



تنظیم عملکرد جین‌ها در تغییرات فزیولوژیکی گندم در شرایط خشک

پوهنیار سیدقدیر دانشیار^{۱۴}

تقریظ‌دهنده: پوهاند دکور وکیل احمد سرحدی

مجله‌ی علمی-تحقیقی حوزه‌ی علوم
طبیعی پوهنتون کابل، ۲۰ (۴) ۱۴۰۰

چکیده

گندم (*Triticum aestivum*) که غذای اصلی ۸۹ کشور به شمول افغانستان را تشکیل می‌دهد احتمال کاهش حاصلات آن در حدود ۴۰ فیصد به دلیل شدت گرما و شرایط خشک در جهان وجود دارد. بر اساس Office of Global Analysis گندم وارد شده به افغانستان از سال ۲۰۱۶ الی ۲۰۱۹ از ۲۷۰۰ تن به ۳۷۰۰ تن افزایش یافته که تحقیقات در بخش گندم را نهایت ضروری می‌کند. تنش خشکی تأثیرات مخرب را در مراحل جوانه، ساقه، بوته‌زنی، گل‌دهی و تشکیل خوشه به وجود می‌آورد اما ریشه‌های دراز، لایه واکس و منفذهای ستوماتا (کنترل میزان CO_2 در تعامل فتوسنتز) در خروج و نگه‌داری آب نقش مهم دارد. تنش محیطی ضرورت به adenosine triphosphate (ATP) را افزایش می‌دهد و انواع اکسیجین فعال (ROS) در شرایط خشکی تولید و منجر به آسیب نبات می‌شود. در گندم تعداد ۳۰۹ جین به شمول فکتورهای رونویسی WRKY transcription factors به شکل مثبت و فکتورهای ایتایلین مانع‌کننده‌های جین در عکس‌العمل به خشکی شناسایی شده است.

اصطلاحات کلیدی: گندم؛ ستوماتا؛ لایه‌ی موم برگ؛ تنظیم بیان جین؛ شرایط خشک

Regulation of Gene Expression in Physiological Changes of Wheat Under Drought Stress

Jr. Teaching Asstt. Sayeed Qadir Danishiar

Abstract

Wheat (*Triticum aestivum*) which is the staple food of 89 countries, including Afghanistan, but on the contrary likely to decline by 40 % due to extreme heat and dry conditions around the world. According to the Office of Global Analysis, that wheat imported to Afghanistan from 2016 to 2019 has increased from 2700 to 3700 tons, which required the need for further research in the field of wheat in drought conditions. Drought stress has destructive effects on germination, stem, shrub, flower and spike, while elongated roots, wax layer and stomatal pores (CO_2 control in photosynthesis interaction) play role in water exit and storage. Drought increases requirement for adenosine triphosphate (ATP) uptake, but Reactive Oxygen Species (ROS) increases in drought conditions, leading to plant damage. In wheat, 309 genes, including WRKY factors positively and Ethylene-responsive element binding factor-associated Amphiphilic Repression (EAR) motif were detected in response to drought stresses.

Keywords: Wheat; Stomata; Leaf wax layer; Gene expression regulation; Dry conditions

ارجاع

دانشیار، سیدقدیر. (۱۴۰۰). تنظیم عملکرد جین‌ها در تغییرات فزیولوژیکی گندم در شرایط خشک. مجله‌ی علمی-تحقیقی حوزه‌ی علوم طبیعی پوهنتون کابل، شماره ۲ (۴)، صص ۱۴۵ - ۱۵۹.

^{۱۴} استاد پوهنځی زراعت، پوهنتون کابل

مقدمه

دونوع اصلی گندم به نام گندم نان هگزاپلوئید (*Triticum aestivum*) و گندم دیورم تتراپلوئید (*Triticum durum*)، که از لحاظ استعمال اهمیت بسیار دارد که سطح کشت آن به ۹,۲۳ میلیون هکتار زمین با تولید تخمینی ۲۵,۳ میلیون متریک تن و ۲,۷۴ تن فی هکتار زمین کشت می شود (۸). گندم ماده‌ی غذایی اصلی برای ۲,۵ میلیارد نفر در ۸۹ کشور است، بیش از ۳۰٪ از جمعیت جهان ۲۰٪ کل انرژی و پروتئین موجود در رژیم غذایی انسان را تأمین می کند. به اساس برآوردهای موجود، جمعیت جهان در سال‌های ۲۰۲۵ و ۲۰۵۰ به ترتیب به ۸ و ۹ میلیارد نفر خواهد رسید و تخمین زده شده است که سالانه در حدود ۴۰٪ گندم به دلیل شدت گرما و شرایط خشک در تولید گندم در سراسر جهان رو به کاهش بوده (۱).

گزارش‌ها می‌رساند که تقاضا برای گندم تا سال ۲۰۵۰ در حدود ۶۰٪ افزایش میابد، اما برعکس ممکن است در اثر تغییرات آب و هوا و تنش‌های محیطی تولید گندم ۲۹٪ کاهش میابد (۲). این موضوع هنگام پیچیده‌تر می‌گردد که تصور شود بخش زیادی از مناطق زیر کشت گندم با تنش‌های محیطی غیر زنده از جمله رطوبت و درجه حرارت روبرو شود که این امر شدیداً تولید این محصول و ثبات آن را آسیب می‌رساند (۳، ۸).

خشکی یکی از شایع‌ترین تنش غیر زنده در نباتات زراعتی بوده که با در نظر داشت کاهش یا میزان اندک بارندگی سالانه حاصلات گندم را شدیداً کاهش می‌دهد. ایجاد وراثتی‌های مقاوم مقابل تنش خشکی جهت بلند بردن عملکرد گندم در کشورهای که متکی به گندم بوده مانند افغانستان از اهمیت بسیار برخوردار است.

بر اساس تحقیق احصاییوی Office of Global Analysis مقدار گندم وارد شده به افغانستان از سال‌های ۲۰۱۶ الی ۲۰۱۹ از ۲۷۰۰ تن به ۳۷۰۰ تن افزایش یافته است که این ارقام نشان‌دهنده‌ی خطرات جدی نسبت به عدم کفایت تولید داخلی در گندم می‌باشد (۵).

هم‌زمان با افزایش تدریجی جمعیت انسانی که ممکن است در سال ۲۰۵۰ به ۹ میلیارد نفر برسد، نیاز به افزایش مواد غذایی دارد. استفاده از جینوتایپ‌های گندم با عملکرد بالا که دارای تحمل مقابل خشکی هستند یک نوید خوب گفته می‌شود (۶).

خشکی یک فشار عمده است که می‌تواند به شدت بالای رشد و نمو گندم تأثیر بگذارد و باعث آسیب‌های مختلف فیزیولوژیکی و کیمیاوی شود. خشکی منجر به بسته شدن ستوماتا، کاهش فتوسنتز و تعرق، جلوگیری از رشد، تولید آنتی‌اکسیدان و تغییر در ترکیب هورمون می‌شود و فشار خشکی وابسته به زمان شروع، مدت زمان و شدت آن (شکل ۱) می‌شود.

کاهش حاصلات گندم از طریق خوشه‌های نارس و کوچک و وزن کم در شرایط خشک را نشان می‌دهد. تنش می‌تواند عملکرد گندم را تا ۹۲ فیصد کاهش دهد. سازمان مورد تغییر اقلیم جهان (IPCC) پیش‌بینی کرده که خشکی در دهه‌های بعدی در بسیاری از مناطق زراعتی شدیدتر خواهد شد (۷).

در شکل (۱) کاهش شدید محصول به وضاحت دیده می‌شود. در گذشته، بسیاری از محققین تحمل مقابل خشکی در جو و گندم را مطالعه کرده‌اند، اما به دلایل متعدد ذیل بهبود تحمل مقابل خشکی محدود است:

اول، خشکی ممکن است تغییرات قابل ملاحظه در پارامترهای فیزیولوژیکی نبات ایجاد کند که باید اندازه‌گیری و درک شوند.

دوم، تعامل عوامل محیطی با خصوصیات جنتیکی در انتخاب تأثیر می‌گذارد.

سوم، خشکی یک خاصیت پیچیده است که توسط چندین جین کنترل شده که بیشتر آن‌ها سهم جنتیکی جزئی دارند، اما این‌ها برای بهبود جنتیکی تحمل مقابل خشکی مهم هستند (۸).

بررسی جین‌های مرتبط به تنش خشکی در سطح جینوم برای فهمیدن پروسه‌ی بیولوژیکی نباتات در شرایط خشکی ضروری بوده و اطلاعات در مورد مکانیزم‌های مالیکولی خشکی فراهم می‌کند. در این راستا، بسیاری از جین‌های گندم مقابل خشکی از طریق Ribonucleic acid sequencing (RNA-seq) شناسایی شده‌اند. این جین‌ها در مراحل مختلف رشد از جمله جوانه، چندبرگی، گل‌دهی و پرشدن خوشه عکس‌العمل به خشکی نشان می‌دهند. این جین‌ها یک منبع جنتیکی ارزشمند برای بهبود تحمل مقابل خشکی گندم هستند.

بررسی تغییرات رونویسی از Deoxy-ribonucleic acid (DNA) گندم تحت تنش خشکی در مراحل اولیه گل‌دهی به ما کمک می‌کند تا تشخیص دهیم که خشکی چه تأثیری بر بیان جین در طی رشد گندم دارد (۷).



شکل ۲: خشکی و شدت کاهش محصولات در نبات گندم (۱).

تأثیر خشکی بالای جذب عناصر غذایی

به دلیل کاهش حجم ریشه در خاک‌های خشک، محدودیت‌های آب همراه با مقدار کم N یک عامل اصلی در کاهش عملکرد گندم به وجود آورده که بالای روابط آب و برگ، میزان کلروفیل و پروسه فتوسنتز تأثیر می‌گذارد که منجر به محدود شدن سرعت رشد نبات، پیرشدن زودرس، کاهش مدت زمان پرشدن دانه با وزن محدود دانه و بهره‌وری ضعیف محصول می‌شود. علاوه بر این، تنش خشکی سبب کاهش حمل و نقل فعال و نفوذ پذیری غشای حجره و کتیون‌های مانند K^+ ، Ca^{2+} و Mg^{2+} در ریشه می‌شود. کاهش مشابه در سطح کلسیم، پتاسیم و فاسفورس در ریشه وساقه‌های گندم تحت تنش آب ثبت شده است. خشکی می‌تواند کمبود برخی از عناصر غذایی کم‌مصرف مانند منگنز، آهن و مولبدینیم را به وجود آورد (۸).

در مجموع تعداد ۱۱۵۶۵۶ جین در گندم که از جمله ۳۰۹ Genes Differential Expression (DEGs) که در مراحل مختلف رشد رونویسی یا عملکرد داشته و به خشکی عکس‌العمل نشان می‌دهد، شناسایی شده است. DEG در بسیاری از فعالیت‌های حیاتی از جمله تولید و انکشاف گل، فعالیت فتوسنتز و حرکت منفذهای ستوماتا سهم می‌گیرد.

در مراحل اولیه رشد، پروتئین‌های DEG در مقابل خشکی عمدتاً در هسته، پراکسی زوم، میتوکندریا، غشای پلازما و کلوروپلاست جاگزین شده که نشان می‌دهد این اعضا نقش اساسی در تحمل مقابل خشکی گندم بازی می‌کند (۷).

شعاع فلوروسینس کلوروفیل به ما اجازه می‌دهد تا سطوح مختلف مکانیزم فعالیت فتوسنتز (تعاملات انتقال الکترون تایلاکوئید، تعاملات انزایم‌های استروما در تاریکی، جریان تشکیل مالیکول‌های رنگی (pigments) و واکنش‌های اولیه مقابل نورآفتاب) را بررسی کنیم. مطالعات متعدد نشان داده‌اند که شعاع فلوروسینس کلوروفیل در عکس‌العمل به تنش خشکی با مرگ و میر نبات ارتباط داشته و می‌توان از آن‌ها به عنوان عوامل مهم برای آزمایش جینوتایپ‌های مقاوم استفاده کرد (۹).

در سال‌های اخیر استفاده از ابزارهای جینومیک مانند متابولومیکس، پروتئومیکس، ایونومیکس و ترانسکریپتومیکس برای مشخص‌سازی تحمل مقابل خشکی به طور قابل ملاحظه افزایش یافته است. این ابزارها قادر به شناسایی جین‌ها در شرایط خشک با کارایی و دقت بالا هستند (۱، ۴).

رشد و عملکرد گندم به طور جدی تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرد به ویژه در مراحل چندبرگی، طویل شدن ساقه، بوته‌زنی، گل‌دهی و تشکیل خوشه. ریشه‌ها جذب‌کننده‌های اولیه هستند که کم‌بود آب را نخست احساس می‌کند و به دنبال آن یک سلسله عکس‌العمل در سطح مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی حجره ایجاد می‌کند. از این رو، ریشه‌ها برای حفظ عملکرد محصول مهم هستند، به ویژه هنگامی که نباتات از تنش خشکی رنج می‌برند. در همین حال، پروتئین‌های درگیر در ساختن دیوار حجره، متابولیزم امینواسیدها، متابولیزم ثانویه و انتقال سیگنال تغییرات زیادی را در عکس‌العمل به خشکی در نباتات به وجود می‌آورد (۱۰).

اکثراً صفات تحمل مقابل فشارها در گندم چندین جینی بوده که از این رو در سطح فیزیولوژیکی و مالیکولی قابل تحقیق است. برای بهبود تحمل مقابل خشکی از طریق تکنالوژی تعیین موقیعت‌های جین کمی (Quantitative Trait Loci (QTL)، و مارکرهای دی ان ای و پروتئین مهم پنداشته می‌شود (۱).

در گذشته نزدیک، برای شناسایی تنظیم‌کننده‌های تحمل مقابل خشکی در گندم با استفاده از تکنالوژی انجینری جینتک پیشرفت‌های قابل ملاحظه صورت گرفته است. تجزیه و تحلیل بیان جین از طریق Microarray و Ribonucleic Acid (RNA) به عنوان ابزار مهم برای درک عکس‌العمل گندم مقابل تنش‌های غیر زنده از جمله تنش خشکی استفاده شده است.

عکس‌العمل متداوم مقابل تنش خشکی شامل بیان جین سیتوکروم P450، پروتئین‌های شوک گرما، دای‌هایدrideها، گلوکوتایون ترانسفراز، مهارکننده‌های پروتئینیز و پروتئین‌های تنظیم‌کننده از جمله عوامل رونویسی از دی ان ای است.

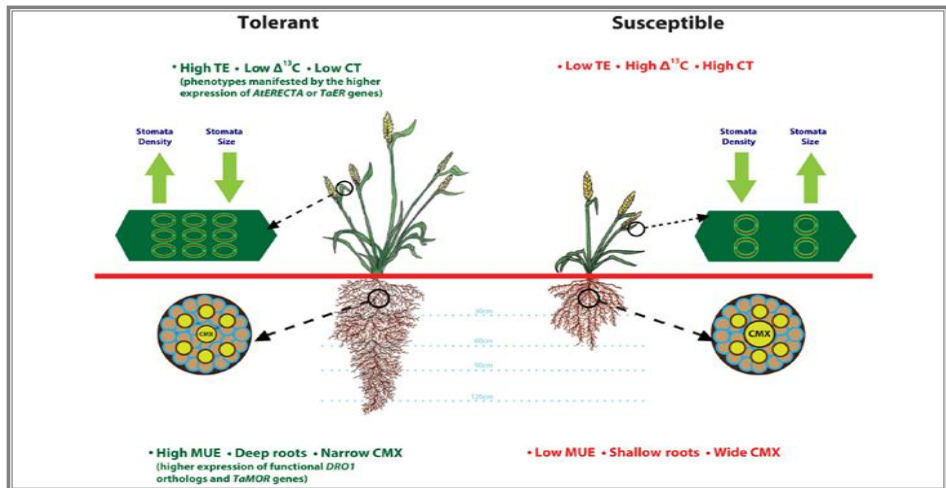
چندین فکتور رونویسی، مانند، bZIP، bHLH، ERF، HD-ZIP، NAC و WRKY در جینوتایپ‌های گندم مقاوم مقابل خشکی در مقایسه با جینوتایپ حساس به طور متفاوت بیان می‌شود (۱). جین‌های مورد هدف در استفاده مقابل خشکی در آینده که به اساس مطالعات در جدول ذیل گردآوری شده است.

جدول ۱: جین‌های کاندید مقاوم مقابل خشکی از طریق پروفایل رونویسی و پروتئوم و دست‌کاری جنتیکی شناسایی شده است (۱).

پروفایل رونویسی یا پروتئوم یا مطالعات دست‌کاری جنتیکی	بیان / تنظیم متنوع جین‌ها، مسیر آن‌ها	فنوتیپ‌های مرتبط به خشکی
کاربرد سلیکان برای افزایش تحمل مقابل خشکی در گندم	تنظیم مجدد آنتی اکسیدان، آسکوربیت - گلوکاتایون و جین‌های تشکیل دهنده فنیل پروپانویید	افزایش تحمل به خشکی به دلیل افزایش محتوای کلروفیل و کاهش میزان H ₂ O ₂ ، آسکوربات و گلوکاتایون
استعمال قارچ کش مهارکننده انزایم Succinate dehydrogenase (SH) تحت تنش خشکی	جین‌های افزایش دهنده دیوار حجره، واکس و مواد دفاعی در حجره	بالا بردن تحمل مقابل خشکی
بیان بیش از حد نارمل جین TaEXPA2 در گندم برای بهبود تحمل مقابل خشکی	بیان بیش از حد در تنباکو	افزایش مقاومت به خشکی، افزایش در تعداد دانه در کیسه تخم تحت تنش خشکی در تنباکو
کاهش و افزایش آب و تجزیه و تحلیل پروتئومیک در گندم	کمبود آب باعث تولید به کرپوهایدریت شده و متآبولیزم امینو اسیدها، آنتی اکسیدان‌ها و تشکیل ATP می‌شود	افزایش مقاومت مقابل خشکی
بیان بیش از حد جین رونویسی از جین TaWRKY1	بیان بیش از حد پروتین TaWRKY1 در تنباکو	ضییاع آب کم‌تر از برگ، افزایش وزن خشک، افزایش اسمولیت و تجمع آنتی اکسیدان منجر به مقاومت بالا مقابل خشکی می‌شود
مواجه کردن جوانه گندم با NaHS (سدیم هیدرو سلفید) تحت شرایط خشکی	تولید جین‌های SOD، حمل و نقل، ABA، CDPK، اکسین، تولید زیاد ریوزوم	بهبود تحمل مقابل خشکی در جوانه‌های گندم
میکرو RNA گندم دوروم	هدف قرار دادن جین‌های میکرو RNA تحت شرایط خشکی مانند جین‌های: ROS، SOD، HD-Zip، ARF	تشکیل فنوتایپ مانند مقاومت مقابل خشکی
جین‌های مرتبط به انکشاف خوش‌چه‌ها در خوشه گندم	افزایش بیان جین‌های فنیل پروپانویید، جین‌های تشکیل دهنده گل‌های گندم و مقاومت مقابل خشکی در تولید گندم	بالا بردن درجه مقاومت در خشکی
تغییرات رونویسی در گندم تحت شرایط خشکی	تولید جین‌های alpha- و LTPL38 Amylase3	افزایش تحمل مقابل خشکی در مرحله گل‌دهی و خوشه
مقاومت جوانه گندم پیش‌مواجه شد با لیزر He-Ne مقابل تنش خشکی	تغییر در بیان جین‌های مرتبط به فتوسنتز، جذب مواد مغذی و انتقال	افزایش تحمل مقابل خشکی

میکانیزم‌های اساسی مقاومت گندم مقابل تنش خشکی

۱. توافق به کاهش آب در نبات: خصوصیات مانند میزان نسبی آب، شاخص جذب آب، میزان ضایعات آب، کنترل آب در برگ و جلوگیری از ضایع شدن آن و میزان تعرق از ویژگی‌های مهم است که بالای روابط آب و نبات تأثیر می‌گذارد. همبستگی مثبت و معنادار بین میزان نسبی آب و عملکرد خوشه در شرایط تنش خشکی در گندم وجود دارد. لایه واکس برگ و افزایش تریکوم ممکن است از دست دادن آب را کاهش داده و برای مدت طولانی در برابر خشکی گندم را محافظت کند (۱۰، ۱۱). نباتات در مقابل کاهش آب از گزینه‌های مانند ۱. فرار از خشکی، ۲. جلوگیری از کم‌بود آب، ۳. تحمل کم‌بود آب یا ترکیب آن استفاده می‌کنند که تجمع مواد کیمیای اوسمولیت درحجرات یکی از مکانیزم‌های تحمل مقابل خشکی است که به حجرات اجازه می‌دهد کم‌آبی و یک پارچگی ساختاری غشا را کنترل کرده و در برابر خشکی و کم‌آبی تحمل را بالا ببرد. در شرایط تنش خشکی، نباتات به هدف سهولت در تعادل آزموسس و جذب و نگهداری آب، مالیکول‌های قابل حل از قندها، پلیول‌ها و امینواسیدها را تولید و جمع می‌کنند تا مقاومت را افزایش دهد (۸). در حالت‌های کم‌آبی شدید، قندها بیشتر از مالیکول‌های پرولین، جایگزین اساسی برای آب می‌شوند و لایه تعرق آب را در اطراف پروتئین‌ها فراهم می‌کنند (۹). جینوتایپ‌های گندم در طول دوره‌ی پرشدن دانه، قندهای بیشتری را در مقایسه با مرحله قبل از گل دهی تحت تنش خشکی تجمع می‌دهد (۸).



شکل ۲: صفات ریشه و ستوماتا در انواع گندم مقاوم و حساس مقابل خشکی را نشان می‌دهد. این تصویر بر اساس یافته‌های مقاله‌های مختلف ذکر شده در تمام منابع تذکر یافته است. تحمل نبات مقابل تنش خشکی به خصوصیات آناتومیکی ریشه مطلوب از جمله ریشه‌های عمیق‌تر و حجرات مرکزی زایلیم (CMX) وابسته است که به بهبود جذب رطوبت از طریق تعداد و اندازه منفذهای ستوماتا به نبات کمک می‌کند (۱).

۲. نقش ستوماتا در عمل فتوسنتز جهت مقاومت مقابل خشکی: ستوماتا نقطه کنترل برای ورود کاربن دای آکساید (CO₂) در تعامل فتوسنتز و خروج آب از نباتات از طریق تعرق است. بسته شدن منافذهای ستوماتا به عنوان یک عکس العمل جهت جلوگیری از کاهش آب برگ، کاهش جذب CO₂، کاهش اکسیدیشن و افزایش حرارت می شود. منافذهای ستوماتا در هر برگ توسط تعداد منفذ و اندازه منفذ تعیین می شود. تنوع جنتیکی قابل توجه برای اندازه و تعداد منافذ در گندم گزارش شده است. حداقل ۴۰ جین در نبات Arabidopsis برای تنظیم رشد و تشکیل منافذ تشخیص شده است. شناختن جین های مرتبط به منفذ، اندازه و تنظیم تعداد آن ها در برگ امکان اصلاحات در گندم را فراهم می کند. تعرق متناسب یا Transpiration efficiency (TE) از طریق برگ ها وابسته به سیستم ریشه ی عمیق متعلق می باشد. نباتات زراعتی که آب را از عمق (۶۰ تا ۱۲۰ سانتی متر) جذب می کنند، تعرق بیشتری را دارد. افزایش وزن ریشه ی عمیق و صفات TE در انواع گندم باعث افزایش محافظت در برابر فشارهای خشکی می شود (۱).

یکی از نمونه های کلاسیک تنظیم جین در TE عبارت از ERECTA در نبات Arabidopsis است. اخیراً دو همولوگ ERECTA در جینوم TaER1 و TaER2 گندم مشخص شده است. تجزیه و تحلیل بیان جین های TaER1 و TaER2 نشان می دهد که همبستگی قوی منفی نسبت به ایزوتوپ CO₂، تعداد منافذهای ستوماتا و میزان تعرق دارد، اما با اندازه سطح برگ پرچم، استفاده فوری آب و وزن خشک همبستگی مثبت دارد (۱). منافذها از طریق کنترل میزان تعرق، جذب CO₂ مصرف آب را کنترل می کند، بنابراین، نقش اصلی در فتوسنتز و هم چنین TE دارند. برخلاف جین ERECTA در نبات Arabidopsis، جین GTL2-LIKE1 (GTL1) باعث کاهش تولید جین DISTRIBUTION 1 (SDD1) و جین کنترل کننده تعداد منفذ ستوماتا شده که در نتیجه تعرق و تنظیم مناسب مصرف آب را کنترل می کند. منافذ ستوماتا فقط حدود ۵٪ از سطح برگ را می پوشاند اما در حدود ۷۰٪ تعرق آب از نبات را سبب می شود (۱).

نقش فتوسنتز در تبادل ی گازات: انتقال CO₂ از طریق منافذهای ستوماتا و میزوفیل در شرایط خشکی اغلباً کاهش می یابد. بسته شدن ستوماتا باعث کاهش در تعرق شده و به نباتات کمک می کند تا آب را تحت تنش خشکی حفظ کنند. در انواع مقاوم گندم افزایش کلوروفیل در مرحله قبل و بعد از گل دهی خوشه همراه با سرعت فتوسنتز منظم شده، در حالی که انواع حساس فاقد این خصوصیات اند (۱۰، ۱۱). خشکی میزان فتوسنتز نباتات مزروعی را کاهش می دهد این محدودیت در سطح فتوسنتز توسط کاهش انتشار CO₂ به دلیل بسته شدن زودرس ستوماتا به عنوان عکس العمل

مقابل خشکی، کاهش فعالیت انزایم‌های فتوسنتز، اجزای کیمیاوی مرتبط به تشکیل فاسفیت و کاهش تولید مالیکول‌های وابسته به نور آفتات است. و هم‌چنان تخریب فعالیت‌های متابولیکی توسط فتوسنتز می‌تواند به دلیل عدم تعادل بین جذب نور و تعاملات ناشی از آن باشد (۸). جوانه‌زنی بذر اولین گام مهم در رشد و نمو نبات است و تنش آبی به‌طور قابل توجه شروع جوانه‌زنی و سرعت جوانه‌زنی بذر را کاهش می‌دهد. تحمل مقابل خشکی در فتوسنتز یکی از گام‌های کلیدی است که به دلیل کاهش انتشار CO₂ به کلوروپلاست و محدودیت‌های متابولیکی تحت تأثیر کمبود آب قرار می‌گیرد (۱۲).

۳. نقش هورمون‌ها در تحمل خشکی در گندم: آبسزیک اسید (ABA) Abscisic acid می‌تواند از طریق جلوگیری از کاهش آب و تحمل کمبود آب بالای توافق نبات در شرایط خشکی تأثیر بگذارد. مدت‌هاست که ABA به عنوان یک مالیکول سیگنال‌دهنده مقابل تنش از ریشه به ساقه شناخته می‌شود، باعث مانع کاهش سطح برگ و عکس‌العمل‌های کوتاه‌مدت مانند بسته شدن منفذهای برگ می‌شود. استرس از موسس منجر به تولید تنظیم‌کننده‌های رشد می‌شود، از جمله اکسین، سیتوکینین، اتیلن، جیبرلین‌ها، براسینواستروئیدها، اسید جاسمونیک و سایر فکتورها مانند نیتروژین و pH نشان داده شده است که در تنظیم فکتورهای فیزیولوژیکی نقش دارد مانند مالیکول سیگنال در شبکه‌های سیگنالینگ (۸).

گزارش‌های قبلی نشان‌دهنده که در شرایط خشکی، تشکیل ABA در حجرات فایلم رخ می‌دهد و سپس به اندام‌های تولید مثل منتقل می‌شود و در آن‌جا با تنظیم بیان جین‌های دخیل در متابولیزم کاربوهایدریت، تقسیم حجرات و پر شدن خوشه‌ی تحت تنش خشکی تأثیرگذار باشد (۸). ABA در سیستم دفاعی در نباتات هم نقش دارد و می‌تواند آنتی‌اکسیدان را که به کاهش استرس کمک می‌کنند، فعال کند. علاوه بر این، افزایش سطح ABA در نباتات می‌تواند باعث ایجاد جریان سیگنال‌ها و هورمون‌های نباتی، مانند اسید سالیسیلیک شود (۹، ۱۶).

۴. تنظیم مثبت بیان جین تحت شرایط خشکی: تولید گندم تجارتي ترانس‌جینیک به دلیل موانع نظارتی در اروپا و افریقا به مشکل مواجه بوده بنابراین، تشخیص جین‌های تنظیم‌کننده ترانس‌کریپشن مرتبط به خشکی در انواع وراثتی‌های طبیعی در گندم شامل شناسایی و تغییرات الیل‌ها به شکل طبیعی جهت مقاومت مقابل خشکی از اولویت‌های نسل‌گیری نباتی به‌شمار می‌رود. تجزیه و تحلیل بیان جین توسط روش‌های تشخیص جنتیکی مستقیم و غیر مستقیم (forward and reverse genetics)

چندین جین هدف را شناسایی و بعد دستکاری کرده و در سازگاری مطابق تنش خشکی در نباتات مفید به نظر می‌رسد (۱).

تنظیم بیان جین که در سطح رونویسی و پس از آن اتفاق می‌افتد، نقشی اساسی در توافق نبات با تغییرات محیطی بازی می‌کند. که این تنظیم در سطح رونویسی توسط یک شبکه پیچیده از پروتئین‌های متنوع از جمله فعال‌کننده‌ها، سرکوب‌گرها، فعال‌کننده‌های مشترک، مانع‌کننده‌های مشترک و اصلاح‌کننده‌های کروماتین هماهنگ می‌شود. تنظیم مثبت بیان جین در نباتات در عکس‌العمل به تنش خشکی به خوبی مورد مطالعه و بررسی قرار گرفته است (۱).

فکتورهای رونویسی خانواده جین AP2 / ERF در اکثر نباتات زراعتی به دلیل نقش آن‌ها به عنوان عامل اصلی عکس‌العمل نبات مقابل تنش غیر زنده و زنده در نباتات به خوبی اثبات شده است. فکتورهای رونویسی AP2 / ERF به چهار خانواده‌ی کوچک طبقه‌بندی شده اند عبارت از DREB، ERF، AP2 و RAV که از جمله فکتور ERF و ETS2 Repressor در عکس‌العمل مقابل استرس به سرعت تنظیم مجدد می‌شوند. بیان بیش از حد ERF و TaERF3 در گندم منجر به افزایش تحمل خشکی و شوری شده و جین‌های مرتبط با استرس را فعال می‌کند، از جمله جین PR و COR / RD، در شرایط رشد طبیعی باعث افزایش مقاومت مقابل خشکی، سرما و نمک در نباتات ترانسجینیک می‌شود (۵، ۱۶).

فکتورهای رونویسی WRKY در فعالیت‌های حیاتی رشد و فیزیولوژیکی نبات نیز مهم هستند. این خانواده جین‌ها به دلیل نقش آن در تحمل تنش غیرزنده در بسیاری از انواع نباتات از جمله گندم به طور گسترده مورد مطالعه قرار گرفته و نقش مستقیم عوامل رونویسی WRKY در تحمل مقابل خشکی از تنظیم آن‌ها در سطح پروتئین در عکس‌العمل به تنش خشکی مشهود است. افزایش تحمل گندم در برابر تنش گرما و خشکی برای حفظ رشد مناسب نبات از اهمیت ویژه‌ی برخوردار است. عوامل رونویسی WRKY جهت بهبود مقاومت نبات در برابر عوامل محیطی کمک می‌کند. در یک تحقیق (۱۴)، فکتور رونویسی WRKY30 (AtWRKY30) در نبات Arabidopsis کلون و بعد در گندم درج و تولید پروتئین نموده و نتیجه نشان داده که AtWRKY30 توسط افزایش تبادل‌ی گازات باعث تولید آنتی‌اکسیدانت، تشکیل اسمولیت‌ها و بیان جین‌های مرتبط با استرس باعث تحمل گرما و خشکی در گندم می‌شود. AtWRKY30 می‌تواند به عنوان یک جین کاندید بالقوه برای بهبود تحمل استرس در گندم عمل کند. فکتورهای رونویسی گندم WRKY، TaWRKY44 و TaWRKY93، به عنوان فکتورهای عکس‌العمل نهایی تحت تنش خشکی تشخیص گردیدند (۱).

مطالعات گذشته نشان داده است که TaWRKY2 در گندم نقش مهمی در تحمل تنش خشکی ایفا کرده و فعالیت پروموتور TaWRKY2 توسط خشکی، نمک، گرما و اسید آسبازیک (ABA) تحریک و بیان می‌شود (۱۵). در یک تحقیق دیگر (۱۲)، سطح رونویسی جین TaPUB1 نیز توسط تنش خشکی مثبت تنظیم شده، که نشان می‌دهد TaPUB1 ممکن است در عکس‌العمل مقابل خشکی دخیل باشد.

۵. تنظیم منفی بیان جین تحت شرایط خشکی: در دهه‌ی گذشته، پیشرفت‌های قابل توجه در قسمت ماهیت مالیکولی و نقش سرکوب‌گری فکتورهای رونویسی بدست آمده است. چند نمونه از مانع‌کننده‌های رونویسی به شکل فعال عبارت از مالیکول‌های جاذب ایتالین (EAR)، سرکوب آمفیفیلیک مرتبط با عامل اتصال‌دهنده عنصر ایتلین، TLLFR، KLFGR / R و LxLxPP می‌باشد که برای تسهیل فشارمنفی بالای رونویسی و کروماتین جهت کاهش بیان جین عمل می‌کند، شناسایی شده اند.

سکوینس EAR غالب‌ترین شکل سرکوب رونویسی است که تاکنون در نباتات شناسایی شده که از لحاظ تکامل از نسل‌های پیشین تا به امروز بدون تغییر منتقل شده است (۱، ۵). سکوینس EAR-motif در غیر فعال‌سازی جین‌های مرتبط به سیگنال‌ها، هورمون‌های نمو و انکشاف و استرس در نباتات قابل ملاحظه بوده و به شکل منفی تنظیم می‌کند. این سرکوب‌گرها از طریق تغییر کروماتین باعث مانع بیان جین‌های مورد هدف می‌شود مانند SAP18 که به طور مستقیم همراهی دای استیلاز هیستون (HDA19) تعامل کرده و به طور بالقوه یک مجموعه‌ی سرکوب‌گر را به وجود می‌آورد (۱). جین RAP2.1 در نبات Arabidopsis همراه EAR تحت تنش‌های خشکی و سرما بیان شده و نشان می‌دهد که حذف کامل یا میوتیشن در بین سکوینس‌های محافظت شده EAR در انواع مختلف سرکوب‌گرهای رونویسی، عملکرد آن‌ها را تغییر داده یا حتی معکوس می‌کند. در یک تحقیق دیگر نشان می‌دهد که جین OsERF4a برای بهبود تحمل مقابل خشکی از طریق سرکوب یک جین سرکوب‌گر دیگر نقش مهم را ایفا می‌کند (۱، ۵).

۶. انواع پروتئین‌های دخیل در متابولیسم کاربوهایدریت‌ها و تولید انرژی: متابولیسم نباتات تشکیل و تولید قند و هم‌چنین تجزیه آن‌ها را تنظیم می‌کند، در حالی که تنش خشکی متابولیسم کاربوهایدریت مختل می‌کند. مطالعات نشان داده که چرخه‌ی TCA می‌تواند با استفاده از تخریب پروتئین و سایر مالیکول‌ها به منظور تولید ATP کافی برای عکس‌العمل مقابل تنش‌ها احیا شود. در

طول تنش‌های بیولوژیکی و غیر زنده در نباتات، هزینه‌های انرژی در هنگام توافق با تنش زیاد است، به عنوان مثال، افزایش نسبی اجزای تشکیل دهنده ATP (۱۰).

در طبیعت بسیاری از نباتات با استفاده از متابولیت‌های خود مقابل تنش‌های غیرزنده مختلف به‌شمول خشکی توافق کرده (۱، ۵). جسمونیک اسید (JA) و سالیسیلیک اسید (SA) از میتابولیت‌های ثانویه مهم در نباتات هستند که در پروسه‌های مختلف متابولیسم، به ویژه در عکس‌العمل به تنش‌ها ناشی از عوامل زنده و غیر زنده در نباتات، نقش دارند. مطالعات قبلی نشان می‌دهد که JA پس از مواجه شدن نبات به استرس‌های زنده و غیر زنده به سرعت تجمع می‌یابد (۱۰).

جدول ۲: مقایسه‌ی تفاوت بین تغییرات بیولوژیکی و مورفولوژیکی انواع مقاوم و حساس در ارقام نبات گندم (۹).

مقاوم مقابل خشکی (کاهش اندک در خصوصیات محصول)	حساس مقابل خشک (چمک و کاهش کیفیت دانه‌ها در خوشه)
تنظیم مثبت هورمون‌های سیگنال	تنظیم منفی هورمون‌های سیگنال مانند ABA
افزایش متابولیت‌های ضد فشار مانند GSH, SAS, Polyamine, glycine betaine Polyamins	تضعیف انتی‌اکسدانت که باعث تخریب غشا حجره می‌شود
کاهش سطح برگ و نگه‌داری ثبات CHI-a, CHI-b, carotenoids	کاهش متابولیت‌های مرتبط تحت تنش خشکی
تنظیم ثبات جذب و انتقال عناصر پر مصرف و کم مصرف در ریشه‌ها	تنظیم منفی متابولیسم اولیه
کاهش آب نسبی و واکس در سطح برگ	کاهش جذب عناصر پر مصرف و کم مصرف
کاهش شدید سطح و مؤثریت برگ	محدود شدن توسعه ریشه در عمق خاک
افزایش فعالیت انزیمی انتی‌اکسدانت و کاهش ظرفیت اکسیدشن.	کاهش آب نسبی و واکس در سطح برگ کاهش شدید سطح و مؤثریت برگ
مدیریت متابولیت‌های اولیه بشمول قندها، پرولین و امینواسیدها	سیستم ریشه دراز در عمق خاک
کاهش آب نسبی و واکس در سطح برگ	

۷. واکنش انواع فعال اکسیجین (ROS) مقابل خشکی: انواع اکسیجین فعال (ROS) مانند اکسیجین منفرد O_2 ، رادیکال‌های سوپراکسید (O_2)، پراکسید هیدروژن (H_2O_2) و رادیکال هیدروکسیل (OH) منجر به آسیب اکسیدیشن به نباتات شوند و سطح آن تحت فشارهای مختلف غیرزنده‌ی به‌طور قابل ملاحظه افزایش می‌یابد. تولید ROS باعث اکسیدیشن امینواسیدها شده و می‌تواند ساختار پروتئین را تحت تنش خشکی از بین ببرد (۱۰، ۱۱). به اساس مطالعات گذشته نشان‌داده شده است که مالیکول‌های O_2 ، H_2O_2 و MDA پتانسیل رساندن آسیب به غشایی شحمی را دارند و نباتات دارای یک سلسله مکانیزم‌های محافظتی برای کاهش سطح تخریب توسط ROS و MDA و حفظ ثبات در حجره هستند (۱۰).

نتیجه‌گیری

رشد و نموی نباتات به خصوص گندم تا حد زیاد تحت تأثیر تغییرات اقلیمی به خصوص خشکی قرار می‌گیرد. عکس‌العمل در سطح مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی ناشی از کم‌بود رطوبت خاک تاکنون فقط تعداد از جین‌ها مانند TaER، TaMOR، WRKYY و تعداد از تنظیم‌کننده رونویسی مؤثر در توافق گندم با شرایط خشکی به طور کامل بررسی شده است. مطالعات گسترده در دیگر نباتات مدل *Arabidopsis*، تنباکو، برنج و جواری صورت گرفته است که جین‌های با سکوینس همسان در گندم هم مشاهده شده که عملکرد آن‌ها مقاومت مقابل خشکی را افزایش داده است. تحقیقات در بخش ایجاد وراثتی‌های مقاوم مقابل خشکی در افغانستان که اغلب با شرایط محیطی کم‌رطوبت دست و پنجه نرم می‌کند حیاتی بوده و مسوولیت سنگین را به عهده نسل‌گیران گندم به وجود آورده تا جواب‌گوی نیازمندی‌های غذای کشور را برآورده سازد.

منابع

- (1) Kulkarni M, Soolanayakanahally R, Ogawa S, Uga Y, Selvaraj MG, Kagale S. Drought response in wheat: Key genes and regulatory mechanisms controlling root system architecture and transpiration efficiency. *Front Chem.* 2017; 5(DEC), pp. 1-13.
- (2) Manickavelu A, Kawaura K, Oishi K, Shin-I T, Kohara Y, Yahiaoui N, et al. Comprehensive functional analyses of expressed sequence tags in common wheat (*Triticum aestivum*). *DNA Res.* 2012; 19(2), pp. 165-77.
- (3) Guo X, Xin Z, Yang T, Ma X, Zhang Y, Wang Z, et al. Metabolomics response for drought stress tolerance in chinese wheat genotypes (*Triticum aestivum*). *Plants.* 2020; 9(4), pp. 1-15.
- (4) Anwaar HA, Perveen R, Mansha MZ, Abid M, Sarwar ZM, Aatif HM, et al. Assessment of grain yield indices in response to drought stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Saudi J Biol Sci (Internet).* 2020; 27(7), pp. 1818-23. Available from: <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2019.12.009>
- (5) Hasanuzzaman M, Nahar K, Rahman A, Anee TI, Alam MU, Bhuiyan TF, et al. Approaches to Enhance Salt Stress Tolerance in Wheat. *Wheat Improv Manag Util.* 2017; (September).
- (6) Liu C, Sukumaran S, Claverie E, Sansaloni C, Dreisigacker S, Reynolds M. Genetic dissection of heat and drought stress QTLs in phenology - controlled synthetic-derived recombinant inbred lines in spring wheat. *Mol Breed.* 2019, 39(3).
- (7) Ma J, Li R, Wang H, Li D, Wang X, Zhang Y, et al. Transcriptomics analyses reveal wheat responses to drought stress during reproductive stages under field conditions. *Front Plant Sci.* 2017; 8(April), pp. 1-13.
- (8) Sallam A, Alqudah AM, Dawood MFA, Baenziger PS, Börner A. Drought stress tolerance in wheat and barley: Advances in physiology, breeding and genetics research. *Int J Mol Sci.* 2019, 20(13).
- (9) Pour-Aboughadareh A, Ahmadi J, Mehrabi AA, Etmian A, Moghaddam M, Siddique KHM. Physiological responses to drought stress in wild relatives of wheat: implications for wheat improvement. *Acta Physiol Plant.* 2017, 39(4).
- (10) Wang Y, Qiu L, Song Q, Wang S, Wang Y, Ge Y. Root proteomics reveals the effects of wood vinegar on wheat growth and subsequent tolerance to drought stress. *Int J Mol Sci.* 2019; 20(4), pp. 1-23.
- (11) Cui G, Zhao X, Liu S, Sun F, Zhang C, Xi Y. Beneficial effects of melatonin in overcoming drought stress in wheat seedlings. *Plant Physiol Biochem (Internet).* 2017; 118(December), pp. 138-49. Available from: <http://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.06.014>

- (12) Zhang G, Zhang M, Zhao Z, Ren Y, Li Q, Wang W. Wheat TaPUB1 modulates plant drought stress resistance by improving antioxidant capability. *Sci Rep (Internet)*. 2017; 7(1), pp. 1-13. Available from: <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-017-08181-w>
- (13) Barnawal D, Bharti N, Pandey SS, Pandey A, Chanotiya CS, Kalra A. Plant growth-promoting rhizobacteria enhance wheat salt and drought stress tolerance by altering endogenous phytohormone levels and TaCTR1/TaDREB2 expression. *Physiol Plant*. 2017; 161(4), pp. 502-14.
- (14) El-Esawi MA, Al-Ghamdi AA, Ali HM, Ahmad M. Overexpression of atWRKY30 transcription factor enhances heat and drought stress tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genes (Basel)*. 2019, 10(2).
- (15) Gao H, Wang Y, Xu P, Zhang Z. Overexpression of a WRKY transcription factor TaWRKY2 enhances drought stress tolerance in transgenic wheat. *Front Plant Sci*. 2018; 9(August), pp. 1-10.