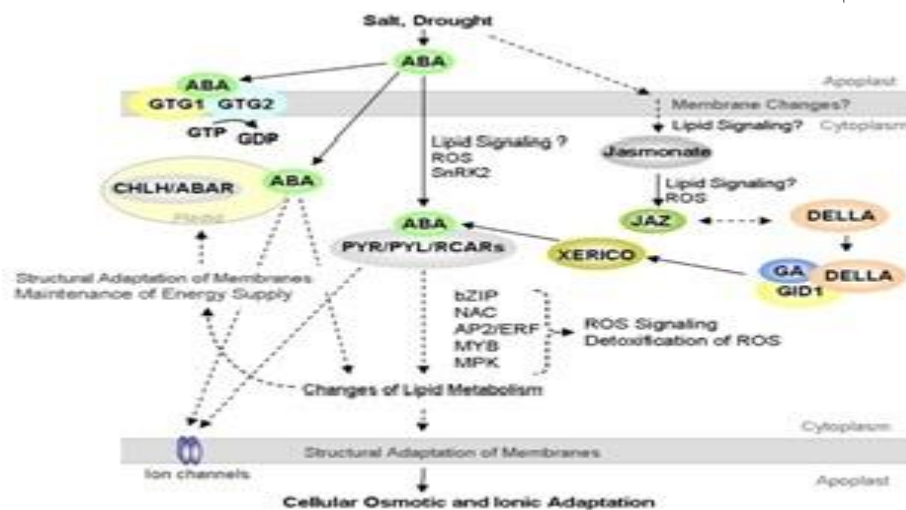


شکل ۵: نمایش هندسی تعامل بین پلی‌آمین‌ها و پاسخ‌های تنش غیرزنده در گیاه (Minocha et al., 2014).

شرایط تنش به کار گرفته می‌شود. ABA مدت طولانی است به عنوان هورمونی که به دلیل کمبود آب خاک اطراف ریشه تنظیم مثبت دارد، شناخته شده است. تنش شوری باعث تنش اسمزی، کمبود آب، افزایش تولید ABA در اندام هوایی و ریشه (He, 1995 & Popova, 1996) می‌شود. تجمع ABA می‌تواند اثر مهاری شوری روی فتوسنتز، رشد، و انتقال مواد فتوسنتزی را کاهش دهد (Popova, 1995 & Jeschke, 1997). رابطه مثبت بین تجمع ABA و تحمل به شوری حداقل تا حدی به تجمع پتاسیم، کلسیم، املاح سازگار مثل پرولین و قند در واکوئل ریشه که با جذب Na^+ و Cl^- خنثی می‌شود، نسبت داده می‌شود (Chen, 2011 & Gurmani, 2011). ABA یک سیگنال حیاتی سلولی است که بیان تعدادی از ژن‌های پاسخ‌دهنده به شوری و کمبود آب را تعدیل می‌کند (شکل ۶).

نقش نیتریک اکساید در تحمل به شوری: اکسید نیتریک (NO) یک مولکول گازی فرار و کوچک است که در تنظیم رشد گیاه و توسعه فرآیندهای مختلف، از جمله رشد ریشه، تنفس، بسته شدن روزنه، گل‌دهی، مرگ سلولی، جوانه‌زنی بذر و پاسخ به تنش نقش دارد و همچنین به عنوان یک مولکول استرس سیگنالینگ درگیر است (Delledonne, 1998 & Crawford, 2006). اثرات NO در تحمل به شوری به تنظیمات آن در H^+ -ATPase غشای پلاسمایی و نسبت Na^+/K^+ بستگی دارد (Crawford, 2006). هنگام بروز تنش خشکی، NO می‌تواند با جمع کردن ROS و جلوگیری از افزایش تولید تیوباربتوریک اسید (TBARS) و سایر آلدئیدها، آثار مضر خشکی بر غشا را کاهش دهد (Beligni and Lamattina, 1999).

نقش هورمون ABA در تحمل به شوری: ABA یک فیتوهورمون مهم است که برای بهبود گیاه در



شکل ۶: مدل پیشنهادی اثرات متقابل سیگنال‌های اسید آسبزیک، اسید جیبرلیک و جاسمونات در پاسخ‌های سلولی گیاه به استرس‌های غیرزنده شوری و خشکی (Gollack et al., 2014)

استفاده می‌شود. تجزیه و تحلیل ترانسکریپتومیکس، دانش دقیق در مورد بیان ژن در سطح mRNA، که به طور گسترده‌ای جهت غربال ژن در پاسخ تنش درگیر هستند را فراهم می‌آورد. تعداد زیادی از عوامل

تنظیم رونویسی و بیان ژن‌های متحمل به شوری: تنظیم بیان ژن در تنش شوری شامل آرایه وسیعی از مکانیزم‌هایی است که توسط گیاهان برای افزایش یا کاهش بیان ژن خاص (در سطح پروتئین یا RNA)

رونویسی پاسخ‌گو به نمک و ژن‌هایی که در پاسخ به تنش شوری درگیر هستند با استفاده از روش‌های ترانسکریپتومیکسی و ژنومی شناسایی شده‌اند. عوامل رونویسی به عنوان تنظیم‌کننده‌های مهمی که بیان ژن را کنترل می‌کنند در نظر گرفته می‌شوند. در میان آن‌ها، *bZIP* (Uno et al., 2000)، *WRKY* (Mare et al., 2004)، *AP2*، *NAC* (Xue et al., 2006)، *C2H2* و خانواده *DREB* (عوامل اتصال به تکرار C یا اتصال به عنصر پاسخ به خشکی) (Novillo et al., 2004) تعداد زیادی از اعضای پاسخ‌دهنده به تنش را شامل می‌شوند (De Leonardis et al., 2007). ژن‌های فاکتور رونویسی قادر به کنترل بیان طیف گسترده‌ای از ژن هدف با اتصال به عناصر *Cis* در پروموتور این ژن‌ها هستند. هنگام بروز تنش شوری حس‌گرهای اولیه منجر به افزایش کلسیم و فسفریله شدن پروتئین‌هایی همچون *GSK*، *asr4*، *SNFK* می‌شوند. افزایش کلسیم نیز حس‌گرهای ثانویه و فعالیت *SOS₁* و *SOS₂* را تحت تأثیر قرار می‌دهد؛ از طرفی حس‌گرهای ثانویه هم به نوبه خود فسفریله شدن پروتئین‌های فوق را نیز باعث می‌شوند. این پروتئین‌ها یکی از دو مسیر وابسته و یا مستقل از اسید آبسزیک را پیش رو دارند. گروهی که وابسته به *ABA* هستند منجر به فعال شدن فاکتورهای رونویسی *NAC*، *bHLH*، *bZIP*، *WRKY*، *MYB* -دسته از پروتئین‌هایی که مستقل از حضور *ABA* هستند فاکتورهای رونویسی *DREB* را فعال می‌کنند. ایجاد *cdna* مربوط به *DREB1A* که به وسیله پروموتور ساختمانی *CaMV35S* در گیاهان تراریخته به دست آمده، سبب بیان ژن‌های متأثر از تنش، تحت شرایط بدون تنش می‌شود که این امر، تحمل به یخ-بندان و خشکی را افزایش داده است (Liu et al., 1998). با این همه، بیان قابل توجه ژن‌های متأثر از تنش که به وسیله پروتئین *DREB1A* تحت کنترل هستند، سبب تأخیر شدید رشد می‌گردند. استفاده از پروموتور *rd29A* متأثر از تنش، اثرات منفی تنش بر رشد گیاه را به حداقل می‌رساند (Kasuga et al., 1999). Jonson و همکاران (2002) مشاهده کردند که بیان ژن *bZIP* در رقم گندم حساس به نمک هنگامی که در معرض شوری طولانی مدت قرار می‌گیرد، افزایش، اما در ارقام متحمل به شوری کاهش یافته است. *bZIP*ها عوامل اتصالی به توالی *ABA* هستند که ژن همولوگ *bZIP₁* (*TaBFB*) در گندم به همراه *PKABA1* در مرحله رسیدگی دانه گندم و خواب بذر، در بذر تجمع می‌یابد (Johnson et al., 2002, Chang et al., 2008) و ژن همولوگ *bZIP₂* (*HBP-1b*) در گیاه گندم در تنظیم رونویسی ژن‌های هیستون (H3) نقش دارد (Johnson et al., 2008). *Jakoby et al.*, 2002). *TaOBF1a* و *AtbZIP52* به ترتیب ژن‌های همولوگ *bZIP3* و *bZIP5* هستند. میزان بیان ژن *TaOBF1a* در تنش سرما و خشکی در گندم به خصوص در بافت برگ افزایش می‌یابد و با گذشت زمان و در تنش سرمایی همچنان میزان بیان آن در سطح بالا باقی می‌ماند (Kobayashi et al., 2008). ژن *AtbZIP52* در فرآیند نمو آوندی آرابیدوبسیس نقش دارد (Jakoby et al., 2002). رهایی و همکاران (۱۳۹۰) در تحقیقی روی ارقام ماهوتی و چینی بهاره گندم نتیجه گرفتند که ژن‌های خانواده *WRKY* منحصراً در رقم متحمل بیان می‌شوند و موجب افزایش تحمل رقم ماهوتی نسبت به چینی بهاره می‌شوند. خانواده *bHLH*، گروه بزرگی از عوامل رونویسی هستند که با دارا بودن ناحیه قابل تشخیص، در گیاهان عملکردهای متفاوتی شامل بیوستنز

رونویسی پاسخ‌گو به نمک و ژن‌هایی که در پاسخ به تنش شوری درگیر هستند با استفاده از روش‌های ترانسکریپتومیکسی و ژنومی شناسایی شده‌اند. عوامل رونویسی به عنوان تنظیم‌کننده‌های مهمی که بیان ژن را کنترل می‌کنند در نظر گرفته می‌شوند. در میان آن‌ها، *bZIP* (Uno et al., 2000)، *WRKY* (Mare et al., 2004)، *AP2*، *NAC* (Xue et al., 2006)، *C2H2* و خانواده *DREB* (عوامل اتصال به تکرار C یا اتصال به عنصر پاسخ به خشکی) (Novillo et al., 2004) تعداد زیادی از اعضای پاسخ‌دهنده به تنش را شامل می‌شوند (De Leonardis et al., 2007). ژن‌های فاکتور رونویسی قادر به کنترل بیان طیف گسترده‌ای از ژن هدف با اتصال به عناصر *Cis* در پروموتور این ژن‌ها هستند. هنگام بروز تنش شوری حس‌گرهای اولیه منجر به افزایش کلسیم و فسفریله شدن پروتئین‌هایی همچون *GSK*، *asr4*، *SNFK* می‌شوند. افزایش کلسیم نیز حس‌گرهای ثانویه و فعالیت *SOS₁* و *SOS₂* را تحت تأثیر قرار می‌دهد؛ از طرفی حس‌گرهای ثانویه هم به نوبه خود فسفریله شدن پروتئین‌های فوق را نیز باعث می‌شوند. این پروتئین‌ها یکی از دو مسیر وابسته و یا مستقل از اسید آبسزیک را پیش رو دارند. گروهی که وابسته به *ABA* هستند منجر به فعال شدن فاکتورهای رونویسی *NAC*، *bHLH*، *bZIP*، *WRKY*، *MYB* -دسته از پروتئین‌هایی که مستقل از حضور *ABA* هستند فاکتورهای رونویسی *DREB* را فعال می‌کنند. ایجاد *cdna* مربوط به *DREB1A* که به وسیله پروموتور ساختمانی *CaMV35S* در گیاهان تراریخته به دست آمده، سبب بیان ژن‌های متأثر از تنش، تحت شرایط بدون تنش می‌شود که این امر، تحمل به یخ-بندان و خشکی را افزایش داده است (Liu et al., 2008). با این همه، بیان قابل توجه ژن‌های متأثر از تنش که به وسیله پروتئین *DREB1A* تحت کنترل هستند، سبب تأخیر شدید رشد می‌گردند. استفاده از پروموتور *rd29A* متأثر از تنش، اثرات منفی تنش بر رشد گیاه را به حداقل می‌رساند (Kasuga et al., 1999). Jonson و همکاران (2002) مشاهده کردند که بیان ژن *bZIP* در رقم گندم حساس به نمک هنگامی که در معرض شوری طولانی مدت قرار می‌گیرد، افزایش، اما در ارقام متحمل به شوری کاهش یافته است. *bZIP*ها عوامل اتصالی به توالی *ABA* هستند که ژن همولوگ *bZIP₁* (*TaBFB*) در گندم به همراه *PKABA1* در مرحله رسیدگی دانه گندم و خواب بذر، در بذر تجمع می‌یابد (Johnson et al., 2002, Chang et al., 2008) و ژن همولوگ *bZIP₂* (*HBP-1b*) در گیاه گندم در تنظیم رونویسی ژن‌های هیستون (H3) نقش دارد (Johnson et al., 2008). *Jakoby et al.*, 2002). *TaOBF1a* و *AtbZIP52* به ترتیب ژن‌های همولوگ *bZIP3* و *bZIP5* هستند. میزان بیان ژن *TaOBF1a* در تنش سرما و خشکی در گندم به خصوص در بافت برگ افزایش می‌یابد و با گذشت زمان و در تنش سرمایی همچنان میزان بیان آن در سطح بالا باقی می‌ماند (Kobayashi et al., 2008). ژن *AtbZIP52* در فرآیند نمو آوندی آرابیدوبسیس نقش دارد (Jakoby et al., 2002). رهایی و همکاران (۱۳۹۰) در تحقیقی روی ارقام ماهوتی و چینی بهاره گندم نتیجه گرفتند که ژن‌های خانواده *WRKY* منحصراً در رقم متحمل بیان می‌شوند و موجب افزایش تحمل رقم ماهوتی نسبت به چینی بهاره می‌شوند. خانواده *bHLH*، گروه بزرگی از عوامل رونویسی هستند که با دارا بودن ناحیه قابل تشخیص، در گیاهان عملکردهای متفاوتی شامل بیوستنز

ترنسپورترهای *HKT1*، *WCP*، *NHX*، *SOS1* در سلول می‌شود. با توجه به این مشاهدات 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 مؤثری در اصلاح گیاهان جهت بهبود تحمل به تنش ایجاد گردد (Cushman, 2000).

نتیجه‌گیری کلی

به طور کلی مطالعات گوناگون نشان می‌دهند که تحمل به شوری شامل مجموعه‌ای از پاسخ‌های مولکولی، سلولی، متابولیکی و فیزیولوژیکی در تمام سطوح گیاه است. روش‌های متفاوتی برای کاهش اثرات تنش‌های محیطی بر روی رشد وجود دارد که نیازمند درک جامع در مورد نحوه پاسخ به تنش گیاهان در سطوح مختلف می‌باشد. برای توسعه واریته‌های متحمل به شوری در مناطق شور یک رویکرد یکپارچه از ترکیب ابزارهای مولکولی با روش فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی ضروری است؛ بنابراین مطالعه جنبه‌های مختلف تنش و بررسی جامع از پیشرفت‌های تحقیقاتی بزرگ در مکانیسم‌های بیوشیمیایی، فیزیولوژیکی و مولکولی که سازگاری گیاه و تحمل به تنش شوری را تنظیم می‌کند، می‌تواند کمک شایان توجهی به درک مکانیسم مقاومت و توسعه ارقام مقاوم به تنش نماید.

منابع

- ۱) ابوالحسنی زراعت‌کار، م.، لکزیان، ا.، حق‌نیا، غ.، آستارایی، ع.، سرچشمه‌پور، م. ۱۳۸۷. ارزیابی مقاومت به شوری و خشکی جدایه‌های بومی *Sinorhizobium meliloti* استان کرمان. مجله پژوهش‌های زراعی ایران. ۶ (۱): ۹-۱.
- ۲) اندرزیان، ب. ۱۳۷۹. بررسی و مقایسه عملکرد گندم و جو تحت شرایط آبیاری محدود در شرایط آب و هوایی اهواز.

آنتوسیانین‌ها، فرآیند سیگنالی فیتوکروم، تشکیل میوه، نمو نهج و اپیدرم و پاسخ به تنش را بر عهده دارند. عضو همولوگ برای *bHLH3* در گیاه آرابیدوبسیس، ژن *ATAIB* می‌باشد. در آرابیدوبسیس در تنظیم فرآیند پیام‌رسانی ABA نقش داشته و در پاسخ به تیمار ABA و تنش خشکی دخیل و باعث افزایش تحمل به تنش خشکی می‌شود (Li et al., 2007). یکی از اعضای خانواده *MYB*، *MYB2* می‌باشد که قسمتی از ژن *TaMYB1* است. بر اساس نتایج مطالعات قبلی ژن *TaMYB1* در پاسخ گندم به تنش‌های غیرزنده دخیل است. میزان بیان این ژن در شرایط کمبود اکسیژن (غرقابی)، خشکی و شوری به خصوص در بافت ریشه افزایش می‌یابد (Lee et al., 2007). همولوگ این ژن در آرابیدوبسیس، *AtMYB44* نشان می‌دهد که میزان بیان این ژن در آرابیدوبسیس در پاسخ به تیمارهای خشکی، شوری، سرما و ABA مخصوصاً در سلول‌های محافظ روزنه و بافت آوندی افزایش می‌یابد (Jung et al., 2008). در خانواده *NAC*، *TaNAC69* در گندم در پاسخ به تنش خشکی، سرما و تیمار ABA دخیل است و در بافت برگ و ریشه افزایش می‌یابد (Xue et al., 2006). تمامی ژن‌هایی که تا بدین جا معرفی شدند جزء ژن‌های تنظیمی به حساب می‌آیند که همگی اعم از مستقل و غیر مستقل بودن از ABA منجر به افزایش بیان ژن‌های عملکردی از جمله *APX*، *BADH*، *P5CS*، *G6DH*، *LEA*، *SAMDC*، *ASN*، *AHA*، *TVP*، *WCP*، *NHX*، *HKT1*، *wsr*، *asr* می‌شوند. لازم به ذکر است که این ژن‌ها به طور حتم در تنش‌های اسمزی درگیرند. پس از افزایش غلظت نمک و ورود گیاه به فاز یونی، فعالیت *SOS1* و *SOS2* همراه با افزایش کلسیم درون سلولی موجب افزایش بیان

- 14) Ashraf, M., Foolad, M.R., Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance, *Environmental and Experimental Botany*, vol. 59, No. 2, pp. 206–216, 2007.
- 15) Aslam Z, Jeschke WD, Barrett-Lennard EG, Greenway H, Setter TL, Watkin E. Effects of external NaCl on the growth of *Atriplex amnicola* and the ion relations and carbohydrate status of the leaves. *Plant Cell Environ.* 9:571–80, 1986.
- 16) Aslam M, Qureshi RH, Ahmed N., A rapid screening technique for salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.), *Plant Soil.* 150:99–107, 1993.
- 17) Barragan, V., Leidi, E.O., Andres Z., et al., Ion exchangers NHX1 and NHX2 mediate active potassium uptake into vacuoles to regulate cell turgor and stomatal function in *Arabidopsis*, *Plant Cell*, vol. 24, No. 3, pp. 1127–1142, 2012.
- 18) Beligni, M.V., Lamattina, L., Is nitric oxide toxic or protective? *Trends in Plant Sciences* 4: 299-300, 1999.
- 19) **Blum, A.**, *Plant Breeding for Stress Environments*, CRC Press, Boca Raton, U.S.A, **1988**
- 20) Blum, A., Crop responses to drought and the interpretation of adaptation, *Plant Growth Regul.* 20: 135- 148, 1996.
- 21) Blumwald, E., Aharon, G.S. and Apse, M.P. Sodium transport in plant cells. *Biochim. Biophys. Acta*, 1465: 140-151, 2000.
- 22) Bohnert, H.J., Jensen, R.G. Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. *Trends in Biotechnology*, 14, 89-97, 1996.
- 23) Bouchereau, A., Aziz, A., Larher, F., Martin-Tanguy, J., Polyamines and environmental challenges: recent development, *Plant Science*, vol. 140, No.2, pp.103–125, 1999.
- 24) Cha-Um, S., and Kirdmanee, C., Effect of glycinebetaine on proline, water use, and photosynthetic efficiencies, and growth of rice seedlings under salt stress, *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, vol.34, no.6, pp.517–527, 2010.
- 25) Cha-Um, S., Kirdmanee, C., Effect of glycinebetaine on proline, water use, and photosynthetic efficiencies, and growth of rice seedlings under salt stress, *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, vol. 34, No. 6, pp. 517–527, 2010.
- پایان نامه کارشناسی ارشد زراعت، دانشگاه شهید چمران اهواز.
- ۳) علیزاده، ا. ۱۳۶۹. رابطه آب و خاک و گیاه. انتشارات جاوید.
- ۴) کوچکی، ع. و علیزاده، ا. ۱۳۶۵. اصول زراعت در مناطق خشک. (ترجمه). انتشارات آستان قدس رضوی.
- 5) Abdul Jaleel, C., Manivannan, P., Lakshmanan, G.M.A., Gomathinayagam, M., Panneerselvam, R. Alteration in morphological parameters and roseous under soil water deficits. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces.* 61: 298-303. 2008.
- 6) Abogadallah, G.M., Antioxidative defense under salt stress, *Department of Botany*, 5:4, pp. 369-374, 2010.
- 7) Agarwal, S., Shaheen, R., Stimulation of antioxidant system and lipid peroxidation by abiotic stresses in leaves of *Momordica charantia*, *Brazilian Journal of Plant Physiology*, vol. 19, No. 2, pp. 149–161, 2007.
- 8) Aghaei, K., Ehsanpour, A.A., Komatsu, S, Proteome analysis of potato under salt stress. *Journal of Proteome Research*, 7, 4858–4868 2008.
- 9) Ahmad, R., Lim, C. J., and S.-Y. Kwon, Glycine betaine: a versatile compound with great potential for gene pyramiding to improve crop plant performance against environmental stresses, *Plant Biotechnology Reports*, vol. 7, pp. 49–57, 2013.
- 10) Alcazar, R., Cuevas, J.C., Planasetal, J., Integration of polyamines in the cold acclimation response, *Plant Science*, vol. 180, no.1, pp.31–38, 2011.
- 11) Aly-Salama, K.H., Al-Mutawa, M M., Glutathione-triggered mitigation in salt-induced alterations in plasmalemma of onion epidermal cells, *International Journal of Agriculture and Biology*, vol. 11, No. 5, pp. 639–642, 2009.
- 12) Asada, K., The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons, *Annual Review of Plant Biology*, vol. 50, pp. 601–639, 1999.
- 13) Ashraf, C.M., Abu-shakras., Wheat seed germination under low temperature and moisture stress, *Agronomy Journal*, Vol. 70- 135-139. 1987.

- sensitive and salt tolerant tomato species *Plant Physiology and Biochemistry*, vol. 51, pp. 109–115, 2012.
- 38) Gambel, P.E., Burke, J.J., Effect of water stress on the chloroplast antioxidant system. I. Alteration in glutathione reductase activity, *Plant Physiology*, 76:615- 621, 1984.
- 39) Gardner, F.P., Auma, E.O., Canopy structure, light interception. Yield and market quality of peanut genotypes as influenced by planting pattern and planting date, *Field crop Res.*, 20: 13-29 1988.
- 40) Gebeyehou, G., Knott, D.R., Baker, R.J., Relationships among duration of vegetative and grain filling phases, yield components, and grain yield in durum wheat cultivars. *Crop Sci.* 22: 287-290, 1982.
- 41) Golladack, D., Li, Ch., Mohan, H., Probst, N., Tolerance to drought and salt stress in plants: unraveling the signaling networks, Department of Biochemistry and Physiology of Plants, 2014.
- 42) Gupta, P.C., Otoole, J.C., Upland rice, global perspective, IRRI, PP. 149, 1986.
- 43) Gupta, K.J., Stoimenova, M., Kaiser, W.M., In higher plants, only root mitochondria, but not leaf mitochondria reduce nitrite to NO, in vitro and in situ, *Journal of Experimental Botany*, vol. 56, No. 420, pp. 2601–2609, 2005.
- 44) Gupta, K., Dey, A., Gupta, B., Polyamines and their role in plant osmotic stress tolerance, in *Climate Change and Plant Abiotic Stress Tolerance*, N. Tuteja and S. S. Gill, Eds., pp. 1053–1072, Wiley-VCH, Weinheim, Germany, 2013.
- 45) Gupta, B., Huang, B., Mechanism of Salinity Tolerance in Plants: Physiological, Biochemical, and Molecular Characterization, *International Journal of Genomics*, 2014.
- 46) Gurmani, A.R., Bano, A., Khan, S.U., Din, J., Zhang, J.L., Alleviation of salt stress by seed treatment with abscisic acid (ABA), 6-benzylaminopurine (BA) and chlormequat chloride (CCC) optimizes ion and organic matter accumulation and increases yield of rice (*Oryza sativa* L.), *Australian Journal of Crop Science*, vol.5, no.10, pp. 1278–1285, 2011.
- 47) Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Fujita, M., Regulatory role of polyamines in growth,
- 26) Chen, S., Li, J., Wang, S., uttermann, A.H., Altman, A., Salt, nutrient uptake and transport, and ABA of *Populus euphratica*; a hybrid in response to increasing soil NaCl, *Trees—Structure and Function*, vol. 15, no. 3, pp. 186–194, 2001.
- 27) Cramer GR. Response of abscisic acid mutants of Arabidopsis to salinity. *Funct. Plant Biol.* 29:561–67. 2002.
- 28) Crawford, N.M., Mechanisms for nitric oxide synthesis in plants, *Journal of Experimental Botany*, vol.57, no.3, pp. 471–478, 2006.
- 29) Cushman J and Bohnert H, Genomic approaches to plant stress tolerance, *Current Opinion in Plant Biology.* 3: 117-124, 2000.
- 30) Delledonne, M., Xia, Y., Dixon, R.A., Lamb, C., Nitric oxide functions as a signal in plant disease resistance, *Nature*, vol.394, no. 6693, pp. 585–588, 1998.
- 31) Dietz, K.J., Tavakoli, N., Kluge, C., et al., Significance of the V type ATPase for the adaptation to stressful growth conditions and its regulation on the molecular and biochemical level, *Journal of Experimental Botany*, vol. 52, No. 363, pp. 1969–1980, 2001.
- 32) FAO, FAO Land and Plant Nutrition Management Service. <http://www.fao.org/ag/agl/agll/spush>, 2008.
- 33) Flowers, T.J., Improving crop salt tolerance, *Journal of Experimental Botany*, vol. 55, No. 396, pp. 307–319, 2004.
- 34) Foyer, C.H., Lopez-Delgado, H., Dat, J.F., Scott, I.M. Hydrogen peroxide- and glutathione-associated mechanisms of acclimatory stress tolerance and signalling, *Physiologia Plantarum*, vol. 100, No. 2, pp. 241–254, 1997.
- 35) Gadallah, M.A.A., Effects of proline and glycinebetaine on *Vicia faba* responses to salt stress, *Biologia Plantarum*, vol. 42, No. 2, pp. 249–257, 1999.
- 36) Galston, A.W., Kaur-Sawhney, R., Altabella, T., Tiburcio, F., Plant polyamines in reproductive activity and response to abiotic stress, *Botanica Acta*, vol. 110, No. 3, pp. 197–207, 1997.
- 37) Galvez, F.J., Baghour, M., Hao, G., Cagnac, O., Rodr. M. iguez Rosales, P. Venema, K., Expression of LeNHX isoforms in response to salt stress in salt

- inducible transcription factor, *Nature Biotechnology* no. 17, pp. 287 – 291, 1999.
- 57) Knott, J.M., Romer, P., Sumper, M., Putative spermine synthases from *Thalassiosira pseudonana* and *Arabidopsis thaliana* synthesize thermospermine rather than spermine, *FEBS Letters*, vol. 581, No. 16, pp. 3081–3086, 2007.
- 58) Kovacs, Z., Simon-Sarkadi, L., Szucs, A., Kocsy, G., Differential effects of cold, osmotic stress and abscisic acid on polyamine accumulation in wheat, *Amino Acids*, vol. 38, no. 2, pp. 623–631, 2010.
- 59) Lascano, H.R., Antonicelli G.E., Luna, C M., Melchiorre, M.N., Gomez, L.D., Racca R.W., Trippi V.S., Casano, L.M., Antioxidant system response of different wheat cultivars under drought, field and in vitro studies. *Aust. J. Plant Physiol.*, 28:1095-1102, 2005
- 60) Lauchli, A., Salt exclusion: an adaptation of legumes for crops and pastures under saline conditions. In *Salinity Tolerance in Plants, Strategies for Crop Improvement*, ed. RC Staples, New York: Wiley. pp. 171–87, 1984.
- 61) Liu, Q., Kasuga, M., Sakuma, Y., Abe, H., Miura, S., Yamaguchi-Shinozaki, K., and Shinozaki, K., 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. Aug*;10(8):1391-406, 1998.
- 62) Liu, J., Ishitani, M., Halfter, U., Kim, C-S., Zhu, J-K., The *Arabidopsis thaliana* SOS2 gene encodes a protein kinase that is required for salt tolerance, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 97, No. 7, pp. 3730– 3734, 2000.
- 63) Makela, P., Karkkainen, J., Somersalo, S., Effect of glycinebetaine on chloroplast ultrastructure, chlorophyll and protein content, and RuBPCO activities in tomato grown under drought or salinity, *Biologia Plantarum*, vol. 43No. 3, pp. 471–475, 2000.
- 64) Minocha, R., Majumdar, R., Minocha, S.C., Polyamines and abiotic stress in plants: a complex relationship, U.S. Department of Agriculture, 2014.
- development and abiotic stress tolerance in plants, in *Plant Adaptation to Environmental Change: Significance of Amino Acids and Their Derivatives*, pp.157–193, 2014.
- 48) Hasegawa, P.M., Sodium (Na⁺) homeostasis and salt tolerance of plants, *Environmental and Experimental Botany*, vol. 92, pp. 19–31, 2013.
- 49) Hasegawa, P.M., Bressan, R.A., Zhu, J-K., Bohnert, H.J., Plant cellular and molecular responses to high salinity, *Annual Review of Plant Biology*, vol. 51, pp. 463–499, 2000.
- 50) He, T., Cramer, G.R., Abscisic acid concentrations are correlated with leaf area reductions in two salt-stressed rapid cycling *Brassica* species, *Plant and Soil*, vol. 179, no.1, pp.25–33, 1996.
- 51) Hussain, K., Nawaz, K., Majeed, A., Role of exogenous salicylic acid applications for salt tolerance in violet (*Viola Odorata* L.), *Sarhad Journal of Agriculture*, vol.27, pp.171–175, 2011.
- 52) Ishitani, M., Liu, J., Halfter, U., Kim, C-S., Shi, W., Zhu, J.K., SOS3 function in plant salt tolerance requires N-myristoylation and calcium binding, *Plant Cell*, vol. 12, No. 9, pp. 1667–1677, 2000.
- 53) Jeschke, W.D., Peuke, A.D., Pate, J.S., Hartung, W., Transport, synthesis and catabolism of abscisic acid (ABA) in intact plants of castor bean (*Ricinus communis* L.) under phosphate deficiency and moderate salinity, *Journal of Experimental Botany*, vol.48, no.314, pp.1737–1747, 1997.
- 54) Johnson, R.R., Wagner, R.L., Verhey, S.D., Walker Simmons, M.K., The abscisic acid-responsive kinase PKABA1 interacts with a seed-specific abscisic acid response element-binding factor, TaABF, and phosphorylates TaABF peptide sequences, *Plant physiology*, vol. 130, no.2, pp. 837–846, 2002.
- 55) Kapulnik Y, Tueber LR, Phillips DA. Lucerne (*Medicago sativa* L.) selected for vigor in a nonsaline environment maintained growth under salt stress. *Aust. J. Agric. Res.* 40:1253–59. 1989.
- 56) Kasuga, M., Liu, Q., Miura, S., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K., Improving plant drought, salt, and freezing tolerance by gene transfer of a single stress-

- accumulation in plants. *Metabolic Engineering* 4: 49-46, 2002.
- 76) Safarnejad, A., Improvement in salt and drought Tolerance of alfalfa (*Medicago sativa* L.) using tissue culture and molecular genetic, Techniques Ph.D thesis. University, 1996.
- 77) Sanders, D. Plant biology: the salty tale of *Arabidopsis*, *Current Biology*, vol. 10, No. 13, pp. R486–R488, 2000.
- 78) Saxena, S.C., Kaur, H., Verma, P., et al., Osmoprotectants: potential for crop improvement under adverse conditions, in *Plant Acclimation to Environmental Stress*, pp. 197–232, Springer, New York, NY, USA, 2013.
- 79) Schroeder, J.I., Delhaize, E., Frommer W.B., et al., Using membrane transporters to improve crops for sustainable food production, *Nature*, vol. 497, pp. 60–66, 2013.
- 80) Sharma DK, Dubey AK, Srivastav M, Singh AK, Sairam RK, Pandey RN, Dahuja A, Kaur C Effect of putrescine and paclobutrazol on growth, physiochemical parameters, and nutrient acquisition of salt-sensitive citrus rootstock Karna khatta (*Citrus karna* Raf.) under NaCl Stress. *J Plant Growth Regul* 30:301–311, 2011.
- 81) Shevyakova, N.I., Musatenko, L.I., Stetsenkoetal, L.A., Effects of abscisic acid on the contents of polyamines and proline in common bean plants under salt stress, *Russian Journal of Plant Physiology*, vol. 60, pp. 200–211, 2013.
- 82) Shi, H., Ishitani, M., Kim, C., Zhu, J-K., The *Arabidopsis thaliana* salt tolerance gene SOS1 encodes a putative Na⁺ antiporter, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 97, No. 12, pp. 6896–6901, 2000.
- 83) Shi, H., Quintero, F.J., Pardo, J.M., Zhu, J.K., The putative plasma membrane Na⁺/H⁺ antiporter SOS1 controls long distance Na transport in plants, *Plant Cell*, vol. 14, No. 2, pp. 465–477, 2002.
- 84) Shu, S., Guo, S.R., Yuan, L.Y., A review: polyamines and photosynthesis, in *Advances in Photosynthesis—Fundamental Aspects*, M.M. Najafpour, Ed., pp. 439–464, InTech, Rijeka, Croatia, 2012.
- 85) Sweeny, D.W., Long, J.H., Kirkhan, M.B., A signal irrigation to improve early
- 65) Mohammadkhani, N., Heidari, R. Effects of drought stress on soluble proteins in two maize varieties. *Turkish Journal of Biology*, 32, 23-30, 2008.
- 66) Munir, N., Aftab, F., Enhancement of salt tolerance in sugarcane, *African Journal of Biotechnology*, vol. 10, No. 80, pp. 18362–18370, 2011.
- 67) Munns R. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell & Environment* 25: 239 –250, 2002.
- 68) Munns, R., Tester, M., Mechanisms of salinity tolerance, *Annual Review of Plant Biology*, vol. 59, pp. 651–681, 2008.
- 69) Niu Xiaomu, N.X., Bressan, R.A., Hasegawa, P.M., Pardo, J. M., Ion homeostasis in NaCl stress environments, *Plant Physiology*, vol. 109, No. 3, pp. 735–742, 1995.
- 70) Oh, D-H., Lee, S.Y., Bressan, R.A., Yun, D-J., Bohnert, H.J., Intracellular consequences of SOS1 deficiency during ++/H⁺ salt stress, *Journal of Experimental Botany*, vol. 61, No. 4, pp. 1205–1213, 2010.
- 71) Parida, A.K., Das, A.B., Mohanty, P., Investigations on the antioxidative defence responses to NaCl stress in a mangrove, *Bruguiera parviflora*: differential regulations of isoforms of some antioxidative enzymes, *Plant Growth Regulation*, vol. 42, No. 3, pp. 213–226, 2004.
- 72) Popova, L.P., Stoinova, Z.G., Maslenkova, L.T., Involvement of abscisic acid in photosynthetic process in *Hordeum vulgare* L. during salinity stress, *Journal of Plant Growth Regulation*, vol. 14, no. 4, pp. 211–218, 1995.
- 73) Rahman, S., Miyake, H. and Takeoka, Y. Effects of exogenous glycinebetaine on growth and ultrastructure of salt-stressed rice seedlings (*Oryza sativa* L.), *Plant Production Science*, vol. 5, no. 1, pp. 33–44, 2002.
- 74) Reddy, M.P., Sanish, S., Iyengar, E.R.R., Photosynthetic studies and compartmentation of ions in different tissues of *Salicornia brachiata* Roxb. under saline conditions, *Photosynthetica*, vol. 26, pp. 173–179, 1992.
- 75) Rontein, D., Basset, G., Hanson A.D., Metabolic engineering of osmoprotectant

- soybeab yield and quality. *Soil Sci. America JK.*, 67: 233-240 2003.
- 86) Tisi, A., Angelini, R., Cona, A., Wound healing in plants: cooperation of copper amine oxidase and flavin-containing polyamine oxidase, *Plant Signaling and Behavior*, vol.3, no.3, pp. 204–206, 2008.
- 87) USDA-ARS. Research Databases. Bibliography on Salt Tolerance. George E. 680 Munns Brown, Jr. Salinity Lab. US Dep. Agric., Res. Serv. Riverside, CA. 2008.
- 88) Wang, B., uttge, U.L., Ratajczak, R., Effects of salt treatment and osmotic stress on V-ATPase and V-PPase in leaves of the halophyte *Suaeda salsa*, *Journal of Experimental Botany*, vol. 52, No. 365, pp. 2355–2365, 2001.
- 89) Yiu, J.C., Juang, L.D.D., Fang, Y.T., Liu, C. W. Wu, S.J., Exogenous putrescine reduces flooding-induced oxidative damage by increasing the antioxidant properties of Welsh onion, *Scientia Horticulturae*, vol.120, no.3, pp. 306–314, 2009.
- 90) Zhu, J-K., Regulation of ion homeostasis under salt stress, *Current Opinion in Plant Biology*, vol. 6, No. 5, pp. 441–445, 2003.