ژنتیک نوین
دوره هفتم، شماره ۲، تابستان ۱۳۹۱
صفحه ۲۰۸- ۲۰۳

القای ژن رمزکننده عامل رونویسی *OsVP1* توسط تنش خشکی و تیمار آبسیزیک اسید در مرحله گلدهی برنج

زهرا سادات شبر*[۱]، محمد علی ملبوبی[۲]، مختار جلالی جواران[۳]، قاسم کریم زاده[۴]، جان بنت[۵]

۱- استادیار پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی ایران
۲- دانشیار پژوهشگاه ملی مهندسی ژنتیک و فناوری زیستی
۳ و ۴- دانشیاران دانشگاه تربیت مدرس
۵- استاد مؤسسه تحقیقات بین المللی برنج
* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی:shobbar@abrii.ac.ir

(تاریخ دریافت: ۸۹/۵/۹- تاریخ پذیرش: ۹۰/۹/۸)

چکیده

یکی از عوامل اصلی کاهش عملکرد برنج، تنش خشکی بویژه در مرحله گلدهی است. ممانعت از رشد طولی دمگل از مهم‌ترین دلایل این اثر است که منجر به باقی ماندن خوشه در درون غلاف برگ پرچم و عقیم ماندن سنبلچه‌های خارج نشده می‌گردد. در این پژوهش، الگوی بیان ژن رمزکننده عامل رونویسی *OsVP1* طی توقف رشد القا شده توسط تنش خشکی و آبسیزیک اسید در دمگل برنج مطالعه شد. بیان این ژن به طور قابل توجهی طی تنش خشکی و تیمار آبسیزیک اسید افزایش یافت و با آبیاری مجدد گیاه یا حذف آبسیزیک اسید و از سرگیری رشد مجدداً کاهش یافت. رونوشت‌های *OsVP1* بیشتر در نواحی در حال رشد مشاهده شدند به طوری‌که بیان این ژن به ترتیب از ناحیه تقسیم سلولی به سمت ناحیه تمایز دمگل رو به کاهش گذارد اما همواره توسط تنش خشکی القا شد. در بافت‌های جوان و تمایز نیافته مانند ناحیه تقسیم سلولی دمگل رونوشت‌های این ژن تقریباً در تمامی سلول‌ها مشاهده شده و بیشتر در هسته متمرکز بودند. بنابراین بر اساس نتایج به دست آمده و از آنجا که این ژن رمزکننده یک عامل رونویسی است، این احتمال وجود دارد که به طور مستقیم یا غیر مستقیم تنظیم کننده بیان و در نتیجه فعالیت سایر ژن‌های دخیل در توقف رشد القا شده توسط تنش خشکی و آبسیزیک اسید باشد.

واژه‌های کلیدی

آبسیزیک اسید (ABA)،
برنج،
بیان ژن،
تنش خشکی،
***OsVP1*.**

مقدمه

تنش خشکی یکی از موانع اصلی دستیابی به عملکرد بالا در تولید برنج است (Dey and Upadhyaya 1996). گیاه برنج به کمبود آب بسیار حساس است و حساس‌ترین دوره، مرحلهٔ تولید مثلی یعنی خروج خوشه و گلدهی می‌باشد (Hsiao 1982). این بدان معنی است که حتی اگر با مقادیر کم خشکی مواجه گردد، عملکرد به‌طور قابل توجهی کاهش می‌یابد. یکی از مهمترین دلایل اثرات خشکی، ممانعت از رشد طولی بالاترین میانگره یعنی دمگل است که منجر به باقی ماندن خوشه درون غلاف برگ پرچم و از دست رفتن محصول می‌شود (O'Toole and Namuco 1983). به این ترتیب، اگر تنش خشکی طی دوره رشد دمگل به وقوع بپیوندد، بسته به شدت تنش، فرآیند خروج خوشه کند شده یا متوقف می‌گردد. با آبیاری مجدد ممکن است دمگل رشد طولی خود را از سر بگیرد اما معمولاً به طول نهایی لازم نرسیده، بخش عمده‌ای از خوشه درون غلاف برگ پرچم باقی می‌ماند.

Archive of SID

این سنبلچه (Spikelet) های خارج نشده عقیم بوده و موجب افت عملکرد می‌گردند (Mackill et al. 1996). *ABI3/VP1* یکی از ژن‌های شناخته شده دخیل در پدیده‌های مشابه توقف رشد القا شده با آبسیزیک اسید در هنگام جوانه‌زنی است. ABI3/VP1 یک عامل رونویسی با ناحیه (Domain) B3 است که بسته به توالی راه انداز می‌تواند به هر دو صورت فعال کننده و مهار کننده عمل کند (McCarty et al. 1991; Hattori et al. 1992; Hoecker et al. 1995; Nambara et al. 1995) در ذرت (*Viviparous-1*) *Vp1* ژن پاسخ‌های نموی متعددی را در مرحله بلوغ بذر تنظیم می‌کند و الل غیر عملگر (Null) *Vp1* موجب بی خوابی بذر (Non-dormancy) یا زنده‌زایی (Vivipary) در ذرت می‌شود (McCarty et al. 1989). جهش‌یافته‌های *abi3* آرابیدوپسیس در جنبه‌های متعددی از نمو و جوانه‌زنی بذر دچار تغییر می‌باشند که ناشی از کاهش حساسیت به ABA است (Giraudat et al. 1992). در یک مطالعه ریزآرایه در گیاهان آرابیدوپسیس تراریخته با *35S::VP1* در زمینه جهش‌یافته *abi3*، ۳۵۳ ژن تنظیم شونده با VP1/ABA شناسایی شد. هفتاد و سه درصد از ژن‌ها تحت تأثیر هر دو عامل VP1 و ABA واقع می‌شدند که دال بر ارتباط نزدیک میان پیام رسانی ABA و نقش VP1 است. ارتولوگ ژن *VP1* ذرت در برنج به نام ژن *OsVP1* شناسایی و جداسازی شده که روی بازوی بلند کروموزوم ۱ برنج قرار دارد. *OsVP1* و *ABI3* هر دو دارای چهار ناحیه حفاظت شده A1، B1، B2 و B3 می‌باشند (Hattori et al. 1994; Shobbar et al. 2008b).

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی و اعمال تنش‌ها

بذور سه ژنوتیپ برنج (*Oryza sativa* Moroberekan و *eui-10* L. cv. IR64, از موسسه تحقیقات بین المللی برنج (International Rice Research Institute, IRRI) فراهم گردید. برای جوانه زنی، بذور به مدت سه روز در دمای ۳۰°C روی کاغذ صافی مرطوب درون پتری دیش نگهداری شدند. بذور جوانه زده به خاک منتقل شده و به مدت ۲۱ روز در سینی‌های ۴ لیتری پرورش یافتند. سپس هر سه گیاه به یک گلدان حاوی ۷ کیلوگرم خاک منتقل شدند. گیاهان تا زمان رسیدگی در شرایط گلخانه‌ای بدون نور اضافی یا کنترل دما کشت شدند (از دی تا فروردین، در گلخانه ای از موسسه تحقیقات بین المللی برنج واقع در فیلیپین). گلدان‌ها دوبار در روز آبیاری شدند تا حالت غرقابی خاک حفظ شود. برای مطالعه اثر خشکی، تنش خشکی سه روز پیش از ظهور خوشه با خالی کردن آب سطحی گلدان‌ها آغاز گردید و آبیاری برای مدت سه روز متوقف شد. وضعیت آب گیاهان با اندازه گیری محتوای آب نسبی برگ پرچمی و دمگل بررسی گردید (Shobbar et al. 2008a). نمونه برداری از دمگل گیاهان در شرایط آبیاری کافی (محتوای آب نسبی برگ پرچم و دمگل به ترتیب در حدود ۹۰ درصد و ۷۵ درصد)، تنش خشکی (محتوای آب نسبی برگ پرچم و دمگل در آخرین روز تنش به ترتیب حدود ۴۰ درصد و ۵۰ درصد) و آبیاری مجدد (محتوای آب نسبی برگ پرچم و دمگل یک روز پس از آبیاری مجدد به ترتیب در حدود ۵۰ درصد و ۶۵ درصد) صورت گرفت. نمونه‌ها بلافاصله پس از برداشت در نیتروژن مایع منجمد شده و سپس تا زمان استخراج RNA در فریزر ۸۰°C- نگهداری شدند. برای بررسی اثر هورمون ها، تعداد پنجه کافی در مرحله خروج خوشه از رقم IR64 با آبیاری کافی برداشت شد و دمگل آنها از بالای بالاترین گره و زیر گره ماقبل آن قطع شد (شکل ۳- الف). نمونه دمگل بریده شده در زمان صفر به عنوان شاهد استفاده شد. پنج عدد از دمگل‌های جدا شده برای ۱۸ ساعت در ۳۰۰ میلی لیتر آب خالص بدون افزودنی (شاهد غوطه ور در آب) و یا حاوی ۱۰۰ میکرومولار از هورمون های مورد نظر (جیبرلیک اسید (GA3, Gibberellic acid, Sigma G7645)، آبسیزیک اسید (ABA, ((±)-Abscisic acid, Sigma A1049) و یا هر دو (GA+ABA) قرار داده شدند و طول آنها هر ۶ ساعت اندازگیری شد (Shobbar et al. 2008a). نمونه‌ها بلافاصله پس از برداشت در نیتروژن مایع منجمد شده و سپس تا زمان استخراج RNA در فریزر ۸۰°C- نگهداری شدند.

استخراج RNA و RT-PCR – RNA تام با استفاده از محلول ترایزول (Invitrogen, Carlsbad, CA) طبق دستورالعمل شرکت سازنده استخراج گردید. کمیت و کیفیت RNA براساس جذب نوری با دستگاه اسپکتروفوتومتر و بررسی باندهای مربوطه در ژل الکتروفورز تعیین و تأیید شد. RNAهای استخراج شده با آنزیم

Archive of SID
www.SID.ir

RNase-free DNase I (Promega Corporation, Madison, WI) تیمار شدند، عدم وجود DNA توسط PCR تأیید شد و همسان-سازی غلظت RNAهای مختلف بر اساس 28S & 18S rRNA صورت گرفت. جفت آغازگر اختصاصی مناسب برای ژن خانه‌دار (GAPDH) و ژن *OsVP1* طراحی شد. شرایط بهینه RT-PCR و تعداد چرخه مناسب برای مشاهده تفاوت بیان بین تیمارهای مختلف تعیین شد. الگوی بیان توسط RT-PCR (با استفاده از کیت یک مرحله‌ای اینویتروژن (Invitrogen, Carlsbad, CA)) مطالعه گردید. سه تکرار زیستی مورد بررسی قرار گرفت و دو تکرار آزمایشی برای هر تکرار زیستی انجام شد.

دورگه‌سازی در محل (RNA in situ hybridization)- جفت آغازگر مناسب برای تکثیر کاوشگر اختصاصی طراحی شد. محصول RT–PCR در ناقل pGEM-T Easy vector (Promega) همسانه‌سازی گردید. کاوشگرهای سنس و آنتی سنس (Sense and anti-sense riboprobes) توسط digoxigenin-11-UTP با استفاده از DIG RNA labelling mix (Roche Molecular Systems, Pleasanton, CA) نشان‌دار شدند. جهت قطعه همسانه‌سازی شده در ناقل به وسیله توالی‌یابی مشخص شد(Macrogen, Seoul, Korea). بافتها تثبیت، آب‌گیری، قالب‌گیری و برش‌گیری (۲۰-۱۰ µm) شدند. نوارهای بافتی روی لام میکروسکوپی مناسب (Superfrost/Plus or ProbeOn Plus microscope slides) قرار داده شد. اسلایدها به منظور افزایش کارایی اتصال بافتها به لام به مدت دو شبانه روز در ۴۵°C قرار داده شدند. مراحل پیش دورگه‌سازی (Pre-hybridization)، دورگه‌سازی (Hybridization)، شستشو و تشخیص ایمونولوژیکی (Immunological detection) انجام گرفت (Shobbar et al., 2008b). اسلایدها با استفاده از میکروسکوپ نوری (bright field microscope, Zeiss, Axioplan 2) و نرم افزار مناسب (Image-Pro Plus 5.1 software) مشاهده و عکسبرداری شدند. دورگه‌سازی با بافر هیبریداسیون بدون کاوشگر و حاوی کاوشگرهای سنس به عنوان شاهد منفی در نظر گرفته شدند.

نتایج و بحث

تنش خشکی و تیمار ABA، القاکنندگان ژن *OsVP1* در دمگل

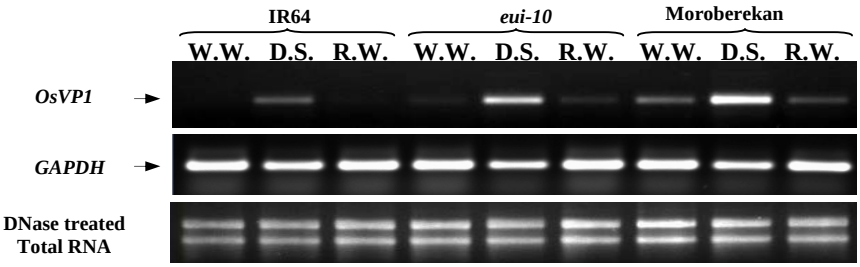
تأثیر تنش خشکی بر بیان *OsVP1* در دمگل سه ژنوتیپ برنج (موروبرکن به عنوان نماینده‌ای از ارقام جاپونیکا، IR64 به عنوان نماینده ای از ارقام ایندیکا و *eui-10* جهش یافته IR64 با دمگل طویل) مورد بررسی قرار گرفت. در هر سه ژنوتیپ مورد مطالعه، میزان بیان ژن *OsVP1* در شرایط آبیاری کافی بسیار ناچیز به نظر می‌رسید به طوری که در اغلب موارد توسط RT-PCR باند قابل تشخیصی حاصل نشد. افزایش بیان این ژن تحت تنش خشکی مشهود بود و با آبیاری مجدد به سرعت کاهش یافت (شکل ۱). برای مطالعه اثر مستقیم و متقابل هورمون‌های گیاهی بر رشد طولی دمگل و بیان ژن، دمگل‌ها از پنجه‌های (تحت آبیاری کافی) در حال خروج خوشه (IR64) جدا شده و برای ۱۸ ساعت در آب به عنوان شاهد، محلول حاوی جیبرلیک اسید، آبسیزیک اسید و هر دو قرار داده شدند. افزایش بیان ژن *OsVP1* در دمگل‌های جدا شده شناور در ABA قابل توجه بود و آنتاگونیسم بین هورمون‌های GA و ABA به وضوح در بیان این ژن دیده شد، به طوری که وجود GA به همراه ABA اثر القاکنندگی آن را به نحوی خنثی کرد که دیگر بیان این ژن قابل تشخیص نبود (شکل ۲).

الگوی بیان ژن *OsVP1* در نواحی مختلف دمگل

دمگل، یعنی بالاترین میانگره برنج را می‌توان متشکل از سه ناحیه تقسیم سلولی، رشد طولی و تمایز دانست (شکل ۳ -۱الف). گرچه مرز مشخصی بین این نواحی وجود ندارد اما تشخیص حدودی آن‌ها از روی اندازه و خصوصیات سلول‌ها امکان پذیر است. بیان ژن *OsVP1* توسط تنش خشکی القا گردید اما به ترتیب از ناحیه تقسیم سلولی به سمت ناحیه تمایز رو به کاهش گذارد (شکل ۳-ب).

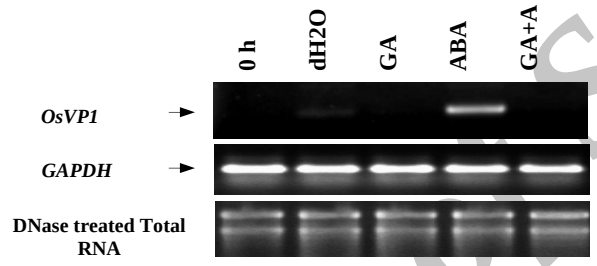
شکل ۴ الگوی بیان ژن *OsVP1* را در مقطع عرضی ناحیه تقسیم سلولی دمگل‌های گیاهان برنج (IR64) تحت تنش خشکی نشان می‌دهد. رونوشت‌های *OsVP1* در دسته‌های آوندی اولیه (Primary vascular bundles) و ثانویه (Secondary vascular bundles)، به ویژه در سلول‌های همراه آوند آبکشی (Phloem) و

Archive of SID
www.SID.ir



شکل ۱- تأثیر تنش خشکی بر بیان *OsVP1* در دمگل سه رقم برنج (IR64، eui-10 و Moroberekan). تصویر ژل الکتروفورز محصول RT-PCR این ژن حاکی از القای آن توسط تنش خشکی است. علامت پیکان نشان دهنده باند مورد انتظار (۵۹۰ جفت باز) است. تصویر RNA تام تیمار شده با آنزیم DNase و هم غلظت شده، نشان دهنده سلامت آن و شاهد یکسان بودن میزان RNA مورد استفاده در RT-PCR برای تیمارهای مختلف می‌باشد. *GAPDH* شاهد قابلیت تکثیر کارآمد RNA طی RT-PCR و عدم وجود DNA ژنومی است.

W.W.: Well Watered (آبیاری کافی) D.S.: Drought Stressed (تنش خشکی) R.W.: Re–Watered (آبیاری مجدد)

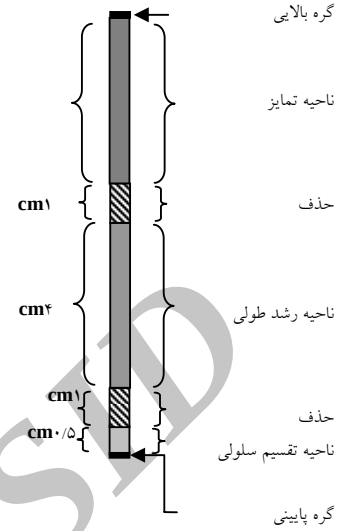


شکل ۲- تأثیر هورمون‌های گیاهی بر بیان OsVP1 در دمگل برنج (IR64). دمگل‌ها از گیاهان تحت آبیاری کافی جدا شده (0 h) و برای ۱۸ ساعت در آب (dH_2O) محلول حاوی ۱۰۰ میکرومولار جیبرلیک اسید (GA_3)، آبسیزیک اسید (ABA) و یا هر دو (GA+ABA) شناور شدند. تصویر ژل الکتروفورز محصول RT-PCR این ژن حاکی از القای آن توسط تیمار ABA است. علامت پیکان نشان دهنده باند مورد انتظار (۵۹۰ جفت باز) است. تصویر RNA تام تیمار شده با آنزیم DNase و هنجار شده، نشان دهنده سلامت آن و شاهد یکسان بودن میزان RNA مورد استفاده درRT-PCR برای تیمارهای مختلف می‌باشد. GAPDH شاهد قابلیت تکثیر کارآمد RNA طی RT-PCR و عدم وجود DNA ژنومی است.

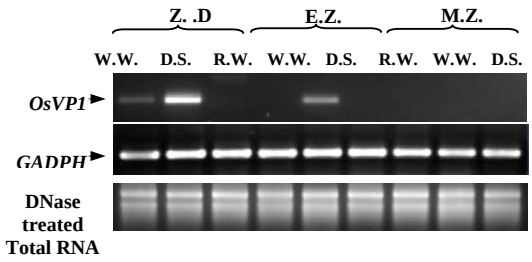
پارانشیم آوند چوبی (Xylem parenchyma)، سلول‌های اپیدرمی (Epidermal cells) و سلول‌های پیش ساز (Precursors; pr) اسکلرانشیم و کلرانشیم ناحیه تقسیم سلولی مشاهده شد. در بیشتر موارد به نظر می‌رسید که رونوشت‌های زیادی در هسته تمرکز یافته‌اند. رشد طولی بالاترین میانگره، یعنی دمگل، چند روز پیش از خروج خوشه آغاز می‌شود، زمانی که خوشه به طول نهایی خود رسیده است. اثر بازدارندگی تنش خشکی بر رشد طولی دمگل از زمان لوله شدن برگها مشاهده شده و تا زمان برطرف شدن تنش ادامه می‌یابد. با آبیاری مجدد، دمگل رشد طولی خود را از سر می‌گیرد. اما دوره رشد دمگل محدود بوده، مجالی برای جبران فرصت از دست رفته نیست و دمگل نمی‌تواند طول نهایی لازم را حاصل نماید. بنابراین بخش عمده‌ای از خوشه درون غلاف برگ پرچم باقی می‌ماند. این سنبلچه (Spikelet)های خارج نشده عقیم بوده موجب افت عملکرد می‌گردند. رشد طولی دمگل *eui-10*، جهش یافته IR64 با دمگل طویل نیز با تنش خشکی متوقف می‌شود، اما از آنجا که نرخ رشد طولی دمگل آن بیش از IR64 است با آبیاری مجدد، تمامی خوشه از غلاف برگ پرچمی خارج می‌گردد (Shobbar et al. 2008a). اثر محرک جیبرلیک اسید و بازدارنده آبسیزیک اسید بر رشد طولی دمگل‌های جدا شده در موروبرکن به عنوان نماینده‌ای از ارقام جاپونیکا، IR64 به عنوان نماینده‌ای از ارقام ایندیکا و eui-10 در سطح احتمال ۰/۱٪ معنی‌دار بوده است (Shobbar et al. 2008a) که نشان دهنده نقش احتمالی تنظیم هورمونی رشد طولی دمگل در پاسخ به تنش خشکی می‌باشد. اثر محرک جیبرلیک اسید (GA3) بر رشد طولی دمگل با افزایش غلظت آن افزایش می‌یابد (Shobbar et al. 2008a).

Archive of SID
www.SID.ir

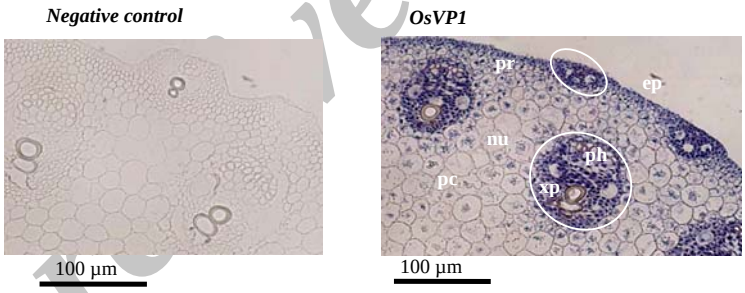
الف



ب



شکل ۳- الف) تصویر نمادین سه ناحیه تقسیم سلولی، رشد طولی و تمایز دمگل برنج برای استخراج RNA و بررسی بیان ژن. ب) تأثیر تنش خشکی بر بیان *OsVP1* در نواحی مختلف دمگل. علامت پیکان نشان دهنده باند مورد انتظار (۵۹۵ جفت باز) است. تصویر RNA تام تیمار شده با آنزیم DNase و هنجار شده، نشان دهنده سلامت آن و شاهد یکسان بودن میزان RNA مورد استفاده در RT-PCR برای تیمارهای مختلف می‌باشد. *GAPDH* شاهد قابلیت تکثیر کارآمد RNA طی RT-PCR و عدم وجود DNA ژنومی است. W.W.: Well Watered (آبیاری کافی)، D.S.: Drought Stressed (تنش خشکی) R.W.: Re–Watered، (آبیاری مجدد)، D.Z.: Division Zone (ناحیه تقسیم سلولی) , E.Z.: Elongation Zone (ناحیه رشد طولی)، M.Z.: Maturation Zone (ناحیه تمایز)



شکل ۴- الگوی بیان ژن *OsVP1* و شاهد منفی (بدون کاوشگر) در ناحیه تقسیم سلولی دمگل گیاهان برنج (IR64) تحت تنش خشکی به روش دورگه سازی در محل. (دسته‌جات آوندی اولیه) pv; primary vascular bundles، (دسته جات آوندی ثانویه) sv; secondary vascular bundles، (آوند آبکشی) ph; phloem، (پارانشیم آوند چوبی) xp; xylem parenchyma، (سلول‌های اپیدرمی) ep; epidermal cells، (سلول‌های پیش ساز اسکلرانشیم و کلرانشیم) pr; precursors، (هسته) nu;. nucleus

ار آنجا که شاهد منفی حاوی کاوشگر سنس نیز عیناً مثل شاهد منفی بدون کاوشگر فاقد رنگ بود از نمایش آن صرف‌نظر شد.

همچنین، آنتاگونیسم ABA و GA به روشنی در رشد طولی دمگل‌های جدا شده قابل مشاهده بوده است چراکه افزودن آبسیزیک اسید، موجب خنثی نمودن اثر جیبرلیک اسید و توقف رشد دمگل‌ها می‌شود (Shobbar et al. 2008a). یک نقطه کنترل توقف نمو پس از جوانه‌زنی (Postgermination developmental arrest checkpoint) در آرابیدوپسیس (Lopez-Molina et al. 2001, 2002) و برنج (Shobbar et al. 2008b) گزارش شده که طی آن گیاهان وضعیت اسمزی محیط را بررسی می‌کنند. این کار با میانجی‌گری ABA صورت می‌گیرد که می‌تواند به صورت یک بازدارنده کارآمد برای رشد دانه‌رست‌های تازه جوانه زده عمل

Archive of SID
www.SID.ir

کند. به محض اینکه ABA کاهش یابد، رشد نیز از سر گرفته می‌شود. به این ترتیب به نظر می‌رسد، یک سازوکار مشترک توقف رشد و نمو در پاسخ به تنش وجود دارد که با واسطه ABA و از طریق آنتاگونیسم آن با GA عمل می‌کند و توقف رشد القا شده با تنش یک پاسخ حفظ شده در گیاهان به تنش‌های غیر زیستی مثل خشکی باشد. بنابراین قابل تصور است که تغییرات ژنتیکی مناسب برای بهینه‌سازی این پاسخ بازده محصولات کشاورزی را افزایش دهد و در این راه درک بهتر سازوکار این پدیده و شناخت ژن‌های دخیل از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. در این پژوهش، الگوی بیان ژن رمزکننده عامل رونویسی *OsVP1* طی توقف رشد القا شده توسط تنش خشکی و آبسیزیک اسید در دمگل مطالعه گردید. بیان این ژن به طور قابل توجهی طی تنش خشکی و تیمار آبسیزیک اسید افزایش یافت و با آبیاری مجدد گیاه یا حذف آبسیزیک اسید و از سر گیری رشد، مجدداً کاهش یافت (شکل‌های ۱ و ۲). رونوشت‌های *OsVP1* بیشتر در نواحی در حال رشد مشاهده شدند به طوری‌که بیان این ژن به ترتیب از ناحیه تقسیم سلولی به سمت ناحیه تمایز دمگل رو به کاهش گذارد اما همواره توسط تنش خشکی القا گردید (شکل ۳). در بافت‌های جوان و تمایز نیافته مانند ناحیه تقسیم سلولی دمگل رونوشت‌های این ژن تقریباً در تمامی سلول‌ها مشاهده شده و بیشتر در هسته متمرکز بودند (شکل ۴). بنابراین براساس نتایج به دست آمده و از آنجایی که این ژن رمزکننده یک عامل رونویسی است، این احتمال وجود دارد که *OsVP1* به طور مستقیم یا غیر مستقیم تنظیم کننده سایر ژن‌های دخیل در توقف رشد القا شده توسط تنش خشکی و آبسیزیک اسید باشد و از طریق تنظیم آن بتوان این فرایند مهم را کنترل نمود.

منابع

Dey MM Upadhyaya HK (1996) Yield loss due to drought, cold and submergence in Asia. In RE Evenson, RW Herdt, M Hossain, eds, Rice Research in Asia: Progress and Priorities. CAB International, Wallingford, UK, 291–303.

Giraudat J, Hauge B M, Valon C, Smalle J, Parcy F and Goodman H M (1992) Isolation of the Arabidopsis ABI3 gene by positional cloning. Plant Cell, 4: 1251-1261.

Hattori T, Terada T and Hamasuna S (1994) Sequence and functional analyses of the rice gene homologous to the maize Vp1. Plant Molecular Biology, 24: 805-810.

Hattori T, Vasil V, Rosenkrans L, Hannah LC, McCarty DR and Vasil IK (1992) The viviparous-1 gene and abscisic acid activate the C1 regulatory gene for anthocyanin biosynthesis during seed maturation in maize. Genes Development, 6: 609-618.

Hoecker U, Vasil I K and McCarty D R (1995) lntegrated control of seed maturation and germination programs by activator and repressor functions of Viviparousl of maize. Genes Development, 9: 2459-2469.

Hsiao TC (1982) The soil plant atmosphere continuum in relation to drought and crop production. In: International Rice Research Institute (Los Baños, Filipinas). Drought resistance in crops with emphasis on rice. Los Baños,. p.39-52.

Mackill DJ, Coffman WR and Garrity DP (1996) Varietal improvement for rainfed lowland rice in south and southeast Asia: Results of a survey. In: Rainfed Lowland Rice Improvement. International Rice Research Institute, Manila, Philippines, pp. 242.

McCarty DR, Carson CB, Lazar M and Simonds SC (1989) Transposable element induced mutations of the viviparous- 7 gene of maize. Developmental Genetics, 10: 473-481.

McCarty DR, Hattori T, Carson CB, Vasil V, Lazar M and Vasil I K (1991) The Viviparous-1 developmental gene of maize encodes a novel transcriptional activator. Cell, 66: 895–905.

Nambara E, Keith K, McCourt P and Naito S (1995) A regulatory role for the ABI3 gene in the establishment of embryo maturation in Arabidopsis thaliana. Development, 121: 629–636.

O'Toole JC and Namuco OS (1983) Role of panicle exsertion in water stress induced sterility. Crop Science, 23: 1093–1097.

Shobbar ZS, Malboobi MA, Karimzadeh G, Jalali Javaran M, Mohammadi Negad G and Bennett J (2008a) Drought stress and plant hormonal impact on rice peduncle elongation. Iranian Journal of Biology 21(3): 411-420. In Farsi.

Shobbar Z S, Oane R, Gamuyao R, de Palma J, Malboobi M A, Karimzadeh G, Jalali Javaran M and Bennett J (2008b) Abscisic acid regulates gene expression in cortical fiber cells and silica cells of rice shoots. New phytologist 178 (1): 68-79.

Archive of SID
www.SID.ir