

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 Z¹, Ghaffari M R²

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

واژه‌های کلیدی

کربوهیدرات محلول،

فروکتان،

خشکی،

پرشدن دانه

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 کربوهیدرات‌های 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 تأثیر 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 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 ژن‌های 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 می‌تواند 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 (WRKY، NAC) در روند پیری سلول افزایش بیان نشان می‌دهند.

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.

مقدمه

گیاهان از استراتژی فرار شامل پیری زودرس و کاهش تعداد برگها برای مقابله با تنش استفاده می کنند که در نتیجه منجر به کاهش سبزیگی گیاه می شود. 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 می شوند که این سازو کار تحت کنترل شبکه های پیچیده و سازو کارهای بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی و مولکولی می باشد (Munné-Bosch & Alegre 2004). علاوه براین، گیاهان با کاهش فتوسنتز و شروع پیری برگ از طریق الفا یک سری از تغییرات متابولیکی پیچیده با تنش خشکی مقابله می کند. 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 کلروپلاست ها 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، کلروپلاست ها از بین رفته و آنزیم های استرومایی تخریب شده و در نهایت منجر به کاهش فتوسنتز می شود، در حالی که میتوکندری به طور قابل ملاحظه ای بافی می ماند (Sakuraba et al. 2014). از جمله تغییرات در سطح آنزیم ها می توان به موارد ذیل اشاره کرد: ۱) تخریب روبیسکو براساس تقاضای نیتروژن از منابع مخزن در شرایط پیری برگ به علت تنش خشکی صورت می گیرد (Gomes de Oliveira Dal'Molin et al. 2015). گلوتامین سینتتاز و روبیسکو آنزیم های اصلی برای جذب نیتروژن و کربن هستند

که با فرم پلاستیسی سربعتر 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 می‌شوند. در هنگام تنش و در برگ‌هایی که به طور طبیعی پیر می‌شوند، قندها (گلوکز، فروکتوز) تجمع می‌یابند. 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 (Jongbloed et al. 2004). علاوه بر این، نیتروژن کم منجر به پیری برگ‌ها و تجمع قندها می‌شود. این یافته‌ها حاکی از این است که تعادل بین قند و نیتروژن در حین انتقال منبع / مخزن برگ‌ها می‌تواند نقشی اساسی در القای پیری برگ داشته باشند (Masclaux et al. 2014). 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 ۶- فسفات (که به عنوان سیگنالی برای در دسترس بودن کربن بالا در نظر گرفته می‌شود) برای شروع پیری برگ مورد نیاز است. اگرچه تجمع هگروها در برگ‌های پیر فرضیه پیری را شروع یا تسریع می‌کند، 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 بازایافت و انتقال مجدد نیتروژن می‌شود، غلظت‌های بالاتر یا بهینه نیتروژن باعث رشد و سبز شدن برگ می‌شود (Diaz et al. 2008). بنابراین، بهبود بهره‌وری استفاده از کارایی 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 نمی‌تواند تأمین

شود. این وضعیت، بیوسنتز سیتوکینین را کاهش داده و منجر به تخریب پروتئین برگ می‌شود. اسیدآمینوهای 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 می‌یابد (Fait et al. 2011). پیر شدن یک پیش نیاز برای انتقال نه تنها نیتروژن بلکه مواد غذایی مهم دیگر نیز می‌باشد. 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 می‌شوند تا پروتئین‌های برگ به شکل حداکثری به اسیدهای آمینه تجزیه شده و در نهایت به دانه‌های در حال رشد منتقل شوند (Distelfeld et al. 2014). چندین یافته نشان داده‌اند 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 می‌توانند پیر شدن را در محیط‌های طبیعی یا تنش ایجاد نمایند (Sade et al. 2018).

کربوهیدرات‌ها می‌توانند در ساقه و مرحله اولیه پیر شدن دانه در غلاف ساقه و برگ غلات تجمع یابند و به عنوان منبع ذخیره‌ای کربوهیدرات نامیده شوند. منبع ذخیره‌ای 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 ذخیره‌ای 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 کرده‌اند 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 ساقه‌ها و میانگره‌ها می‌شود. تحمل گیاهان در برابر تنش‌های غیرزیستی را

پیری برگ‌ها در پاسخ به تنش خشکی

فنوتیپ رنگ سبز بیشتر به فتوستتزر جاری متکی است و کلروفیل برگ عملکرد بیشتری را در خود نگه می‌دارد که آن‌ها را قادر می‌سازد کربوهیدرات‌ها 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 کارایی 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 فتوستتزی آن در سنبله تحت تنش خشکی انتهایی از اهمیت بالایی در غلات برخوردار است. تحقیقات اخیر بار دیگر اهمیت فتوستتزر 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 بافت‌های رویشی (برگ و ساقه‌ها) به دانه‌ها می‌شود و سرعت پر شدن دانه‌ها را تسریع می‌کند. این حوادث، سوخت و ساز کربن و نیتروژن را تغییر داده و سازوکارهای انتقال را مختل می‌کند که منجر به اختلال در منبع-مخزن می‌شود که از طریق شبکه پیچیده‌ای از هورمون‌ها 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 فتوستتزر و دوره کوتاه پر شدن دانه را جبران کند که در نهایت باعث بهبود وزن دانه و کیفیت دانه در غلات می‌شود. نقش تاق‌های فعال شده در طی فرآیند انتقال مجدد نقش مهمی در تنظیم پویایی منبع-مخزن در ساقه ایفا می‌نماید (Gregersen et al. 2013). در شرایط خشکی انتهایی فصل رشد، کاهش عملکرد غلات در نتیجه محدودیت‌های منبع و مخزن می‌باشد. کاهش عملکرد جو و سایر محصولات با اسیمیلایون حاصل از فتوستتزر 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 سنبله باعث افزایش ذخایر منبع ذخیره‌ای

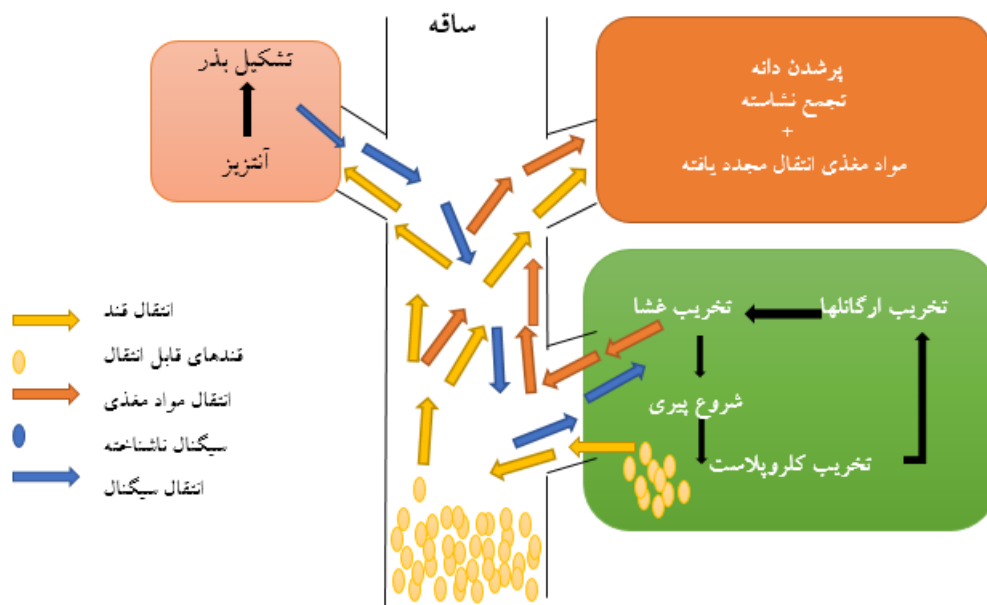
می‌توان از طریق تجمع قندهای محلول، مانند فروکتان افزایش داد. گزارشات قبلی نشان داد که نقش انتقال مجدد فروکتان ساقه بر عملکرد گندم نان در شرایط تنش نقش بسزایی دارد (Ahmadi et al. 2003).

تجمع و انتقال مجدد فروکتان و همچنین بیان نسبی ژنهای اصلی سوخت و ساز فروکتان در میانگه‌های پنالتیمیت 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 ذخیره‌ای کربوهیدرات را در ساقه تجمع می‌دهند. کربوهیدرات محلول در آب را می‌توان به عنوان نشانگرهایی برای انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل در شرایط تنش معرفی نمود (Kerepesi & Galiba 2000). افزایش منبع ذخیره‌ای کربوهیدرات و ذخایر کربوهیدرات بیشتر در ساقه گندم ارقام متحمل به تنش خشکی به خوبی ثابت شده است. منبع ذخیره‌ای کربوهیدرات‌ها مانند فروکتان از ماکرومولکول‌های بیولوژیکی در برابر اثرات مخرب تنش غیر زیستی با تثبیت غشا و به عنوان حد واسطه‌های تحمل به تنش محافظت می‌کنند. همچنین نقش مهم منبع ذخیره‌ای کربوهیدرات‌ها در تحمل به تنش‌های غیرزیستی از طریق تنظیم اسمزی و برهم‌کنش مستقیم آنها با لایه‌های چربی غشا نیز گزارش شده است (Mittler et al. 2004). علاوه بر این، فروکتان در مهار انواع اکسیژن فعال در مجاورت غشاهای اندامک‌ها نقش دارند. این واکنش‌ها می‌توانند به ژنوتیپ‌های متحمل کمک کنند تا فتوستتزر خود را در شرایط تنش حفظ نمایند (Mittler et al. 2004). محصولاتی مانند جو که در مناطق نیمه خشک رشد می‌کنند ممکن است در طول رشد، به ویژه در زمان آنتریز (گرده افشانی) و پر شدن دانه دچار کم‌آبی شوند، که این امر آنها را بیشتر به کربوهیدرات‌های محلول در آب وابسته می‌کند. کربوهیدرات‌های محلول در آب شامل فروکتان، گلوکز و ساکارز می‌باشند و فروکتان‌ها مهمترین کربوهیدرات‌های ذخیره شده هستند (Goggin and Hübner et al. 2015; 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).

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 فتوستتزر برگهای تازه فراهم می شود (شکل ۱).

کربوهیدرات قبل از گلدهی و قدرت مخزن در گیاهان می شود. علاوه بر این، تعداد کمتری از سلول های 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 آنزیم های 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 آنزیم های دخیل در سنتز نشاسته بوده که نقش مهمی در تبدیل ساکارز به فروکتوز داشته و گلوکز را کاتالیز می کند. ساکارز سنتاز یکی از آنزیم های مهم برای تامین نشاسته



شکل ۱- نمودار نشان دهنده اثر برهم کنش صفت سبز ماندن و پیری انتهایی فصل در گیاهان است. صفت سبز ماندن فتوستتزر کافی را به عنوان قند قابل انتقال (پیکان نارنجی) برای رشد بذر و تجمع نشاسته بالادر هنگام پر شدن دانه فراهم می کند 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 برگ ها را آغاز می کند (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.

پرشدن دانه در شرایط تنش خشکی و عوامل موثر در آن

پرشدن 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 میانگرمه از ساقه اصلی (پدانکل، میانگرمه پنالتمیت و میانگرمه زیرین) تفاوت‌هایی در انتقال مواد وجود دارد. میانگرمه پنالتمیتها 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 می‌تواند به بیش از ۴۰ 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 می‌کند. اهدایی و همکاران دریافتند که ماده خشک انتقال یافته در میانگرمه 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 گره‌های مختلف ساقه اصلی (گره زیرین، پدانکل، پنالتمیت) بین ارقام متفاوت بود (Salekdeh & Komatsu, 2007).

در شرایط پرشدن دانه عواملی مانند بیوسنتز فروکتان، کارایی انتقال مجدد، طول میانگرمه، سیستم ریشه دهی عمودی و جانبی، ظرفیت فتوسنتزی در طی پر شدن دانه، و تجمع پرولین، قندهای محلول و اسمولالیت 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 سنبله‌های بارور و کاهش تعداد کل پنجه‌ها می‌شود. در قسمت ذخیره کربوهیدرات محلول در ساقه بخش اعظم این کربوهیدرات را فروکتان تشکیل می‌دهد. برای ستر 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 می‌یابند. فروکتان‌ها توسط فروکتوزیل ترانسفرازها بیوسنتز می‌شوند. آنزیم‌های دخیل در بیوسنتز فروکتان شامل ساکارز: ساکارز ۱-فروکتوزیل ترانسفراز (1-SST) و ساکارز: فروکتان ۶-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 ساقه‌های گندم گزارش شده است (Xue et al. 2008). ذخیره سازی طولانی مدت فروکتان در میانگرمه‌های 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)، عمدتاً فروکتان ۱-اگزوهیدرولازها (1-FEHs) کاتالیز می‌شوند. احتمالاً FEH‌های گندم و ترانسفرازهای فروکتوزیل در سطح رونویسی کنترل می‌شوند (Van Laere & Van den Ende, 2009; Zhang et al. 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 ساقه‌های گندم تحت خشکی انتهایی فصل، افزایش بیان نشان داد (Zhang et al. 2009). در مطالعه‌ای نشان داده شد که ژن 1-FEH w3 به عنوان عامل اصلی در فرآیند انتقال مجدد فروکتان ساقه است و یک مارکر پلی مورفسم 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

چاپرون‌ها و LEA و فاکتورهای رونویسی ناقل‌های و آنزیم‌های گلوکاتیون اس ترانسفرازها می‌باشند (شکل ۲).

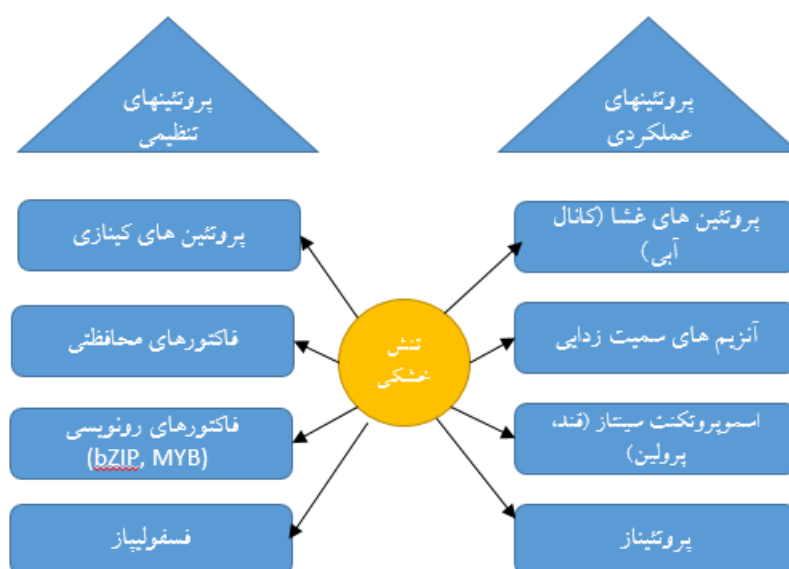
انتقال مجدد نیتروژن پس از تخریب پروتئین‌ها در برگ‌های پیر تحت تنش خشکی

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 می‌گیرند 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 می‌شود. 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 تقریباً 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 ذخیره‌ای می‌پردازند. خانواده عوامل رونویسی NAC و WRKY نقش مهمی در شبکه‌های تنظیم کننده ژن مرتبط با پیری در آراییدوپسیس، برنج و گندم دارند (Schipper 2015; Bresson et al. 2017).

شده و فروکتان تجزیه می‌شود. ساکارز توسط محصولات ساکارز فسفات سنتاز و ساکارز ۶ فسفات فسفاتاز از محصولات تخریب تولید شده (فروکتوز) سنتز شده و به دانه در حال رشد منتقل می‌شود. این سهم انتقال ساکارز از ساقه به دانه گندم برای به حداکثر رساندن عملکرد تحت تنش خشکی انتهایی نسبتاً مهم تر به نظر می‌رسد (Joudi et al. 2012).

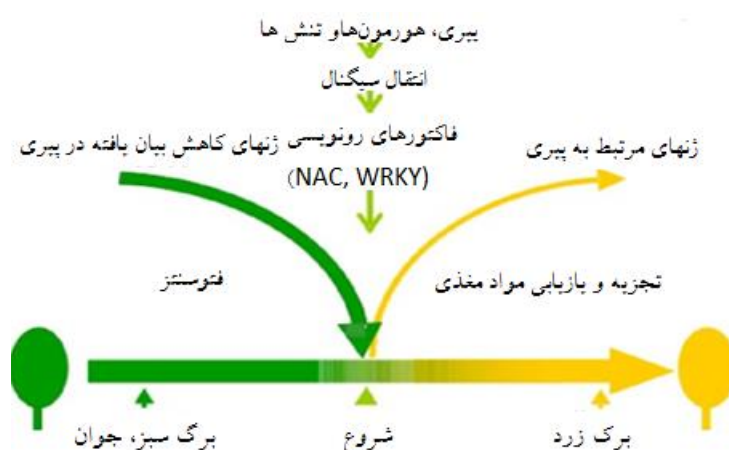
ظرفیت فتوسنتز، کارایی استفاده از کربن و تنفس باعث تفاوت در تجمع منبع ذخیره‌ای کربوهیدرات‌ها در ساقه گندم در بین ژنوتیپ‌ها می‌شود (Xue et al. 2008). به این ترتیب، واریته‌های گندم متحمل می‌توانند رابطه بین جذب CO₂ (منبع) و عملکرد دانه (ذخیره) تحت تنش خشکی را با استفاده از انتقال مجدد کربن به عنوان منبع 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 پیچیده‌ای از ژن‌های متابولیکی فروکتان و وضعیت کلی قند گیاه تحت تنش خشکی مشاهده شده است (Yang et al. 2004). افزایش میزان انتقال مجدد منبع ذخیره‌ای کربوهیدرات‌ها 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 برنامه‌های اصلاح مفید خواهد بود.

مطالعه‌ای بر روی ۸۱ رقم گندم ایرانی بر اساس تغییرات وزن خشک ساقه انجام شد. چهار رقم با میزان متفاوت درانتقال مجدد منبع ذخیره‌ای کربوهیدرات، برای ارزیابی بیان ژن‌های مربوطه انتخاب شدند. بیان ژن‌های مرتبط با هیدولیز و بیوسنتز فروکتان در ساقه گندم تحت تنش خشکی انتهایی فصل بر ترکیبات منبع ذخیره‌ای 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



شکل ۲- 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).

آندوسپرم غلات، شامل چندین مرحله انتقال از راه دور و کوتاه است. ناقل های غشایی برای ترشح اسیدهای آمینه یا الیگوپپتیدها از واکوئل ها و کلروپلاست ها ضروری هستند. در حالی که اخیراً محققان مشاهده کردند که ناقل های واسطه جریان ساکارز از سلولهای مزوفیل به آپوپلاست در آرابیدوپسیس نقش مهمی در این انتقال دارند. اطلاعات کمی در مورد جریان اسید آمینه از سلول های مزوفیل برگهای پیر موجود می باشد (Feng et

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 (پلاستییدی) و سوخت و ساز اسید آمینه در پیر شدن سلول های برگ به مراحل پروتئینی

(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 گونه‌ها 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). سازوکارهای انتقال آوند چوبی به آبکش در بافت‌های 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. به علاوه، 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 می‌افتد (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 می‌گیرد (Feller et al. 2007).

تخریب و انتقال مجدد پروتئین‌های پلاستییدی

مطالعات انتقال نیتروژن برای انتقال مجدد از برگ‌های پیر تا دانه‌های 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 پلاستییدی، آنزیم‌های چرخه کالوین و پروتئین‌های لازم برای

واکنش‌های نوری فتوسنتز در غشای تیلاکوئید قرار دارند (Peoples & Dalling, 1988). پروتئین‌های فعال (آندوپیتیدازهای سیستمین 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 پروتئین‌های زیادی از جمله اعضای خانواده های Clp, FtsH, Lon و همچنین مکمل آمینوپیتیدازهای 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 سیستمین به وفور در برگ‌ها وجود دارند، فعالیت این پروتئین‌ها به طور معمول در واکوئل‌های لیتیک صورت می‌گیرد (Jukanti et al. 2008). پروتئین‌های دخیل در تجزیه پروتئین‌های برگ در جدول ۱ نشان داده شده است. احتمالاً پروتئین‌های مستقر در کلروپلاست برای (شروع) تخریب پروتئین تیلاکوئید مهم باشند. علاوه بر این، پروتئین‌ها 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 می‌باشند. مطالعات انجام شده روی پروتئولیز و انتقال مجدد نیتروژن در دوران پیری برگ نشان داد که فرآیندهای اصلی انتقال مجدد شامل پروتئولیز پروتئین‌هایی مانند روبیسکو به اسید آمینه توسط پروتئازها و انتقال آنها به اندام مخزن می‌شود. در طی روند پیری، ژن‌های مرتبط با انتقال نیتروژن و پروتئازها افزایش بیان نشان

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 برگ‌های منبع به اندام‌های مخزن می‌باشد (Fan *et al.* 2009). ناقل‌های NRT1.6، NRT1.5 و AMT1.5 در انتقال نیترات و آمونیوم دخالت دارند (Bohner *et al.* 2015).

در روند پیری برگ گندم، مجموعه‌ای از ژن‌ها در مراحل اوایل پیری برگ (NF-YA) افزایش می‌یابند در حالی که ژن‌ها 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. شبکه‌های تنظیمی شامل عوامل رونویسی مختلفی هستند که توسط هورمون‌های مختلف گیاهی هدایت می‌شوند. اخیراً مروری بر ۴۸ ژن NAC جو انجام شد که بسیاری از این ژن‌ها (اما نه همه) در پیر شدن برگ پرچم جو افزایش بیان نشان دادند. در میان WRKY‌ها، مطالعات نشان داده که AtWRKY53، تنظیم‌کننده مثبت روند پیری است (Miao *et al.* 2010).

جدول ۱- ژنها و پروتئین‌های دخیل در پیری برگ

Table 1. Genes and proteins involved in leaf senescence.

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

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 انتهایی رشد و پرشدن دانه هم در شرایط نرمال و تنش، گیاه از انتقال مجدد موادی که قبلاً 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 می‌نماید. 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 فرایندها 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 کارایی 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 Journal 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 Biology. 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

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 مطالعه‌ای 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

nutrient recycling. Journal of Experimental Botany. 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, Riestler 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.

- 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⁺ homeostasis. *Plant biotechnology journal*. 18, 1683–96.
- Fischer-Kilbiński 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.

- 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 Botany*. 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.