مقاله علمی مروری
مجله دوفصل نامه
مهندسی ژنتیک و ایمنی زیستی
ISSN 2588-5073 چاپی
ISSN 2588-5081 الکترونیکی
دوره ۱۰، شماره ۱، بهار وتابستان ۱۴۰۰
صفحه ۱۲۰-۱۰۸

https://dorl.net/dor/20.1001.1.25885073.1400.10.1.10.0

DOR:20.1001.1.25885073.1400.10.1.10.0

Genetic Engineering and Biosafety Journal
Volume 10, Number 1
2021

http://gebsj.ir/

https://ecc.isc.ac/showJournal/23064

نقش تنش خشکی در پیری سلول و انتقال مجدد مواد فتوسنتزی در غلات

The role of effective factors in cell senescence and material remobilization in cereals

عباس سعیدی*[۱]، زهره حاجی برات[۱]، محمدرضا غفاری[۲]

Saidi A[1*], Hajibarat Z[1], Ghaffari M R[2]

۱- گروه علوم و زیست فناوری گیاهی، دانشکده علوم زیستی و بیوتکنولوژی، دانشگاه شهید بهشتی، تهران، ایران

۲- بخش زیست شناسی سیستم ها، سازمان تحقیقات آموزش و ترویج کشاورزی، پژوهشگاه بیوتکنولوژی، کرج، ایران

1. Department of Plant Sciences and Biotechnology, Faculty of Life Sciences and Biotechnology, Shahid Beheshti University, Tehran, Iran
2. Department of Systems and Synthetic Biology, Agricultural Biotechnology Research Institute of Iran (ABRII), Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: abbas.saidi@gmail.com

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۰/۴/۲۳ - تاریخ پذیرش: ۱۴۰۰/۶/۲۳)

چکیده

گیاهان از راهبردهای مختلفی برای مقابله با تنش‌های غیر زیستی استفاده می‌کنند که وابسته به گونه و رشد گیاه متفاوت است. یکی از این راهکارها افزایش انتقال مجدد کربوهیدرات های محلول در آب ساقه تحت تنش است که می‌تواند به عنوان منابع مهم کربنی برای پر کردن دانه در برابر تنش خشکی باشند. تنش خشکی یکی از مهمترین تنش‌های غیرزیستی است که عملکرد محصولات کشاورزی را تحت تاثیر قرار می‌دهد. علاوه بر این، تنش خشکی به عنوان یکی از عوامل محدود کننده اصلی در فرایند رشد گیاه بوده، همچنین می‌تواند مانع تنفس ، فتوسنتز و باز و بسته شدن روزنه گیاه شود و در نتیجه، بر رشد و سوخت و ساز فیزیولوژیکی گیاه تأثیر گذارد. گیاهان ساز و کارهای پاسخ به خشکی مانند تغییرات مورفولوژیکی و ساختاری و همچنین بیان ژن های مقاوم به خشکی، سنتز هورمون‌ها و مواد تنظیم کننده اسمزی را برای کاهش تنش خشکی فعال می‌کنند. خشکی باعث تسریع در پیری برگ غلات شده که شامل تغییرات بیان هزاران ژن بوده و در نهایت بر میزان پروتئین دانه و عملکرد دانه و کارایی استفاده از نیتروژن تأثیر میگذارد. همچنین تحت این تنش، نیتروژن موجود در خاک قابل دسترس نبوده و باعث شروع و تسریع در روند پیری برگ‌ها می‌شود. پیری به شدت تحت تأثیر هورمون‌های گیاهی و عوامل محیطی شامل در دسترس بودن نیتروژن می‌باشد . در شرایط تنش خشکی، کاهش جذب نیتروژن می تواند باعث جابجایی مجدد نیتروژن از برگ و ساقه به دانه شود و در نهایت منجر به پیری برگ شود. در این مقاله نشان داده شد که ژن‌های دخیل در مسیر بیوسنتز فروکتان، در تجزیه کلروپلاست، در تجزیه پروتئین (پروتئازها) و فاکتورهای رونویسی (NAC، WRKY) در روند پیری سلول افزایش بیان نشان می‌دهند.

واژه‌های کلیدی
کربوهیدرات محلول،
فروکتان،
خشکی،
پرشدن دانه

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1400.10.1.10.0]

Genetic Engineering and Biosafety Journal
Volume 10, Number 1, 2021

Abstract

Plants utilize different strategies to combat abiotic stress, depending on the species and growth stage. One of these strategies is to increase the remobilization of water-soluble carbohydrates (WSC) under stress, which can be important sources of carbon to fill the grain in response to drought stress. Drought is one of the most important abiotic stresses affecting yield of agricultural products. In addition, drought stress is one of the main limiting factors in plant growth, it can also prevent respiration, photosynthesis and opening and closing of plant stomata. As a result, it affects the growth and physiological metabolism of the plant. In response to drought stress, plants activate drought response mechanisms such as morphological and structural changes as well as the expression of responsive-drought genes, the synthesis of hormones and osmotic regulators to reduce drought stress. Drought initiates the senescence of cereal leaves, including changes in the expression of thousands of genes that ultimately affect grain protein content, grain yield, and nitrogen utilization efficiency. Also, under drought stress, soil nitrogen availability is reduced causing initiation and acceleration of the leaves senescence. Leaf senescence is strongly influenced by plant hormones and environmental factors including the availability of nitrogen. During maturity or drought stress, reduced nitrogen uptake can cause nitrogen to be redistributed from leaves and stems to seeds, eventually leading to leaf senescence. Under these conditions, genes involved in the fructan biosynthesis pathway and in chloroplast degradation and proteases show increased expression. For example, genes involved in protein degradation (proteases) and transcription factors (NAC, WRKY) are expressed in the process of cells senescence. In this paper, it was shown that the genes involved in the fructan biosynthesis pathway, chloroplast degradation, protein degradation (proteases), and transcription factors (NAC, WRKY) during the aging process show increased expression.

Keywords: Drought, Fructan biosynthesis, Grain filling, Soluble carbohydrates.

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1400.10.1.10.0]

مقدمه

گیاهان از استراتژی فرار شامل پیری زودرس و کاهش تعداد برگها برای مقابله با تنش استفاده می‌کنند که در نتیجه منجر به کاهش سبزینگی گیاه می‌شود. این استراتژی امکان زنده ماندن نسل جدید (تولید بذر) تحت تنش را فراهم کرده و برای گونه های گیاهی یک ساله کاربرد بیشتری دارد. اینگونه گیاهان در هنگام تنش از کاهش عملکرد بیشتری برخوردارند (Askary *et al.* 2017). در دوران پیری، گیاهان مواد غذایی را از بافت منبع به اندام زایشی انتقال داده و در این فرایند مواد مغذی بازیابی مجدد می‌شوند که این سازو کار تحت کنترل شبکه های پیچیده و سازو کار های بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی و مولکولی می باشد (Munné-Bosch & Alegre 2004). علاوه براین، گیاهان با کاهش فتوسنتز و شروع پیری برگ از طریق القا یک سری از تغییرات متابولیکی پیچیده با تنش خشکی مقابله می‌کند. وقایع فیزیولوژیک وسیع در معرض تنش شدید منجر به تخریب کلروفیل و تولید انواع اکسیژن فعال (Reactive oxygen species, ROS)، اکسیداسیون پروتئین ها و لیپیدها می شود. انواع اکسیژن فعال تولید شده در کلروپلاست‌ها و میتوکندری ها در دوره خشکی ممکن است در نهایت باعث پیری برگها شده و عملکرد را تحت تأثیر قرار دهند (Mittler *et al.*2004). با شروع پیری برگها، کلروپلاست‌ها از بین رفته و آنزیم‌های استرومایی تخریب شده و در نهایت منجر به کاهش فتوسنتز می‌شود، در حالی که میتوکندری به طور قابل ملاحظه ای بافی می‌ماند (Sakuraba *et al.* 2014). از جمله تغییرات در سطح آنزیم‌ها می‌توان به موارد ذیل اشاره کرد: ۱) تخریب روبیسکو براساس تقاضای نیتروژن از منابع مخزن در شرایط پیری برگی به علت تنش خشکی صورت می‌گیرد (Gomes de Oliveira Dal'Molin et al. 2015). گلوتامین سینتتاز تحت تنش کاهش پیدا می کند. گلوتامین سینتتاز و روبیسکو آنزیم‌های اصلی برای جذب نیتروژن و کربن هستند

که با فرم پلاستیدی سریعتر از فرم سیتوسولی تخریب می‌شوند (Naghavi *et al.*2020).

کربن و نیتروژن منابع مهمی هستند که در طی روند پیری آزاد و یا مجدداً برای انتقال مجدد در سایر قسمت‌های در حال رشد گیاهان جابجا می شوند. در هنگام تنش و در برگ‌هایی که به طور طبیعی پیر می‌شوند ، قندها (گلوکز، فروکتوز) تجمع می یابند. برای تجمع قند در دوران پیری دو فرضیه وجود دارد: ۱) تجزیه نشاسته ، که قبل از گلدهی ذخیره شده‌اند و احتمال دیگر وجود کربن بیشتر در اثر کاهش سنتز آمینواسید است (Jongebloed *et al.* 2004). علاوه بر این ، نیتروژن کم منجر به پیری برگها و تجمع قندها می شود. این یافته ها حاکی از این است که تعادل بین قند و نیتروژن در حین انتقال منبع / مخزن برگ ها می تواند نقشی اساسی در القای پیری برگ داشته باشند(Masclaux-Daubresse *et al.* 2014) تحقیقات نشان داده است که SAG12، یک ژن اختصاصی پیری بوده و توسط گلوکز ۹۰۰ برابر افزایش بیان نشان می‌دهد (Ali *et al.* 2018). علاوه بر این ، ترهالوز ٦-فسفات (که به عنوان سیگنالی برای در دسترس بودن کربن بالا در نظر گرفته می شود) برای شروع پیری برگ مورد نیاز است. اگرچه تجمع هگزوزها در برگهای پیر فرضیه پیری را شروع یا تسریع می کند، اما این به تنهایی ممکن است باعث پیری نشود ، بلکه عوامل دیگری همچون شبکه پیچیده متابولیتی (نیتروژن) و عوامل محیطی نیز دخالت داشته باشند (Pourtau *et al.* 2006).

در شرایط تنش خشکی گیاه دچار کمبود نیتروژن و در نهایت پیری برگ می‌شود . پیری ناشی از کمبود نیتروژن، باعث افزایش بازیافت و انتقال مجدد نیتروژن می‌شود ، غلظت‌های بالاتر یا بهینه نیتروژن باعث رشد و سبز شدن برگ می‌شود (Diaz *et al.* 2008). بنابراین ، بهبود بهره وری استفاده ازکارایی مصرف نیتروژن (Nitrogen Use Efficiency, NUE) برای گیاهان زراعی در شرایط کمبود آب مهم است. کمبود آب با تسریع در از دست دادن نیتروژن برگ و کلروفیل برگ و افزایش پراکسیداسیون لیپید ، پیری در غلات را افزایش داده و بنابراین در انتقال مجدد نیتروژن در آوند آبکش موثر است. اگر جذب نیتروژن در هنگام تنظیم دانه بسیار کم باشد، تقاضای نیتروژن گیاه نمی تواند تأمین شود. این وضعیت، بیوسنتز سیتوکینین را کاهش داده و منجر به تخریب پروتئین برگ می‌شود. اسیدآمینه های حاصل از تخریب پروتئین از طریق آبکش به دانه منتقل می‌شوند. بیش از ۹۵ درصد پروتئین‌های دانه از اسیدهای آمینه تشکیل شده است که پس از تخریب پروتئین در برگهای رزت به بذر انتقال می یابد (Fait *et al.* 2011)پیر شدن یک پیش نیاز برای انتقال نه تنها نیتروژن بلکه مواد غذایی مهم دیگر نیز می باشد. کلروپلاست مخزن مهمی از نیتروژن برگی است. از این رو، انتقال مجدد نیتروژن اساساً شامل تخریب پروتئین‌های کلروپلاست به انواع مختلف نیتروژن قابل انتقال است (Hortensteiner & Feller 2002). گروه‌های مختلف پروتئازها در دوره پیری فعال می شوند تا پروتئین های برگ به شکل حداکثری به اسیدهای آمینه تجزیه شده و در نهایت به دانه های در حال رشد منتقل شوند (Distelfeld *et al.* 2014). چندین یافته نشان داده اند که قندها در ترکیب با کمبود نیتروژن می‌توانند باعث پیری شوند. عوامل داخلی دیگر از جمله هورمون‌ها، عوامل رونویسی، حالت اکسیداسیون سلولی و قدرت منبع باعث انتقال مجدد مواد مغذی می‌شوند که می توانند پیر شدن را در محیط-های طبیعی یا تنش ایجاد نمایند (Sade *et al.*2018).

کربوهیدرات‌ها می‌توانند در ساقه و مرحله اولیه پر شدن دانه در غلاف ساقه و برگ غلات تجمع یابند و به عنوان منبع ذخیره ایی کربوهیدرات نامیده‌شوند. منبع ذخیره‌ایی کربوهیدرات‌های ساقه عمدتاً از فروکتان ، گلوکز، فروکتوز و ساکارز تشکیل شده‌اند (Ruuska *et al.*2006). بسیاری از مطالعات نشان داده‌اند که شکل اصلی ذخیره سازی منبع ذخیره‌ایی کربوهیدرات‌ها در ساقه گندم ، فروکتان بوده که از نوع الیگو برپایه فروکتوز و پلی ساکاریدهای مشتق شده از ساکارز هستند (Nouri *et al.*2016). بسیاری از محققان گزارش کرده اند که ارقام گندم متحمل به خشکی نسبت به ارقام گندم حساس به خشکی، فروکتان بیشتری تولید می‌کنند (Joudi *et al.* 2012; Xue *et al.* 2008). همچنین تغییرات بیان برخی از ژن‌ها در سوخت و ساز کربوهیدرات در دوره تنش خشکی نقش داشتند (Xue & Loveridge 2004; Yamaguchi-Shinozaki, 2003). تنش خشکی باعث افزایش قابلیت انتقال مجدد نیتروژن از منابع ذخیره شده در ساقه ها و میانگره‌ها می‌شود. تحمل گیاهان در برابر تنش‌های غیرزیستی را

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1400.10.1.10.0]

می‌توان از طریق تجمع قندهای محلول، مانند فروکتان افزایش داد. گزارشات قبلی نشان داد که نقش انتقال مجدد فروکتان ساقه بر عملکرد گندم نان در شرایط تنش نقش بسزایی دارد (Ahmadi *et al.* 2003).

تجمع و انتقال مجدد فروکتان و همچنین بیان نسبی ژنهای اصلی سوخت و ساز فروکتان در میانگره‌های پنالتیمت ساقه در ارقام متحمل در شرایط تنش و بدون تنش از اهمیت بالایی برخوردار است. ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی معمولاً بیش از ژنوتیپ‌های حساس میزان بالاتری از منبع ذخیره ایی کربوهیدرات را در ساقه تجمع می دهند .کربوهیدرات محلول در آب را می توان به عنوان نشانگرهایی برای انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل در شرایط تنش معرفی نمود (Kerepesi & Galiba 2000). افزایش منبع ذخیره ایی کربوهیدرات و ذخایر کربوهیدرات بیشتر در ساقه گندم ارقام متحمل به تنش خشکی به خوبی ثابت شده است. منبع ذخیره ایی کربوهیدرات ها مانند فروکتان از ماکرومولکول‌های بیولوژیکی در برابر اثرات مخرب تنش غیر زیستی با تثبیت غشا و به عنوان حدواسطه های تحمل به تنش محافظت می‌کنند. همچنین نقش مهم منبع ذخیره‌ایی کربوهیدرات ها در تحمل به تنش‌های غیرزیستی از طریق تنظیم اسمزی و برهم‌کنش مستقیم آنها با لایه های چربی غشا نیز گزارش شده است (Mittler *et al* .2004). علاوه براین ، فروکتان در مهار انواع اکسیژن فعال در مجاورت غشاهای اندامک‌ها نقش دارند. این واکنش‌ها می توانند به ژنوتیپ‌های متحمل کمک کنند تا فتوسنتز خود را در شرایط تنش حفظ نمایند (Mittler *et al* .2004). محصولاتی مانند جو که در مناطق نیمه خشک رشد می کنند ممکن است در طول رشد، به ویژه در زمان آنتزیز(گرده افشانی) و پر شدن دانه دچار کم آبی شوند، که این امر آنها را بیشتر به کربوهیدرات‌های محلول در آب وابسته می‌کند. کربوهیدرات‌های محلول در آب شامل فروکتان، گلوکزو ساکارز می باشند و فروکتان ها مهمترین کربوهیدرات-های ذخیره شده هستند (Hübner *et al*.2015; Goggin and Setter, 2004). مطالعات قبلی نشان داده است که ماده خشک پدانکل در چندین رقم تحت تیمار خشکی کاهش یافت، در حالی‌که ارقام متحمل به خشکی مقدار ماده خشک بیشتری را نشان دادند (Ehdaie *et al*.2006).

پیری برگ‌ها در پاسخ به تنش خشکی

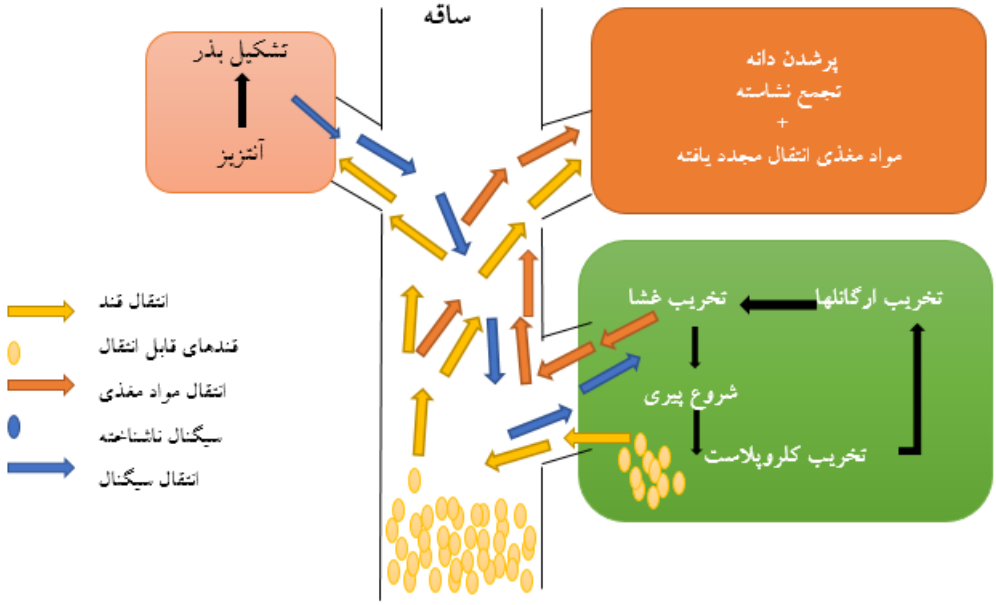
فنوتیپ رنگ سبز بیشتر به فتوسنتز جاری متکی است و کلروفیل برگ عملکرد بیشتری را در خود نگه می‌دارد که آن‌ها را قادر می سازد کربوهیدرات ها را سنتز کرده و در طول گلدهی و همچنین در طول رشد بذر اسیمیلات ایجاد کنند. تاخیر در شروع یا کند شدن پیری در سورگوم ، گندم ،برنج و ذرت و همبستگی مثبت بین کارآیی استفاده از آب و عملکرد نهایی برای مقابله با تنش خشکی انتهایی فصل وجود دارد (Condon *et al.* 2004). تأثیر فنوتیپ سبز-ماندن و سهم بافت فعال فتوسنتزی آن در سنبله تحت تنش خشکی انتهایی از اهمیت بالایی در غلات برخوردار است. تحقیقات اخیر بار دیگر اهمیت فتوسنتز سنبله و منبع اسیمیلات برای عملکرد مناسب دانه در شرایط تنش را ثابت کردند (Kohl *et al.* 2015). در شرایط تنش خشکی، پیری باعث انتقال مجدد کربن و نیتروژن از بافت های رویشی (برگ و ساقه ها) به دانه ها می شود و سرعت پر شدن دانه ها را تسریع می کند. این حوادث، سوخت و ساز کربن و نیتروژن را تغییر داده و سازو کارهای انتقال را مختل می‌کند که منجر به اختلال در منبع-مخزن می شود که از طریق شبکه پیچیده‌ایی از هورمون ها و یک شبکه تنظیمی از ژن‌ها کنترل می‌شود (Thomas & Ougham,2014).

به طور کلی، ترکیبی از انتقال مجدد سریع و افزایش میزان پر شدن دانه می‌تواند کاهش بیش از حد فتوسنتز و دوره کوتاه پر شدن دانه را جبران کند که در نهایت باعث بهبود وزن دانه و کیفیت دانه در غلات می‌شود. نقش تاقل‌های فعال شده در طی فرآیند انتقال مجدد نقش مهمی در تنظیم پویایی منبع-مخزن در ساقه ایفا می نمایند (Gregersen *et al*. 2013). در شرایط خشکی انتهایی فصل رشد، کاهش عملکرد غلات در نتیجه محدودیت های منبع و مخزن می باشد. کاهش عملکرد جو و سایر محصولات با اسیمیلاسیون حاصل از فتوسنتز جاری برای تولید دانه کافی نبوده و اهمیت فعالیت مخزن در تعیین عملکرد تحت خشکی انتهایی فصل رشد برجسته می‌باشد. قدرت مخزن نقش اصلی در پر شدن دانه در غلات را دارد. استفاده نیتروژن در مرحله تمایز سنبلچه باعث افزایش ذخایر منبع ذخیره ایی

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOR: 20.1001.1.25885073.1400.10.1.10.0]

کربوهیدرات قبل از گلدهی و قدرت مخزن در گیاهان می‌شود. علاوه بر این، تعداد کمتری از سلول‌های آندوسپرم عامل محدود کننده قدرت مخزن، میزان تجمع محصول ذخیره سازی و مدت زمان پر شدن بذر برای افزایش وزن دانه در شرایط خشکی شناخته شده است (Sreenivasulu *et al.* 2012). از آنجا که نشاسته فرم ذخیره غالب کربوهیدرات ها در غلات است ، فعالیت آنزیم‌های دخیل در تبدیل ساکارز به نشاسته از عوامل اصلی تعیین کننده فعالیت مخزن و از این رو عملکرد محصول هستند (Wang *et al* 2018).

ساکارز سنتاز یکی از آنزیم‌های دخیل در سنتز نشاسته بوده که نقش مهمی در تبدیل ساکارز به فروکتوز داشته و گلوکز را کاتالیز می‌کند. ساکارز سنتاز یکی از آنزیم‌های مهم برای تامین نشاسته در چندین محصول از جمله غلات است و (Sreenivasulu & Wobus, 2013) فعالیت این آنزیم عامل اصلی تعیین کننده مدت زمان پر شدن دانه در جو و سایر غلات در هم شرایط مطلوب و کمبود آب است (Worch *et al.* 2011). از طرف دیگر ، فعالیت اسید اینورتراز، آنزیم دیگری که در تجزیه ساکارز به ویژه در مراحل اولیه رشد دانه در جو نقش دارد (Sreenivasulu *et al.* 2004). بنابراین ، مسیرهای مختلف شکستن ساکارز وابسته به تنش خشکی بوده که مرتبط به فیزیولوژی بذر پس از گلدهی می باشد. انتقال نیتروژن و ساکارز در شرایط تنش از دومسیر تجزیه پروتئین های کلروپلاست و غشای سلولی و همچنین انتقال ساکارز از طریق فتوسنتز برگهای تازه فراهم می شود (شکل ۱).



شکل ۱- نمودار نشان دهنده اثر برهم کنش صفت سبز ماندن و پیری انتهایی فصل در گیاهان است. صفت سبز–ماندن فتوسنتز کافی را به عنوان قند قابل انتقال (پیکان نارنجی) برای رشد بذر و تجمع نشاسته بالادر هنگام پر شدن دانه فراهم می‌کند با آغاز بذردهی، مواد مغذی اضافی (پیکان قهوه ای) به دانه های در حال رشد انتقال می یابند. پیکان آبی نشاندهنده سیگنالینگ ناشناخته بوده که از اندام بذری روند پیری در برگ‌ها را آغاز می‌کند (Jagadish *et al.*2015).

Fig 1. Schematic diagram showing integrative effects of stay-green and terminal senescence traits in plants. Extended stay-green trait provides sufficient photosynthate available as transportable sugar (orange arrows) for floral development during grain filling. Conversely, initiation of terminal senescence after seed set provides additional nutrient supply (brown arrows) to the developing grains. An unknown signaling component from the floral organ (blue arrows) is thought to initiate the senescence process in leaves.

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOR: 20.1001.1.25885073.1400.10.1.10.0]

پرشدن دانه در شرایط تنش خشکی و عوامل موثر در آن

پر شدن دانه غلات به دو منبع عمده کربن شامل فتوسنتز جاری در برگها و اندامهای غیربرگی و همچنین مواد ذخیره شده در غلاف ساقه و برگ بستگی دارد. تجمع و استفاده از کربوهیدرات-های محلول به شرایط رشد و ژنوتیپ‌ها وابسته است (Kobata & Palta,1992).. در میان سه میانگره از ساقه اصلی (پدانکل، میانگره پنالتیمیت و میانگره زیرین) تفاوت‌هایی در انتقال مواد وجود دارد. میانگره پنالتیمیت‌ها مکان‌های ذخیره ایی اصلی برای انتقال مجدد منبع ذخیره ایی کربوهیدرات در طول دوره پر شدن دانه هستند. به طور کلی، منبع ذخیره ایی کربوهیدرات از ۱۰ تا ۲۰ روز پس از گلدهی تجمع می‌یابد و منبع ذخیره ایی کربوهیدرات ذخیره شده می تواند به بیش از ٤٠ درصد از وزن خشک کل ساقه در گندم برسد(Joudi *et al.*2012 ; Kosova *et al.*2011). انتقال مجدد ذخیره ساقه در ارقام مختلف گندم تحت تنش خشکی نهایی تغییر می کند. اهدایی و همکاران دریافتند که ماده خشک انتقال یافته در میانگره پدانکل تحت تیمار خشکی در چندین رقم کاهش یافت در حالی که در ارقام دیگر از جمله N49 ماده خشک انتقال یافته بیشتری را در شرایط خشکی نشان دادند (Ehdaie *et al.*2006; Bahraei *et al.*2004). همچنین میزان ماده خشک انتقال یافته و کارایی انتقال مجدد در بین گره های مختلف ساقه اصلی (گره زیرین، پدانکل، پنالتیمیت) بین ارقام متفاوت بود (Salekdeh & Komatsu, 2007).

در شرایط پرشدن دانه عواملی مانند بیوسنتز فروکتان، کارایی انتقال مجدد، طول میانگره، سیستم ریشه دهی عمودی و جانبی، ظرفیت فتوسنتزی در طی پر شدن دانه، و تجمع پرولین، قندهای محلول و اسمولالیته در طول گرده افشانی می‌تواند تحمل جو را به تنش افزایش دهد. تنش خشکی ممکن است منجر به کاهش سطح برگ و وزن خشک و باعث افزایش رشد ریشه شود. در طول دوره پر شدن دانه جو، تنش خشکی منجر به کاهش تعداد سنبله های بارور و کاهش تعداد کل پنجه ها می شود. در قسمت ذخیره کربوهیدرات محلول در سافه بخش اعظم این کربوهیدارت را فروکتان تشکیل می‌دهد. برای سنتر و تجزیه فروکتان پنج آنزیم اصلی دخیل هستند.

فعالیت آنزیم‌های تجزیه کننده ترکیبات ذخیره شده در ساقه

فروکتان‌ها بخش عمده ای از منبع ذخیره ایی کربوهیدرات ها را تشکیل می‌دهند و تحت شرایط تنش در قسمت‌های رویشی غلات بطور قابل توجهی افزایش می یابند . فروکتان‌ها توسط فروکتوزیل ترانسفرازها بیوسنتز می شوند. آنزیم‌های دخیل در بیوسنتز فروکتان شامل ساکارز: ساکارز ۱-فروکتوزیل ترانسفراز (1- SST)و ساکارز: فروکتان ٦-فروکتوزیل ترانسفراز (6-SFT) نقش اساسی در بیوسنتز فروکتان به ترتیب در گندم وجود دارد (Nagaraj *et al.* 2004). افزایش بیان ژنهای 1-SST و 6-SFT توسط تنش اسمزی در ساقه های گندم گزارش شده است (Xue *et al.* 2008). ذخیره سازی طولانی مدت فروکتان در میانگره‌های ساقه به عنوان مکان‌های ذخیره سازی اصلی تقریباً تا دوره پر شدن اواسط دانه اتفاق می‌افتد (Schnyder 1993) . اهمیت انتقال مجدد این ذخایر ساقه ای در شرایط تنش خشکی و گرما زمانی آشکار می‌شود که سیستم‌های فتوسنتزی در دوره پرشدن دانه کارایی خود را از دست بدهند (Blum 1998).

هنگامی که تقاضا برای پر کردن دانه افزایش یابد و ساکارز محدود شده، در نتیجه فروکتان تخریب شده تا تعداد بیشتری فروکتوز و ساکارز آزاد شوند. انتقال مجدد کربوهیدرات‌های ذخیره شده نیاز به هیدرولیز فروکتان دارد که توسط اگزوهیدرولازهای فروکتان (Fructan exohydrolase=FEH) ، عمدتا فروکتان ۱-اگزوهیدرولازها (1- FEHs) کاتالیز می شوند. احتمالاً FEHهای گندم و ترانسفرازهای فروکتوزیل در سطح رونویسی کنترل می شوند (Van Laere & Van den Ende 2002; Zhang *et al.* 2009). ژانگ و همکاران (۲۰۰۹) بیان کردند که ژن 1-FEH w3 در حدود ۲۰-۲۵ روز پس از گلدهی در ساقه های گندم تحت خشکی انتهایی فصل، افزایش بیان نشان داد (Zhang *et al.*2009). در مطالعه‌ایی نشان داده شد که ژن 1-FEH w3به عنوان عامل اصلی در فرآیند انتقال مجدد فروکتان ساقه است و یک مارکر پلی مورفیسم تکثیر شده 1-FEH w3 به عنوان یک نشانگر مفید برای انتخاب انتقال مجدد فروکتان در ساقه گندم برای اصلاح در مقابل تنش انتهایی معرفی گردید (Zhang *et al.* 2015). در شرایط تنش خشکی ، فتوسنتز محدود

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOR: 20.1001.1.25885073.1400.10.1.10.0]

شده و فروکتان تجزیه می شود. ساکارز توسط محصولات ساکارز فسفات سنتاز و ساکارز ٦ فسفات فسفاتاز از محصولات تخریب تولید شده (فروکتوز) سنتز شده و به دانه در حال رشد منتقل می شود. این سهم انتقال ساکارز از ساقه به دانه گندم برای به حداکثر رساندن عملکرد تحت تنش خشکی انتهایی نسبتاً مهم تر به نظر می رسد (Joudi *et al.* 2012).

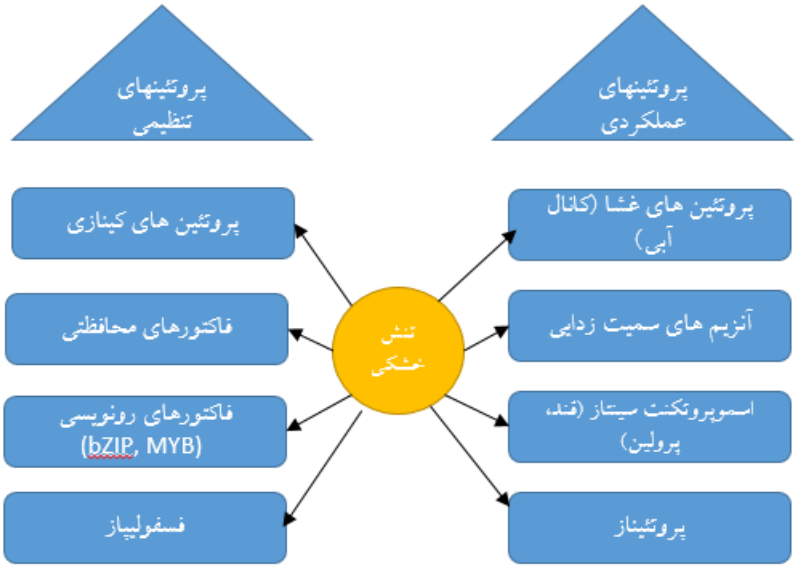
ظرفیت فتوسنتز ، کارایی استفاده از کربن و تنفس باعث تفاوت در تجمع منبع ذخیره‌ایی کربوهیدرات‌ها در ساقه گندم در بین ژنوتیپ ها می شود (Xue *et al.*2008). به این ترتیب، واریته های گندم متحمل می توانند رابطه بین جذب CO_2 (منبع) و عملکرد دانه (ذخیره) تحت تنش خشکی را با استفاده از انتقال مجدد کربن به عنوان منبع دوم فراهم کنند (Gebbing & Schnyder, 1999). مطالعات مختلف نشان داده که پس از گلدهی ، هیدرولیز فروکتان به ساکارز و فروکتوز افزایش یافته تا سرعت پرکردن دانه را حفظ کند ، به ویژه هنگامی که فتوسنتز فعلی تحت تنش آب به طور جدی مختل شود. تنظیم پیچیده ای از ژن های متابولیکی فروکتان و وضعیت کلی قند گیاه تحت تنش خشکی مشاهده شده است (Yang *et al.* 2004). افزایش میزان انتقال مجدد منبع ذخیره ایی کربوهیدرات ها در طول دوره پرشدن دانه در شرایط تنش خشکی تأیید شده، اما هیچ مدرکی از انتقال مجدد فروکتان تحت تنش شوری ارائه نشده است (Ehdaie *et al.* 2006b). درک بهتر پاسخ‌های فیزیولوژیکی و مولکولی ارقام متحمل در برابر حساسیت به تنش خشکی در طراحی استراتژیهای توسعه ژنوتیپ‌های گندم متحمل به خشکی در برنامه های اصلاح مفید خواهد بود.

مطالعه ایی برروی ۸۱ رقم گندم ایرانی بر اساس تغییرات وزن خشک ساقه انجام شد. چهار رقم با میزان متفاوت درانتقال مجدد منبع ذخیره ایی کربوهیدرات، برای ارزیابی بیان ژن های مربوطه انتخاب شدند. بیان ژن‌های مرتبط با هیدولیز و بیوسنتز فروکتان در ساقه گندم تحت تنش خشکی انتهایی فصل بر ترکیبات منبع ذخیره ایی کربوهیدرات در طول دوره پر شدن دانه نقش مهمی ایفا می‌کردند (Joudi *et al.*2012). پروتئین‌های تنظیمی و عملکردی در پاسخ به تنش خشکی شامل پروتئین کینازها و چاپرون‌ها و LEA و فاکتورهای رونویسی ناقل‌های و آنزیم‌های گلوتاتیون اس ترانسفرازها می‌باشند (شکل ۲).

انتقال مجدد نیتروژن پس از تخریب پروتئین‌ها در برگ‌های پیر تحت تنش خشکی

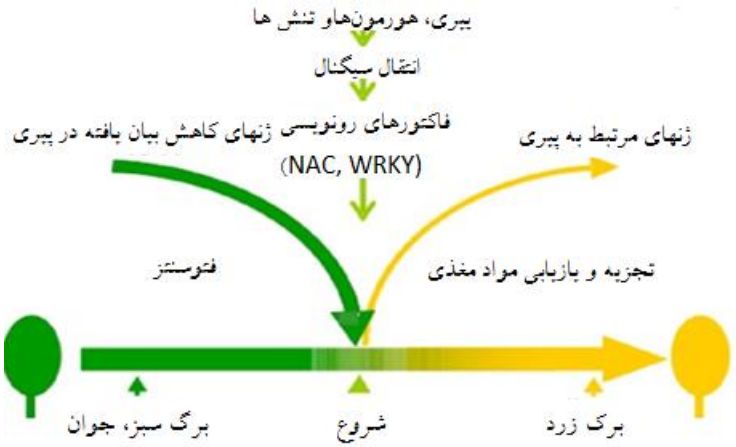
نیتروژن از نظر کمی مهمترین ماده مغذی برای رشد گیاه است. استفاده از نیتروژن توسط گیاهان شامل مراحل مختلفی از جمله جذب، انتقال، بازیابی و انتقال مجدد است. گیاهان در طول مراحل رشدی خود در معرض عوامل نامساعد محیطی قرار می-گیرند و نمی‌توانند از بسیاری از شرایط تنش غیرزیستی و زیستی فرار کنند. برای مقابله با این تنش‌های محیطی و زنده ماندن در محیط‌های متغیر، گیاهان مواد مغذی و انرژی را از آوند آبکش برگ‌های پیرشده به بافتهای درحال رشد و اندام‌های ذخیره سازی نظیر بذر انتقال می‌دهند. به این ترتیب ، گیاهان می‌توانند مواد مغذی و انرژی محدودی را برای دفاع، رشد و تولید بذر صرفه جویی کرده و از آنها استفاده کنند (Avila-Ospina *et al.*2014). انتقال مجدد نیتروژن، رقابت گیاهان به ویژه در شرایط محدود کننده نیتروژن برای کشاورزی را افزایش می‌دهد، کارایی انتقال مجدد نیتروژن بالا بوده زیرا می‌تواند نیاز به کود ازت را کاهش دهد تا هزینه قابل توجهی برای تولید محصولات کشاورزی را فراهم کند که اغلب کود نیتروژن باعث آلودگی محیط زیست می-شود. در محصولات زراعی، انتقال مجدد نیتروژن پس از آنتزیز در طی بلوغ بذر با عملکرد و کیفیت دانه ارتباط زیادی دارد (Kichey *et al.*2007). در غلات دانه ریز مانند گندم و برنج ، تا ۹۰ درصد محتوای نیتروژن دانه از قسمت‌های گیاه رویشی انتقال مجدد داشته، در حالی‌که این نسبت در ذرت تقریبا ۳۵-۵۵ درصد است (Hirel *et al.*2007). با شروع و پیشرفت پیری یا در اثر تنش خشکی، چندین ژن مرتبط به پیری بیان می‌شوند. در این شرایط گیاهان علاوه بر مقدار جزئی فتوسنتز، به تجزیه پروتئین‌ها در برگ‌ها و بازیابی و انتقال مجدد پروتئین به مواد ذخیره‌ایی می پردازند. خانواده عوامل رونویسی NAC و WRKY نقش مهمی در شبکه های تنظیم کننده ژن مرتبط با پیری در آرابیدوپسیس، برنج و گندم دارند (Schippers 2015; Bresson *et al.* 2017).

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOR: 20.1001.1.25885073.1400.10.1.10.0]



شکل۲- پروتئین های عملکردی و تنظیمی دخیل در پاسخ به تنش خشکی.

Fig 2. Functional and regulatory proteins involved in response to drought stress.



شکل ۳- تنظیم رونویسی ژنهای دخیل در پیری برگ، ژنهای مرتبط با پیری و کاهش بیان ژنهای پیری. (Ali et al.2018)

Fig 3. Transcriptional regulation of leaf senescence, Senescence associated genes (SAGs) and Senescence down-regulated genes (SDGs) (Ali *et al.*2018).

شبکه تنظیمی پیری برگ در گندم و جو بررسی شد و فاکتورهای رونویسی اعم از NAC و MYB، WRKY و AP2 / EREBP بیشترین نقش را ایفا کردند (شکل ۳).

انتقال نیتروژن به دانه های در حال رشد در تنش خشکی

انتقال نیتروژن حاصل از تخریب پروتئین (پلاستیدی) و سوخت و ساز اسید آمینه در پیر شدن سلول‌های برگ به مراحل پروتئینی آندوسپرم غلات، شامل چندین مرحله انتقال از راه دور و کوتاه است.ناقل های غشایی برای ترشح اسیدهای آمینه یا الیگوپپتیدها از واکوئل‌ها و کلروپلاست‌ها ضروری هستند. در حالی که اخیراً محققان مشاهده کردند که ناقل‌های واسطه جریان ساکارز از سلولهای مزوفیل به آپوپلاست در آرابیدوپسیس نقش مهمی در این انتقال دارند. اطلاعات کمی در مورد جریان اسید آمینه از سلول‌های مزوفیل برگهای پیر موجود می‌باشد (Feng *et*

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1400.10.1.10.0]

(*al.*2020). در مزوفیل برگ، حمل و نقل باید به سمت لوله‌های آوندی انجام شود. بارگذاری محصولات فتوسنتز و اسیدهای آمینه در آبکش به خوبی بررسی شده و در بیشتر گونه ها از جمله گندم و جو این فرآیند از سمت آپوپلاست رخ می‌دهد. جذب ساکارز و اسیدهای آمینه به درون کمپلکس سلول همراه با ناقل‌های خاص انجام می‌شود (Lalonde et al. 2004). غلظت‌های بالای کربن، نیتروژن و سایر ترکیبات در شیره آبکش وجود دارد و امکان انتقال کارآمد ساکارز و اسیدهای آمینه به بذور در حال رشد را فراهم می‌کند (Caputo et al. 2001). سازو کارهای انتقال آوند چوبی به آبکش در بافت های ساقه فوقانی شناسایی شده‌اند و برای انتقال اسیدهای آمینه یا انتقال غیرمستقیم (از طریق سیستم ریشه) اسیدهای آمینه برگ به دانه‌ها مهم هستند. انتقال مجدد نیتروژن از برگ پیر به دانه در حال رشد با جزئیات آورده شده است، اما لازم به یادآوری است که انتقال مجدد نیز در طی رشد گیاه رویشی به ویژه از برگ‌های مسن تر تا جوان‌تر اتفاق می‌افتد. به‌علاوه، حتی توزیع مجدد از بالاترین برگهای گیاه گندم یا جو به دانه‌های در حال رشد ممکن است به طور غیرمستقیم اتفاق بیفتد. یک مثال انتقال مجدد غیر مستقیم، از طریق گلوم (که در نهایت مواد مغذی در زمان پیری به بذور) اتفاق می افتد (Feller *et al.* 2007). اسیدهای آمینه منتقل شده از برگ به ریشه از طریق انتقال آبکش در جریان تعرق (آوند چوبی) به برگ‌ها انتقال می‌یابند. با این حال، از آنجا که سرعت تعرق در دانه‌های در حال رشد معمولاً کم است، انتقال آوند چوبی به آوند آبکش در پدانکل برای انتقال نیتروژن مصرفی و سایر املاح به بذرها صورت می-گیرد (Feller *et al.* 2007).

تخریب و انتقال مجدد پروتئین های پلاستیدی

مطالعات انتقال نیتروژن برای انتقال مجدد از برگ‌های پیر تا دانه های در حال رشد به بیش از ۳۰ سال قبل برمی‌گردد. در سلول-های مزوفیل برگ گندم، حدود یک سوم کل نیتروژن مصرفی در یک آنزیم روبیسکو وجود دارد که اغلب از آن به عنوان فراوان-ترین پروتئین جهان یاد می‌شود (Peoples & Dalling 1988; Feller *et al.* 2007). علاوه بر روبیسکو، پروتئین‌های پلاستیدی، آنزیم‌های چرخه کالوین و پروتئین‌های لازم برای واکنش‌های نوری فتوسنتز در غشای تیلاکوئید قرار دارند (Peoples & Dalling, 1988). پروتئازهای فعال (آندوپپتیدازهای سیستئین با PH اسیدی) که در برگهای پیر وجود دارند در قسمتهای لیتیک واکوئلی یافت می‌شوند (Feller *et al.* 2007). شواهد مربوط به اهمیت پروتئولیز پلاستییدی نشان می‌دهد که این اندامک‌ها حاوی پروتئازهای زیادی از جمله اعضای خانواده های Clp، FtsH، Lon و همچنین مکمل آمینوپپتیدازهای فعال هستند (Schuhmann & Adamska 2012). علاوه بر این، یک سری مطالعات نشان داد که کلروپلاست‌های ایزوله که در نور یا تاریکی انکوبه می‌شوند حداقل می‌توانند تخریب روبیسکو را آغاز کنند و منجر به ایجاد قطعات تجزیه شده ناشی از هیدرولیز زیر واحد بزرگ آن شود (Zhang et al. 2007) . در مطالعات دیگری نشان داده شد که تخریب روبیسکو در محلول‌های شیمیایی کلروپلاست‌های گندم خالص شده و تجزیه این پروتئین و احتمالاً سایر پروتئین‌ها توسط تنش اکسیداتیو ممکن است برای شروع کاتابولیسم پروتئین مهم باشد (Desimone *et al.* 1998; Ishida *et al.*1999). آنالیز ترنسکریپتوم برگ‌های پیر جو نشان داد که ژنهای پروتئاز سرین و سیستئین به وفور در برگها وجود دارند، فعالیت این پروتئین‌ها به طور معمول در واکوئل‌های لیتیک صورت می‌گیرد (Jukanti *et al.* 2008). پروتئازهای دخیل در تجزیه پروتئین‌های برگ در جدول ۱ نشان داده شده است. احتمالا پروتئازهای مستقر در کلروپلاست برای (شروع) تخریب پروتئین تیلاکوئید مهم باشند. علاوه بر این، پروتئازها ممکن است از طریق تخریب کامل با استفاده از اتوفاژی آماده کنند.

سیگنالینگ پیری و فاکتورهای رونویسی در انتقال مجدد کربن و نیتروژن در تنش خشکی

در زمان پیری برگ، فرم‌های ترجیحی انتقال مجدد نیتروژن بیشتر به صورت اسیدهای آمینه و پپتیدها همراه با انتقال مجدد کربن می باشند. مطالعات انجام شده روی پروتئولیز و انتقال مجدد نیتروژن در دوران پیری برگ نشان داد که فرآیندهای اصلی انتقال مجدد شامل پروتئولیز پروتئین هایی مانند روبیسکو به اسید آمینه توسط پروتئازها و انتقال آنها به اندام مخزن می‌شود. در طی روند پیری، ژن های مرتبط با انتقال نیتروژن و پروتئازها افزایش بیان نشان

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1400.10.1.10.0]

می‌دهند (Roberts *et al.* 2012). مولکولهای نیتروژن غیرآلی می‌توانند از برگهای پیرتا مخازن به فرم نیترات، آمونیوم و اوره توسط ناقل‌های مربوطه انتقال یابند Masclaux-Daubresse *et al.* (2010). نقش ناقل‌های NRT1.7 و NRT2.5 در انتقال مجدد نیترات از برگ های منبع به اندام‌های مخزن می‌باشد (Fan *et al.*2009). تاقل‌های NRT1.6، NRT1.5 و AMT1.5 در انتقال نیترات و آمونیوم دخالت دارند (Bohner *et al.*2015).

در روند پیری برگ گندم، مجموعه ای از ژن‌ها در مراحل اوایل پیری برگ (NF-YA) افزایش می یابند در حالی که ژن ها در مراحل انتهایی شامل CAMTA، GRAS، MADS_II و NAC هستند. همراه با پیر شدن فاکتورهای رونویسی bHLH، TCP و MADS_box عمدتاً در مراحل اولیه پیری کاهش بیان داشتند. در حالی که GATA و MADS_box در مراحل بعدی پیر شدن تنظیم می‌شوند. شبکه های تنظیمی شامل عوامل رونویسی مختلفی هستند که توسط هورمون های مختلف گیاهی هدایت می شوند. اخیراً مروری بر ٤٨ ژن NAC جو انجام شد که بسیاری از این ژن ها (اما نه همه) در پیر شدن برگ پرچم جو افزایش بیان نشان دادند. در میان WRKYها، مطالعات نشان داده که AtWRKY53، تنظیم کننده مثبت روند پیری است (Miao *et al.* Zentgraf *et al.*2004; 2001). اطلاعات محدودی در مورد تنظیم پیر شدن توسط فاکتور رونویسی برای گندم و جو در دسترس است. محققان بررسی کردند که هنگام مقایسه سطح رونویسی در یک سری از اندام های گیاهی، بیان HvWRKY23 با AtWRKY53 ارتباط مثبت نشان داد (Mangelsen *et al.* 2008). بنابراین HvWRKY23 در تنظیم پیری برگ غلات نقش دارد. به طور خاص، در یک لاین جهش یافته بیان WRKY53و SAG12در مراحل رشدی با کاهش همراه بود (Fischer-Kilbienski *et al.* 2010). در مورد فاکتورهای رونویسی، اطلاعات کمی در مورد ژن‌ها و پروتئین‌های درگیر در تنظیم پیری از طریق انتقال سیگنال (فرآیندهای فسفوریلاسیون/ دفسفریلاسیون، یوبی‌کوینیتین و سیگنال‌دهی هورمون‌ها) برای گندم یا جو در دسترس است (Krugman *et al.2010*). ژن‌های کد کننده پروتئین کیناز، نقش مهمی در تنظیم زمان گلدهی دارند. خصوصیات عملکردی این ژن‌ها، کنترل شبکه های تنظیمی بوده که پیری را در غلات کنترل می‌کنند و همچنین ممکن است از مسیرهای سیگنالینگ در کنترل زمان گلدهی استفاده نمایند (جدول ۱).

جدول ۱- ژنها و پروتئین های دخیل در پیری برگ

Table 1. Genes and proteins involved in leaf senescence.

مشخصات ژنها و پروتئین‌ها	نام ژن/پروتئین	توصیف	منابع
تجزیه پروتئین	HvSAG12	cysteine protease	(Hollmann *et al.*2014)
	Subtilase	Subtilases	(Hollmann *et al.*2014)
	UBC5	ubiquitin.E2	(Hollmann *et al.*2014)
	RGLG2	ubiquitin.E3.RING	(Hollmann *et al.*2014)
	UBP5	ubiquitin.ubiquitin protease	(Sultana *et al.*2021)
تنظیم رونویسی RNA	MYB	MYB-related transcription factor family	(Hollmann *et al.*2014)
	HvNAC013	NAC domain transcription factor family	(Hollmann *et al.*2014)
	HvWRKY12	WRKY domain transcription factor family	(Sultana *et al.*2021)
	IAA16	Aux/IAA family	(Hollmann *et al.*2014)
	AFO	C2C2(Zn) YABBY family	(Sultana *et al.*2021)
	HvNAC001	NAC domain transcription factor family	(Hollmann *et al.*2014)
پروتئین های مرتبط با پیری	SAG14	Blue copper-binding protein (membrane)	(Miller *et al.*1999)
	ACS6	ACC synthase	(Miller *et al.*1999)
	SAG21	Late embryogenesis-abundant gene	(Miller *et al.*1999)

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOR: 20.1001.1.25885073.1400.10.1.10.0]

تخریب پروتئین‌ها در دوران پیری برگ، اسیدهای آمینه آزاد را برای بازیابی مواد مغذی فراهم می‌کنند و مواد مغذی به بافت‌های سبز در حال رشد منتقل می‌شوند، یا با تغذیه سوخت و ساز انرژی از چرخه تری کربوکسیلیک اسید، سوخت و ساز سلول را تأمین کرده و یا پر کردن دانه‌ها را برای تولید بذر فراهم می‌کند (Zientara-Rytter *et al.*2011). در مطالعه‌ایی نشان داده شد که اسیدهای آمینه در دوران پیری ناشی از تاریکی و در پاسخ به محدودیت نیتروژن تجمع می‌یابند (Zhou *et al.*2013) .

نتیجه گیری: طی ۳۰ سال گذشته درک مطلوبی از سازو کار و سیگنالینگ مولکولی از پیری برگ غلات ایجاد شده است. غلات به عنوان یکی از مهمترین گونه‌های زراعی، نقش مهمی در تامین غذای مردم جهان ایفا می‌کند. عملکرد زیاد دانه مهمترین هدف اصلاح برای این گونه می باشد. خشکی، گرما و سایر تنشهای غیرزیستی به ویژه در مرحله پرشدن دانه بر رشد و بهره وری غلات تأثیر زیادی می گذارد. هدف اصلاح‌گران انتخاب ارقامی است که دارای ظرفیت انتقال مجدد نیتروژن و کربن بالا و همچنین انتخاب ژنوتیپ هایی با قابلیت فتوسنتز بالا باشد. همچنین محققان برای اصلاح ارقام به تنش‌ها نیاز به درک اساس ژنتیکی پتانسیل عملکرد، کارایی فیزیولوژیکی (نرخ زیست توده و تجمع عملکرد دانه) و سازو کارهای تحمل به خشکی اجزا دارند که به عنوان استراتژی‌های کارآمد برای اصلاح و انتخاب به کمک نشانگر برای صفت تحمل به خشکی است. این درحالی است که ذخیره ساقه منبع مهمی برای پر کردن دانه در شرایط تنش خشکی است، اما وقایع مولکولی مرتبط یا انتقال مجدد ذخایر ساقه تحت تنش به خوبی بررسی نشده است. براساس اطلاعات موجود می‌توان گفت که در مراحل انتهای رشد و پرشدن دانه هم در شرایط نرمال و تنش، گیاه از انتقال مجدد موادی که قبلا در ساقه ذخیره شده استفاده می‌نماید و همچنین برای تامین نیاز کربنی و نیتروژن از تخریب پروتئین‌های موجود در برگ برای انتقال نیتروژن برای پرشدن دانه استفاده می‌نمایید. تلاش برای رسیدن به درک کامل فرآیند پیری گیاه و در پاسخ به تنش خشکی براساس روابط منبع –مخزن در دوران پیری، اثر متقابل بین زمان گلدهی و تنظیم پیری و اثر متقابل بین پیری و واکنش گیاه به تنش‌های غیرزیستی (به ویژه سطح خشکی و عناصر غذایی) می‌بایست به طور کامل بررسی شود. استفاده از تکنیک های مولکولی و امیکس(ترنسکریپتومیکس، پروتئومیکس، متابولومیکس) تعدادی از فرآیندها و ژن‌های تنظیم کننده پیری را شناسایی کرده است. برخی از این یافته‌ها ممکن است برای اصلاح مولکولی و رویکردهای تراریخته با هدف بهبود پارامترهایی مانند کارآیی استفاده از مواد مغذی و عملکرد ارزشمند باشند.

منابع

Ahmadi J, Zali AA, Samadi BY, Talaie A, Channadha MR, Saeidi A. 2003. A study of combining ability and gene effect in bread wheat under drought stress conditions by diallel method. Iranian Ournal Of Agriculture Science.34,1-8. (In Farsi with English abstract)

Ali A, Gao X, Guo Y.2018. Initiation, progression, and genetic manipulation of leaf senescence. Methods Molecular Bioliology. 1744,9-31.

Askary M, Behdani MA, Parsa S, Jamialahmadi M, Mahmoodi S.2017. Effects of water stress and manure on stomatal conductance, relative water content, photosynthetic pigments and quantitative and qualitative yield of Thymus vulgaris L. and Thymus daenensis Celak. Iranian Journal of Medicinal and Aromatic Plants. 33. (In Farsi with English abstract)

Avila-Ospina L, Moison M, Yoshimoto K, Masclaux-Daubresse C. 2014. Autophagy, plant senescence, and nutrient recycling. Journal of Experimental Botnay. 65, 3799–3811.

Bahraei S, Saidi A, Alizadeh D. 2004. High molecular weight glutenin subunits of current bread wheats grown in Iran. Euphytica. 137,173-9.

Blum A. 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilisation. Euphytica. .100, 77-83.

Bohner A., Kojima S., Hajirezaei M., M. Melzer, von Wiren N. 2015. Urea retranslocation from senescing Arabidopsis leaves is promoted by DUR 3- mediated urea retrieval from leaf apoplast, Plant journal. 81,377–387.

Bresson J, Bieker S, Riester L, Doll J, Zentgraf U. 2018. A guideline for leaf senescence analyses: from quantification to physiological and molecular investigations. Journal of Experimental Botany. 6,769-86.

Caputo C, Fatta N, Barneix AJ. 2001. The export of amino acid in the phloem is altered in wheat plants lacking the short arm of chromosome 7B. Journal of Experimental Botany .52,1761–1768.

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1400.10.1.10.0]

Condon AG, Richards RA, Rebetzke GJ, Farquhar GD.2004. Breeding for high water-use efficiency Journal of Experimental Botany. 55, 2447–2460. doi: 10.1093/jxb/erh277.

Desimone M, Henke A, Wagner E. 1996. Oxidative stress induces partial degradation of the large subunit of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in isolated chloroplasts of barley. Plant Physiology 111, 789–796.

Diaz C, Lemaître T, Christ A, Azzopardi M, Kato Y, Sato F, Morot-Gaudry JF, Le Dily F, Masclaux-Daubresse C. 2008. Nitrogen recycling and remobilization are differentially controlled by leaf senescence and development stage in Arabidopsis under low nitrogen nutrition. Plant physiology.147,1437-49.

Distelfeld A, Avni R, Fischer AM. 2014. Senescence, nutrient remobilization, and yield in wheat and barley. Journal of Experimental Botany. 65, 3783–3798. doi: 10.1093/jxb/ert477 .

Ehdaie B, Alloush GA, Madore MA, Waines JG. 2006. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. Postanthesis changes in internode water-soluble carbohydrates. Crop Science .46:2093–103.

Fait A, Nesi AN, Angelovici R, Lehmann M, Pham PA, Song L, Haslam RP, Napier JA, Galili G, Fernie AR. 2011. Targeted enhancement of glutamate-to-γ-aminobutyrate conversion in Arabidopsis seeds affects carbon-nitrogen balance and storage reserves in a development-dependent manner. Plant physiology. 157,1026-42.

Fan SC, Lin CS, Hsu PK, Lin SH, Tsay YF. 2009.The Arabidopsis nitrate transporter NRT1. 7, expressed in phloem, is responsible for source-to-sink remobilization of nitrate. The Plant Cell. 21,2750-61.

Feller U, Anders I, Mae T. 2007. Rubiscolytics: fate of Rubisco after its enzymatic function in a cell is terminated. Journal of Experimental Botany.59, 1615– 1624.

Feng X, Liu W, Qiu CW, Zeng F, Wang Y, Zhang G, Chen ZH, Wu F. 2020. HvAKT2 and HvHAK1 confer drought tolerance in barley through enhanced leaf mesophyll H+ homoeostasis. Plant biotechnology journal. 18,1683-96.

Fischer-Kilbienski I, Miao Y, Roitsch T, Zschiesche W, Humbeck K, Krupinska K. 2010. Nuclear targeted AtS40 modulates senescence associated gene expression in Arabidopsis thaliana during natural development and in darkness. Plant molecular biology. 73,379-90.

Gebbing T, Schnyder H.1999. Pre-anthesis reserve utilization for protein and carbohydrate synthesis in grains of wheat. Plant physiology. 121, 871-8.

Gomes de Oliveira Dal'Molin C, Quek LE, Saa PA, Nielsen L K. 2015. A multi-tissue genome-scale metabolic modeling framework for the analysis of whole plant systems. Frontiers. Plant Science. 6:4. 10.3389/fpls.2015.00004.

Götz KP, Staroske N, Radchuk R, Emery RN, Wutzke KD, Herzog H, Weber H. 2007. Uptake and allocation of carbon and nitrogen in Vicia narbonensis plants with increased seed sink strength achieved by seed-specific expression of an amino acid permease. Journal of experimental botany. 1;58(12):3183-95.

Gregersen PL, Culetic A, Boschian L, Krupinska K. 2013. Plant senescence and crop productivity. Plant molecular biology. 1;82(6):603-22.

Hirel B, Le Gouis J, Ney B, Gallais A. 2007. The challenge of improving nitrogen use efficiency in crop plants: towards a more central role for genetic variability and quantitative genetics within integrated approaches. Journal of experimental botany. 1;58(9):2369-87.

Hollmann J, Gregersen PL, Krupinska K. 2014. Identification of predominant genes involved in regulation and execution of senescence-associated nitrogen remobilization in flag leaves of field grown barley. Journal of Experimental Botany. 1;65(14):3963-73.

Hortensteiner S, and Feller U. 2002. Nitrogen metabolism and remobilization during senescence. Journal of Experimental Botany. 53, 927–937. doi: 10.1093/jexbot/53.370.927.

Ishida H, Makino A, Mae T. 1999. Fragmentation of the large subunit of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase by reactive oxygen species occurs near Gly-329. The Journal of Biological Chemistry 274, 5222–5226.

Jagadish KS, Kavi Kishor PB, Bahuguna RN, von Wirén N, Sreenivasulu N. 2015. Staying alive or going to die during terminal senescence—an enigma surrounding yield stability. Frontiers in Plant Science. 30;6:1070.

Jongebloed U, Szederkényi J, Hartig K, Schobert C, Komor E.2004. Sequence of morphological and physiological events during natural ageing and senescence of a castor bean leaf: Sieve tube occlusion and carbohydrate back-up precede chlorophyll degradation. Physiologia Plantarum. 120,338-46.

Joudi M, Ahmadi A, Mohamadi V, Abbasi A, Vergauwen R, Mohammadi H, Van den Ende W. 2012. Comparison of fructan dynamics in two wheat cultivars with different capacities of accumulation and remobilization under drought stress. Physiologia Plantarum. 144(1):1-2.

Jukanti AK, Fischer AM. 2008. A high-grain protein content locus on barley (Hordeum vulgare) chromosome 6 is associated with increased flag leaf proteolysis and nitrogen remobilization. Physiologia Plantarum 132, 426–439.

Kerepesi I, Galiba G. 2000. Osmotic and salt stress-induced alteration in soluble carbohydrate content in wheat seedlings. Crop science. 40, 482-7.

Kichey T, Hirel B, Heumez E, Dubois F, Le Gouis J. 2007. In winter wheat (Triticum aestivum L.), post-anthesis nitrogen uptake and remobilisation to the grain correlates with agronomic traits and nitrogen physiological markers. Field Crops Research. 30;102(1):22-32.

Kobata T, Palta JA, Turner NC. 1992. Rate of development of postanthesis water deficits and grain filling of spring wheat. Crop science. 32:1238–42.

Kohl S, Hollmann J, Erban A, Kopka J, Riewe D, Weschke W, Weber H. 2015. Metabolic and transcriptional transitions in barley glumes reveal a role as transitory resource buffers during endosperm filling. Journal of experimental botany. 1;66(5):1397-411.

Kosova K, Vitamvas P, Prasil IT, Renaut J. 2011. Plant proteome changes under abiotic stress-contribution of proteomics studies to understanding plant stress response. Journal of Proteomics. doi: 10.1016/j.jprot.2011.02.006.

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOR: 20.1001.1.25885073.1400.10.1.10.0]

Krugman T, Chagué V, Peleg Z, Balzergue S, Just J, Korol AB, Nevo E, Saranga Y, Chalhoub B, Fahima T .2010. Multilevel regulation and signalling processes associated with adaptation to terminal drought in wild emmer wheat. Functional and Integrative Genomics 10,167–186

Mangelsen E, Kilian J, Berendzen KW, Kolukisaoglu ÜH, Harter K, Jansson C, Wanke D. 2008. Phylogenetic and comparative gene expression analysis of barley (*Hordeum vulgare*) WRKY transcription factor family reveals putatively retained functions between monocots and dicots. BMC Genomics. 9,194.

Masclaux-Daubresse C, Daniel-Vedele F, Dechorgnat J, Chardon F, Gaufichon L, Suzuki A. 2010. Nitrogen uptake, assimilation and remobilization in plants: challenges for sustainable and productive agriculture. Annals of botany. 105,1141-57.

Miller JD, Arteca RN, Pell EJ. 1999. Senescence-associated gene expression during ozone-induced leaf senescence in Arabidopsis. Plant Physiology. 120,1015-24.

Mittler R, Vanderauwera S, Gollery M, Van Breusegem F. 2004. Reactive oxygen gene network of plants. Trends Plant Science. 9,490–8.

Munné-Bosch S, Alegre L. 2004. Die and let live: leaf senescence contributes to plant survival under drought stress. Functional Plant Biology. 31,203-16.

Nagaraj VJ, Altenbach D, Galati V, Lüscher M, Meyer AD, Boller T, Wiemken A. 2004. Distinct regulation of sucrose: sucrose-1-fructosyltransferase (1-SST) and sucrose: fructan-6-fructosyltransferase (6-SFT), the key enzymes of fructan synthesis in barley leaves: 1-SST as the pacemaker. New Phytologist. 161,735-48.

Naghavi MR, Toorchi M, Zolla L. 2020. Evaluation of Protein Pattern and Tolerance Mechanism in Two Cultivars of Wheat under Drought Stress in Seedling Stage. Journal of Crop Breeding. 10,42-56. (In Farsi with English abstract).

Nouri MZ, Ghaffari MR, Sobhanian H, Hajirezaei MR. 2016. Proteomics approach for identification of nutrient deficiency related proteins in crop plants. Agricultural Proteomics. 2, 177-201.

Peoples M., Dalling M. 1988. *The Interplay Between Proteolysis and Amino Acid Metabolism During Senescence and Nitrogen Reallocation*. Academic Press, San Diego, CA.

Pourtau N, Jennings R, Pelzer E, Pallas J, Wingler A. 2006. Effect of sugar-induced senescence on gene expression and implications for the regulation of senescence in Arabidopsis. Planta.224, 556-68.

Roberts IN, Caputo C, Criado MV. Funk Ch. 2012. Senescence-associated proteases in plants. Acta Physiologia. Plantarum. 145,130-9.

Sade N, del Mar Rubio-Wilhelmi M, Umnajkitikorn K, Blumwald E. 2018. Stress-induced senescence and plant tolerance to abiotic stress. Journal of Experimental Botany. 6,845-53.

Sakuraba Y, Park SY, Kim YS, Wang SH, Yoo SC, Hörtensteiner S, Paek NC. 2014. Arabidopsis STAY-GREEN2 is a negative regulator of chlorophyll degradation during leaf senescence. Molecular plant. 7,1288-302.

Salekdeh GH, Komatsu S. 2007. Crop proteomics: aim at sustainable agriculture of tomorrow. Proteomics. 7,2976–96.

Schippers JH. 2015. Transcriptional networks in leaf senescence. Current Opinion in Plant Biology. 1,27:77-83.

Schuhmann H, Adamska I. 2012. Deg proteases and their role in protein quality control and processing in different subcellular compartments of the plant cell. Physiologia Plantarum 145, 224–234.

Sreenivasulu N, Wobus U. 2013. Seed-development programs: a systems biology-based comparison between dicots and monocots. *Annual Review* of *Plant Biology*. 64, 189–217. doi: 10.1146/annurev-arplant-050312-120215.

Sultana N, Islam S, Juhasz A, Ma W. 2021. Wheat leaf senescence and its regulatory gene network. The Crop Journal.

Thomas H, Ougham H. 2014. The stay-green trait. Journal of Experimental Bontany. 65, 3889–3900. doi: 10.1093/jxb/eru037

Van Laere A, Van Den Ende W. 2002. Inulin metabolism in dicots: chicory as a model system. Plant, Cell & Environment. 25, 803-13.

Vassileva PI, Hergeldzhieva TG. 2009. Avastin use in high risk corneal transplantation. Graefe's Archive for Clinical and Experimental Ophthalmology.247, 1701-6.

Wang W, Mauleon R, Hu Z, Chebotarov D, Tai S, Wu Z, Li M, Zheng T, Fuentes RR, et al. 2018. Genomic variation in 3,010 diverse accessions of Asian cultivated rice. Nature. 557,43–49.

Worch S, Rajesh K, Harshavardhan VT, Pietsch C, Korzun V, Kuntze L, Börner A, Wobus U, Röder MS, Sreenivasulu N. 2011. Haplotyping, linkage mapping and expression analysis of barley genes regulated by terminal drought stress influencing seed quality. BMC plant biology.11, 1-4.

Xue GP, Loveridge CW .2004. *HvDRF1* is involved in abscisic acid-mediated gene regulation in barley and produces two forms of AP2 transcriptional activators, interacting preferably with a CT-rich element. Plant Journal. 37, 326–339.

Xue GP, McIntyre CL, Jenkins CL, Glassop D, van Herwaarden AF, Shorter R. 2008. Molecular dissection of variation in carbohydrate metabolism related to water-soluble carbohydrate accumulation in stems of wheat. Plant Physiology. 146, 441–54.

Yamaguchi-Shinozaki K .2003. *OsDREB* genes in rice, *Oryza sativa* L, encode transcription activators that function in drought-, high-salt- and cold-responsive gene expression. Plant Journal. 33, 751–763.

Yang J, Zhang J, Wang Z, Zhu Q, Liu L. 2004. Activities of fructan-and sucrose-metabolizing enzymes in wheat stems subjected to water stress during grain filling. Planta. 220, 331-43.

Zhang L-F, Rui Q, Zhang P, Wang X-Y, Xu L-L. 2007. A novel 51-kDa fragment of the large subunit of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/ oxygenase formed in the stroma of chloroplasts in dark-induced senescing wheat leaves. Physiologia Plantarum. 131, 64–71.

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOR: 20.1001.1.25885073.1400.10.1.10.0]