

REVIEW ARTICLE

Strategies of Barley Improvement under water stress: Responses, Approaches and Management

Zohre Hajibarat¹, Abbas Saidi^{1*}, Mohammad Reza Ghaffari², Mehrshad Zienalabedini²

¹Department of Molecular Cell Biology, Faculty of Biotechnology, Shahid Beheshti University, Tehran, Iran.

²Agricultural Biotechnology Research Institute of Iran, Department of Systems and Synthetic Biology, Karaj, Iran. Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Iran

Correspondence

Abbas Saidi

Email: abbas.saidi@gmail.com

How to cite

Hajibarat, Z., Saidi, A., Ghaffari, M. R., & Zienalabedini, M. (2024). Strategies of Barley Improvement under water stress: Responses, Approaches and Management. *Crop Biotechnology*, 13(45), 77-98.

ABSTRACT

Plants use a variety of strategies to cope with abiotic stress, depending on the species and the growth of the plant. Abiotic stresses such as drought is the most important stress that affects yield of agricultural products. In addition, drought stress is one of the main limiting factors in plant growth, it can also inhibit respiration, photosynthesis, and thus affects the growth and physiological metabolism of plants. Plants activate several mechanisms such as morphological and structural changes as well as the expression of drought-resistant genes, the synthesis of hormones and osmotic regulators to reduce drought stress. Drought accelerates grain leaf senescence, altering the expression of thousands of genes and ultimately affecting grain protein content and grain yield. However, the genotypic variability exists for drought induced disruption and tolerance in barley. In this review, the approaches can help for improving barley genotypes in response to drought stress through breeding and physiological traits, genetic engineering, and marker-assisted selection (MAS). We detected genes and proteins involved in response to drought-tolerance using proteomics, transcriptomics and metabolomics approaches. Also, the introduced Quantitative Traits Loci (QTLs) related to yield and Stay green and physiological traits found in this study can be used for MAS in barley improvement for drought tolerance in the future. In particular, comparative studies of genetically diverse germplasm exposed to adverse conditions such as drought provide valuable insights into plant responses to stress and create information on biochemical pathways involved in adaptation to environmental limitations. Proper evaluation of omics data can help the biomarker discovery.

KEYWORDS

Barley, Omics, Physiological Traits, Seed Filling, Marker-Assisted Selection.

نشریه علمی

زیست فناوری گیاهان زراعی

«مقاله مروری»

استراتژی‌های اصلاح جو تحت تنش خشکی: پاسخ‌ها، رویکردها و مدیریت

زهره حاجی‌برات^۱، عباس سعیدی^{۱*}، محمدرضا غفاری^۲، مهرشاد زین‌العابدینی^۲

چکیده

گیاهان بسته به نوع و رشد گیاه، از استراتژی‌های مختلفی برای مقابله با استرس غیر زنده استفاده می‌کنند. تنش خشکی یکی از مهمترین تنش‌های غیر زنده می‌باشد که بر عملکرد محصولات کشاورزی تأثیر می‌گذارد. علاوه بر این، تنش خشکی یکی از اصلی‌ترین عوامل محدود کننده در رشد گیاه است و می‌تواند تنفس و فتوسنتز را مهار کند و بنابراین بر رشد و متابولیسم فیزیولوژیکی گیاهان تأثیر گذارد. گیاهان چندین مکانیسم مانند تغییرات مورفولوژیک کنند. خشکی پیری برگ را تسریع و بیان هزاران ژن را تغییر داده و بر میزان پروتئین دانه و عملکرد دانه تأثیر می‌گذارد. با این حال، تنوع ژنوتیپی برای تحمل ناشی از خشکی در جو وجود دارد. در این بررسی، این رویکردها می‌توانند به بهبود ژنوتیپ‌های جو در پاسخ به تنش خشکی از طریق اصلاح و صفات فیزیولوژیکی، مهندسی ژنتیک و انتخاب به کمک نشانگر (MAS) کمک کنند. ژن‌ها و پروتئین‌های دخیل در پاسخ به تحمل خشکی را با استفاده از پروتئومیکس، ترنسکریپتومیکس و رویکردهای متابولومیکس در این مطالعه آورده شد. همچنین، QTL (مکان صفات کمی) های معرفی شده مربوط به عملکرد و صفات سبزماندگاری و فیزیولوژیکی موجود در این مطالعه می‌توانند برای بهبود جو در تحمل خشکی در آینده استفاده شوند. ابزارهای امیکس قدرتمندی برای تجزیه و تحلیل واکنش‌های گیاه به محرک‌های مختلف محیطی وجود دارد. به‌ویژه مطالعات مقایسه‌ای ژرم‌پلاسماهای متنوع ژنتیکی که در معرض شرایط نامطلوب مانند خشکی قرار می‌گیرند، بینش‌های ارزشمندی را در مورد پاسخ‌های گیاه به تنش ارائه می‌دهند و ارزیابی مناسب داده‌های امیکس می‌تواند به فرآیند کشف نشانگرهای زیستی کمک کند.

واژه‌های کلیدی

جو، امیکس، صفات فیزیولوژیکی، پر شدن بذر، انتخاب به کمک نشانگر.

^۱گروه زیست سلولی مولکولی، دانشکده علوم و فناوری زیستی، دانشگاه شهید بهشتی، تهران، ایران. ^۲گروه زیست‌شناسی سیستم‌ها، پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی ایران، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران.

نویسنده مسئول:

عباس سعیدی

رایانامه: abbas.saidi@gmail.com

استناد به این مقاله:

حاجی‌برات، زهره؛ سعیدی، عباس؛ غفاری، محمدرضا و زین‌العابدینی، مهرشاد (۱۴۰۳). استراتژی‌های اصلاح جو تحت تنش خشکی: پاسخ‌ها، رویکردها و مدیریت. فصلنامه علمی زیست فناوری گیاهان زراعی، ۱۴(۴۵)، ۷۷-۹۸.

مقدمه

شرایط تنش، گرده‌افشانی و پر شدن دانه در جو به منبع ذخایر کربوهیدراتی بستگی دارد که عمدتاً در ساقه ذخیره شده و طی پر شدن دانه به دانه‌ها منتقل می‌شوند (Hasanuzzaman *et al.*, 2013). با توجه به کاهش سریع فتو سنتز پس از گلدهی، محدود کردن سهم جذب فعلی در پر شدن دانه در شرایط خشکی، ساقه به طور بالقوه می‌تواند بیش از ۵۰ درصد از عملکرد دانه را به همراه داشته باشد. به طور کلی، پر کردن بذر به تامین کربن از دو منبع بستگی دارد: کربوهیدرات‌های پس از گرده‌افشانی که مستقیماً به دانه منتقل می‌شوند (فتو سنتز جاری) و انتقال مجدد مواد ذخیره‌سازی از ساقه (Esmailpour-Jahromi *et al.*, 2012; Saidi *et al.*, 2021). جو دارای مکانیسم‌های کارآمدتری در برابر کمبود آب نسبت به سایر غلات است و نسبت به سایر غلات تحمل خشکی نسبی بالاتری دارد. در مناطق کم بارش، وجود تنش خشکی در طول رشد گیاه معمول است. از آنجایی که تولید این محصول به دلیل تنش خشکی در پایان فصل و دماهای بالا محدود می‌شود، محققان در پی شناسایی ارقامی با پتانسیل عملکرد بالا و ویژگی‌های فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی مناسب برای مقابله با تنش خشکی هستند (Obidiegwu *et al.*, 2015). تنش خشکی می‌تواند فتوسنتز گیاه را کاهش دهد و در نتیجه با کاهش هدایت روزنه‌ای، کاهش سنتز رویب سکو و افزایش تخریب پروتئین آن و کاهش قابل توجه کلروفیل و پیری برگ، عملکرد دانه را کاهش دهد (Farooq *et al.*, 2017). چندین آزمایش نشان داده‌اند که پاسخ روزنه اغلب با رطوبت خاک مرتبط است و این نشان‌دهنده آن است که انجام اتولوژی تا حد زیادی به سیگنال‌های شیمیایی بین ریشه و ساقه و ABA وابسته است (Hasanuzzaman *et al.*, 2013; Farooq *et al.*, 2014; Gaur *et al.*, 2015).

ظرفیت فتوسنتزی، کارایی استفاده از کربن و تنفس باعث تفاوت در تجمع منبع ذخیره کربوهیدرات در ساقه گندم در بین ژنوتیپ‌ها می‌شود (Xue *et al.*, 2008). به این ترتیب، وارثه‌های متحمل گندم می‌توانند با استفاده از انتقال مجدد کربن به عنوان منبع ثانویه، رابطه‌ای بین جذب کربن دی‌اکسید (منبع) و عملکرد دانه (ذخیره) تحت تنش خشکی ایجاد کنند (Schnyder 1993; Blum 1998; Gebbing & Schnyder, 1999). نشان داده‌است که پس از گرده‌افشانی، هیدرولیز فروکتان به ساکارز و فروکتوز برای حفظ سرعت پر شدن دانه افزایش می‌یابد،

جو چهارمین محصول غلات از لحاظ تولید در جهان پس از گندم، ذرت و برنج است (FAO, 2020). استفاده از دانه غلاتی مانند جو به عنوان مدل مناسبی برای استفاده در مطالعات مرتبط به خشکی است. همچنین سادگی ژنوم جو نسبت به غلات دیگر و در دسترس بودن توالی ژنوم آن اطلاعات ارزشمندی را در اختیار اصلاحگران مولکولی قرار داده است (Ghaffari *et al.*, 2016). تنش خشکی یکی از مهمترین عوامل محدود کننده محیط برای رشد و بهره‌وری گیاه به ویژه در زمان گلدهی و پر شدن دانه جو است. تنش خشکی بعد از عوامل بیماری‌زا، دومین عامل اصلی کاهش عملکرد دانه است (Liliane and Charles, 2020). در شرایط خشکی، اهمیت ذخایر ساقه و انتقال مجدد به دلیل فتوسنتز محدود افزایش می‌یابد و سهم آنها در تولید محصول نهایی قابل توجه خواهد بود (Sehgal *et al.*, 2018). از آنجایی که بافت ساقه جو منبع غالب در مراحل اولیه پر شدن بذر به دلیل ذخیره کربوهیدرات است، منبع کربنی مهمی برای پر شدن دانه است و در شرایط رطوبت کافی می‌تواند تقریباً ۲۰ درصد عملکرد دانه را تامین کند. در شرایط تنش خشکی انتهایی، انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها از منابع ذخیره شده در ساقه جو به دانه‌ها می‌تواند حدود ۴۰ درصد عملکرد دانه را افزایش دهد. برای بررسی مکانیسم مولکولی ذخیره ساقه در پاسخ به شرایط تنش خشکی می‌توان از صفات فیزیولوژیکی، مورفولوژیکی و صفات مولکولی استفاده کرد. دانشمندان نمی‌توانند ارقام مقاوم به تنش را برای تحمل تنش‌های مختلف به تنهایی با استفاده از روش‌های مرسوم مانند اصلاح رها سازی کنند (Bita and Gerats, 2013). این وضعیت از سه مشکل مربوط به ماهیت تنش خشکی ناشی می‌شود. ۱) غربالگری ارقام متحمل به خشکی به شرایط محیطی مانند آب و هوا، شیمی خاک و بافت خاک بسیار حساس است. ۲) با شروع تنش خشکی، تمام بافت‌های گیاهی تحت تأثیر قرار می‌گیرند که منجر به پاسخ‌های متعدد و کنترل ژنتیکی پیچیده خشکی می‌شود و ۳) توزیع بارندگی در طول چرخه رشد گیاه ناهمگن است و گیاهان ممکن است در طول مراحل رویشی یا زایشی با خشکی مواجه شوند که اساساً با چالش‌های متفاوتی روبرو هستند (Hussain *et al.*, 2018). بنابراین، صفات سازگار با خشکی در محیط‌های خاص ممکن است متفاوت باشد و اساس ژنتیکی پاسخ‌های گیاه به خشکی شامل بسیاری از عملکردهای ژنتیکی است که با در دسترس بودن آب تنظیم می‌شوند. در

به طور طبیعی کاهش می‌یابد. بنابراین، فتوسنتز جاری کاهش می‌یابد و گیاه برای پر کردن دانه‌ها به کربوهیدرات نیاز دارد و از طریق ذخیره ساقه و انتقال مجدد کربن و نیتروژن تامین می‌شود (Zia et al., 2020). درک بهتر پاسخ‌های فیزیولوژیکی و مولکولی ارقام متحمل به تنش خشکی و طراحی استراتژی‌هایی برای توسعه ژنوتیپ‌های جو متحمل به خشکی در برنامه‌های اصلاحی مفید خواهند بود (Sandhu and Kumar, 2017). برای افزایش تحمل جو به تنش، برخی از صفات را می‌توان در شرایط تنش مانند فاکتورهای عملکرد مانند زیست توده، عملکرد دانه و شاخص برداشت، و صفات فیزیولوژیکی محتوای کلروفیل، بیوستنژ فروکتان، راندمان انتقال مجدد، نسبت انتقال مجدد، طول میانگوه، عمودی و سیستم‌های ریشه‌دهی جانبی و ظرفیت فتوسنتزی در طی پر شدن دانه، تجمع پرولین و قندهای محلول و اسمولالیت‌ها در طول گلدهی بهبود بخشید (شکل ۲). تجزیه و تحلیل مکان صفات کمی به طور موثر فرایندهای انتخاب ژنوتیپ‌های مقاوم به تنش را افزایش می‌دهد (Ndlovu et al., 2019; Hütsch et al., 2021). تجزیه و تحلیل مکان صفات کمی بر اساس شناسایی همبستگی‌های آماری بین یک صفت فنوتیپی کمی و نشانگرهای مولکولی خاص در ژنوم است (Rao et al., 2012). تنش خشکی ممکن است منجر به کاهش سطح برگ و وزن خشک و 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. گیاهان همچنین با تسریع رشد خود برای کوتاه کردن دوره رشد، کاهش زمان پر شدن دانه‌های جو، که منجر به بلوغ محصول می‌شود، با تنش خشکی سازگار می‌شوند (Hammad et al., 2014).

ژرم پلاسما بانک ژن، پتانسیل زیادی برای شناسایی آلل‌های جدید برای تحمل به استرس دارد. در مطالعه‌ای نشان داده شد که مجموعه متنوعی از ۲۱۴ ژنوتیپ از بانک ژن ملی هند برای تحمل به خشکی در شرایط هیدروپونیک و مزرعه غربالگری شدند. پاسخ تنش جمعی از نظر فنوتیپ بهتر ریشه، صفات فیزیولوژیکی و زراعی که ژنوتیپ‌های IC113045، IC578521، IC582699، IC492318، IC578711، EC667420، IC393949، IC393949 و IC393949، IC393949، IC3939420، IC393949، IC39394980 و IC39394980، IC39394980، IC39394980، IC39394980 و IC39394980 دارای تنوع آللی می‌باشند. تنوع آللی بیشتر ژن *Kandide*، *Hordeum*

به‌ویژه زمانی که فتوسنتز فعلی تحت تنش آبی به شدت مختل می‌شود. تنظیم پیچیده ژن‌های مسیر فروکتان و وضعیت کلی گلوکز گیاه تحت تنش خشکی مشاهده شده است (Yang et al., 2020). محصولات جو که در مناطق نیمه خشک رشد می‌کنند ممکن است در طول رشد، به ویژه در هنگام گلدهی و پرشدن بذر، دچار کم‌آبی شوند، که این امر آنها را بیشتر به کربوهیدرات‌های محلول در آب وابسته می‌کند. کربوهیدرات‌های محلول در آب عبارتند از فروکتان، گلوکوز و ساکارز. فروکتان‌ها مهم‌ترین کربوهیدرات‌های ذخیره شده هستند (Hübner et al., 2004; Goggin and Setter, 2015). مطالعات قبلی نشان داده‌است که ماده خشک پدانکل در چندین رقم تحت تیمار تنش خشکی کاهش یافته است، در حالی که ارقام متحمل به خشکی مقدار ماده خشک بیشتری را نشان می‌دهند (Ehdaei et al., 2006).

به منظور تبیین مبنای مولکولی تنوع ژنوتیپی در غلظت کربوهیدرات‌های محلول در آب، از روش ریزآرایه برای آنالیز ساقه استفاده شد. لاین جو غلظت‌های متفاوتی از کربوهیدرات‌های محلول در آب را نشان داد (Badigannavar et al., 2018). با بررسی ژن‌های دخیل در مسیرهای متابولیک، آنها دریافتند که سطح بیان تعدادی از آنزیم‌های کلیدی کربوهیدرات مرتبط با متابولیسم کربوهیدرات‌های محلول در آب با غلظت ساقه مرتبط است (Zhang et al., 2020). با توجه به این واقعیت که ذخیره ساقه منبع مهمی برای پر کردن دانه در شرایط تنش خشکی است، مکانیسم‌های مولکولی مرتبط با ذخیره ساقه برای انتقال مجدد تحت تنش به خوبی شناخته نشده است. هدف از این مقاله شناسایی مکان‌های صفات کمی مرتبط با صفات فیزیولوژیکی و عملکرد و مکان‌های صفات کمی مرتبط با سبز ماندن در مراحل پر شدن دانه جو می‌باشد. همچنین، می‌توانیم از داده‌های آمیکس ماند پروتئومیکس، ترنس کریپتومیکس و متابولومیکس و به دنبال آن شناسایی عملکرد مکان‌های صفات کمی مرتبط با صفات مربوطه در برنامه‌های اصلاحی جو در آینده استفاده کنیم.

صفات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی

سازگاری با تنش خشکی در جو عمدتاً به انعطاف‌پذیری صفات مورفولوژیکی آن (به عنوان مثال، تولید زیست توده، رشد گیاه، تعداد پنجه) نسبت داده می‌شود. پارامترهای فیزیولوژیکی مانند محتوای نسبی آب و محتوای کلروفیل در شرایط تنش نیز توسط تفاوت‌های ژنتیکی تعیین می‌شوند. تحت تنش خشکی، به دلیل پیری طبیعی برگ‌ها در طول تنش خشکی و اثرات آن، جذب جاری

(Marchetti *et al.*, 2019) و همچنین برآورد اهمیت آن‌ها برای پاسخ عملکرد به خشکی شده است (Mikołajczak *et al.*, 2020).

بیوستز فروکتان و ژن‌های دخیل در مسیر بیوستز آن

فروکتان‌ها بخش عمده‌ای از منبع ذخیره کربوهیدرات را تشکیل می‌دهند و در شرایط تنش به میزان قابل توجهی در قسمت‌های رویشی غلات افزایش می‌یابند. فروکتان‌ها توسط فروکتوزیل ترانسفرازها بیوستز می‌شوند. آنزیم‌های دخیل در بیوستز فروکتان عبارتند از ساکارز: ساکارز: ۱- فروکتوزیل ترانسفراز (SST-1) و ساکارز: فروکتان: ۶- فروکتوزیل ترانسفراز (SFT-6) (Nagaraj *et al.*, 2004). افزایش بیان ژن‌های SST-1 و SFT-6 توسط تنش اسمزی در ساقه گندم گزارش شده است (Xue *et al.*, 2008). ذخیره‌سازی طولانی‌مدت فروکتان‌ها در میانگه‌های ساقه به‌عنوان مکان‌های ذخیره‌سازی اولیه تقریباً تا دوره پر شدن دانه میانی رخ می‌دهد (Schnyder, 1993). اهمیت انتقال مجدد این ذخایر ساقه تحت تنش خشکی و گرمایی زمانی آشکار می‌شود که سیستم‌های فتوسنتزی کارایی خود را در طول دوره پر شدن دانه از دست می‌دهند (Blum, 1998). هنگامی که تقاضا برای پر کردن دانه افزایش می‌یابد و ساکارز محدود می‌شود، فروکتان تجزیه می‌شود تا فروکتوز و ساکارز بیشتری آزاد شود. انتقال مجدد کربوهیدرات‌های ذخیره شده نیاز به هیدرولیز فروکتان دارد که توسط اگزوهیدرولازهای فروکتان (FEHs)، عمدتاً فروکتان-۱- اگزوهیدرولازها (FEHs-1) کاتالیز می‌شود. احتمالاً اگزوهیدرولازهای فروکتان‌ها و فروکتوزیل ترانسفرازها در سطح رونویسی کنترل می‌شوند (Wendelboe-Nelson and Morris, 2012; Boutheina *et al.*, 2022). بیان کردند که در شرایط تنش خشکی انتهایی، ژن FEH w3-1 در حدود ۲۰ تا ۲۵ روز پس از گرده‌افشانی در ساقه‌های گندم افزایش بیان نشان داد (Boutheina *et al.*, 2022). یک مطالعه نشان داد که ژن FEH w3-1 عامل اصلی انتقال مجدد فروکتان ساقه است و نشانگر پلی‌مورفیک تکثیر شده FEH w3-1 به‌عنوان یک نشانگر مفید برای انتخاب انتقال مجدد فروکتان در ساقه گندم برای اصلاح در پاسخ به تنش پایانی معرفی شد (Zhang *et al.*, 2020). تحت شرایط تنش خشکی، فتوسنتز محدود می‌شود و فروکتان تجزیه می‌شود. ساکارز توسط محصولات ساکارز فسفات سنتاز و ساکارز ۶-فسفات فسفاتاز از محصولات

vulgare aleurone 1 (HVA1) و توالی پروموتور آن در زیر مجموعه‌ای از توده‌های مقاوم به خشکی و حساس مورد مطالعه قرار گرفت. ژن HVA1 شش SNP و یک ایندل را در نواحی ژنی نشان داد در حالی که سه SNP و یک ایندل در نواحی پروموتوری مشاهده شد. دو آلل از ژن HVA1، یکی در غیربومی و دیگری در ژنوتیپ بومی، با تحمل به خشکی مرتبط بودند (Manju *et al.*, 2023). در شرایط تنش کم‌آبی، که حاوی ژن HVA1 جو در گیاه برنج بیش بیان شده است نسبت به گیاهان شاهد تحمل استرس بیشتری دارد (Rohila *et al.*, 2002).

براساس مطالعه‌ای که بر روی برخی از صفات کشاورزی و فیزیولوژیکی در لاینهای اینبرد نوترکیب (RIL) برخی از شاخص‌های مربوط به بهره‌وری گیاه را شناسایی شدند. گیاهان در معرض سه وضعیت آبی قرار گرفتند: آبیاری نرمال در ۷۰٪ میزان آب موجود (AWC)، استرس خشکی خفیف در ۳۵٪ میزان آب موجود و استرس خشکی شدید در ۱۰٪ میزان آب موجود. نتایج این مطالعه نشان داد که خشکی به طور قابل توجهی بیشتر صفات مورفو فیزیولوژیکی را تحت تأثیر قرار می‌دهد و منجر به کاهش شدید عملکرد و صفات مورد مطالعه می‌شود. تفاوت معنی‌داری در کارایی مصرف آب بین شرایط خشکی شدید و خفیف مشاهده نشد. بنابراین، تیمار استرس خفیف به‌عنوان مناسب‌ترین سطح آب در مطالعه ما در نظر گرفته شد. ژنوتیپ‌هایی با بیشترین سنبله و خوشه، بالاترین وزن هزار دانه و بازده بیولوژیکی در تمام شرایط تنش آب به بازده دانه بالاتر رسیده‌اند. بنابراین، این صفات می‌توانند به‌عنوان ابزار مفید در برنامه‌های اصلاح در نظر گرفته شوند (Istanbuli *et al.*, 2020).

اگرچه جو بهاره نسبت به سایر غلات نسبتاً به خشکی متحمل است. عملکرد آن در مواجهه با کمبود آب ۴۱ تا ۷۵ درصد گزارش شده است (Samarah, 2005; Sanchez-Díaz *et al.*, 2002). تاکنون، توسعه فنوتیپ تحمل به خشکی در جو عمدتاً بر روی روش‌های منفرد یا ترکیبی از حداکثر دو رویکرد روش‌شناختی متمرکز بوده‌است که معمولاً فقط امکان ارزیابی صفات منفرد را فراهم می‌کند (Cseri *et al.*, 2013; Rischbeck *et al.*, 2017). اخیراً توجه به ارزیابی جامع ماهیت تحمل به خشکی چند صفتی، با استفاده از ترکیبی از روش‌های فنوتیپ چندگانه که امکان برآورد پاسخ‌های مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی به خشکی، شناسایی صفات مربوط به تحمل به خشکی را می‌دهد

امکان اندازه‌گیری کمی و کیفی تعداد زبادی از پروتئین‌هایی که مستقیماً درگیر هستند را می‌دهد (Du Plessis *et al.*, 2011).

رویکردهای پروتئومیکس اطلاعاتی را در مورد غلظت پروتئین، اصلاح پس از ترجمه، برهم‌کنش پروتئین-پروتئین، عملکردهای تنظیمی ژن‌های کدگذاری شده توسط ژن‌ها و ساختار مرتبط با تحمل استرس ارائه می‌کنند. از آنجایی که سطوح mRNA با سطوح پروتئین همبستگی خوبی ندارد، شناسایی پروتئومیکس اطلاعات از دست رفته در DNA یا mRNA را تکمیل می‌کند. رشد جو و پر شدن دانه در غلات به کربن ذخیره شده و ذخیره کربوهیدرات‌ها در بافت‌های رویشی یا در ساقه قبل و بعد از مرحله گلدهی بستگی دارد. از روش پروتئومیکس برای تجزیه و تحلیل اثرات تنش خشکی بر الگوی پروتئوم ساقه طی گرده‌افشانی و پرکردن بذر در ارقام گندم N14 و N49 استفاده شد (Bazargani *et al.*, 2011).

نتایج نشان داد که اثرات تنش خشکی مسیر سنتز پروتئین را برای افزایش رشد ساقه و انتقال مجدد ذخیره ساقه به میزان بیشتری در رقم N49 با ظرفیت انتقال مجدد بسیار بالاتر در این رقم تغییر داد. علاوه بر این، پروتئین‌های مربوط به مدیریت سطوح بالای گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) و آسیب اکسیداتیو در N49 در طول پیری باعث محافظت از سلول‌های ساقه و حفظ انتقال مجدد در ساقه تحت تنش خشکی شد. این نتایج بینشی جدید در مورد مکانیسم‌های کلی برای تحمل به خشکی جو از طریق تنظیم پروتئین‌های مرتبط با انتقال مجدد ذخیره ساقه ارائه می‌دهد.

مطالعه قبلی آنالیز پروتئومیکس برگ دو ژنوتیپ جو (Arta و Keel) تحت تنش خشکی نشان داد (Rollins *et al.*, 2013). هر دو ژنوتیپ از نظر ژنتیکی متنوع بودند، اما هر دو به یک اندازه با محیط‌های خشکی سازگار شدند. این مطالعه اطلاعاتی در مورد تغییرات مولکولی و فنوتیپی تحت تنش خشکی ارائه کرد. به طور کلی تنش خشکی نسبت به صفات فیزیولوژیکی، اثرات قوی تری بر صفات مورفولوژیکی (مانند تغییر در عملکرد دانه، تغییر در زیست توده، تغییر تعداد سنبله، تغییر در محتوای نسبی آب و تغییر در شاخص عملکرد فتوسنتزی) دارد. تحت تنش خشکی، پروتئوم برگ تغییرات معنی‌داری در فراوانی پروتئین نسبت به شاهد نشان نداد. این نتایج تعداد زیادی ترنسکریپتوم را تحت تنش خشکی نشان داد (Rollins *et al.*, 2013). بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که جو با استفاده از مکانیسم‌های اجتنابی باعث کاهش رشد گیاه به منظور حفظ هموستاز سلولی می‌شود.

(Harris *et al.*, 2007; Jordan *et al.*, 2012). مزیت صفت سبز ماندن افزایش عملکرد دانه در طول تنش آبی در چندین محصول مانند گندم، سورگوم، جو، برنج و ذرت است (Seiler *et al.*, 2014; Borrell *et al.*, 2014). این افزایش عملکرد مربوط به صفاتی مانند تأخیر در پیری برگ، کارایی فتوسنتزی، کاهش سطح برگ، سرعت و مدت پر شدن دانه، جذب کربوهیدرات و انتقال نیتروژن از برگ‌ها در طول تنش خشکی است (Cattivelli *et al.*, 2008). ژنوتیپ‌های سبز ماندن بازده فتوسنتزی بالایی را تحت تنش آبی، بهبود تعداد دانه و در نتیجه عملکرد بالا نشان دادند (Dolferus 2014; Jagadish *et al.* 2015). شناسایی صفات سبز ماندن در سایر محصولات غلات، نشان داده است که عملکرد را در شرایط تنش خشکی بهبود می‌بخشد و این امر منجر به تلاش برای شناسایی و ترکیب صفات مشابه در جو شده است. در اینجا مکان صفات کمی جدید سبز ماندن مرتبط با پاسخ به تنش خشکی در جو را گزارش می‌کنیم (جدول ۱).

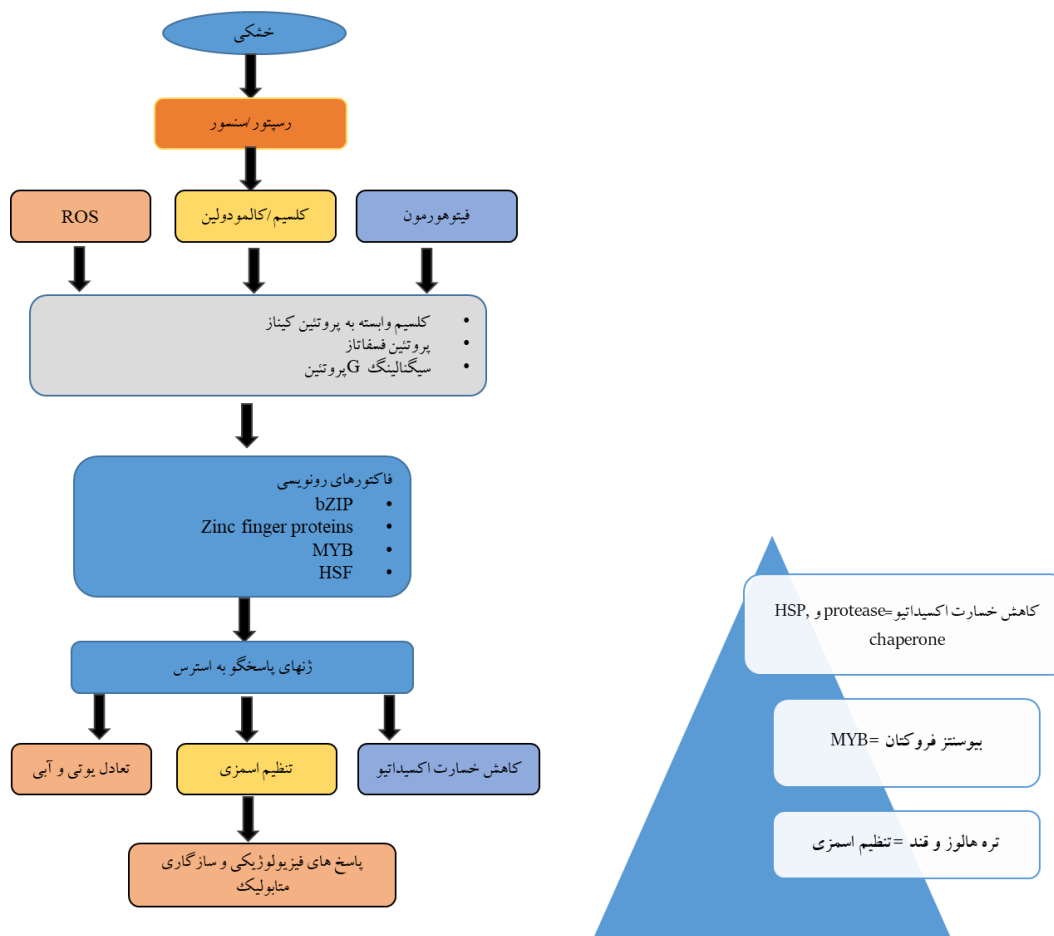
رویکردها پروتئومیکس

یکی از مشکلات عمده پیش روی اصلاح‌کنندگان گیاهان برای برنام‌های اصلاحی محصولات، محدودیت ذخایر ژن در محصولات بومی است. شناسایی ژن‌های بالقوه در گیاهان می‌تواند نقش عمده‌ای در بهبود صفات زراعی ایفا کند. این اطلاعات را می‌توان به طور گسترده از پیشرفت‌های زیست‌شناسی مولکولی از جمله ژنومیکس و پروتئومیکس به دست آورد. ژن‌های تازه شناسایی شده را می‌توان با استفاده از اصلاح گیاهان برای افزایش بهره‌وری محصول در یک محصول مطلوب گنجانده. استفاده از فناوری‌های امیکس مانند پروتئومیکس و متابولومیکس در کشاورزی، سازگاری و پیش‌بینی در فرآیندهای اصلاح نباتات، تولید محصولات غذایی با کیفیت بالا را که در برابر تنش‌های زیستی و غیرزیستی مقاوم بوده و ارزش غذایی بالایی دارند، فراهم می‌کند (Chaudhary *et al.*, 2019). تجزیه و تحلیل امیکس بخشی از یک رویکرد زیست‌شناسی سیستمی برای درک برهم‌کنش‌های پیچیده بین ژن‌ها، پروتئین‌ها و متابولیت‌ها در فنوتیپ است. در نتیجه، درک یکپارچه به تجزیه و تحلیل ژنومی و پروتئین متکی بر تجزیه و تحلیل بیوانفورماتیک است. پروتئین‌ها مولکول‌های بیولوژیکی هستند که مسئول تمام عملکردهای سلولی موجودات زنده هستند. پروتئومیکس تکنیکی است که

سنتز نشاسته در سطح رونوشت، تبدیل ساکارز به نشاسته را ترویج می‌کند. تره هالوز ۶ فسفات یک عامل کلیدی در واسطه انتقال فاز از مدل سازی به پر کردن دانه است. تره هالوز ۶ فسفات واسطه بیوسنتز ترهالوز است، یک متابولیت سیگنال ضروری در گیاهان که رشد را به متابولیسم کربن مرتبط می‌کند. تره هالوز ۶ فسفات به عنوان یک مولکول سیگنال برای در دسترس بودن کربن بالا و در تنظیم تعدادی از فرآیندهای رشد در گیاهان شناخته شده است (Paul et al., 2008; Hajibarat et al., 2023). تره هالوز ۶ فسفات به عنوان یک مولکول سیگنال برای در دسترس بودن کربن بالا و در تنظیم تعدادی از فرآیندهای رشد در گیاهان شناخته شده است (Meitzel et al., 2021). پاسخ گیاه به تنش خشکی در طول استرس ژنها و پروتئین‌های مربوط به سیگنالینگ افزایش می‌یابد (شکل ۱).

در مطالعه‌ای، تجزیه و تحلیل فنولوژیک و مورفوفیزیولوژیک را با دو رقم گندم در شرایط بدون تنش و تنش خشکی انجام دادیم. پس از ارزیابی و تعیین رقم مقاوم به تنش خشکی (پیشگام)، تغییرات پروتئینی آن در برگ پرچم توسط ژل دو بعدی و MALDI-TOF-TOF MS شناسایی شد. بیان افتراقی ۳۳ پروتئین پاسخگو به تنش که اثر قابل توجه تنش خشکی را بر پروتئوم برگ پرچم گندم متحمل و استفاده از آن از مسیرهای سیگنال دهی مختلف و فرآیندهای مولکولی در پاسخ به تنش رطوبتی نشان می‌دهد. تنش خشکی فراوانی برخی پروتئین‌های دخیل در فتوسنتز (زیر واحد بزرگ روبیسکو و ایزوفرم روبیسکو اکتیواز A)، متابولیسم کربوهیدرات (FBA)، متابولیسم لیپید (AspSI) و دو پروتئین ناشناخته را به طور قابل توجهی افزایش داد. از آنجایی که بیشترین فراوانی و سطح بیان در پروتئین‌های افزایش بیان یافته مشاهده شد، آنها می‌توانند نقش‌های عمده‌ای در تحمل به تنش خشکی داشته باشند. فراوانی برخی از پروتئین‌ها به طور قابل توجهی با استرس خشکی که در فتوسنتز (زیر واحد کوچک روبیسکو)، متابولیسم کربوهیدرات (موتاز فسفوگلیسرات)، متابولیسم انرژی (پیروفسفاتاز معدنی محلول) و پروتئین چاپرونین CPN20 دخیل است، کاهش یافت (Nazari et al., 2020). تفاوت در سطوح پروتئوم ممکن است بینشی در مورد تحمل بالای گندم نان در برابر تنش‌های غیرزیستی ارائه دهد. پروتئومیکس به عنوان یک ابزار مکمل، می‌تواند برای شناسایی ژن‌ها یا پروتئین‌های کاندید برای تحمل تنش خشکی در غلات مفید باشد.

تجزیه و تحلیل پروتئومیکس مقایسه‌ای بر روی ژنوتیپ جو وحشی (XZ5) متحمل به خشکی و XZ54 حساس به خشکی) و 38 پروتئین متحمل به خشکی را شناسایی کردند که در گروه‌های عملکردی فتوسنتز، پاسخ به استرس، متابولیسم، انرژی و بیوسنتز اسید آمینه قرار گرفتند. از ۳۸ پروتئین بیان شده، ۲۰ پروتئین در XZ54 کاهش بیان داشتند که نشان‌دهنده اهمیت (پروتئین‌های مرتبط با فتوسنتز و متابولیسم انرژی) در تحمل به خشکی است (Wang et al., 2015). مطالعه‌ای به منظور شناسایی پروتئین‌های مقاوم به خشکی گیاهی، گونه‌های جو مانند انگلستان (Golden Promise) به عنوان ارقام حساس و عراق (بصره) به عنوان ارقام متحمل انجام شد. آنالیز پروتئوم بر روی پروتئین‌های برگ و ریشه در شرایط کنترل و خشکی انجام شد. بیست و چهار برگ و ۴۵ پروتئین ریشه توسط MALDI-TOF MS شناسایی شد. الگوهای بیان نسی پروتئین‌های شناسایی شده به تعدادی گروه مجزا تقسیم شدند. رقم بصره با بیان پروتئین‌های مرتبط با تولید سطوح بالای گونه‌های فعال اکسیژن و تاخوردگی پروتئین مشخص شد. برعکس، آنزیم‌های فتوسنتزی به طور نامناسبی تنظیم شدند (Wendelboe-Nelson and Morris, 2012). به طور کلی، افزایش تحمل به خشکی رقم بصره به دلیل افزایش تنظیم گونه‌های فعال اکسیژن در شرایط خشکی است. این اطلاعات نشان می‌دهد که پروتئین‌ها و متابولیت‌ها ممکن است نقش مهمی در برنامه‌های اصلاح جو برای افزایش عملکرد گیاه در شرایط خشکی نهایی ایفا کنند. پروتئین‌های پاسخگو به خشکی را می‌توان به عنوان نشانگر برای اصلاح جو استفاده کرد. برخی از واسطه‌های پروتئینی که در القای سنتز فروکتان با واسطه Suc نقش دارند، از جمله اجزای سیگنال‌دهنده کلسیم، پروتئین خانواده EF متصل به کلسیم و پروتئین کینازهای وابسته به کلسیم (CDPKs) و در سیگنال‌دهی هورمونی و استرس محیطی نقش دارند. اتصال کلسیم در حرکت روزنه‌ها، تعادل کربن/نیتروژن، هموستاز مواد مغذی، سیگنال‌دهی ABA و جوانه‌زنی بذر و سیگنال‌های دفاعی نقش دارند. یک ماده مغذی و یک مولکول سیگنال‌دهنده برای کنترل رشد و نمو در یوکاریوت‌ها. سیگنال‌دهی گلکز در آرآیدوپسیس با مسیرهایی از جمله مسیرهای سیگنال‌دهی هگزوکیناز و پروتئین G و مسیرهای وابسته به گلیکولیز ادغام می‌شود (Huang et al., 2015). متابولیت‌های مرتبط با خشکی در طول انتقال مجدد متابولیک و انتقال مجدد ساقه از جمله قندها و اسیدهای آلی افزایش می‌یابد (Yang et al., 2016). T6P با فعال کردن آنزیم‌های کلیدی در



شکل ۱. ژن‌ها و پروتئین‌های مربوط به سیگنالینگ در طول استرس
Figure 1. Genes and proteins related to signaling during stress

به‌ویژه جو استفاده کرد. پروفایل‌های ترنسکرپتوم برخی از ژن‌های کلیدی را شناسایی کردند که پاسخ صفات کیفیت عملکرد به تنش خشکی را مانند پروتئین کیناز، β -گلوکوزیداز و چاپرون تنظیم می‌کنند. ژنوتیپ متحمل تغییر کمتری در صفات کیفی و ظرفیت بالاتر در کاهش تنش با استفاده از سیستم مهار گونه‌های فعال اکسیژن داشته و میزان محتوای محلول در کربوهیدرات ذخیره شده در طول بافت رویشی در پر کردن بذر کاهش معنی‌داری نشان نداد (Hong *et al.*, 2020).

کمبود آب ممکن است به دلیل کاهش وزن دانه و تعداد سنبله، عملکرد را تا ۵۰ تا ۶۰ درصد کاهش دهد. ژنوتیپ‌های حساس صفات مربوط به عملکرد مانند زنده ماندن گرده، تعداد خوشه و وزن دانه را در شرایط تنش کاهش دادند (Barnabás *et al.*, 2008). بر اساس یک مطالعه، ژنوتیپ‌های ND476 (متحمل) و ZX978 (حساس) به ترتیب ۳۴۵۱ و ۴۰۸۸ ژن با

ترنسکرپتومیکس

توالی یابی RNA یک روش جدید قدرتمند برای روشن کردن رابطه بین ژنوتیپ و فنوتیپ است. این تکنیک به طور گسترده در تحقیقات ژنتیکی گیاهان، به ویژه آنالیز رونوشت، که برای تشخیص ژن‌های با بیان افتراقی (DEGs) در فرآیندهای بیولوژیکی مختلف با اهداف مختلف استفاده می‌شود، بکار گرفته می‌شود. پروفایل رونویسی مکانیسم‌های پاسخ به خشکی در مرحله پر شدن دانه بسیار محدود است. بسیاری از مطالعات رونویسی بر روی جو و سایر غلاتی که به تنش خشکی پاسخ می‌دهند، انجام شده است، اما بیشتر آنها بر روی اندام‌های رویشی، عمدتاً برگ‌ها و ریشه‌ها در مرحله پر شدن دانه تحت تنش خشکی انجام شده است (Zeng *et al.*, 2016; Chen *et al.*, 2017). برای شناسایی ژن‌ها با بیانی افتراقی (DEG)، می‌توان از مهندسی ژنتیک و اصلاح نژاد برای پاسخ به تنش‌های خشکی در غلات

میزان افزایش بیان بتائین آلدئید دهیدروژناز و فاکتور رونویسی هومئوباکس در Otis در مقایسه با Baronesse بیشتر بود. (۴) میزان کاهش پروفایل‌های بیان ژن برای پروتئین‌های مرکز واکنش فتوسنتز (PSII) (D1 و D2) در Otis در مقایسه با Baronesse کم بود. به طور کلی، پاسخ‌های رونویسی کلی در Otis مقاوم به خشکی کم بود اما ژن‌هایی که می‌توانند تحمل به خشکی در ژنوتیپ متحمل القا شده‌اند یا افزایش بیان نشان دادند و این تفاوت‌ها می‌تواند برای تحمل به خشکی در جو مهم باشد (Harb et al., 2020).

تجزیه و تحلیل مقایسه‌ای ما از خوشه نارس از یک رقم برنج مقاوم به خشکی (Nagina 22) و یک رقم حساس به خشکی (IR64) که تحت کنترل (با آبیاری نرمال) و تنش کمبود آب/خشکی (تیمار اعمال شده در مرحله زایشی) رشد کرده است. شرایط برخی از ژن‌ها/مسیرهای جدید پاسخ‌دهنده به استرس را که مسئول تحمل تنش خشکی در مرحله زایشی هستند، آشکار کرد. نتایج نقش مهم‌تری ژن‌های تنظیم شده (۶۷۰۶) در خوشه N22 در تنش خشکی مرحله زایشی را در مقایسه با (۵۵۹۰) در IR64 نشان داد. افزایش بیان ژن‌های مرتبط با متابولیسم نشاسته/ساکارز، سنتز متابولیت‌های ثانویه، فاکتورهای رونویسی، متابولیسم گلوکوتایون، اسید لینولئیک و فنیل آلانین در N22 به طور قابل توجهی بیشتر از خوشه IR 64 بود. تنش خشکی به شدت بر رشد و نمو برنج تأثیر می‌گذارد، به ویژه در مرحله زایشی، که منجر به اختلال در فرآیندهای متابولیک، کاهش دانه بندی/پر شدن دانه، کاهش کیفیت دانه، کاهش بهره‌وری و عملکرد پایین می‌شود. تنش خشکی باعث تولید گونه‌های اکسیدان ROS (ROS) می‌شود و میزان بالای ROS بر انتقال سیگنال، فعالیت روزنه‌ها، فتوسنتز، رشد گیاه و مجموعه بذر تأثیر می‌گذارد (Kaur et al., 2023). با این حال، برای مقابله با تنش خشکی، گیاهان دارای یک سری مسیرهای دفاعی هستند، مانند آنزیمی (سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، کاتالاز (CAT) و آسکوربات پراکسیداز (APX) و غیر آنزیمی (کاروتنوئیدها، فلاونوئیدها، آسکوربات و گلوکوتایون) آنتی‌اکسیدان‌ها برای از بین بردن ROS استفاده می‌شوند (Kumar et al., 2022; Kaur et al., 2022). با این حال، در مورد تنظیم تنش خشکی مرحله تولید مثل در برنج، به ویژه در مورد مسیرهای انتقال سیگنال و برهمکنش آنها با ژن‌ها/مسیرهایی که بر رشد بذر و عملکرد دانه تأثیر می‌گذارند، اطلاعات کمی وجود دارد.

بیان افتراقی (DEGs) تولید کردند. بسیاری از ژن‌ها با بیان افتراقی مربوط به ریبوزوم، متابولیسم نشاسته و ساکارز، و مسیرهای بیوسنتز فنیل پروپانوئید در مرحله پر شدن دانه غالب بود. بسیاری از ژن‌ها با بیان افتراقی در سنتز ریبوزوم، سیگنالینگ MAPK و مسیرهای متابولیسم گوگرد در ژنوتیپ ZX978 نقش دارند. بنابراین، بسیاری از ژن‌ها با بیان افتراقی مربوط به متابولیسم ساکارز در پر کردن دانه در ژنوتیپ متحمل برای حفظ عملکرد دانه است. تنش خشکی بر محصول سورگوم در تمام مراحل رشد تأثیر می‌گذارد. پروفایل رونویسی در مرحله پر شدن دانه بیشترین تأثیر را بر عملکرد دانه داشت (Fracasso et al., 2016). یک گزارش در سطح ترانسکریپتومیک با تعداد بالاتر ژن‌ها با بیان افتراقی مشاهده شده در ژنوتیپ حساس IS20351 و نه در ژنوتیپ متحمل IS22330 تایید شد، که نشان می‌دهد ژنوتیپ حساس ژن‌های بیشتری را برای تکمیل دوره پر شدن خود بیان می‌کند، اما رقم متحمل نیازی به افزایش بیان ژن ندارد، بلکه بیان و انرژی خود را برای تکمیل دوره رشد خود ذخیره می‌کند. علاوه بر این، تجزیه و تحلیل رونوشت می‌تواند برای تشخیص ژن‌های دخیل در پاسخ به تنش خشکی در طول پر شدن بذر استفاده شود.

جو نیز مانند بسیاری از غلات تحت تأثیر منفی تنش خشکی قرار می‌گیرد. اما جو به دلیل ژنوم ساده و همچنین افزایش ماهیت مقاوم به تنش در مقایسه با برنج و گندم، به عنوان مدلی برای رمزگشایی تحمل به خشکی در غلات در نظر گرفته شده است. در مطالعه‌ای، پروفایل‌های ترانسکریپتومی و هورمونی به همراه چندین ویژگی بیوشیمیایی بین ژنوتیپ‌های جو متحمل به خشکی (Otis) و حساس به خشکی (Baronesse) تحت تنش خشکی برای شناسایی تفاوت‌های مولکولی و بیوشیمیایی بین ژنوتیپ‌ها مقایسه شد. کاهش ناشی از خشکی در محتوای آب نسبی برگ، فتوسنتز خالص و تجمع زیست توده در Otis در مقایسه با Baronesse نسبتاً کم بود. پروفایل‌های هورمونی تفاوت معنی‌داری را برای اکثر ترکیبات غیر از GA20 و سیس-زاتین-۱-گلوکوزید (c-ZOG) نشان داد، که سطوح آن در Otis در مقایسه با Baronesse تحت خشکی بسیار افزایش یافت. تفاوت‌های عمده‌ای که از تجزیه و تحلیل ترانسکریپتوم مشاهده شد عبارتند از: (۱) تعداد کلی ژن‌ها با بیان افتراقی در Otis مقاوم به خشکی در مقایسه با Baronesse حساس به خشکی نسبتاً کم بود. (۲) یک ژن بیوسنتز موم (CER1) و فاکتورهای رونویسی NAC به طور خاص در Otis ایجاد شد اما در Baronesse القا نشد. (۳)

متابولومیکس

حفظ تولید اکسین (ا سید ایندولاکرلیک) می شود. متابولیت‌های کوپر تحت تأثیر تنش خشکی قرار گرفتند و تنها متابولیسم پورین به طور قابل توجهی تغییر کرد (Michaletti et al., 2018).

متابولومیک ابزار قدرتمندی برای تجزیه و تحلیل واکنش‌های گیاه به محرک‌های مختلف محیطی شد. به‌ویژه مطالعات مقایسه‌ای ژرم‌پلاسماهای متنوع ژنتیکی که در معرض شرایط نامطلوب مانند خشکی قرار می‌گیرند، بینش‌های ارزشمندی را در مورد پاسخ‌های گیاه به تنش از پیش تعیین‌شده ارائه می‌دهند و اطلاعات مسیره‌های بیوشیمیایی را ارائه می‌دهند که در سازگاری با محدودیت‌های محیطی شرکت می‌کنند. ارزیابی مناسب داده‌های پروتئومی و متابولومیک می‌تواند به فرآیند کشف نشانگرهای زیستی کمک کند. محتوای L-پرولین که یک نشانگر زیستی شناخته شده برای کمبود آب است، در نمونه پس از ۲۰ روز توقف آب (P5) به طور قابل توجهی در مقایسه با شاهد (P1) بیشتر بود، اما این افزایش در نمونه مشاهده نشد. سایر نمونه‌های کمبود آب تغییرات پرولین با کمبود شدید آب در بسیاری از گونه‌های گیاهی همراه است (Witt et al., 2012; Pirzad et al., 2011)، اما این تغییرات مختص ژنوتیپ بوده و به میزان تنش آبی نیز مرتبط است (Bowne et al., 2012). پرولین به عنوان یک املاح سازگار ضروری برای تنظیمات اسمزی شناخته شده است. از ساختارهای سلولی در هنگام تنش آبی محافظت می‌کند و همچنین نقش مهمی در مهار ROS (گونه‌های فعال اکسیژن) ایفا می‌کند (Zadehbagheri et al., 2014)، بنابراین اثرات نامطلوب تنش خشکی بر متابولیسم گیاه را کاهش می‌دهد. بنابراین منطقی است که نتیجه‌گیری کنیم که اختلالات در متابولیسم اسید آمینه مشاهده شده در این مطالعه به دلیل تجزیه پروتئین افزایش یافته ناشی از ژن‌های مربوطه با تنظیم پایین است. اسید گلوتامیک (Glu) می‌تواند گروه‌های آمینه را برای متابولیسم نور تنفسی و همچنین اورنیتین برای تولید آرژنین (Arg) برای جذب و تقسیم کربن و نیتروژن تامین کند (Díaz et al., 2005). شرایط تنش آب بر تعادل بین جذب کربن فتوسنتزی و استفاده از فتوسنتزی‌ها تأثیر می‌گذارد و باعث تغییرات در مخازن قند می‌شود (Michaletti et al., 2018).

در یک مطالعه، اثرات تنش خشکی بر پروتئوم و متابولوم اندام هوایی گیاهچه‌های جوان گندم در شرایط خشکی بررسی شد. بنابراین، پروتئین‌های دخیل در متابولیسم کربوهیدرات و همچنین فروکتوز-بیس فسفات آلدولاز و فروکتوکیناز-۲ و متابولیت‌های فسفریله شده بیان بیشتری در ژنوتیپ متحمل نشان دادند و نقش

تنش خشکی باعث تغییرات زیادی در متابولیسم گیاه مانند مشکلات فعالیت آنزیمی، نیاز زیاد به متابولیت‌های مختلف و سطوح بالای گونه‌های فعال اکسیژن یا مشتقات آنها می‌شود (Gururani et al., 2015). در نتیجه، تنش خشکی ساختار سلولی را تغییر می‌دهد و عملکردهای کلیدی فیزیولوژی گیاه را مختل می‌کند. در میان تغییرات شدید، ظرفیت فتوسنتزی محدود می‌شود، باروری و تولید مثل مختل می‌شود و عملکرد محصول کاهش می‌یابد (Krasensky et al., 2012). متابولومیکس می‌تواند سهم قابل توجهی در تجزیه و تحلیل بیولوژیکی تنش در گیاهان داشته باشد و این پتانسیل را دارد که مکانیسم‌های تحمل به خشکی در گیاهان را فعال کند. مطالعات کمی و کمی متابولیت‌های گیاهی تحت تنش خشکی نه تنها توصیفی هستند، بلکه ممکن است مکانیسم‌های ژنتیکی و بیوشیمیایی عمیقی را در پاسخ به گیاهان تحت تنش نشان دهند و همچنین توانایی گیاهان را برای تحمل تنش متمایز کنند (Parida et al., 2018).

اکثر مطالعات متابولیک بر روی مقایسه پاسخ ژنوتیپ‌های حساس به استرس و متحمل متمرکز شده‌اند. در اکثر مطالعات، نقش اسیدهای آمینه به عنوان محافظ اسمز تایید شده است، اما اهمیت سایر متابولیت‌ها از جمله اسیدهای آلی، قندها و ترکیبات فنلی در تنش‌های غیرزیستی برای گیاهان مختلف نیز مطرح شده است. به طور کلی، گیاه تولید پرولین را تحت تنش فعال می‌کند، در حالی که کاتابولیسم پرولین در طی بازیابی تنش افزایش می‌یابد (Ghatak et al., 2018). مطالعه قبلی نشان داده‌است که ژنوتیپ‌های متحمل و حساس با جمع‌آوری فلاونوئیدها و ترکیبات گلیکوسرولیدها به استرس پاسخ می‌دهند (Yuan et al., 2018). در شرایط تنش خشکی، گونه‌های مختلف گیاهی مانند جو معمولاً سطح L-پرولین را همراه با سایر متابولیت‌ها از جمله محافظ‌های اسمزی مختلف مانند مانیتول افزایش می‌دهند (Wu et al., 2017). با توجه به اینکه ژنوتیپ جو متحمل، بیشترین افزایش را در سطوح بالاتر متابولیت‌ها به جز مانیتول و کاهش سطح مالئوز در مقایسه با محتوای پایدار در سایر ژنوتیپ‌ها نشان داد. تجزیه و تحلیل متابولیسم دو ژنوتیپ گندم بهاره (حساس به خشکی) و کوپر (متحمل به خشکی) نشان داد که اسیدهای آمینه، اسیدهای آلی و قندها به عنوان متابولیت‌های اصلی به دلیل تنش آبی به‌وفور تغییر می‌کنند. به ویژه افزایش سطح اسیدهای آمینه پرولین، متیونین، آرژنین، لیزین، آروماتیک و زنجیره شاخه‌ای را در ژنوتیپ بهاره نشان داد. به نظر می‌رسد تجمع تریپتوفان باعث

پیچیده است که با مکانیسم‌های مختلفی کنترل می‌شود. اسید آبسزیک (ABA) یک فیتوهورمون کلیدی است که در سازگاری با تنش‌های محیطی و تنظیم رشد گیاه نقش دارد. این باعث بسته شدن روزنه‌ها در شرایط تنش خشکی می‌شود و با از دست دادن تورگ آغاز می‌شود. علاوه بر این، ABA هدایت هیدرولیکی آب را افزایش می‌دهد، تجزیه کلروفیل را ترویج می‌کند و منجر به پیری برگ می‌شود (Wu *et al.*, 2017; Fahad *et al.*, 2018). پروتئازها و پروتئین‌های یوبیکوئیتین در تخریب پروتئین‌ها نقش دارند. یک مثال عالی، توصیف پس‌زمینه ژنتیکی مقاومت به خشکی است زیرا سازگاری ژنتیکی قابل توجهی در طیف وسیعی از محیط‌ها و سطح بالایی از تحمل به خشکی دارد (Fan *et al.*, 2016; Mora *et al.*, 2015). برای دستیابی به این هدف می‌توان صفات مختلف فرآیندهای فیزیولوژیکی در شرایط خشکی را بررسی کرد.

مکان‌های صفات کمی مربوط به صفات فیزیولوژیکی و عملکرد

تغییرات صفات فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی منجر به تحمل خشکی با مبنای ژنتیکی مولکولی می‌شود. از نشانگرهای مولکولی می‌توان برای شناسایی ژن‌هایی استفاده کرد که به صفات کمی مانند عملکرد، کیفیت محصول و پاسخ فیزیولوژیکی گیاه به کم آبی پاسخ می‌دهند. مکان‌های صفات کمی می‌توانند به اصلاحگران در بهبود ژنوتیپ‌ها کمک کنند (Singh *et al.*, 2021). اکثر مطالعات بر روی پارامترهای وضعیت آب گیاه متمرکز شده‌اند که منجر به شناسایی مکان‌های صفات کمی برای محتوای نسبی آب (RWC) و سپس برای تنظیم اسمزی (OA)، پتانسیل اسمزی (OP) و محتوای آب (WC) می‌شود (Wójcik-Jagła *et al.*, 2013; Fan *et al.*, 2015; Mora *et al.*, 2016). نشانگرهای مولکولی که این QTL را تعریف می‌کنند ممکن است به عنوان یک ابزار مؤثر برای انتخاب ژنوتیپ بر اساس QTL‌های شناسایی شده و برای اعتبارسنجی مؤثرتر اثر سبزماندن در شرایط خشکی استفاده شوند.

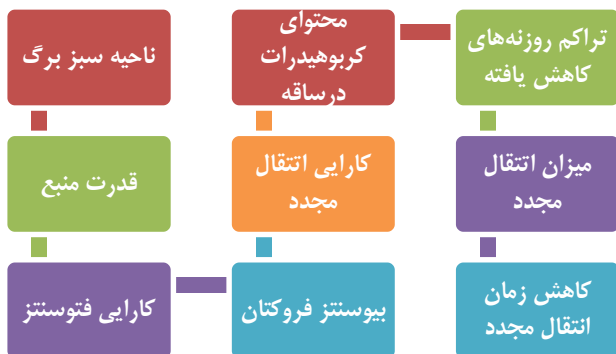
مطالعه‌ی قبلی نشان داد که تعداد کمتری از مکان‌های صفات کمی دخیل در نسبت ریشه به اندام هوایی (RSRQ)، طول ریشه (RLQ) و وزن خشک ریشه (RDWQ) برای نمونه‌ها در شرایط خشکی در میان کروموزوم‌های 1H، 2H، 3H، 4H، 5H و 7H را

کلیدی در پر شدن دانه گندم داشتند. همچنین، پروتئین‌های مرتبط با فتوسنتز و پروتئین‌های ذخیره کربوهیدرات، مانند پروکسیروودوکسین و آنزیم‌های آنتی اکسیدان، در پاسخ به تنش خشکی و پاسخ‌های دفاعی افزایش یافت (Stallmann *et al.*, 2020). در مطالعه‌ی ای، ترکیبی از ترنسکریپتومیکس، پروتئومیکس، آنالیز فیتوهورمونومی و داده‌های فیزیولوژیکی را برای شناسایی تفاوت بین گیاهان نوع وحشی و موتانت (hvd14) در شرایط خشکی انجام شد. نتایج این مطالعه نشان داد که حساسیت به خشکی hvd14 با القای کمتر ژن‌ها یا پروتئین‌های پاسخ‌دهنده به اسید آبسزیک، محتوای اسید جامونیک کمتر، محتوای بیشتر گونه‌های اکسیژن فعال، و مکانیسم‌های بیوسنتزی نسبت به گیاهان نوع وحشی مرتبط است. علاوه بر این، مجموعه‌ای از عوامل رونویسی (TFs) شناسایی شد که منحصراً در جو نوع وحشی ناشی از خشکی بودند. استفاده از موتانت hvd14 به ما این امکان را داد که مجموعه‌ای از ژن‌های وابسته به استرینگولاکتون را شناسایی شود که از طریق مدیریت طیف گسترده‌ای از فرآیندهای مولکولی، نقش احتمالی در پاسخ به خشکی جو دارند. یافته‌های ما نیاز به تحقیقات آینده را برای روشن کردن نقش دقیق استرینگولاکتون‌ها در تنظیم این فرآیندها از طریق مطالعات بر روی کنترل‌کننده‌های سطح بالاتر، از جمله فاکتورهای رونویسی، در شرایط عادی و تنش خشکی، برجسته می‌کند (Daszkowska-Golec *et al.*, 2023). به این ترتیب، ما چارچوبی را برای درک بهتر مکانیسم‌های کنترل سلول‌های گیاهی در برابر تنش خشکی، با بینش مولکول‌هایی که می‌توانند در پروژه‌های اصلاح جو یا انتقال ژن استفاده شوند، پیشنهاد می‌کنیم. اطلاعات متابولومیک نیز نتایج مربوط به پروتئومیکس را تکمیل می‌کند.

استراتژی‌های اصلاح گیاه

توسعه ارقام جدید برای تحمل به خشکی نیاز به یک استراتژی پیچیده دارد و معیارهای انتخاب سنتی محدودیت‌هایی دارد. چندین رویکرد می‌توانند ژن‌های جدیدی را شناسایی کنند که تحمل به خشکی را از طریق نقشه‌یابی QTL برای صفات فیزیولوژیکی، مطالعات ارتباط گسترده ژنومی، ویرایش ژنومی/مهندسی ژنتیک ممکن سازند. تحمل به خشکی، یک صفت کمی

سبزماندن را در کروموزوم 5H جو شناسایی کرده‌اند (Sayed *et al.*, 2021). در مقابل، تعداد مطالعات محدودی مکانهای صفات کمی را برای کربوهیدرات‌های محلول در آب و محتوای پروتئین شناسایی کرده‌اند (Hassan *et al.*, 2018). علاوه بر این، برخی از مطالعات بر روی کارایی فتوسنتزی تحت تنش خشکی مکان‌های صفات کمی مربوط به پارامترهای فلورسانس کلروفیل، محتوای کلروفیل یا فعالیت فتوشیمیایی فتوسینتزم II را شناسایی کرده‌اند (Dewez *et al.*, 2018). اخیراً، مکان‌های صفات کمی (3H chro, mos و 7H) متابولیت‌های متعددی را تحت تنش به خود اختصاص داده‌اند. یک مطالعه قبلی ۱۰ مکان صفت کمی (QTL) را برای سبزماندن شناسایی کرد که روی کروموزوم‌های 3H, 4H, 5H, 6H و 7H قرار دارند. از این ۱۰ QTL، شش مکان مربوط به گرمای انتهایی بود. تشخیص نشانگرهای مولکولی مرتبط با سبزماندن و انتخاب به کمک نشانگر (MAS) جایگزین مناسبی برای توسعه ارقام سبزماندن در سورگوم، گندم و جو وجود دارد (Joshi *et al.*, 2007; Chen *et al.*, 2007). در این مطالعه را می‌توان برای انتخاب به کمک نشانگر در بهبود جو برای تحمل به خشکی در آینده استفاده کرد.



شکل ۲. صفات مربوط به بهبود عملکرد در طی پر شدن بذر تحت تنش خشکی.

Figure 2. Traits related to yield improvement during seed filling under drought stress.

مهندسی ژنتیک، ویرایش ژنومی و اکتیو بار سنجی عملکردی ژن‌های جداسازی شده

مهندسی ژنتیک نقش کلیدی در معرفی این مکانیسم‌ها و مسیرها دارد. بینش جامع مکانیسم‌ها و مسیرهای تنظیمی گیاهانی که به تنش خشکی پاسخ می‌دهند، از جمله ترکیبی از

شناسایی کردند (Kebede *et al.*, 2019). در جو وحشی، آل‌های مربوط به عملکرد دانه در شش ناحیه ژنومی کروموزوم‌های 2H, 5H و 7H قرار دارند. جایگاه‌های کمی برای رسیدگی زودرس، گلدهی اولیه و تعداد دانه در بوته روی کروموزوم 2H، برای تعداد سنبله در بوته در کروموزوم 5H و نسبت ریشه به ساقه روی کروموزوم ۱H شناسایی شده است. به طور کلی، QTL مرتبط با خشکی در جو روی کروموزوم‌های 2H, 3H, 4H, 6H, 7H و 5H قرار دارد. بنابراین، جستجو برای ژن‌های جدید در جو برای تحمل به خشکی باید محدود شود و بر روی این کروموزوم‌های اولویت‌دار متمرکز شود (Kebede *et al.*, 2019).

مکان‌های صفات کمی مربوط به خشکی برای محتوای آنتی‌اکسیدانی محلول در چربی α -توکوفرول شناسایی شده‌اند (Templer *et al.*, 2017; Piasecka *et al.*, 2017; Mora *et al.*, 2016). مطالعه‌ای نشان داد که ۷۷ مکان صفات کمی مهم با ۱۶ صفت فنوتیپی در مرحله رویه‌شی و ۸۵ مکان صفات کمی مربوط به ۱۳ صفت فنوتیپی در مرحله زایشی برای صفاتی مانند سطح برگ، تعداد برگ سبز، عملکرد دانه، شاخص برداشت و طول ساقه برخوردار بودند (Moualeu-Ngangué *et al.*, 2020). در اینجا، ما چندین QTL مربوط به صفات فیزیولوژیکی و عملکرد را ارائه کردیم (جدول ۱). بنابراین، بسیاری از ژن‌های بیان شده تنش ممکن است اثرات کوچکی در بهبود تحمل تنش داشته باشند. مکان‌های صفات کمی زیادی شناسایی شده‌اند که مربوط به پتانسیل اسمزی (OPQ)، کربوهیدرات محلول در آب (WSCQ) و افزایش کربوهیدرات محلول در آب در ۱۰۰ درصد محتوای نسبی آب (DWSC100Q) بر روی کروموزوم‌های 2H, 3H و 7H می‌باشند (Diab *et al.*, 2004). بنابراین معرفی این مکان‌های صفات کمی سبزماندن در جو احتمالاً برای توسعه ارقام با عملکرد دانه پایدار با کیفیت فوق‌العاده علیرغم تنش خشکی سود قابل توجهی خواهد داشت.

مکان‌های صفات کمی مربوط به سبزماندن

مطالعه قبلی، همبستگی مثبتی را بین سبزماندن و مدت پر شدن دانه نشان داده است که نقش سبزماندن را در حفظ مرحله پر شدن دانه در جو تحت تنش خشکی تایید می‌کند. مطالعات محدودی در مورد سبزماندن در جو انجام شده است، اما مکان‌های صفات کمی برای صفات سبزماندن در جو بسیار کم است. چندین مطالعه مکان‌های صفات کمی مربوط به

کارایی و سهولت بیشتری نسبت به جهش‌زایی و غربالگری تصادفی سنتی ایجاد کند. تلاقی‌های ژنتیکی را می‌توان با انتقال برای تولید جهش با ویژگی‌های فنوتیپی متمایز در لاینها ایجاد کرد. از طریق لینکاژ بین جهش‌ها و جابجایی نقاط شکست، ژن‌های خاصی را می‌توان به کروموزوم‌های خاص اختصاص داد. به عنوان مثال، جهش *eibi1* از جو وحشی جدا شد و به خشکی بسیار حساس است (Chen *et al.*, 2004). در نتیجه، انتقال ژن‌های جهش‌یافته را به کروموزوم‌های خاص مرتبط می‌کنند. در مورد ژن‌هایی که با تجزیه و تحلیل‌های دو والدینی معمولی، مطالعات ارتباط ژنتیکی، مطالعات ارتباط گسترده ژنومی، یا جهش‌یافته‌هایی با تعداد آلل‌های جهش‌یافته شناسایی می‌شوند، رویکردهای ژنتیکی معکوس مانند TILLING برای تایید ژن‌های جدا شده مورد نیاز است. با استفاده از این ابزارهای ژنتیکی معکوس، می‌توان ژن‌های موجود در جهش‌یافته‌های مورد نظر را از نظر عملکردی ارزیابی کرد. استفاده از تراریخته‌ها به عنوان ابزاری برای ژنتیک عملکردی روش رایجی است (Hensel *et al.*, 2011). در جو، با استفاده از مهندسی ژنتیک برای تکثیر، کاهش، حذف یا بیان بیش از حد یک ژن مورد نظر استفاده شد. روش تداخل فرآیندی ساده است که طی آن یک ژن جهش‌یافته با نوع وحشی خود جایگزین می‌شود تا عملکرد خود را بازیابی کند. تداخل RNA (RNAi) و خاموش کردن ژن ناشی از ویروس (VIGS) اثر کمی یک ژن را با استفاده از روش‌های خاموش کردن ژن پس از رونویسی وابسته به همسانی اندازه‌گیری می‌کند (Hein *et al.*, 2005). ویرایش ژنوم در جو با CRISPR/Cas9، به عنوان مثال، افزایش بیوسنتز ویتامین E توسط جهش‌های حذفی ژن‌های HGGT و HPT (Zeng *et al.*, 2020)، کاهش محتوای لیگنین HvCOMT1 (Li *et al.*, 2021)، و افزایش استرس غیر زنده با ایجاد جهش HvITPK1 به دست آمد. علاوه بر این، جهش‌یافته‌هایی با محتوای کم D hordein که می‌توانند منبع ژرم پلاسما جدیدی برای مطالعه عملکرد D hordein فراهم کنند و ممکن است امکان اصلاح ارقام جدید با کیفیت بذر بهتر را فراهم کنند (Li *et al.*, 2020).

روش‌های امیکس مانند متابولومیکس و پروتئومیکس، برای توسعه یک ژنوتیپ مقاوم به تنش ضروری است. جو می‌تواند در پاسخ به تنش خشکی با استفاده از یک یا چند ژن درگیر شناسایی شده زنده بماند. فاکتورهای رونویسی مانند NAC، MYB، WRKY، CBF و MYB نقش کلیدی در ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی دارند (Dezhsetan *et al.*, 2018). انتقال این فاکتورهای رونویسی به ژنوتیپ‌های جو می‌تواند پاسخ گیاه به تنش‌های غیرزیستی را بهبود بخشد. در جو، تبدیل HvMYB به جو می‌تواند به عنوان تنظیم‌کننده مثبت تحمل به خشکی مورد استفاده قرار گیرد. مطالعه قبلی نشان داده است که بیان بیش از حد HvMYB1 در ژنوتیپ‌ها منجر به افزایش بیان ژن تا بیست برابر در مقایسه با ژنوتیپ وحشی در پاسخ به خشکی می‌شود (Alexander *et al.*, 2019). بیان برخی از ژن‌های جو مانند فاکتورهای اتصال C-repeat (HvCBF4) و WRKYs (HvWRKY38) در گیاهان تراریخته باعث تحمل بالاتری نسبت به تنش خشکی شد (Gürel *et al.*, 2016). بیان ژن‌های DREB/CBF تحت هر دو پروموتور، تحمل به خشکی جو تراریخته را بهبود بخشید (Yang *et al.*, 2020). بر اساس نتایج یک مطالعه، بیان HvSNAC1 در جو باعث افزایش تحمل به خشکی شد که نشان می‌دهد این ژن می‌تواند ابزاری برای بهبود جو در شرایط خشکی باشد (Al Abdallat *et al.*, 2014). پروتئین LEA گروهی از پروتئین‌ها است که به دلیل ماهیت آبدوست بودن و تجمع زیاد در طول خشکی بذر و در پاسخ به تنش‌های غیرزیستی توصیف می‌شود (Bhatnagar-Mathur *et al.*, 2008). درک میزان بیان HVA1 در طول تنش خشکی ممکن است برای اصلاح جو با افزایش تحمل به خشکی مفید باشد. HVA1، یک ژن از LEA3 (پروتئین فراوان در اواخر جنین زایی)، با استرس آب مرتبط است (Yao *et al.*, 2017). بیولوژی سیستم و ابزارهای بیوانفورماتیک برای تشخیص ژن‌ها، پروتئین‌ها و صفات فیزیولوژیکی برای بهبود ژنوتیپ جو متحمل به تنش خشکی مفید خواهد بود.

تجزیه و تحلیل ژنتیکی با استفاده از جهش‌یافته‌ها برای درک عملکرد ژن در تحقیقات پایه و کاربردی ضروری است. یک فناوری ویرایش ژن هدفمند می‌تواند جهش ژن هدف را با

جدول ۱. QTL‌های مربوط به صفات فیزیولوژیکی و عملکرد برای بهبود عملکرد.

Table 1. QTLs related to physiological and yield traits for yield improving.

علامت صفت	طبقه بندی صفت	صفات مشابه	نمادهای چاپ شده	نام صفت	کروموزوم
-----------	---------------	------------	-----------------	---------	----------

1H	تعداد دانه	QKer.pil-1H	GN, KNO, grain number per p...	عملکرد	GRNB
1H	عملکرد دانه	QYld.pil-1H	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
1H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-1H.2	-	استرس غیرزیستی	LFWP
1H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-1H.1	-	استرس غیرزیستی	LFWP
2H	عملکرد دانه	QYld.pil-2H.1	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
2H	عملکرد دانه	QYld.pil-2H.2	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
2H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-2H.2	-	استرس غیرزیستی	LFWP
2H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-2H.3	-	استرس غیرزیستی	LFWP
2H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-2H.1	-	استرس غیرزیستی	LFWP
2H	وزن دانه	QTgw.pil-2H.3	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT
2H	وزن دانه	QTgw.pil-2H.1	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT
2H	وزن دانه	QTgw.pil-2H.2	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT
3H	عملکرد دانه	QYld.pil-3H	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
3H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-3H.2	-	استرس غیرزیستی	LFWP
3H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-3H.1	-	استرس غیرزیستی	LFWP
3H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-3H.4	-	استرس غیرزیستی	LFWP
3H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-3H.3	-	استرس غیرزیستی	LFWP
3H	ظرفیت تنظیم اسمزی	QOa.TaEr-3H	OA, osmotic adjustment, osm...	استرس غیرزیستی	OSADJCAP
4H	عملکرد دانه	QYld.pil-4H.2	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
4H	عملکرد دانه	QYld.pil-4H.1	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
4H	شاخص برداشت	QHi.pil-4H.1	HI, HID, PNHVID, panicle ha...	عملکرد	HVID
4H	شاخص برداشت	QHi.pil-4H.2	HI, HID, PNHVID, panicle ha...	عملکرد	HVID
4H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-4H.1	-	استرس غیرزیستی	LFWP
4H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-4H.2	-	استرس غیرزیستی	LFWP
4H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-4H.3	-	استرس غیرزیستی	LFWP
4H	وزن دانه	QTgw.pil-4H.1	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT
4H	وزن دانه	QTgw.pil-4H.3	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT
4H	وزن دانه	QTgw.pil-4H.2	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT
5H	عملکرد دانه	QYld.pil-5H.3	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
5H	عملکرد دانه	QYld.pil-5H.2	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
5H	عملکرد دانه	QYld.pil-5H.4	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
5H	عملکرد دانه	QYld.pil-5H.1	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
5H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-5H.4	-	استرس غیرزیستی	LFWP
5H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-5H.1	-	استرس غیرزیستی	LFWP
5H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-5H.2	-	استرس غیرزیستی	LFWP
5H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-5H.3	-	استرس غیرزیستی	LFWP
5H	ظرفیت تنظیم اسمزی	QOa.TaEr-5H	OA, osmotic adjustment, osm...	استرس غیرزیستی	OSADJCAP
5H	وزن دانه	QTgw.pil-5H.1	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT
5H	وزن دانه	QTgw.pil-5H.4	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT
5H	وزن دانه	QTgw.pil-5H.2	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT
5H	وزن دانه	QTgw.pil-5H.3	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT
6H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-6H	-	استرس غیرزیستی	LFWP
7H	عملکرد بیومس	QMas.pil-7H	BMS, BMY, BY, biomass, dry ...	عملکرد	BIOMYLD
7H	عملکرد دانه	QYld.pil-7H.1	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
7H	عملکرد دانه	QYld.pil-7H.2	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
7H	عملکرد دانه	QYld.pil-7H.3	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
7H	شاخص برداشت	QHi.pil-7H.1	HI, HID, PNHVID, panicle ha...	عملکرد	HVID
7H	شاخص برداشت	QHi.pil-7H.2	HI, HID, PNHVID, panicle ha...	عملکرد	HVID
7H	وزن دانه	QTgw.pil-7H.2	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT
7H	وزن دانه	QTgw.pil-7H.1	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT

تعیین ژنوتیپ با استفاده از توالی‌یابی و مطالعات گسترده ژنومی

در سال‌های اخیر، رویکردهای جدید ژنوتایپینگ تعداد زیادی نشانگر را توسعه دادند که تجزیه و تحلیل ارتباط را به ابزاری بسیار جذاب و قدرتمند تبدیل کرده‌است. پیشرفت‌های اخیر در فناوری‌های نسل بعدی توالی‌یابی (NGS) شناسایی تعداد زیادی از SNP ها را با کاهش پیچیدگی ژنوم، که با آنزیم‌های محدودکننده مانند تعیین ژنوتیپ با استفاده از توالی‌یابی (GBS) به دست می‌آید، آسان‌تر کرده‌است. با استفاده از این رویکرد، هزاران نشانگر SNP را می‌توان برای هر هفت کروموزوم جو با هزینه کم برای هر ژنوتیپ شناسایی کرد. علاوه بر این، ژنوم‌های مرجع بسیار خوبی برای جو در حال حاضر در دسترس هستند که امکان مکان‌یابی هر SNP و تعیین هرگونه ژنوتیپ گمشده را فراهم می‌کند (Mascher *et al.*, 2017). تعداد زیاد SNP ها و توزیع مناسبی در سرتا سر ژنوم، احتمال شناسایی مناطق ژنومی گسترده‌تر مرتبط با تحمل به خشکی را افزایش می‌دهد.

مطالعات ارتباط گسترده ژنومی در مراحل مختلف رشد و نمو تحت تنش خشکی (جوانه‌زنی، مرحله زایشی، مرحله پس از گلدهی) انجام شده است و ارتباط‌های بسیار مهم و برخی مناطق ژنومی جدید دارای QTL که با ژن‌های مرتبط با مکانیسم‌های تحمل به خشکی هم‌زمان شده‌اند را شناسایی کرده‌اند (Thabe *et al.*, 2018t). Pham *et al.* (2019) از جمعیت مشتق شده از جو وحشی برای شناسایی مناطق آلل‌های جدید با استفاده از مطالعات ارتباط گسترده ژنومی استفاده شد و آلل وحشی مسئول افزایش زیست توده و ارزش فنوتیپی تحت تنش خشکی است. ویژگی پیچیده و کمی یک صفت مانند تحمل به خشکی به اطلاعات اضافی از مدل‌های مختلف مطالعات ارتباط گسترده ژنومی برای ایجاد مشخصات ژنتیکی کامل‌تر نیاز دارد. چندین QTL برای عملکرد زیست توده و تحمل به خشکی گیاهچه در یک مطالعه GWAS در جو زمستانه یافت شد (Wehner *et al.*, 2015). دو QTL پایدار در 5H در 86,880 سانتی‌مورگان برای طول میانگرمه و در 3H در 126,421 سانتی‌مورگان برای طول برگ پرچم در تیمار تنش خشکی شناسایی شدند. چهارده QTL با QTLهایی که قبلاً گزارش شده بود شناسایی شدند و بقیه جدید بودند (Jabbari *et al.*, 2018). سیستم ریشه یک جزء کلیدی برای بقا و بهره‌وری گیاه است. به ویژه، در شرایط تنش، رشد گیاهان با ساختار ریشه بهتر می‌تواند بهره‌وری را تضمین کند. مطالعه‌ای

بر روی بررسی تنوع فنوتیپی صفات منتخب ریشه و عملکرد در سیستم متنوعی از ژنوتیپ‌های جو بهاره انجام شد (Ogrodowicz *et al.*, 2023). با انجام مطالعه ارتباط گسترده ژنومی (GWAS)، چندین ارتباط را شناسایی شد که در زمینه تغییرات در صفات مربوط به ریشه و عملکرد در پاسخ به تغییرات طبیعی در رطوبت خاک ایجاد می‌شود. نتایج GWAS را بر اساس هر دو نشانگر پلی‌مورفیسم تک نوکلئوتیدی و بلوک‌های نشانگرهای عدم تعادل لینکاژی (LD) برای 11 صفت فنوتیپی مربوط به مورفولوژی گیاه، کیفیت دانه و سیستم ریشه در گروهی از جوی بهاره رشد تحت شرایط مزرعه‌ای گزارش شد. نتایج مطالعه قبلی نشان داد که دو بلوک مهم مبتنی بر عدم تعادل لینکاژی بر روی کروموزوم‌های 2H و 7H در بیان ساختار ریشه و صفات مرتبط با عملکرد وجود دارد. ناحیه روی بازوی کوتاه کروموزوم 2H را در بیان صفات مرتبط با ریشه و عملکرد شناسایی شد (Ogrodowicz *et al.*, 2023).

نتیجه‌گیری

در طول 30 سال گذشته، درک مطلوبی از مکانیسم و سیگنال‌دهی مولکولی انتقال مجدد مواد از ساقه به دانه در شرایط تنش خشکی ایجاد شده است. تکنیک امیکس تعدادی از فرآیندهای تنظیمی و ژن‌های پاسخگو را شناسایی کرده است. برخی از این یافته‌ها ممکن است برای اصلاح مولکولی و رویکردهای تراریخته با هدف بهبود پارامترهایی مانند کارایی و عملکرد مواد مغذی ارزشمند باشند. غلات به عنوان یکی از مهمترین محصولات زراعی نقش مهمی در تامین غذای مردم جهان دارد. عملکرد دانه بالا، مهمترین هدف اصلاحی این گونه است. خشکی در مرحله پر شدن دانه، تأثیر زیادی بر رشد و بهره‌وری دانه دارد. هدف اصلاح‌کنندگان انتخاب ارقام با ظرفیت انتقال مجدد نیتروژن و کربن بالا و همچنین ژنوتیپ‌هایی با پتانسیل فتوسنتزی بالا است. محققان همچنین باید مبنای ژنتیکی پتانسیل عملکرد، کارایی فیزیولوژیکی (نرخ زیست توده و تجمع عملکرد دانه) و مکانیسم‌های تحمل به خشکی برای اصلاح ارقام را به عنوان استراتژی‌های موثر برای اصلاح و انتخاب با کمک نشانگرهای تحمل به خشکی درک کنند. ذخیره ساقه منبع مهم پر شدن دانه در شرایط تنش خشکی است. اما رویدادهای مولکولی مرتبط با انتقال مجدد ذخایر ساقه تحت تنش به خوبی مورد مطالعه قرار نگرفته است. پروتئومیکس، متابولومیکس و ترنس کریپتومیکس

جدیدی را برای محصولاتی که دچار تنش خشکی شدند، فراهم می‌کند. زمانی که پیچیدگی مکانیسم‌های ژنتیکی زیربنایی این صفت بسیار زیاد است، شناسایی نشانگرهای زیستی را ممکن می‌سازد. این به افزایش پتانسیل نشانگرهای زیستی برای تبدیل شدن به ابزاری آسان برای پیشبرد اصلاح محصول کمک خواهد کرد.

سپاسگزاری

از بنیاد ملی نخبگان به خاطر حمایت مالی و معنوی در اجرای پژوهش قدردانی می‌شود.

رویکردهای قدرتمندی برای مطالعه پاسخ گیاه به تنش هستند. این روش‌ها برای شناسایی ژن‌ها، پروتئین‌ها و متابولیت‌های پاسخ‌دهنده به خشکی در بافت‌های مختلف گیاهی از جمله برگ‌ها، غلاف برگ و دانه‌ها استفاده شده‌اند. بر اساس اطلاعات موجود می‌توان گفت که در مراحل پایانی رشد و پرشدن دانه در شرایط تنش گیاهی از انتقال مجدد ساقه ذخیره شده و همچنین تامین کربن و نیتروژن مورد نیاز از طریق تجزیه پروتئین‌های موجود در برگ‌ها ممکن می‌شود تا برای انتقال مجدد نیتروژن برای پر کردن دانه استفاده شود. ما پیشنهاد می‌کنیم که با استفاده از صفات فیزیولوژیکی و مکان صفات کمی پاسخگو به تنش خشکی و عملکرد و سبز ماندن می‌توان برای شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل استفاده نمود. اصلاح به کمک امیکس بینش

منابع

- Al Abdallat, A. M., Ayad, J. Y., Abu Elenein, J. M., Al Ajlouni, Z. & Harwood, W. A. (2014). Overexpression of the transcription factor HvSNAC1 improves drought tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Molecular Breeding*, 33, 401–414. doi: 10.1007/s11032-013-9958-1
- Alexander, R.D., Wendelboe-Nelson, C & Morris, P.C. (2019). 'The barley transcription factor HvMYB1 is a positive regulator of drought tolerance', *Plant Physiology and Biochemistry*, vol. 142, pp. 246-253. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.07.014>
- Badigannavar, A., Teme, N., de Oliveira, A.C., Li, G., Vaksmann, M., Viana, V.E., Ganapathi, T.R., & Sarsu, F. (2018). Physiological, genetic and molecular basis of drought resilience in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]. *Indian Journal of Plant Physiology*, 23(4):670-88.
- Barnabás, B., Jäger, K. & Fehér, A. (2008). The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, Cell and Environment*, 31:11–38.
- Bazargani, M.M., Sarhadi, E., Bushehri, A.A.S., Matros, A., Mock, H.P., Naghavi, M.R., Hajihoseini, V., Mardi, M., Hajirezaei, M.R., Moradi, F. & Ehdaie, B., (2011). A proteomics view on the role of drought-induced senescence and oxidative stress defense in enhanced stem reserves remobilization in wheat. *Journal of proteomics*, 74(10), 1959-1973.
- Bhatnagar-Mathur, P., Vadez, V. & Sharma, K.K. (2008). Transgenic approaches for abiotic stress tolerance in plants: retrospect and prospects. *Plant Cell Reports*, 27, 411-424. doi: 10.1007/s00299-007-0474-9
- Bitra, C, & Gerats T. (2013). Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. *Frontiers in plant science*, 31(4), 273.
- Borrell, A.K., Mullet, J.E., George-Jaeggli, B., van Oosterom, E.J., Hammer, G.L., Klein, P.E. & Jordan, D.R. (2014). Drought adaptation of stay-green sorghum is associated with canopy development, leaf anatomy, root growth, and water uptake. *Journal of experimental botany*, 65(21), 6251-6263.
- Boutheina, D., Amel, M., Sami, K., Fatma, B. S., & Bassem, M. (2022). Agricultural water management practices in mena region facing climatic challenges and water scarcity. *Water Conservation & Management (WCM)*, 6(1), 39-44.
- Bowne, J. B., Erwin, T. A., Juttner, J., Schnurbusch, T., Langridge, P., Bacic, A., & Roessner, U. (2012). Drought responses of leaf tissues from wheat cultivars of differing drought tolerance at the metabolite level. *Molecular plant*, 5(2), 418-429.
- Cattivelli L., Rizza F., Badeck F.W., Mazzucotelli E., Mastrangelo A.M., Francia E., Mare C., Tondelli A. & Stanca A.M. (2008). Drought tolerance improvement in crop plants: An integrative view from breeding to genomics, *Field Crop. Research*, 105, 1–14.
- Chaudhary, J., Khatri, P., Singla, P., Kumawat, S., Kumari, A., Vikram, A., Jindal, S.K., Kardile, H., Kumar, R., Sonah, H. & Deshmukh, R., (2019). Advances in omics approaches for abiotic stress tolerance in tomato. *Biology*, 8(4), 90.
- Chen M., Wang Q.Y., Cheng X.G., Xu Z.S., Li L.C., Ye X.G., Xia L.Q. & Ma Y.Z. (2007).

- GmDREB2, a soybean DRE-binding transcription factor, conferred drought and high-salt tolerance in transgenic plants, *Biochem. Bioph. Res. Co.* 353, 299-305.
- Chen, G., Sagi, M., Weining, S., Krugman, T., Fahima, T., Korol, A. B., & Nevo, E. (2004). Wild barley eib1 mutation identifies a gene essential for leaf water conservation. *Planta*, 219, 684-693.
- Chen, J., Tang, L., Shi, P., Yang, B., Sun, T., Cao, W. & Zhu, Y., (2017). Effects of short-term high temperature on grain quality and starch granules of rice (*Oryza sativa* L.) at post-anthesis stage. *Protoplasma*, 254, 935-943.
- Crossa, J., Pérez-Rodríguez, P., Cuevas, J., Montesinos-López, O., Jarquín, D., De Los Campos, G., ... & Varshney, R. K. (2017). Genomic selection in plant breeding: methods, models, and perspectives. *Trends in plant science*, 22(11), 961-975.
- Cseri, A., Sass, L., Torjék, O., Pauk, J., Vass, I. & Dudits, D. (2013). Monitoring drought responses of barley genotypes with semi-robotic phenotyping platform and association analysis between recorded traits and allelic variants of some stress genes. *Aust. J. Crop Sci.* 7, 1560-1570.
- Daszkowska-Golec, A., Mehta, D., Uhrig, R. G., Braszewska, A., Novak, O., Fontana, I. M., ... & Marzec, M. (2023). Multi-omics insights into the positive role of strigolactone perception in barley drought response. *BMC Plant Biology*, 23(1), 445.
- Dewez, D., Goltsev, V., Kalaji, H.M. & Oukarroum, A., (2018). Inhibitory effects of silver nanoparticles on photosystem II performance in *Lemna gibba* probed by chlorophyll fluorescence. *Current plant biology*, 16, 15-21.
- Dezhsetan, S., Behnamian, M., Fathi Ajirlou, S., Ebrahimi, M. A., & Yazdani, B. (2018). Identification, classification and bioinformatics expression analysis of NAC transcription factor gene family in *Hordeum vulgare* cv. Morex genome. *Crop Biotechnology*, 8(21), 17-35.
- Diab, A.A., Teulat-Merah, B., This, D., Ozturk, N.Z., Bensch, D. & Sorrells, M.E., (2004). Identification of drought-inducible genes and differentially expressed sequence tags in barley. *Theoretical and Applied Genetics*, 109, 1417-1425.
- Díaz, P., Borsani, O., Marquez, A. N. T. O. N. I. O., & Monza, J. O. R. G. E. (2005). Nitrogen metabolism in relation to drought stress responses in cultivated and model *Lotus* species. *Lotus Newsletter*, 35(1), 83-92.
- Du Plessis, S.S., Kashou, A.H., Benjamin, D.J., Yadav, S.P. & Agarwal, A. (2011). Proteomics: a subcellular look at spermatozoa. *Reproductive Biology and Endocrinology*, 9, 1-12.
- Ehdaie, B., Alloush, G. A., Madore, M. A & J. G. Waines. (2006). Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. Postanthesis changes in internode dry matter. 46: 735-746.
- Esmailpour-Jahromi, M., Ahmadi, A., Lunn, J.E., Abbasi, A., Poustini, K. & Joudi, M. (2012). Variation in grain weight among Iranian wheat cultivars: the importance of stem carbohydrate reserves in determining final grain weight under source limited conditions. *Australian Journal of Crop Science*, 6(11), 1508-1515.
- Fahad, S., Ihsan, M.Z., Khaliq, A., Daur, I., Saud, S., Alzamanan, S., Nasim, W., Abdullah, M., Khan, I.A., Wu, C. & Wang, D. (2018). Consequences of high temperature under changing climate optima for rice pollen characteristics-concepts and perspectives. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 64(11), 1473-1488.
- Fan, Y., Shabala, S., Ma, Y., Xu, R. & Zhou, M. (2015). Using QTL mapping to investigate the relationships between abiotic stress tolerance (drought and salinity) and agronomic and physiological traits. *BMC Genomics* 16:43. doi: 10.1186/s12864-015-1243-8.
- Farooq, M., Gogoi, N., Barthakur, S., Baroowa, B., Bharadwaj, N., Alghamdi, S.S. & Siddique, K.H. (2017). Drought stress in grain legumes during reproduction and grain filling. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 203(2), 81-102.
- Fracasso, A., Trindade, L.M. & Amaducci, S. (2016). Drought stress tolerance strategies revealed by RNA-Seq in two sorghum genotypes with contrasting WUE. *BMC Plant Biology*, 16(1), pp.1-18.
- Gaur, P.M., Samineni, S., Krishnamurthy, L., Varshney, R.K., Kumar, S., Ghanem, M.E., Beebe, S.E., Rao, I.M., Chaturvedi, S.K., Basu, P.S. & Nayyar, H. (2014). High temperature tolerance in grain legumes.
- Ghaffari, M. R., Von Wirén, N., Humbeck, K., & Franken, P. (2016). Transcriptome analysis of leaf tissue in contrasting lines of barley for biomass formation at the reproductive stage. *Crop Biotechnology*, 6(13), 27-39. (In Persian).
- Ghatak, A., Chaturvedi, P. & Weckwerth, W., (2018). Metabolomics in plant stress physiology. *Plant genetics and molecular biology*, 187-236.
- Goggin, D.E & T. L. Setter. (2004). Fructosyltransferase activity and fructan accumulation during development in wheat

- exposed to terminal drought. *Functional Plant Biology*, 31:11-21.
- González-Camacho, J. M., Ornella, L., Pérez-Rodríguez, P., Gianola, D., Dreisigacker, S., & Crossa, J. (2018). Applications of machine learning methods to genomic selection in breeding wheat for rust resistance. *The plant genome*, 11(2), 170104.
- Gürel, F., Öztürk, Z.N., Uçarlı, C. & Rosellini, D. (2016). Barley genes as tools to confer abiotic stress tolerance in crops. *Frontiers in plant science*, 7, 1137.
- Gururani, M.A., Venkatesh, J. & Tran, L.S.P. (2015). Regulation of photosynthesis during abiotic stress-induced photoinhibition. *Molecular plant*, 8(9), 1304-1320.
- Hajibarat, Z., Saidi, A., Ghazvini, H., & Hajibarat, Z. (2023). Comparative analysis of physiological traits and gene expression patterns in nitrogen deficiency among barley cultivars. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*, 21(1), 110.
- Hammad, S.A. & Ali, O.A. (2014). Physiological and biochemical studies on drought tolerance of wheat plants by application of amino acids and yeast extract. *Annals of Agricultural Sciences*, 59(1), 133-145.
- Harb, A., Simpson, C., Guo, W., Govindan, G., Kakani, V. G., & Sunkar, R. (2020). The effect of drought on transcriptome and hormonal profiles in barley genotypes with contrasting drought tolerance. *Frontiers in plant science*, 11, 618491.
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Alam, M.M., Roychowdhury, R. & Fujita, M. (2013). Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. *International journal of molecular sciences*, 14(5), 9643-9684.
- Hassan, F.S.C., Solouki, M., Fakheri, B.A., Nezhad, N.M. & Masoudi, B. (2018). Mapping QTLs for physiological and biochemical traits related to grain yield under control and terminal heat stress conditions in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 24, 1231-1243.
- Hein, I., Barciszewska-Pacak, M., Hrubikova, K., Williamson, S., Dinesen, M., Soenderby, I. E., ... & Lacomme, C. (2005). Virus-induced gene silencing-based functional characterization of genes associated with powdery mildew resistance in barley. *Plant Physiology*, 138(4), 2155-2164.
- Hensel, G., Himmelbach, A., Chen, W., Douchkov, D. K., & Kumlehn, J. (2011). Transgene expression systems in the Triticeae cereals. *Journal of Plant Physiology*, 168(1), 30-44.
- Hong, Y., Ni, S.J. & Zhang, G.P. (2020). Transcriptome and metabolome analysis reveals regulatory networks and key genes controlling barley malting quality in responses to drought stress. *Plant physiology and biochemistry*, 152, 1-11.
- Huang, J. P., Tunc-Ozdemir, M., Chang, Y., & Jones, A. M. (2015). Cooperative control between AtRGS1 and AtHXX1 in a WD40-repeat protein pathway in *Arabidopsis thaliana*. *Frontiers in Plant Science*, 6, 851.
- Hübner, S., Korol, A.B. & Schmid, K.J. (2015). RNA-Seq analysis identifies genes associated with differential reproductive success under drought-stress in accessions of wild barley *Hordeum spontaneum*. *BMC plant biology*, 15(1), 1-14.
- Hussain, H.A., Hussain, S., Khaliq, A., Ashraf, U., Anjum, S.A., Men, S. & Wang, L. (2018). Chilling and drought stresses in crop plants: implications, cross talk, and potential management opportunities. *Frontiers in plant science*, 9, .393.
- Hütsch, B.W., Jahn, D. & Schubert, S. (2019). Grain yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) under long-term heat stress is sink-limited with stronger inhibition of kernel setting than grain filling. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 205(1),.22-32.
- Istanbuli, T., Baum, M., Touchan, H., & Hamwiah, A. (2020). Evaluation of morpho-physiological traits under drought stress conditions in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Photosynthetica*, 58(4).
- Jabbari, M., Fakheri, B. A., Aghnoum, R., Mahdi Nezhad, N., & Ataei, R. (2018). GWAS analysis in spring barley (*Hordeum vulgare* L.) for morphological traits exposed to drought. *PLoS one*, 13(9), e0204952.
- Joshi, A.K., Kumari, M., Singh, V.P., Reddy, C.M., Kumar, S., Rane, J. & Chand, R. (2007). Stay green trait: variation, inheritance and its association with spot blotch resistance in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 153, 59-71.
- Kaur, S., Bhardwaj, R. D., Kaur, J., & Kaur, S. (2022). Induction of defense-related enzymes and pathogenesis-related proteins imparts resistance to barley genotypes against spot blotch disease. *Journal of Plant Growth Regulation*, 1-15.
- Kaur, S., Seem, K., Duhan, N., Kumar, S., Kaundal, R., & Mohapatra, T. (2023). Transcriptome and physio-biochemical profiling reveals differential responses of rice cultivars at reproductive-stage drought stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(2), 1002.

- Kamal, N.M., Gorafi, Y.S.A., Abdelrahman, M., Abdellatef, E. & Tsujimoto, H. (2019). Stay-green trait: A prospective approach for yield potential, and drought and heat stress adaptation in globally important cereals. *International journal of molecular sciences*, 20(23), 5837.
- Kumar, S., Kumar, S., Krishnan, G. S., & Mohapatra, T. (2022). Molecular basis of genetic plasticity to varying environmental conditions on growing rice by dry/direct-sowing and exposure to drought stress: Insights for DSR varietal development. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1013207.
- Kebede, A., Kang, M. S., & Bekele, E. (2019). Advances in mechanisms of drought tolerance in crops, with emphasis on barley. *Advances in agronomy*, 156, 265-314.
- Krasensky, J. & Jonak, C. (2012). Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. *Journal of experimental botany*, 63(4), 1593-1608.
- Lara, P., Onate-Sánchez, L., Abraham, Z., Ferrándiz, C., Díaz, I., Carbonero, P., & Vicente-Carbajosa, J. (2003). Synergistic activation of seed storage protein gene expression in Arabidopsis by ABI3 and two bZIPs related to OPAQUE2. *Journal of Biological Chemistry*, 278(23), 21003-21011.
- Li, L., Xing, J., Ma, H., Liu, F., & Wang, Y. (2021). In situ determination of guard cell ion flux underpins the mechanism of ABA-mediated stomatal closure in barley plants exposed to PEG-induced drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 187, 104468.
- Li, Y., Liu, D., Zong, Y., Jiang, L., Xi, X., Cao, D., ... & Liu, B. (2020). New D hordein alleles were created in barley using CRISPR/Cas9 genome editing. *Cereal Research Communications*, 48, 131-138.
- Liliane TN, Charles MS. 2020. Factors affecting yield of crops. *Agronomy-Climate Change & Food Security*. 15:9.
- Manju, Yadav, S. K., Wankhede, D. P., Saroha, A., Jacob, S. R., Pandey, R., ... & Kaur, V. (2023). Screening of barley germplasm for drought tolerance based on root architecture, agronomic traits and identification of novel allelic variants of HVA1. *Journal of Agronomy and Crop Science*.
- Marchetti, C.F., Ugena, L., Humplík, J.F., Polák, M., Cavar' Zeljkovi'c, S., Podle'sakov ' ' a, K., Fürst, T., De Diego, N. & Spíchal, L. (2019). A novel image-based screening method to study water-deficit response and recovery of barley populations using canopy dynamics phenotyping and simple metabolite profiling. *Front. Plant Sci.* 10, 1252. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01252>.
- Mascher, M., Richmond, T. A., Gerhardt, D. J., Himmelbach, A., Clissold, L., Sampath, D., ... & Stein, N. (2013). Barley whole exome capture: a tool for genomic research in the genus *Hordeum* and beyond. *The Plant Journal*, 76(3), 494-505.
- Meitzel, T., Radchuk, R., McAdam, E. L., Thormählen, I., Feil, R., Munz, E., ... & Borisjuk, L. (2021). Trehalose 6-phosphate promotes seed filling by activating auxin biosynthesis. *New Phytologist*, 229(3), 1553-1565.
- Michaletti, A., Naghavi, M.R., Toorchi, M., Zolla, L. & Rinalducci, S. (2018). Metabolomics and proteomics reveal drought-stress responses of leaf tissues from spring-wheat. *Scientific reports*, 8(1), p.5710.
- Mikołajczak, K., Ogrodowicz, P., wiek-Kupczynska, H., Weigelt-Fischer, K., Mothukuri, S. R., Junker, A., Altmann, T., Krystkowiak, K., Adamski, T., Surma, M., Kuczynska, A. & Krajewski, P. (2020). Image phenotyping of spring barley (*Hordeum vulgare* L.) RIL population under drought: selection of traits and biological interpretation. *Front. Plant Sci.* 11, 743. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00743>.
- Monteverde, E., Rosas, J. E., Blanco, P., Pérez de Vida, F., Bonnacarrère, V., Quero, G., ... & McCouch, S. (2018). Multienvironment models increase prediction accuracy of complex traits in advanced breeding lines of rice. *Crop Science*, 58(4), 1519-1530.
- Mora, F., Quitral, Y.A., Matus, I., Russell, J., Waugh, R. & Del Pozo, A. (2016). SNP-based QTL mapping of 15 complex traits in barley under rain-fed and well-watered conditions by a mixed modeling approach. *Frontiers in plant science*, 7, 909.
- Moualeu-Ngangué, D., Dolch, C., Schneider, M., Léon, J., Uptmoor, R. & Stützel, H., (2020). Physiological and morphological responses of different spring barley genotypes to water deficit and associated QTLs. *PloS One*, 15(8), p.e0237834.
- Nagaraj, V.J., Altenbach, D., Galati, V., Lüscher, M., Meyer, A.D., 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(3), 735-748.
- Nazari, M., Moosavi, S. S., Maleki, M., & Jamshidi Goharrizi, K. (2020). Chloroplastic acyl carrier protein synthase I and chloroplastic 20 kDa

- chaperonin proteins are involved in wheat (*Triticum aestivum*) in response to moisture stress. *Journal of Plant Interactions*, 15(1), 180-187.
- Ndlovu, E., Van Staden, J. & Maphosa, M. (2021). Morpho-physiological effects of moisture, heat and combined stresses on *Sorghum bicolor* [Moench (L.)] and its acclimation mechanisms. *Plant Stress*, 2, p.100018.
- Obidiegwu, J.E., Bryan, G.J., Jones, H.G. & Prashar, A., 2015. Coping with drought: stress and adaptive responses in potato and perspectives for improvement. *Frontiers in plant science*, 6, 542.
- Ogrodowicz, P., Mikołajczak, K., Kempa, M., Mokrzycka, M., Krajewski, P., & Kuczyńska, A. (2023). Genome-wide association study of agronomical and root-related traits in spring barley collection grown under field conditions. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1077631.
- Parida, A.K., Panda, A. & Rangani, J. (2018). Metabolomics-guided elucidation of abiotic stress tolerance mechanisms in plants. In *Plant metabolites and regulation under environmental stress* (89-131). Academic Press.
- Paul, M. J., Primavesi, L. F., Jhurrea, D., & Zhang, Y. (2008). Trehalose metabolism and signaling. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 59, 417-441.
- Pham, A.T., Maurer, A., Pillen, K., Brien, C., Dowling, K., Berger, B., Eglinton, J.K. & March, T.J., (2019). Genome-wide association of barley plant growth under drought stress using a nested association mapping population. *BMC Plant Biology*. 19, 134.
- Piasecka, A., Sawikowska, A., Kuczyńska, A., Ogrodowicz, P., Mikołajczak, K., Krystkowiak, K., Gudyś, K., Guzy-Wróbelska, J., Krajewski, P. & Kachlicki, P. (2017). Drought-related secondary metabolites of barley (*Hordeum vulgare* L.) leaves and their metabolomic quantitative trait loci. *The Plant Journal*, 89(5), 898-913.
- Pirzad, A., Shakiba, M. R., Zehtab-Salmasi, S., Mohammadi, S. A., Darvishzadeh, R., & Samadi, A. (2011). Effect of water stress on leaf relative water content, chlorophyll, proline and soluble carbohydrates in *Matricaria chamomilla* L. *Journal of Medicinal Plants Research*, 5(12), 2483-2488.
- Rao, S.R., Qayyum, A., Razaq, A., Ahmad, M., Mahmood, I. & Sher, A., (2012). Role of foliar application of salicylic acid and l-tryptophan in drought tolerance of maize. *J. Anim. Plant Sci*, 22(3), 768-772.
- Rischbeck, P., Cardellach, P., Mistele, B., & Schmidhalter, U. (2017). Thermal phenotyping of stomatal sensitivity in spring barley. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 203(6), 483-493.
- Rohila, J.S., Jain, R.K. & Wu, R., (2002). Genetic improvement of Basmati rice for salt and drought tolerance by regulated expression of a barley *Hva1* cDNA. *Plant Sci*. 163,525-532.
- Rollins, J.A., Habte, E., Templer, S.E., Colby, T., Schmidt, J. & Von Korff, M. (2013). Leaf proteome alterations in the context of physiological and morphological responses to drought and heat stress in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of experimental botany*, 64(11), 3201-3212.
- Saidi, A., Hajibarat, Z. & Ghaffari, M.R., (2021). The role of effective factors in cell senescence and material remobilization in cereals. *Genetic Engineering and Biosafety Journal*, 10(1), pp.108-120.
- Samarah, N. H. (2005). Effects of drought stress on growth and yield of barley. *Agronomy for sustainable development*, 25(1), 145-149.
- Sanchez-Díaz, M., García, J.L., Antolín, M.C. & Araus, J.L., (2002). Effects of soil drought and atmospheric humidity on yield, gas exchange and stable carbon isotope composition of barley. *Photosynthetica* 40, 415-421. <https://doi.org/10.1023/A:1022683210334>.
- Sandhu, N. & Kumar, A. (2017). Bridging the rice yield gaps under drought: QTLs, genes, and their use in breeding programs. *Agronomy*, 7(2), p.27.
- Sayed, M.A., Nassar, S.M., Moustafa, E.S., Said, M.T., Börner, A. & Hamada, A. (2021). Genetic mapping reveals novel exotic and elite QTL alleles for salinity tolerance in barley. *Agronomy*, 11(9), 1774.
- Sehgal, A., Sita, K., Siddique, K.H., Kumar, R., Bhogireddy, S., Varshney, R.K., HanumanthaRao, B., Nair, R.M., Prasad, P.V. & Nayyar, H. (2018). Drought or/and heat-stress effects on seed filling in food crops: impacts on functional biochemistry, seed yields, and nutritional quality. *Frontiers in plant science*, 9, 1705.
- Seiler, C., Harshavardhan, V.T., Reddy, P.S., Hensel, G., Kumlehn, J., Eschen-Lippold, L., Rajesh, K., Korzun, V., Wobus, U., Lee, J. & Selvaraj, G. (2014). Abscisic acid flux alterations result in differential abscisic acid signaling responses and impact assimilation efficiency in barley under terminal drought stress. *Plant physiology*, 164(4), 1677-1696.
- Singh, C.K., Singh, D., Sharma, S., Chandra, S., Tomar, R.S.S., Kumar, A., Upadhyaya, K.C. & Pal, M. (2021). Mechanistic association of quantitative trait locus with malate secretion in

- lentil (*Lens culinaris medikus*) seedlings under aluminium stress. *Plants*, 10(8), 1541.
- Stallmann, J., Schweiger, R., Pons, C. A., & Müller, C. (2020). Wheat growth, applied water use efficiency and flag leaf metabolome under continuous and pulsed deficit irrigation. *Scientific Reports*, 10(1), 10112.
- Templer, S.E., Ammon, A., Pscheidt, D., Ciobotea, O., Schuy, C., McCollum, C., Sonnewald, U., Hanemann, A., Förster, J., Ordon, F. & von Korff, M. (2017). Metabolite profiling of barley flag leaves under drought and combined heat and drought stress reveals metabolic QTLs for metabolites associated with antioxidant defense. *Journal of experimental botany*, 68(7), pp.1697-1713.
- Thabet, S.G., Moursi, Y.S., Karam, M.A., Graner, A. & Alqudah, A.M. (2018). Genetic basis of drought tolerance during seed germination in barley. *PLoS One* 13, e0206682.
- Thomas, H. & Howarth, C.J. (2000). Five ways to stay green. *Journal of experimental botany*, 51(suppl_1), pp.329-337.
- Wang, L.Y., Liu, J.L., Wang, W.X. & Sun, Y. (2016). Exogenous melatonin improves growth and photosynthetic capacity of cucumber under salinity-induced stress. *Photosynthetica*, 54, 19-27.
- Wehner, G.G., Balko, C.C., Enders, M.M., Humbeck, K.K. & Ordon, F.F. (2015). Identification of genomic regions involved in tolerance to drought stress and drought stress induced leaf senescence in juvenile barley. *BMC Plant Biol.* 15, 125.
- Wendelboe-Nelson, C. & Morris, P.C., (2012). Proteins linked to drought tolerance revealed by DIGE analysis of drought resistant and susceptible barley varieties. *Proteomics*, 12(22), 3374-3385.
- Witt, S., Galicia, L., Liseč, J., Cairns, J., Tiessen, A., Araus, J. L., ... & Fernie, A. R. (2012). Metabolic and phenotypic responses of greenhouse-grown maize hybrids to experimentally controlled drought stress. *Molecular plant*, 5(2), 401-417.
- Wójcik-Jagła, M., Rapacz, M., Tyrka, M., Kościelniak, J., Crissy, K. & Żmuda, K. (2013). Comparative QTL analysis of early short-time drought tolerance in Polish fodder and malting spring barleys. *Theoretical and applied genetics*, 126, 3021-3034.
- Wu, C., Cui, K., Wang, W., Li, Q., Fahad, S., Hu, Q., Huang, J., Nie, L., Mohapatra, P.K. & Peng, S. (2017). Heat-induced cytokinin transportation and degradation are associated with reduced panicle cytokinin expression and fewer spikelets per panicle in rice. *Frontiers in Plant Science*, 8, p.371.
- Yang, G., Wang, C., Wang, Y., Guo, Y., Zhao, Y., Yang, C., & Gao, C. (2016). Overexpression of ThVHAc1 and its potential upstream regulator, ThWRKY7, improved plant tolerance of Cadmium stress. *Scientific Reports*, 6(1), 18752.
- Yang, Y., Al-Baidhani, H.H.J., Harris, J., Riboni, M., Li, Y., Mazonka, I., Bazanova, N., Chirkova, L., Sarfraz Hussain, S., Hrmova, M. & Haefele, S. (2020). DREB/CBF expression in wheat and barley using the stress-inducible promoters of HD-Zip I genes: impact on plant development, stress tolerance and yield. *Plant biotechnology journal*, 18(3), 829-844.
- Yao, X., Wu, K., Yao, Y., Li, J., Ren, Y. & Chi, D. (2017). The response mechanism of the HVA1 gene in hullless barley under drought stress. *Italian Journal of Agronomy*, 12(4).
- Yuan, H., Zeng, X., Shi, J., Xu, Q., Wang, Y., Jabu, D., Sang, Z. & Nyima, T. (2018). Time-course comparative metabolite profiling under osmotic stress in tolerant and sensitive Tibetan hullless barley. *BioMed research international*, 2018.
- Zadehbagheri, M., Azarpanah, A., & Javanmardi, S. (2014). Proline metabolite transport an efficient approach in corn yield improvement as response to drought conditions. *Nature*, 566, 76-485.
- Zhang, P., Liu, Y., Li, M., Ma, J., Wang, C., Su, J. & Yang, D. (2020). Abscisic acid associated with key enzymes and genes involving in dynamic flux of water soluble carbohydrates in wheat peduncle under terminal drought stress. *Plant physiology and biochemistry*, 151, 719-728.
- Zia, R., Nawaz, M.S., Siddique, M.J., Hakim, S. & Imran, A. (2021). Plant survival under drought stress: Implications, adaptive responses, and integrated rhizosphere management strategy for stress mitigation. *Microbiological research*, 242, 126626.