



دانشگاه تهران  
پردیس علوم، دانشکده زیست شناسی

عنوان رساله  
بررسی اثر تنش شوری بر تعدادی از پارامترهای فیزیولوژیکی و مولکولی *Salicornia persica* و  
*Salicornia europaea* در شیشه

نگارش  
محمد آقاله

استادان راهنما  
دکتر حسن ابراهیم زاده  
دکتر وحید نیکنام

استاد مشاور  
دکتر خدیجه رضوی

رساله برای دریافت دکتری  
در  
رشته فیزیولوژی گیاهی

اسفند ۱۳۸۷

## چکیده

۱- در مرحله اول، اثر تنش شوری بر رشد، وضعیت آبی، محتوای پروتئین، پرولین، قندها، مالون دی آلدئید (MDA)، رنگیزه های فتوسنتزی، فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدان و بیان ژن *NHX1* در دانه رسته های *Salicornia europaea* و *Salicornia persica* در شیشه مورد بررسی قرار گرفت. دانه رسته ها در شوریه های ۰، ۱۰۰، ۲۰۰، ۳۰۰، ۴۰۰، ۵۰۰ و ۶۰۰ میلی مولار نمک و در محیط MS به مدت ۴۵ روز رشد داده شدند. وزن تر و خشک دانه رسته ها با افزایش تنش شوری تا ۱۰۰ mM، افزایش و سپس در شوریه های بالاتر کاهش پیدا کرد. طول ریشه در *S. europaea* بر خلاف *S. persica* با افزایش تنش شوری، بطور منظم کاهش پیدا کرد. محتوای نسبی آب (RWC) تا شوری ۳۰۰ mM تغییر معنی داری پیدا نکرد و حداکثر RWC برای دانه رسته های شاهد گونه های *S. persica* و *S. europaea* به ترتیب برابر ۸۷ و ۸۴٪ بدست آمد. محتوای آبی (WC) برای *S. persica* و *S. europaea* تا شوری ۲۰۰ mM افزایش یافت و سپس در شوریه های بالاتر کاهش پیدا کرد. پتانسیل اسمزی ( $\Psi_w$ ) دانه رسته ها با افزایش تنش شوری، منفی تر شد. پرولین در *S. persica* نسبت به *S. europaea* در تمام تیمارهای نمک بیشتر بود. محتوای پرولین، قندهای احیاء کننده، الیگوساکاریدها و قندهای محلول در هر دو گونه افزایش پیدا کرد. محتوای پروتئین و پلی ساکاریدها در هر دو گونه کاهش یافت. محتوای MDA با افزایش تنش شوری تا ۲۰۰ mM تغییری پیدا نکرد ولی در شوریه های بالا بطور معنی داری افزایش پیدا کرد. محتوای کلروفیل a، b و کاروتنوئیدها با افزایش تنش شوری، بطور معنی داری کاهش یافت.

در دانه رسته های هر دو گونه، محتوای پراکسید هیدروژن در تیمارهای نمک در مقایسه با شاهد بطور معنی داری افزایش پیدا کرد. تنش نمک باعث افزایش ترکیبات پلی فنلی در *S. persica* شد، در صورتیکه در *S. europaea*، ترکیبات پلی فنلی در شوریه های بالا (۲۰۰ و ۳۰۰ mM) افزایش یافت. در هر دو گونه تنش شوری فعالیت سوپراکسید دیسموتاز (SOD) و پراکسیداز (POD) را افزایش داد، در صورتیکه بیشترین فعالیت کاتالاز (CAT) در شوری پائین (۱۰۰ mM) ثبت شد. تنش شوری فعالیت آسکوربات پراکسیداز (APX) را کاهش داد. فعالیت پلی فنل اکسیداز در *S. persica* با افزایش تنش شوری، افزایش ولی در *S. europaea* کاهش یافت. نتایج حاصل از داده ها نشان داد در هر دو گونه CAT و POD بزرگترین جاروب گر پراکسید هیدروژن می باشند. در هر دو گونه SOD، CAT، POD و PPO نقش حفاظتی مهمی

در جاروب کردن انواع اکسیژن واکنشگر بر عهده دارند. آنالیز الکتروفورزی ژل پلی آکریل آمید (PAGE) نیمرخ های متفاوتی در ارتباط با آنزیمهای آنتی اکسیدان را نشان داد. در هر دو گونه، شدت بیان ژن *NHX1* در شوریه‌های ملایم افزایش، سپس در شوریه‌های بالا کاهش پیدا کرد.

۲- در مرحله دوم، اثر تنش شوری بر پارامترهای رشد، پرولین، انباشتگی یون، پراکسیداسیون لیپید و آنزیمهای آنتی اکسیدان دانه رسته‌های *Salicornia persica* و *Salicornia europaea* مورد بررسی قرار گرفت. دانه رسته‌ها به مدت دو ماه در ۱/۲ محلول غذایی هوگلند و سپس به مدت ۱۵ روز در شوریه‌های ۰، ۸۵، ۱۷۰، ۳۴۰ و ۵۱۰ میلی مولار نمک رشد داده شدند. وزن تر و خشک دانه رسته‌ها با افزایش تنش شوری تا ۱۷۰ mM، افزایش و سپس در شوریه‌های بالاتر کاهش پیدا کرد. محتوای نسبی آب (RWC) تا شوری ۱۷۰ mM تغییر معنی داری پیدا نکرد و حداکثر RWC برای دانه رسته‌های شاهد گونه‌های *S. persica* و *S. europaea* به ترتیب برابر ۹۲ و ۹۳% بدست آمد. محتوای آبی (WC) برای *S. persica* و *S. europaea* تا شوری ۱۷۰ mM افزایش یافت و سپس در شوریه‌های بالاتر کاهش پیدا کرد. پتانسیل اسمزی ( $\Psi_w$ ) دانه رسته‌ها با افزایش تنش شوری، منفی تر شد. پرولین در *S. Persica* نسبت به *S. europaea* در تمام تیمارهای نمک بیشتر بود. محتوای پرولین در هر دو گونه تحت تنش افزایش پیدا کرد. غلظت یون سدیم در هر دو گونه به موازات افزایش تنش شوری، افزایش ولی غلظت یونهای پتاسیم و فسفر با افزایش تنش شوری، کاهش یافت. در هر دو گونه انباشتگی سدیم و پتاسیم در ساقه بیشتر از ریشه بود. محتوای مالون دی آلدئید (MDA) با افزایش تنش شوری تا ۱۷۰ mM تغییری پیدا نکرد ولی در شوریه‌های بالاتر بطور معنی داری افزایش پیدا کرد. در هر دو گونه تنش شوری فعالیت سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، کاتالاز (CAT) و پراکسیداز (POD) را افزایش داد. نتایج حاصل از داده‌ها نشان داد در هر دو گونه CAT و POD بزرگترین جاروب گر پراکسید هیدروژن می باشند.

نتایج این تحقیق در هر دو شرایط زیوه و شیشه نشان داد که *S. persica* سازوکارهای حفاظتی بهتری در برابر آسیب اکسیداتیو نشان داده و گونه متحمل تری در برابر نمک بوسیله حفظ و/یا افزایش پارامترهای رشد، انباشتگی یونها، فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدان و بیان ژن *NHX1* می باشد.

کلمات کلیدی: *Salicornia*، هالوفیت، بیان ژن *NHX1*، پراکسیداسیون لیپید، انباشتگی یونها، آنزیم های آنتی اکسیدان، هالوفیت و اسمولیتها

فهرست مطالب

فصل اول: مقدمه

۲	۱-۱- گیاه شناسی <i>Salicornia</i>
۲	۱-۱-۲- تنوع کروموزومی
۳	۱-۱-۳- زیستگاه
۴	۱-۱-۴- <i>Salicornia</i> و میکوریز
۴	۱-۱-۵- تحمل شوری و شرایط غرقابی
۵	۱-۱-۶- اطلاعات بیوشیمیایی
۵	۱-۲- تحمل شوری
۶	۱-۳- سازوکارهای تحمل شوری
۹	۱-۴- مسیرهای ترانس سانی علامت تنش
۱۰	۱-۵- سازوکارهای فیزیولوژیکی تحمل نمک
۱۰	۱-۵-۱- مقایسه اثرات اسمزی و ویژگی- نمک بر رشد: پاسخ دو مرحله ای رشد
۱۳	۱-۵-۲- اثر تنش شوری بر فتوسنتز و تنفس
۱۴	۱-۵-۳- نفوذپذیری غشای پلاسمایی
۱۶	۱-۶-۱- سنتز محافظت کننده های اسمزی
۱۷	۱-۶-۱-۱- قندهای محلول
۱۸	۱-۶-۱-۲- پروتئینهای محلول
۱۸	۱-۶-۱-۳- آمینو اسیدها و آمیدها
۲۰	۱-۶-۱-۴- ترکیبات آمونیومی نوع چهارم (QAC)
۲۰	۱-۶-۱-۵- پلی آمین ها
۲۱	۱-۶-۱-۵- پلی ال ها
۲۲	۱-۷- کنترل ترابری $Na^+$ توسط پروتئینهای غشاء
۲۶	۱-۸-۱- ژنهای کد کننده پروتئین های درگیر در محافظت سلولی
۲۷	۱-۸-۲- ژنهایی برای بهبود جذب و ترابری $Na^+$
۲۹	۱-۸-۳- نشانویژگیهای ساختاری <i>NHX1</i> داخل سلولی
۳۱	۱-۹- نقش $Ca^{2+}$ در ارتباط با تنش نمک
۳۴	۱-۱۰- تنش شوری و تولید انواع اکسیژن واکنشگر
۳۵	۱-۱۱- مسیرها و ژنهای آنتی اکسیدان
۳۵	۱-۱۱-۱- سوپر اکسیددیسموتاز (SOD)

۳۷	۱-۱۱-۲- کاتالاز
۳۸	۱-۱۱-۳- آسکوربات پراکسیدازها و پراکسیدازها
۳۹	۱-۱۲- مسیرهای آنتی اکسیدانهای غیرآنزیمی
۴۰	۱-۱۳- فریتین
۴۱	۱-۱۴- سازشهای گیاه کامل به شوری بالا
۴۲	۱-۱۴-۱- تنظیم ترابری $Na^+$ به نوشاخه
۴۳	۱-۱۴-۲- مسیرهای ورود اولیه به ریشه
۴۸	۱-۱۴-۳- بارگیری آوند چوبی
۴۸	۱-۱۴-۴- بازیابی از آوند چوبی
۴۹	۱-۱۴-۵- توزیع مجدد در آوند آبکشی
۴۹	۱-۱۴-۶- کده بندی در داخل نوشاخه
۵۰	۱-۱۴-۷- غدد نمکی
۵۱	۱-۱۴-۸- کنترل تبخیر - بسته شدن روزنه ای
۵۳	فصل دوم: مواد و روش ها
۵۴	۲-۱- تهیه بذر
۵۴	۲-۲- آزمایش جوانه زنی بذر
۵۴	۲-۳- کشت بافت گونه های <i>Salicornia</i> در تیمارهای شوری
۵۵	۲-۴- کاشت بذر در گلدانها
۵۵	۲-۵- بررسی وضعیت آبی گیاه
۵۵	۲-۵-۱- تعیین پتانسیل اسمزی شیره سلولی
۵۶	۲-۵-۲- تعیین محتوی نسبی آب (RWC)
۵۶	۲-۵-۳- وزن تر و خشک اندامهای گیاهی
۵۶	۲-۶- اندازه گیری غلظت یونها
۵۷	۲-۷- سنجش غلظت اسمولیت ها
۵۷	۲-۷-۱- روش استخراج و سنجش پرولین
۵۸	۲-۷-۲- روش استخراج و سنجش کربوهیدرات
۵۸	۲-۷-۲-۱- استخراج قندهای محلول (احیا کننده و اولیگوساکاریدها)
۵۹	۲-۷-۲-۲- جداسازی و استخراج قندهای پلی ساکاریدی
۵۹	۲-۷-۲-۳- روش سنجش قندهای احیا کننده
۶۰	۲-۷-۲-۴- روش سنجش اولیگوساکاریدها و پلی ساکاریدها
۶۱	۲-۸- سنجش رنگیزه های فتوسنتزی و کاروتنوئیدها
۶۱	۲-۹- سنجش پراکسید هیدروژن
۶۲	۲-۱۰- سنجش میزان پراکسیداسیون لیپیدها
۶۲	۲-۱۱- بررسی کمی و کیفی پروتئین ها

۶۲	۱-۱۱-۲- بررسی کمی پروتئین ها
۶۲	۱-۱۱-۲- استخراج پروتئین ها
۶۳	۲-۱۱-۲- سنجش غلظت پروتئین
۶۴	۲-۱۱-۲- الکتروفورز به روش SDS-PAGE در سیستم بافری ناپیوسته
۶۴	۱-۲-۱۱-۲- تهیه محلول ها و بافرهای لازم برای SDS-PAGE
۶۶	۲-۲-۱۱-۲- روش تهیه ژل زیرین (ژل تفکیک کننده)
۶۷	۳-۲-۱۱-۲- روش تهیه ژل رویی (ژل متراکم کننده)
۶۷	۴-۲-۱۱-۲- بارگیری عصاره های پروتئینی در سیستم SDS-PAGE
۶۸	۵-۲-۱۱-۲- تثبیت پروتئین ها
۶۸	۶-۲-۱۱-۲- رنگ آمیزی ژل پلی آکرلامید با کوماسی بلو
۶۹	۷-۲-۱۱-۲- رنگبری ژل ها
۶۹	۸-۲-۱۱-۲- تجزیه و تحلیل نوارهای پروتئینی روی ژل
۷۰	۱۲-۲- ترکیبات آنتی اکسیدان
۷۰	۱-۱۲-۲- بررسی کمی و کیفی آنتی اکسیدان های آنزیمی
۷۰	۱-۱-۱۲-۲- سنجش فعالیت آنزیم ها
۷۰	۱-۱-۱-۱۲-۲- روش سنجش فعالیت سوپراکسید دیسموتاز
۷۰	۲-۱-۱-۱۳-۲- روش سنجش فعالیت کاتالاز
۷۱	۳-۱-۱-۱۳-۲- روش سنجش فعالیت پراکسیداز
۷۱	۴-۱-۱-۱۲-۲- روش سنجش فعالیت آسکوربات پراکسیداز
۷۲	۵-۱-۱-۱۳-۲- روش سنجش فعالیت پلی فنل اکسیداز
۷۲	۲-۱-۱۳-۲- الکتروفورز به روش PAGE در سیستم بافری ناپیوسته
۷۳	۱-۲-۱-۱۳-۲- تهیه محلول ها و بافرهای لازم برای الکتروفورز سیستم PAGE
۷۴	۲-۲-۱-۱۳-۲- روش تهیه ژل زیرین (ژل تفکیک کننده)
۷۴	۳-۲-۱-۱۳-۲- روش تهیه ژل رویی (ژل متراکم کننده)
۷۵	۴-۲-۱-۱۳-۲- بارگیری عصاره های آنزیمی در سیستم PAGE
۷۶	۳-۱-۱۳-۲- آشکارسازی فعالیت آنزیم ها روی ژل های پلی آکرلامید
۷۶	۱-۳-۱-۱۳-۲- روش ظهور سوپر اکسید دیسموتاز
۷۶	۳-۳-۱-۱۳-۲- روش ظهور کاتالاز
۷۶	۴-۳-۱-۱۳-۲- روش ظهور آسکوربات پراکسیداز
۷۹	۵-۳-۱-۱۳-۲- روش ظهور پراکسیداز
۷۹	۶-۳-۱-۱۳-۲- روش ظهور پلی فنل اکسیداز
۷۸	۱۴-۲- بررسی ترکیبات فنلی
۷۸	۱-۱۴-۲- استخراج ترکیبات فنل
۷۸	۱-۱-۱۴-۲- تهیه منحنی استاندارد تانیک اسید

۷۹	۲-۱۴-۱-۲- سنجش ترکیبات فنلی در عصاره
۷۹	۲-۱۵-۲- استخراج RNA کل از بافت گیاهی
۸۰	۲-۱۵-۲- تیمار RNA با DNase1 (شرکت Roche)
۸۰	۲-۱۶-۲- ساخت DNA مکمل تک رشته ای
۸۱	۲-۱۷-۲- طراحی آغازگرها
۸۲	۲-۱۸-۲- واکنش زنجیره ای پلی مرارز (PCR)
۸۳	۲-۱۸-۱- بهینه سازی دمای اتصال
۸۴	۲-۱۹-۲- تخلیص باند مورد نظر از روی ژل آگاروز جهت همسانه سازی <i>NHXI</i>
۸۵	۲-۲۰-۲- انجام واکنش اتصال
۸۵	۲-۲۱-۲- تهیه سلول های مستعد
۸۷	۲-۲۲-۲- تراریختی باکتری
۸۸	۲-۲۳-۲- تانید کلنی ها
۸۹	۲-۲۴-۲- استخراج پلاسمید
۸۹	۲-۲۴-۱- تهیه محلول های استخراج پلاسمید
۸۹	۲-۲۴-۲- استخراج پلاسمید به روش Mini Prep
۹۰	۲-۲۵-۲- هضم آنزیمی جهت تانید کلنی ها
۹۱	۲-۲۶-۲- بهینه سازی شرایط PCR نیمه کمی
۹۳	فصل سوم: نتایج
۹۴	۳-۱- رشد اندامهای گیاهی و وضعیت آبی گیاه
۹۹	۳-۲- غلظت یونها
۱۰۲	۳-۳- رنگیزه های گیاهی
۱۰۵	۳-۴- غلظت اسمولیت ها
۱۰۵	۳-۴-۱- کربوهیدرات ها
۱۰۷	۳-۴-۲- پرولین
۱۱۰	۳-۵- پراکسیداسیون لیپیدها
۱۱۱	۳-۶- بررسی کمی و کیفی پروتئین ها
۱۱۱	۳-۶-۱- بررسی کمی پروتئین ها
۱۱۲	۳-۶-۲- الکتروفورز پروتئین ها
۱۱۳	۳-۷- هیدروژن پراکسید و ترکیبات فنلی
۱۱۴	۳-۸-۱-۲- بررسی کمی و کیفی آنتی اکسیدانهای آنزیمی
۱۱۴	۳-۸-۱-۳- سوپراکسید دیسموتاز
۱۱۷	۳-۸-۱-۴- کاتالاز
۱۱۹	۳-۸-۱-۵- آسکوربات پراکسیداز
۱۲۰	۳-۸-۱-۶- پراکسیداز

۱۲۲	۳-۸-۱-۷- پلی فنل اکسیداز
۱۲۴	۳-۹- انتخاب ژن
۱۲۴	۳-۹-۱- طراحی آغازگر
۱۲۵	۳-۹-۲- پاسخ ملکولی به تنش شوری
۱۲۷	۳-۹-۳- بررسی بیان الگوی ژن <i>NHX1</i> توسط Semi-Q-RT-PCR
۱۲۸	فصل چهارم: بحث
۱۲۹	۴-۱- وضعیت آبی گیاه
۱۳۰	۴-۲- رشد اندام های گیاهی
۱۳۲	۴-۳- غلظت یونها
۱۳۲	۴-۴- رنگیزه های فتوسنتزی
۱۳۶	۴-۵- غلظت اسمولیت ها
۱۳۶	۴-۵-۱- پرولین
۱۳۸	۴-۵-۲- کربوهیدراتها
۱۳۹	۴-۶- پروتئین های محلول
۱۴۰	۴-۷- پراکسید هیدروژن
۱۴۱	۴-۸- پراکسیداسیون لیپیدها و پایداری غشای سلولی
۱۴۲	۴-۹- آنتی اکسیدانهای آنزیمی
۱۴۸	۴-۱- آنتی اکسیدانهای غیر آنزیمی، ترکیبات پلی فنلی
۱۴۸	۴-۲- پاسخ ملکولی به تنش شوری
۱۵۱	پیشنهادات

#### فهرست شکلها

۳	شکل ۱-۱- <i>S. persica</i> (B) و <i>S. europaea</i> (A)
	شکل ۱-۲- (A و B). مسیر ترانسسانی علامت ژنتیکی و بیان ژنهای مقدم و موخر در پاسخ به ترانسسانی علامت تنش غیر زیستی.
۱۲	
	شکل ۱-۳- توضیحات نموداری از پاسخ دو مرحله ای رشد به شوری برای ژنوتیپ های که در مقداری که نمک به سطوح سمی در برگها می رسد، متفاوت است.
۱۳	
۲۸	شکل ۱-۴- پمپهای پروتونی و پادبرهای تونوپلاست و غشای پلاسمایی.
۳۰	شکل ۱-۵. ساختار ثانوی پیش بینی شده <i>NHX1</i> فارچ
۳۳	شکل ۱-۶- تنظیم هم ایستایی یونی بوسیله SOS و مسیرهای مربوطه در ارتباط با سازش به نمک
۳۷	شکل ۱-۷- شبکه آنتی اکسیدانی در اندامک های مختلف سلول گیاهی
۴۲	شکل ۱-۸- فرایندهای ترابری $Na^+$ بر تحمل $Na^+$ در گیاهان عالی تأثیر می گذارد
	شکل ۱-۹- دانش ترمودینامیک و سازوکارهای انتقال $Na^+$ و $Cl^-$ در بر همکنش ریشه-خاک و آوند چوبی-سلول استوانه مرکزی در ریشه ها
۴۴	



- شکل ۳-۱-الف- مقایسه ظاهری دانه رسته‌های دو گونه *Salicornia europaea* (S) دارای ریشه های قرمز می باشد) ۹۶
- شکل ۳-۱-ب- مقایسه رشد دانه رسته‌های *S. persica* (B) و *S. europaea* (A) در شوریه‌های مختلف (۰، ۱۰۰، ۲۰۰، ۳۰۰، ۴۰۰، ۵۰۰) ۹۶
- شکل ۳-۱-پ- اثر شوری بر وزن تر، خشک، طول ریشه، محتوای نسبی آب، محتوای آب بافتی و پتانسیل اسمزی دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در شیشه. ۹۸
- شکل ۳-۲- اثر شوری بر وزن تر، خشک، محتوای نسبی آب، محتوای آب بافتی و پتانسیل اسمزی دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در زیوه. ۹۹
- شکل ۳-۳- اثر شوری بر غلظت یونهای سدیم و پتاسیم و فسفر دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در شیشه. ۱۰۱
- شکل ۳-۴- اثر شوری بر غلظت یونهای سدیم و پتاسیم و فسفر ساقه در دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در زیوه. ۱۰۳
- شکل ۳-۵- اثر شوری بر غلظت یونهای سدیم و پتاسیم و فسفر ریشه در دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در زیوه. ۱۰۴
- شکل ۳-۶- اثر شوری بر محتوای کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئیدهای دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در شیشه. ۱۰۵
- شکل ۳-۷- اثر شوری بر محتوای قندهای احیاء کننده، الیگوساکاریدها، پلی ساکاریدها، قندهای محلول و قند کل دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در شیشه. ۱۰۷
- شکل ۳-۸- اثر شوری بر محتوای پرولین دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در شیشه. ۱۰۹
- شکل ۳-۹- اثر شوری بر محتوای پرولین دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در زیوه ۱۰۹
- شکل ۳-۱۰- اثر شوری بر مالون دی آلدنید دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در شیشه (A) و در زیوه (B). ۱۱۰
- شکل ۳-۱۱- اثر شوری بر پروتئین کل دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در شیشه (A) و در زیوه (B). ۱۱۱
- شکل ۳-۱۲- ژل SDS-PAGE پروتئینهای دانه رسته‌های *S. persica* (A) و *S. europaea* (B) در سطوح مختلف شوری در شیشه. شماره های ۲-۸ مربوط به سطوح مختلف شوری (۰، ۱۰۰، ۲۰۰، ۳۰۰، ۴۰۰، ۵۰۰ و ۶۰۰ میلی مولار NaCl) می باشد. ۱۱۲
- شکل ۳-۱۳- اثر شوری بر محتوای پراکسید هیدروژن (A) و ترکیبات فنلی (B) دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در شیشه ۱۱۴
- شکل ۳-۱۴- اثر شوری بر فعالیت سوپر اکسید دیسموتاز دانه رسته‌های دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در شیشه ۱۱۵
- شکل ۳-۱۵- اثر شوری بر فعالیت سوپراکسید دیسموتاز دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در زیوه ۱۱۷
- شکل ۳-۱۶- اثر شوری بر فعالیت کاتالاز دانه رسته‌های دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در شیشه ۱۱۸
- شکل ۳-۱۷- اثر شوری بر فعالیت کاتالاز دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در زیوه ۱۱۹

- شکل ۳-۱۸- اثر شوری بر فعالیت آسکوربات پراکسیداز دانه رسته‌های دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در شیشه. ۱۲۰
- شکل ۳-۱۹- اثر شوری بر فعالیت آسکوربات پراکسیداز دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در زیوه ۱۲۱
- شکل ۳-۲۰- اثر شوری بر فعالیت پراکسیداز دانه رسته‌های دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در شیشه ۱۲۲
- شکل ۳-۲۱- اثر شوری بر فعالیت پراکسیداز دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در زیوه ۱۲۲
- شکل ۳-۲۲- اثر شوری بر فعالیت پلی فنل اکسیداز دانه رسته‌های دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در شیشه. ۱۲۳
- شکل ۳-۲۴ توالی mRNA اختصاصی ژن *NHX1* در *S. persica* و جایگاه اتصال آغازگرها جهت همسانه سازی کامل ژن. ۱۲۴
- شکل ۳-۲۵ بخشی از توالی ژن *NHX1* که برای *Salicornia* همساده سازی شد. ۱۲۴
- شکل ۳-۲۶ نمونه از الکتروفورز RNA های استخراج شده از *S. persica* بر روی ژل آگاروز، باندها مربوط به ۲۸S rRNA و ۱۸S می باشد. ۱۲۵
- شکل ۳-۲۷، محصولات واکنش PCR نیمه کمی بر روی ژل آگاروز ۲ درصد در *S. europaea* (A) و *S. persica* (B) در تیمارهای مختلف تنش شوری را نشان می دهد. باند الف مربوطه به بیان ژن یوبی کویتین و باندهای ب مربوطه به تکرارهای (۶ تکرار) بیان ژن *NHX1* می باشد. ۱۲۶
- شکل ۳-۲۸- مقایسه شدت بیان ژن *NHX1* در تیمارهای مختلف در دو گونه *Salicornia*. ۱۲۷

#### فهرست جدولها

- جدول ۱-۱- ژنهای با رابطه احتمالی برای جذب  $K^+$  و  $Na^+$  توسط ریشه و ترابری به درون گیاه، که کاندیداهای برای بررسیهای بیش بیانی هستند. ۲۴
- جدول ۱-۲- محلول واکنش RT ۸۱
- جدول ۲-۲- آغازگرهای اختصاصی طراحی شده با برنامه *Oligo* برای ژن *Ubiquitin* و ژن *NHX1* ۸۲
- جدول ۲-۳- مقدار و مواد مورد نیاز برای PCR ژن *Ubi* ۸۲
- جدول ۲-۴- مقدار و مواد مورد نیاز برای PCR ژن *NHX1* ۸۳
- جدول ۲-۵- برنامه دمای جهت PCR با *Taq Polymerase* ۸۳
- جدول ۲-۶- مخلوط واکنش *Ligation* ۸۵
- جدول ۲-۷- محتوای محلول *TFBI* ۸۶
- جدول ۲-۸- محتوای محلول *TFBII* ۸۷
- جدول ۲-۹- محتوای محیط کشت *LB* ۸۷
- جدول ۲-۱۰- محلول *TELT* ۸۹
- جدول ۲-۱۱: مخلوط واکنش هضم دوگانه آنزیمی ۹۱

- جدول ۱-۳- مقایسه میانگین وزن تر ( $\text{mg seedling}^{-1}$ )، خشک ( $\text{mg seedling}^{-1}$ )، طول ریشه (cm)، محتوای نسبی آب (%)، محتوای آب بافتی ( $\text{mg g}^{-1} \text{ dw}$ ) و پتانسیل اسمزی (-Mpa) در دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در شیشه ۹۵
- جدول ۲-۳- مقایسه میانگین وزن تر ( $\text{mg plant}^{-1}$ )، خشک ( $\text{mg plant}^{-1}$ )، محتوای نسبی آب (%)، محتوای آب بافتی ( $\text{mg g}^{-1} \text{ dw}$ ) و پتانسیل اسمزی (-Mpa) در دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در زیوه ۹۷
- جدول ۳-۳- مقایسه میانگین غلظت یونهای سدیم و پتاسیم و فسفر ( $\mu\text{g g}^{-1} \text{ dw}$ ) در دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در شیشه. ۱۰۰
- جدول ۴-۳- مقایسه میانگین غلظت یونهای سدیم و پتاسیم و فسفر ( $\mu\text{g g}^{-1} \text{ dw}$ ) در دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در زیوه . ۱۰۲
- جدول ۵-۳- مقایسه میانگین محتوای کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئیدها ( $\text{mg g}^{-1} \text{ fw}$ ) در دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در شیشه . ۱۰۴
- جدول ۶-۳- مقایسه میانگین محتوای قندهای احیاء کننده، الیگوساکاریدها، پلی ساکاریدها، قندهای محلول و قند کل ( $\text{mg g}^{-1} \text{ dw}$ ) در دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در شیشه . ۱۰۶
- جدول ۷-۳- مقایسه میانگین پروتئین کل ( $\text{mg g}^{-1} \text{ fw}$ )، پرولین ( $\mu\text{g g}^{-1} \text{ fw}$ ) و مالون دی آلدئید ( $\text{nmol g}^{-1} \text{ fw}$ ) در دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در شیشه. ۱۰۸
- جدول ۸-۳- مقایسه میانگین پروتئین کل ( $\text{mg g}^{-1} \text{ fw}$ )، پرولین ( $\mu\text{g g}^{-1} \text{ dw}$ ) و مالون دی آلدئید ( $\text{nmol g}^{-1} \text{ fw}$ ) در دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در زیوه . ۱۰۸
- جدول ۹-۳- مقایسه میانگین محتوای پراکسید هیدروژن ( $\mu\text{mol g}^{-1} \text{ fw}$ ) و ترکیبات فنلی ( $\text{mg g}^{-1} \text{ dw}$ ) دانه رسته‌های دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در شیشه . ۱۱۳
- جدول ۱۰-۳- مقایسه میانگین فعالیت سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز، پراکسیداز و پلی فنل اکسیداز ( $\mu\text{mol min}^{-1} \text{ mg}^{-1} \text{ protein}$ ) دانه رسته‌های دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در شیشه ۱۱۴
- جدول ۱۱-۳- مقایسه میانگین فعالیت سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز و پراکسیداز ( $\mu\text{mol min}^{-1} \text{ mg}^{-1} \text{ protein}$ ) دو گونه *Salicornia* در سطوح مختلف شوری در زیوه ۱۱۶

# فصل اول

## مقدمه

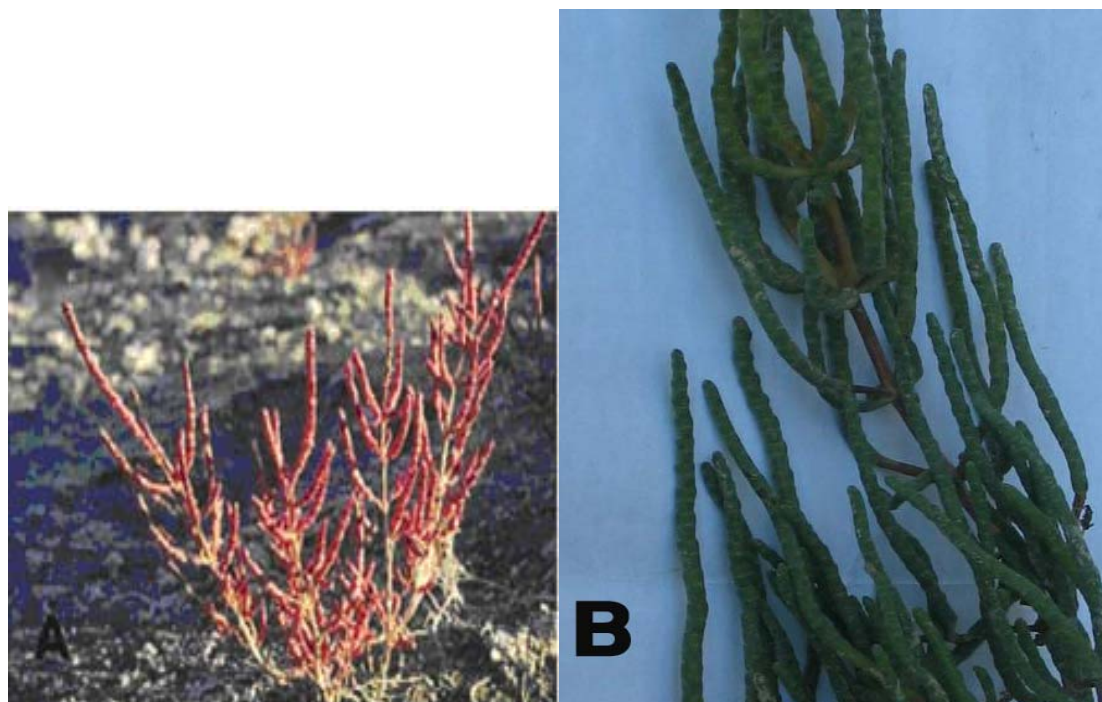
## ۱-۱- گیاه شناسی *Salicornia*

در بین گیاه شناسان منطقه معتدل نیمکره شمالی *Salicornia* به دو دلیل مشهور می باشد: ۱- بخاطر ظاهر خاص ویژه همراه با ساقه یا نوشاخه های گوشتی، بندبند و بدون برگ و گل‌های جمع شده، ۲- بخاطر تاکسونومی متفاوتی که دارد، به همین دلیل افراد غیر متخصص آن را درگروه‌های مختلف قرار می دهند بجای اینکه در زیرگروه، رقم و یا هیبریدهای فرضی قرار دهند. درون زادگیری این سرده، اجازه نمو جمعیت های مختلفی را بوجود آورده و صورت پذیری فتوتیپی آن پیچیدگیهای آرایه شناسی بزرگی را بوجود آورده است (Kadereit و همکاران، ۲۰۰۷). *Salicornia* ریخت شناسی ساده ای دارد. این گیاهان زمانیکه جوان هستند دارای ساقه های گوشتی، بندبند و سبز هستند، برگها و برگه های کوچک و فلسی دارند. گلها ۳ تا ۴ کاسبرگ بهم پیوسته، ۰، ۱ تا ۲ پرچم، تخمدانی با یک تخمک و خامه ای که در رأس به کلاله دو قسمتی تقسیم می شود، دارا می باشند. گلها بدون پایه و اکثراً بصورت گرز ۳ گلی به ازای هر برگه آرایش پیدا کرده اند. برگه ها نسبت به هم متقابل هستند. گلها در حفزاتی از محور اصلی ساقه تعبیه شده و تا حدودی بوسیله برگه ها پنهان شده اند (Kadereit و همکاران، ۲۰۰۷). سیستم ریشه آن سطحی می باشد، اغلب نفوذ ریشه در سوبات کمتر از ۲۰-۱۰ سانتی متر می باشد. در میان هالوفیت ها، نسبت ساقه به ریشه بطور استثنایی در *S. europaea* بالا می باشد. نسبت ساقه به ریشه (وزن خشک) ۱۰ به ۱ می باشد (Cooper، ۱۹۸۲). اگرچه وجود ائرانسیم در ریشه معمولاً در ارتباط با تحمل شرایط غرقابی می باشد، در *Salicornia* این توانایی ممکن است در ارتباط با ریشه دار شدن سطحی و سازگاریهای متابولیکی باشد. تعداد روزنه در *Salicornia* بسیار زیاد می باشد و در حاشیه و کناره های هر قطعه وجود دارد. تراکم روزنه برای *S. europaea*،  $\text{mm}^{-2}$  (n=30)  $49 \pm 2$  ثبت شده است. Dalby در (۱۹۶۲) تعداد روزنه را برای انواع دیپلوئید و تتراپلوئید به ترتیب برابر  $16 \times 10^3 \text{ m}^3$  و  $8-39 \times 10^3 \text{ m}^3$  محاسبه کرده اند.

## ۱-۱-۲- تنوع کروموزومی

گونه های *Salicornia* تنوعی از کروموزوم را دارا می باشند. تعداد کروموزوم پایه برای این سرده  $X=9$  می باشد که ممکن است دیپلوئید ( $2n=18$ ) یا تتراپلوئید ( $2n=36$ ) باشد. کروموزوم آنپلوئید بوسیله Wulff (۱۹۳۶، ۱۹۳۷) گزارش شده است. همچنین *Salicornia* با کروموزوم

تری پلوئیدی ( $2n=27$ ) گزارش شده است. گونه های مانند *S. europaea*، *S. ramosissima* و *S. pusilla* دیپلوئید و گونه های مانند *S. fragilis* و *S. nitens* تتراپلوئید می باشند. همچنین گونه *S. persica* تتراپلوئید می باشد (Akhami، ۲۰۰۳). انواع تتراپلوئید نسبت به دیپلوئید در باتلاقهای کم عمق و باز فراوانترند (Ball و Brown، ۱۹۷۰). اشکال راست قامت اغلب دیپلوئید و اشکال خمیده اغلب تتراپلوئید می باشد (Parriaud و همکاران، ۱۹۷۱). سیتوتایپ های دیپلوئید و تتراپلوئید ممکن است در اندازه دانه گرده، بذر و سلولهای نگهبان روزنه با هم تفاوت داشته باشند (Dalby، ۱۹۶۲)، فرم بخش زایشی، تعداد بخش های زایشی در سنبله گل آذین و طول بساک نسبت به هم متفاوت می باشند (Ball و Brown، ۱۹۷۰).



شکل ۱-۱. *S. europaea* (A) و *S. persica* (B).

### ۱-۱-۳- زیستگاه

*Salicornia* گستره وسیعی از شرایط آب و هوایی را تحمل می کند. آن از آب و هوای نیمه قطبی تا نیمه گرمسیری و اقیانوسی تا قاره ای را بخوبی تحمل می کند. تحمل آن نسبت به تنش آبی و چرخه زندگی یکساله آن، این توانایی را در *Salicornia* ایجاد می کند که شرایط مختلف را به خوبی

تحمل کند. اشکال متنوعی از *Salicornia* در زیستگاههای جزر و مدی در محدوده وسیعی از رسوبات دریایی مانند شن، خاک های رسی و غیره رشد می کند. در زمینهای شور، بستر *Salicornia* می تواند از خاکهای رسی سبک تا خاک دانه درشت، بسته به منشاء آنها، تغییر کند. اگر چه *Salicornia* کلنی رسوبات غیر یکنواخت و سبک است ولی تمایل دارد در خاکهای رسی و لایه های محکم نیز رشد کند (Adam، ۱۹۸۱).

#### ۱-۱-۴- *Salicornia* و میکوریز

وجود میکوریز داخلی در ریشه های *S. europaea* برای اولین بار توسط Klecka و Vukolov در (۱۹۳۷) گزارش شد. Rozema و همکاران در (۱۹۸۶) بین ۰/۱ تا ۱٪ کلونی سازی میکوریز AM در طول ریشه *S. europaea* در باتلاقهایی با شوری ملایم و ۰/۱ تا ۳۰٪ در ریشه *S. dolichostachya* در باتلاقهایی با شوری پایین گزارش کردند.

#### ۱-۱-۵- تحمل شوری و شرایط غرقابی

*Salicornia*، بعنوان یک هالوفیت قادر به حفظ پتانسیل آب پایین در بافت های خود بواسطه انباشته کردن مواد محلول می باشد. گزارشهای زیادی از انباشتگی یونهای معدنی، مخصوصاً سدیم و کلر در *Salicornia* وجود دارد. *Salicornia* بعنوان نمونه بارز هالوفیت های دولپه ای، نسبت بالای از Na:K در خود انباشته می سازد (Rozema، ۱۹۹۱). بطور غالب غلظتهای بالای یونهای معدنی در واکوئل انباشته می شود، مدارکی وجود دارد که نشان می دهد پینوسیتوز در انباشته کردن یون در واکوئل سلولهای ساقه مفید می باشد (Kurkova و Balnokin، ۱۹۹۴). گیاه برای برقراری تعادل اسمزی، محلولهای اسمزی سازگار را در سیتوپلاسم انباشته می سازد (Briens و Larher، ۱۹۸۲). این توزیع نامتقارن مواد محلول، فعالیت متابولیکی را از اثرات سمی غلظتهای بالای یونهای معدنی محافظت می کند.

*Salicornia* بشدت نسبت به غرقابی منظم بردبار می باشد، ولی رشد آن با کاشتن آن در شرایط غرقابی مداوم کاهش پیدا می کند (Cooper، ۱۹۸۲). همچنین، شرایط غرقابی و غیرشور منجر کاهش رشد و بقا می شود (Keiffer و همکاران ۱۹۹۴).

## ۱-۱-۶-اطلاعات بیوشیمیایی

رنگ قرمز- آبی بسیاری از اشکال *Salicornia* بخاطر وجود رنگیزه های بتاسیانین، بتانیدین-۵-  
O-۲-O-β-D-گلوکوپیرانوزیل ارونیک اسید)-D-β-گلوکوپیرانوزید می باشد (Chiji، ۱۹۷۶).  
همچنین ساقه های قرمز رنگ *S. europaea* دارای دو کروموزوم غیرجایگزین ۲، ۳ می باشد که  
به ترتیب بعنوان کروموزوم ۶، ۷- متیلن دیوکسی کروموزوم و ۶، ۷- دی متوکسی کروموزوم  
شناسایی شده اند (Chiji و همکاران، ۱۹۷۸ و Arakawa و همکاران، ۱۹۸۳). Arakawa و  
همکاران در (۱۹۸۲) دو ایزوفلاون جدید (۲- هیدروکسی- ۶، ۷- متیلن دی اکسی فلاون و ۲، ۷-  
دی هیدروکسی- ۶- متوکسی ایزو فلاون (-) (2S)- ۲- هیدروکسی- ۶، ۷- متیلن دی اکسی  
فلاونون از *S. europaea* ژاپنی شناسایی کردند. Geslin و Verbist در (۱۹۸۵) نشان دادند که  
فلاونونیدها ۱/۲٪ وزن خشک *S. europaea* را تشکیل می دهد و هشت فلاونونید را جداسازی  
کرد که فراوانترین آنها (مالویل- ۶ β-D- گلوکوزید)- ۳- کورستول می باشد. Borkowski و  
Drost در (۱۹۶۵) دو آلکالونید بنام سالیکورنین و سالیپربین را از *S. europaea* جداسازی  
کردند. Weete و همکاران در (۱۹۷۰) اختلافاتی بین بافتهای ریشه، ساقه و دانه *S. bigelovii* در  
ارتباط با توزیع هیدروکربونهای پارافینی (طولهای زنجیره C21 تا C33) و اسیدهای چرب کل  
(طولهای زنجیره C14 تا C24) پیدا کردند. دانه های *S. europaea* غنی از روغن می باشد، که  
شامل ۲۳ تا ۳۰٪ لیپید کل و لینولئیک غیراشباع ۷۰٪ اسید چرب را تشکیل می دهد  
(Austenfeld، ۱۹۸۶ و ۱۹۸۸). روغن دانه واریته SOS-7 از *Salicornia* که برای دانه های  
روغنی استفاده می شود بطور دقیق آنالیز شده است (El-Mallah و همکاران، ۱۹۹۴). تخمین زده  
می شود که لینولئیک اسید (۶۶/۹٪)، با اولئیک اسید (۱۷/۷٪) ترکیب اصلی اسید چرب را  
تشکیل می دهد.

## ۱-۲- تحمل شوری

غلظتهای بالای نمک در خاکها دلیل قابل قبولی برای کاهش حجم گسترده ای از محصولات زراعی  
در سراسر جهان است. شوری مسأله بسیار بزرگ است؛ نزدیک به ۱۰۰۰ میلیون هکتار، ۷٪ از کل  
وسعت زمین تحت تأثیر شوری خاک قرار می گیرد (Szabolcs، ۱۹۹۴). از ۱/۵ هزار میلیون  
هکتاری که در آن کشاورزی انجام می شود، حدود ۵٪ (۷۷ میلیون هکتار) تحت تأثیر نمک قرار می



گیرد (Munns و همکاران، ۱۹۹۹). مسأله شوری غالباً بدلیل عملیات بد کشاورزی بطور بحرانی افزایش می یابد. در حدود یک سوم زمینهای آبیاری شده بطور قابل ملاحظه ای تحت تأثیر شوری قرار می گیرند. علیرغم سطح نسبتاً کم آن تخمین زده می شود، زمینهای آبیاری شده یک سوم غذای جهان را تأمین می کنند (Munns و همکاران، ۲۰۰۲)، بنابراین شورشیدن این منبع مهم بحرانی است.

اهمیت شوری خاک برای محصولات کشاورزی خیلی زیاد است. مسأله تحمل شوری از نظر کشاورزی احتمالاً با تغییر عملیات کشاورزی برای جلوگیری از شورشیدن خاک که جایگاه نخست را بخود اختصاص می دهد، یا با تکمیل طرحهایی برای اصلاح خاکهای شور قابل جبران باشد. اما، چنین راههایی نیز با برنامه های افزایش تحمل نمک در گیاهان، یا با اصلاح نژاد سنتی یا تکنولوژیهای دستورزی ژنتیکی تکمیل می شوند. با این روش خاکهای تأثیر یافته تا زمانیکه اصلاح شوند می توانند محصولات بیشتری داشته باشند، و گیاهان نیز در مواجهه با خاک شور رشد افزایش یافته خود را حفظ کنند، لذا خود می توانند بخشی از فرایند اصلاح را تشکیل دهند (Tester و Davenport، ۲۰۰۳).

### ۱-۳- سازوکارهای تحمل شوری

تحمل نمک عبارت است از توانایی گیاهان برای رشد و تکمیل چرخه زندگی خود در سوبسترای که شامل غلظتهای بالای از نمکهای محلول باشد. گیاهانی که در غلظتهای بالای نمک در ریزوسفر می توانند زنده بمانند و به خوبی رشد کنند، هالوفیت نامیده می شوند. بر اساس ظرفیت تحمل نمک، هالوفیتها به دو دسته تقسیم می شوند. ۱- هالوفیتهای اجباری که توسط تنوع آرایه شناسی و ریخت شناسی پایین و با افزایش سرعت رشد نسبی در ۵۰٪ آب دریا مشخص می شوند، ۲- هالوفیتهای اختیاری که در زیستگاههای با شوری کمتر، در مرز بین زمینهای شور و غیر شور یافت می شوند، همچنین توسط تنوع فیزیولوژیکی بیشتری مشخص می شوند و آنها قادرند بر شرایط شور غلبه پیدا کنند (Parida و Das، ۲۰۰۵). ما می دانیم که بعضی از گیاهان شوری بالای خاک را بهتر از بقیه تحمل می کنند؛ از نظر کشاورزی، دریک شوری معین محصول بمیزان زیادی کاهش پیدا نمی کند. این تنوع بین گروههای بزرگ گیاهان (مانگروها و گیاهان تیره اسفنجیان که گونه های مقاوم به شوری در آنها غالب هستند)، در میان گونه هایی که ارتباط نزدیکی دارند، و بین واریته ها یا حتی

افراد یک خط راهه از وارپته اتفاق می افتد. تفاوت محصولات در شرایط شور غالباً بسادگی، تفاوت در توان گیاهی را منعکس می کند. بعنوان مثال، Quarrie و Mahmood (۱۹۹۳) ارتباط نزدیکی را میان محصول در شرایط کنترل شده و در شرایط شور پیدا کردند. در واقع، ثابت شده است که پرورش گیاهانی با توان بیشتر از نظر کشاورزی مؤثرترین راه برای افزایش محصول در خاکهای شور است.

بطور تجربی، برای محدوده وسیعی از گونه ها مشخص شده است گیاهانی که در محیطهای با شوری نسبتاً ملایم تحمل بیشتری دارند، قابلیت بیشتری برای خروج  $\text{Na}^+$  از ساقه، یا حداقل پهنکهای برگ دارند، و بطور همزمان سطوح بالائی از  $\text{K}^+$  را نگه می دارد (Flowers و Hajibagheri، ۲۰۰۱، Zhu و همکاران، ۲۰۰۱). این امر در گیاهان زراعی که از نظر تحمل شوری پرورش داده شده اند، و در گیاهان زراعی که از نظر تحمل غربال می شوند، و در خویشاوندان وحشی تعدادی از گیاهان زراعی یافت شده است (Nevo، و همکاران، ۱۹۹۲). این ارتباط میان تحمل نمک و  $\text{Na}^+$  پائین ساقه برای هالوفیتها وجود ندارد (گیاهانی که در غلظتهای ۳۰۰ میلی مولار یا بیشتر  $\text{NaCl}$  کاهش رشد کمی نشان می دهند). تعدادی از هالوفیتها می توانند بدون آنکه از بین بروند، مقادیر فراوانی از  $\text{Na}^+$  را در ساقه انباشته سازند (حداکثر ۵۰٪ وزن خشک). مخصوصاً تمایل به انباشتگی غلظتهای بالای  $\text{NaCl}$  در ساقه مربوط به هالوفیتهای دولپه ای است، و در این گیاهان احتمالاً  $\text{NaCl}$  تقریباً برای پتانسیل اسمزی کلی ساقه شرح داده می شوند (زیرا،  $\text{NaCl}$  ترجیحاً بعنوان یک اسموتیکوم بکارگرفته می شود) (Flowers و Yeo، ۱۹۸۶، Glen و همکاران، ۱۹۹۹). در عوض هالوفیتهای تک لپه ای تمایل دارند نسبت به دولپه ایها  $\text{Na}^+$  کمتری جذب کنند و  $\text{K}^+$  بیشتری را در ساقه نگه دارند، و تعادل اسمزی تا حدودی توسط تولید قند بدست می آید. بنظر می رسد حتی در داخل آرایه های هالوفیتی از نظر استراتژیها تنوع زیادی وجود دارد. بعنوان مثال، گیاهان تیره های اسفنجیان از نظر مقدار جذب  $\text{Na}^+$  و نسبتهای  $\text{K}^+:\text{Na}^+$  در ساقه فرق دارند (Reimann و Breckle، ۱۹۹۳)، و احتمالاً مانگروها بسته به وجود یا عدم غدد نمکی استراتژی متفاوتی را بکار می برند (Atkinson و همکاران، ۱۹۶۷).

با وجود اینکه هالوفیتهای دولپه ای غالباً از نظر انباشتن  $\text{Na}^+$  در ساقه مورد توجه قرار می گیرند، احتمال اینکه در شوری بالا ترابری  $\text{Na}^+$  در گونه های هالوفیت بیشتر از گونه های حساس به شوری باشد، وجود ندارد. در واقع، هالوفیتها در کنترل جذب  $\text{Na}^+$  بسیار مؤثرتر از گیاهان

گلیکوفیت هستند. احتمالاً در این گیاهان واقعیت عمر طولانی تر نسبت به گلیکوفیتها در شوری بالا منجر به غلظتهای بالای  $\text{Na}^+$  ساقه می شود که اغلب مشاهده می گردد. مطالعات ترابری یون در هالوفیت در شوریهایی پائین این موضوع را پیچیده می کند، زیرا بسیاری از هالوفیتها بر اثر افزودن  $\text{NaCl}$  به محیط کشت رشد در نتیجه انباشتگی  $\text{NaCl}$  در شوریهایی ملایم تحریک رشد نشان می دهند (بهینه رشد برای گونه های مختلف متفاوت است، و احتمالاً ۴۰۰ میلی مولار یا بیشتر می باشد).

با وجود اینکه انباشتگی  $\text{NaCl}$  در این هالوفیتها در شرایط شوری پایین اغلب بیشتر از این انباشتگی در گلیکوفیتها است، میزان جذب متناسب با شوری خارجی نیست، و در شوریهایی بالاتر کاهش می یابد (Glen و همکاران، ۱۹۹۹، Munns و همکاران، ۱۹۹۹). Munns و همکاران (۱۹۹۹) با مقایسه غلظتهای  $\text{Na}^+$  آوند چوبی و محیط خارجی در یک گلیکوفیت یا در یک هالوفیت تخمین زدند که در ۲۰۰ میلی مولار  $\text{Na}^+$  خارجی، احتمالاً در حدود ۹۷٪ از  $\text{Na}^+$  وارد شده به سطح ریشه دوباره از آن خارج می شود. بعلاوه، در جائیکه مورد آزمون قرار گرفته است، مشخص شده است که در هالوفیتها غلظتهای  $\text{Na}^+$  در بافتهای در حال رشد کمتر از بافتهای بالغ است که مانند گلیکوفیتها نشان می دهد سلولهای فعال باید بطور متابولیکی از  $\text{Na}^+$  حفاظت شوند (Flowers و Yeo، ۱۹۸۶). شواهد حاصل از مطالعات هالوفیتها نشان می دهد که قابلیت تنظیم جذب  $\text{Na}^+$  و ترابری آن به ساقه در همه گیاهان بحرانی است. بنظر می رسد این موضوع حتی برای هالوفیتهایی که قادر هستند  $\text{Na}^+$  را از ساقه خارج کنند، واقعیت داشته باشد. بعنوان مثال، در دو گونه مانگرو، در یک محدوده شوری دفع  $\text{Na}^+$  از غدد نمکی با جذب  $\text{Na}^+$  برابر نیست، و با افزایش شوری رشد گیاه کاهش می یابد (Ball، ۱۹۸۸).

با وجود اینکه احتمالاً هالوفیتها نمک را سریعتر از گلیکوفیتها انباشته نمی کنند، با غلظتهایی از  $\text{Na}^+$  ساقه که برای گلیکوفیتها کشنده هستند، از میدان بدر نمی روند. لذا، کنترل  $\text{Na}^+$  احتمالاً در سطوح متعددی صورت می گیرد: احتمالاً ورود  $\text{Na}^+$  و تحویل آن به ساقه کنترل شده است، و  $\text{Na}^+$  ای که به ساقه (و داخل سلولهای ریشه) می رسد برای اجتناب از اثرات اسمزی و سیتوتوکسیک زیان آور کده بندی شده است. در حالیکه شواهدی مبنی بر وجود اشکال نسبتاً تغییر یافته تعدادی از آنزیمهای سیتوزولی در تعدادی از هالوفیتها وجود دارد (Flowers و Dalmond، ۱۹۹۲)، بطور کلی فرض بر این است که غلظتهای بالای  $\text{Na}^+$  در ساقه بر کده بندی به درون و اکونل دلالت می کند. تفاوتهای

گسترده میان تک لپه ایها و دولپه ایهای هالوفیت به اختلافات محتوای آبی و حجم واکوئل نسبت داده شده است. دولپه ایها احتمالاً  $\text{Na}^+$  و نسبت  $\text{Na}^+:\text{K}^+$  بالاتری را در ساقه حفظ می کنند زیرا می توانند بیشتر  $\text{Na}^+$  را در واکوئل نگهدارند و برای متابولیسم سیتوزولی به  $\text{K}^+$  نسبتاً کمی نیاز دارند، درحالیکه احتمالاً تک لپه ایها هالوفیت ظرفیت کمتری برای ذخیره  $\text{Na}^+$  دارند، و نیازمند  $\text{K}^+$  و اسموتیکومهای سازگار بیشتری برای کده های سیتوزولی هستند (Flowers و Yeo، ۱۹۸۶، Glen و همکاران، ۱۹۹۹).

گیاهان سازوکارهای متعدد بیوشیمیایی و ملکولی برای غلبه بر تنش شوری در خود توسعه می دهند. مسیرهای بیوشیمیایی که منجر به تولید محصولات و فرایندهای می شود که تحمل نمک را بهبود می بخشد، احتمالاً بصورت همکاری با هم عمل می کنند (Reddy و Iyengar، ۱۹۹۶). استراتژیهای بیوشیمیایی شامل ۱- انباشتگی یا دفع انتخابی یونها، ۲- کنترل جذب یون بوسیله ریشه ها و ترجائی به برگها، ۳- کده بندی یونها در سلولها و برگهای گیاه کامل، ۴- سنتز محلولهای سازگار، ۵- تغییر در مسیر فتوسنتزی، ۶- اصلاح در ساختار غشاء، ۷- القاء آنزیم های آنتی اکسیدان و ۸- القای هورمونهای گیاهی می باشد.

سازوکار تحمل نمک، سازوکاری با پیچیدگی پایین یا سازوکاری با پیچیدگی بالا می باشد. سازوکارهای با پیچیدگی پایین بنظر می رسد شامل تغییراتی در مسیرهای بیوشیمیایی می باشد. سازوکارهای با پیچیدگی بالا شامل تغییراتی می باشد که از فرایندهایی از قبیل فتوسنتز و تنفس، یعنی کارائی استفاده از آب، محافظت می کند و آنهایی که از ساختمان سلولی، دیواره سلول، یا برهم کنش دیواره سلول-غشای پلاسمایی (Botella و همکاران، ۱۹۹۴) و تغییرات ساختاری کروماتین و کروموزم، یعنی متیلاسیون DNA، پلی پلوئیدی شدن، تکثیر توالیهای ویژه، یا حذف DNA (Cullis و Walbot، ۱۹۸۵) محافظت می کنند. اعتقاد براین است برای محافظت از فرایندهای بالا، سازوکارهای با پیچیدگی پایین بطور هماهنگ با هم القاء می شوند (Botella و همکاران، ۱۹۹۵).

#### ۱-۴- مسیرهای ترارسانی علامت تنش

نخست تنش توسط گیرنده های موجود در سلولهای گیاهی دریافت می شود (شکل ۲A)، سپس علامت به پایین دست هدایت می شود و این منجر به تولید پیامهای ثانوی از قبیل کلسیم، انواع