Journal of Plant Environmental Physiology
ISSN: 7671-2423 (Print), 2783-4689 (Online) http://ecophysiologi.gorganiau.ac.ir

Doi: 10.30495/iper.2022.688794
Dor: 20.1001.1.24237671.1401.17.65.1.4

Islamic Azad University
Gorgan Branch

Fructan metabolism in wheat under abiotic stress conditions

Mehdi Judi

Faculty of Agriculture, Mohaghegh Ardabili University, Meshginshahr, Iran, Email: mehdijoudi@gmail.com

Serial 65, 17th year, Number 1, Spring 2022 (154-170)

Article type:
Review Full Paper

Article history
Received: 2021/02/13
Revised: 2021/03/20
Accepted: 2021/03/31

Keywords
Cold stress
Drought stress
Fructan metabolism
Salt stress
Wheat

Abstract

Accumulation of fructan in different organs of wheat plants is an important physiological factor to cope with different environmental stresses. Fructans are fructose-based oligomer or polymers derived from sucrose and depending on the type of bound, different types of fructan molecules are determined in plant species. In wheat stem, levan-type (containing β-(2,1) linkage) and graminan-type fructan (containing β-(2,1) and β-(2,6) linkages) are accumulated. Three different enzymes of 1-SST, 6-SFT, and 1-FFT are involved in wheat fructan biosynthesis. Since the fructan synthesis paths in wheat are complex, various types and amounts of fructan are found among wheat cultivars. Hydrolysis of fructans are catalyzed by 1-FEH and 6-FEH, which degrade β-(2,1) and β-(2,6) enzymes in fructose molecules of fructan, respectively. Wheat cultivar resistant to end-of-the-season heat and drought stresses accumulate high levels of fructan in their stem and use them with efficiency. Fructans increases tolerance to salt stress by cell membrane stabilization, osmotic adjustment, and preservation of current photosynthesis. Also, during cold hardening, wheat seedlings accumulate water soluble carbohydrates as well as fructan in their leaves and crown.

Please cite this article as Mehdi Judi. 2022. Fructan metabolism in wheat under abiotic stress conditions. *Journal of Plant Environmental Physiology*. 65(1): 154-170.

© 2022. All Rights Reserved

نشریه فیزیولوژی محیطی گیاهی
شاپا: (چاپی) ۲۴۲۳-۷۶۷۱ (آنلاین) ۴۶۸۹-۲۷۸۳، http://ecophysiologi.gorganiau.ac.ir
Doi: 10.30495/iper.2022.688794
Dor: 20.1001.1.24237671.1401.17.65.1.4
دانشگاه آزاد اسلامی واحد گرگان

متابولیسم فروکتان در گیاه گندم تحت تنش‌های غیر زنده

مهدی جودی

دانشکده کشاورزی، دانشگاه محقق اردبیلی، مشگین شهر، ایران، رایانامه: mehdijoudi@gmail.com

سال هفدهم، شماره ٦٥، بهار ١٤٠١ / صفحات: ١٧٠-١٥٤

نوع مقاله:
مقاله کامل مروری

تاریخ دریافت: ۱۳۹۹/۱۱/۲۵
تاریخ ویرایش: ۱۳۹۹/۱۲/۳۰
تاریخ پذیرش: ۱۴۰۰/۰۱/۱۱

واژه‌های کلیدی:
تنش خشکی
تنش سرما
تنش شوری
گندم
متابولیسم فروکتان

چکیده

تجمع فروکتان‌ها در اندام‌های مختلف گندم از راهکارهای فیزیولوژیکی مهم جهت مقابله با تنش‌های مختلف محیطی می‌باشد. فروکتان‌ها اولیگومر یا پلیمرهای مولکول‌های فروکتوز منشاء گرفته از ساکاروز بوده و بسته به نوع پیوند، انواعی مختلفی از فروکتان در گیاهان مختلف شناسایی شده است. فروکتان تجمع یافته در گندم از نوع لوان (دارای پیوندهای β(2-6)) و گرامینان یا لوان مخلوط (دارای پیوندهای β(1-6) و β(2-6)) می‌باشد. سه آنزیم 1-SST، 6-SFT و 1-FFT در ساخت فروکتان گندم دخیل هستند. با توجه به اینکه مسیرهای ساخت فروکتان در گندم متنوع است، لذا ارقام مختلف گندم از نظر مقدار و ترکیب فروکتان با یکدیگر فرق می‌کنند. تجزیه فروکتان در گندم توسط آنزیمهای 1-FEH و 6-FEH انجام می‌شود که به‌ترتیب باعث شکستن پیوندهای β(1-6) و β(2-6) بین مولکول‌های فروکتوز در فروکتان می‌شوند. ارقام مقاوم گندم به تنش‌های آخر فصل رشد (خشکی و گرما) مقادیر بالایی از فروکتان را در ساقه تجمع داده و با کارایی بالایی از آنها استفاده می‌کنند. فروکتان‌ها از طریق پایداری غشا، تنظیم اسمزی و تداوم فتوسنتزی مقاومت به تنش شوری را در گندم افزایش می‌دهد. همچنین گیاهچه‌های گندم در طی مقاوم سازی به سرما قندهای محلول و فروکتان را در برگ‌ها و طوقه خود تجمع می‌دهند.

استناد: مهدی جودی. (١٤٠١). متابولیسم فروکتان در گیاه گندم تحت تنش‌های غیر زنده. *نشریه فیزیولوژی محیطی گیاهی*، ٦٥ (١)، ١٧٠-١٥٤.

مقدمه

کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای و ساختاری در ساقه گندم: مواد فتوسنتزی تولید شده توسط گیاه گندم به صورت کربوهیدرات‌های ساختمانی و کربوهیدارت های ذخیره‌ای یا محلول در آب[1] (WSCs) در ساقه انباشت می شوند. در ابتدای رشد میانگره‌های مختلف ساقه، قند تولید شده توسط گیاه در قالب مولکول‌های سلولز، همی سلولز، لیگنین و غیره برای تکمیل ساختار میانگره‌ها به کار می‌روند. پس از تکمیل ساختار میانگره ها، قند می‌تواند به صورت WSCs در این میانگره‌ها ذخیره شود (Joudi and Van den Ende, 2018). ترکیب WSCs شامل گلوکوز، فروکتوز، ساکاروز و فروکتان است. هر چند که سهم اجزاء تشکیل دهنده WSCs بسته به مراحل نمو گیاه، رقم و شرایط مختلف محیطی متغیر است ولی تحقیقات نشان داده است در بیشتر موارد حدود ۸۵-۷۵ درصد WSCs را در گندم فروکتان‌ها تشکیل می دهند (Zhang et al., 2015a).

ساختار فروکتان و انواع آن: فروکتان‌ها کربوهیدرات‌های محلول در آب بوده که اولیگومر یا پلی‌مرهای خطی یا منشعب مولکول‌های فروکتوز می‌باشند. آنها در بیشتر مواقع دارای یک مولکول گلوکوز هم هستند (Van den Ende and Valluru, 2009). کوچک-ترین مولکول فروکتان غیر احیاء یک تری ساکارید است که از اضافه شدن یک واحد فروکتوز به یکی از گروه‌های هیدروکسیل ساکاروز ایجاد و بسته به جایگاه پیوند، ۱-کستوز[2]، ۶-کستوز[3] یا نئوکستوز[4] نامیده می‌شود (شکل ۱) (Ritsema and Smeekens, 2003). طویل شدن بیشتر این تری‌ساکاریدها که توسط آنزیم‌های مختلف انجام می‌شود باعث تولید انواع فروکتان می‌شود. در حالت کلی تعداد پیوندهای فروکتوزی بسته به نوع گیاهان ۵۰-۳۰ عدد است و در موارد نادر تا ۲۰۰ عدد هم می‌رسد (Vijn and Smeekens, 1999). در گیاهان فروکتان‌ها در ۴ دسته به شرح زیر تقسیم بندی می شوند:

الف- فروکتان‌های نوع اینولین[5]: زمانی که مولکول های فروکتوز با پیوند β(2-1) به مولکول ساکاروز وصل شوند اینولین ایجاد می‌شود. بنابراین ساده‌ترین اینولین همان ۱-کستوز خواهد بود که برخی موارد ایزوکستوز هم خوانده می‌شود. فروکتان‌های از نوع اینولین بیشتر در گیاهان راسته آستراله[6] مانند شیکوری[7] یا سیب‌زمینی ترشی[8] یافت می‌شود (Van Laere and Van den Ende, 2002).

ب- فروکتان‌های نوع لوان[9]: فروکتان های دارای پیوند های β(2-6) لوان یا فلئین[10] گفته می‌شوند. بنابراین ساده‌ترین لوان همان ۶-کستوز است. این نوع فرکتان‌ها در برخی گراس‌ها مانند گندم، داکتیلیس[11] و پوآ[12] به وفور یافت می‌شود (Yoshida et al., 2007; Chatterton and Harrison, 1997).

ج- فروکتان‌های مخلوط یا گرامینان[13]: در این نوع فروکتان، مولکول‌های فروکتوز توسط هر دو پیوند

1.Water Soluble Carbohydrates
2. 1-kestose
3. 6-kestose
4. Neokestose
5. Inulin
6. Asterales
7. *Cichorium intybus* L.
8. *Helianthus tuberosus* L.
9. Levan
10. Phlein
11. *Dactylis glomerata* L.
12. *Poa secunda* L.
13. Mixed- type fructan or graminan

(2-1)ß و (2-6)ß به همدیگر وصل می‌شوند. ساده ترین نوع آن بی‌فورکوز[1] نامیده می‌شود که در شکل ۱ نشان داده می‌شود. گرامینان بیشتر در گیاهان متعلق به راسته پوآلس[2] مانند گندم و جو دیده می‌شود (Yoshida et al., 2007).

د- فروکتان‌های بر مبنای نئوکستوز یا نئوسریز[3]: هنگامی که مولکول‌های فروکتوز به کربن‌های شماره ۱ و ۶ گلوکز (از مولکول ساکاروز) وصل شوند این نوع فروکتان ایجاد می‌شود. اینولین نئوسریز و لوان نئوسریز (بسته به نوع پیوند) در این دسته قرار می‌گیرند. اینولین نئوسریز در گیاهان متعلق به خانواده Liliaceae (مانند پیاز و آسپاراگوس) و لوان نئوسریز در برخی گونه‌های راسته Poales مانند یولاف یافت می‌شود (Livingston and Henson, 1998; Livingston et al., 1993).

بیوسنتز فروکتان در گندم: همانطور که اشاره گردید در گیاه گندم فروکتان‌های از نوع لوان و گرامینان (فروکتان‌های مخلوط) ساخته شده و در اندامهای مختلف آن از جمله طوقه، ساقه، برگ و دانه ذخیره می شوند. ساخت فروکتان در گندم نیازمند فعالیت آنزیمهای مختلف فروکتوزیل ترانس فرازی بوده و از طریق مسیرهای متفاوت می تواند انجام شود (شکل ۱) (Vijn and Smeekens, 1999). واکنش ممکن است توسط آنزیم 1-SST[4] شروع گردد. این آنزیم در صورت وجود دو مولکول ساکارز، فروکتوز را از یک مولکول ساکارز گرفته و به مولکول دیگر ساکارز وصل و ۱-کستوز را ایجاد می‌کند (شکل ۱). در این واکنش ساکارز هم به عنوان دهنده و هم گیرنده فروکتوز عمل می‌کند. ادامه واکنش توسط فعالیت آنزیم 6-SFT[5] دنبال می‌شود. این آنزیم واحد فروکتوزی را از یک مولکول ساکاروز دیگر گرفته و از طریق پیوند (2-6)β به ۱-کستوز وصل و باعث ایجاد مولکول بی فورکوز می‌شود (شکل ۱). بی فورکوز حاصله می تواند از طریق سه مسیر مختلف طویل شود. در حالت اول این مولکول ممکن است از طریق فعالیت آنزیم 1-FFT[6] به لوانهای مخلوط یا گرامینان تبدیل شود. (آنزیم 1-FFT می‌تواند مولکول فروکتوز را از ۱-کستوز یا فروکتان‌های طویل‌تر جدا و به ساکارز یا سایر فروکتان ها از طریق پیوند (2-1)β وصل نماید). در حالت دوم بی فورکوز از طریق فعالیت FEH[7] پیوندهای (2-1)β را از دست داده و سپس توسط آنزیم 6-SFT به لوان تبدیل می‌شود. در حالت سوم آنزیم 6-SFT واحدهای فروکتوزی را از طریق پیوندهای (2-6)β به بی فورکوز وصل و باعث طویل شدن آن و ایجاد لوانهای مخلوط می‌گردد (شکل ۱).

بیوسنتز فروکتان در گندم ممکن است از طریق ساخت مولکول ۶-کستوز هم شروع شود (شکل ۱). در این حالت دو مولکول ساکاروز در حضور آنزیم 6-SFT به ۶-کستوز و گلوکوز تبدیل می‌شوند. مولکول ۶-کستوز می‌تواند از طریق همین آنزیم طویل شده و به فروکتان لوان تبدیل شود (شکل ۱) (Vijn and Smeekens, 1999).

تجزیه فروکتان: تجزیه فروکتان به منظور استفاده از

14. Bifurcose
1. Poalse
2. Neokestose-based fructan = neoseries

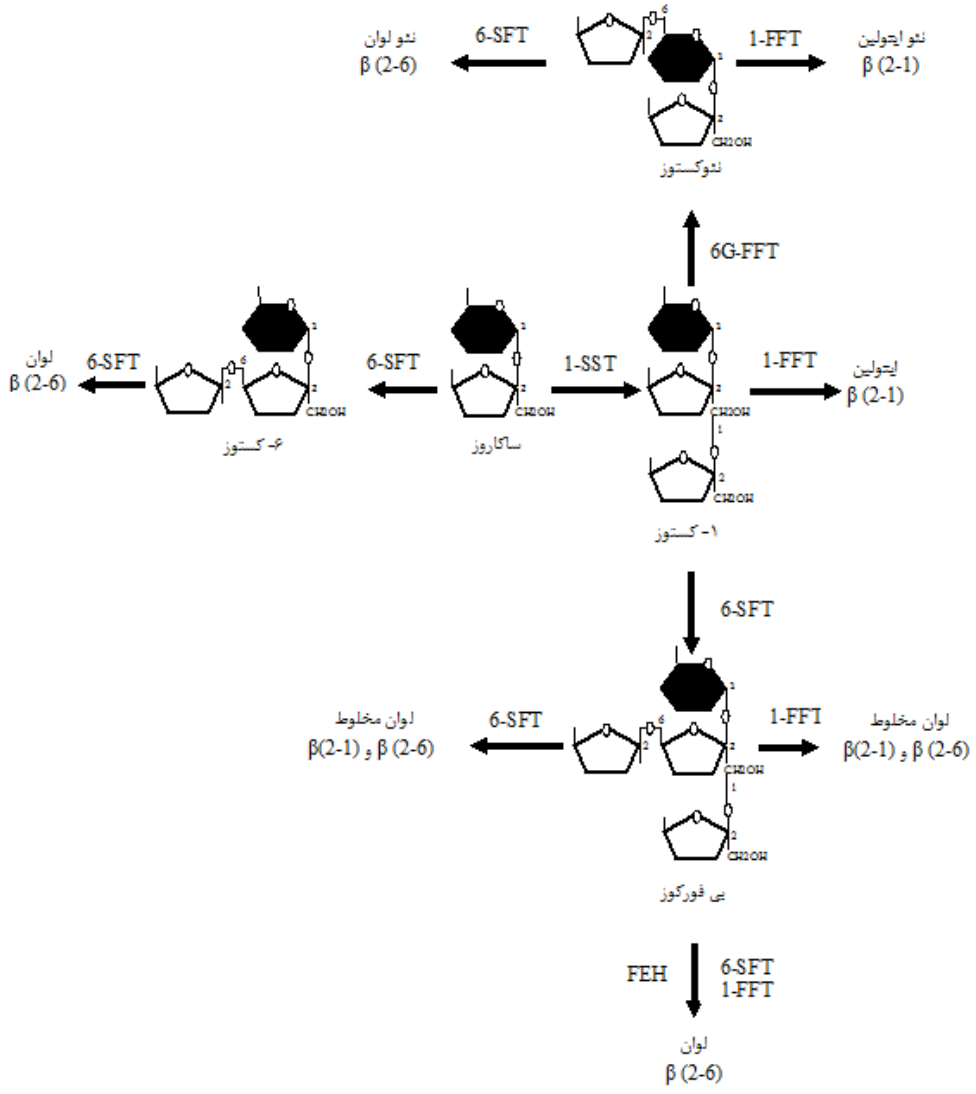
٤. ساکارز- ساکارز- ۱- فروکتوزیل ترانس فراز

٥. ساکارز- فروکتان- ٦- فروکتوزیل ترانس فراز

٦. فروکتان- فروکتان- ۱- فروکتوزیل ترانس فراز

۷. فروکتان اگزوهیدرولاز

انرژی ذخیره شده در آن توسط آنزیم فروکتان هیدرولاز انجام می‌شود. دو نوع آنزیم فروکتان هیدرولاز شناخته شده است (Van den Ende et al., 2004): ۱- اگزوهیدرولاز که باعث جداسازی فروکتوزهای انتهایی می‌شود. ۲- اندوهیدرولاز که به صورت تصادفی زنجیره‌های فروکتان را در قسمت‌های مختلف آن قطع می‌کند. برخلاف باکتری‌ها و قارچ‌ها که هر دوی اگزو و اندو هیدرولاز را دارند، در گیاهان فقط اگزوهیدرولاز ها یافت می‌شوند. اگزوهیدرولازهای گیاهی قادر نیستند که ساکارز را تجزیه کنند، در مقابل اگزوهیدرولاز های میکروبی به راحتی ساکارز را نیز تجزیه می‌کنند (Van den Ende et al., 2004). بسته به این که چه پیوندی توسط اگزوهیدرولازهای گیاهی تجزیه شود سه نوع اگزوهیدرولاز قابل تفکیک است (Hou et al., 2018; Zhang et al., 2015a; Yoshida et al., 2007):



شکل ۱: مدل ساخت فروکتان در گیاهان مختلف (برگرفته از (Vijn and Smeekens, 1999)).

الف) آنزیم 1-FEH[1]: در گیاه گندم سه نوع مختلف (ایزوآنزیم) این آنزیم شامل 1-FEH W1، 1-FEH W2 و 1-FEH W3 شناسایی شده است. آنها تمایل بسیار بالایی برای شکست پیوندهای β(2-1) داشته ولی هیچ علاقه‌ای برای تجزیه پیوندهای β(2-6) نشان نمی‌دهند. مولکول ۱-کستوز بهترین سوبسترا برای آنها می‌باشد. در شرایط درون شیشه (in vitro) هر سه نوع ایزوآنزیم توسط ساکاروز بازداری می‌شوند که نشان می‌دهد آنها در شرایط معمولی هم توسط ساکاروز فعالیتشان متوقف می‌شود (Yoshida et al., 2007).

ب) آنزیم 6-FEH[2]: این آنزیم تمایل بسیار بالایی برای تجزیه پیوندهای β(2-6) نشان می‌دهد. آزمایشات نشان داده است که فعالیت آنزیم 6-FEH توسط ساکاروز بازداری نمی‌شود که این امر پیشنهاد می‌کند احتمالاً این آنزیم نقشی در تجزیه ذخایر فروکتان‌های داخل سلول ندارد (یوشیدا و همکاران ۲۰۰۷). اما کاواکامی و یوشیدا (Kawakami and Yoshida, 2012) گزارش کرده اند که آنزیم 6-FEH به همراه مقادیر کمی آنزیم 1-FEH توانایی تجزیه تقریبا تمامی فروکتان گرامینان که در اندام های رویشی گندم دیده می‌شود را دارند. همچنین تعدادی زیادی از محققان به ارتباط بسیار نزدیک بین فعالیت آنزیم 6-FEH و انتقال مجدد قندها از ساقه گندم اشاره کرده‌اند (به قسمت‌های بعدی مراجعه شود).

ج) آنزیم 6&1-FEH[3]: این آنزیم تمایل بسیار بالایی برای تجزیه فروکتان های مخلوط با درجه پلیمریزاسیون پایین بخصوص بی فورکوز نشان می‌دهد. فعالیت این آنزیم در طوقه گندم و در طی فصل زمستان گزارش شده است (Kawakami et al., 2005).

آنزیم‌های FEH در گیاهان گلیکو پروتئینی هستند. pH مطلوب آن‌ها نشان می‌دهد که شرایط اسیدی را بیشتر دوست دارند. بسیاری از محققان اعتقاد دارند که همانند آنزیم‌های سازنده فروکتان، این دسته نیز در داخل واکوئل فعالیت می‌کنند (Van den Ende et al., 2004). اما تعدادی از محققان بیان کرده‌اند که FEHs در آپوپلاست سلول‌ها هم یافت می‌شوند (Livingston and Henson, 1998).

مسیر بارگیری و تخلیه ساکاروز در ساقه گندم طی ذخیره سازی و تجزیه فروکتان:

همانطور که در شکل ۲-الف مشخص است ساکاروز پس از ساخته شدن در اندامهای منبع (به‌خصوص برگ پرچم و برگ زیری آن) جهت صدور به اندام‌های مخزن وارد فضای آپوپلاستی شده و در آنجا توسط پمپ‌های تخصصی و با مصرف انرژی به صورت فعال وارد آوندهای آبکشی می‌گردد (Aoki et al., 2004). ساکاروز پس از رسیدن به میانگره‌های مختلف ساقه، از طریق پلاسمودسماتاها و بنابراین مسیر سیم پلاستی وارد سلول‌های پارانشیمی پوست ساقه می شود (Aoki et al., 2004). در مرحله بعدی ساکاروز با استفاده از پمپ‌های تخصصی که با مصرف انرژی همراه است وارد میتوکندری شده (مکاتبه شخصی) و در آنجا به کمک آنزیم های مختلف به فروکتان تبدیل می‌شود (شکل ۲-الف). تبدیل ساکاروز به فروکتان در

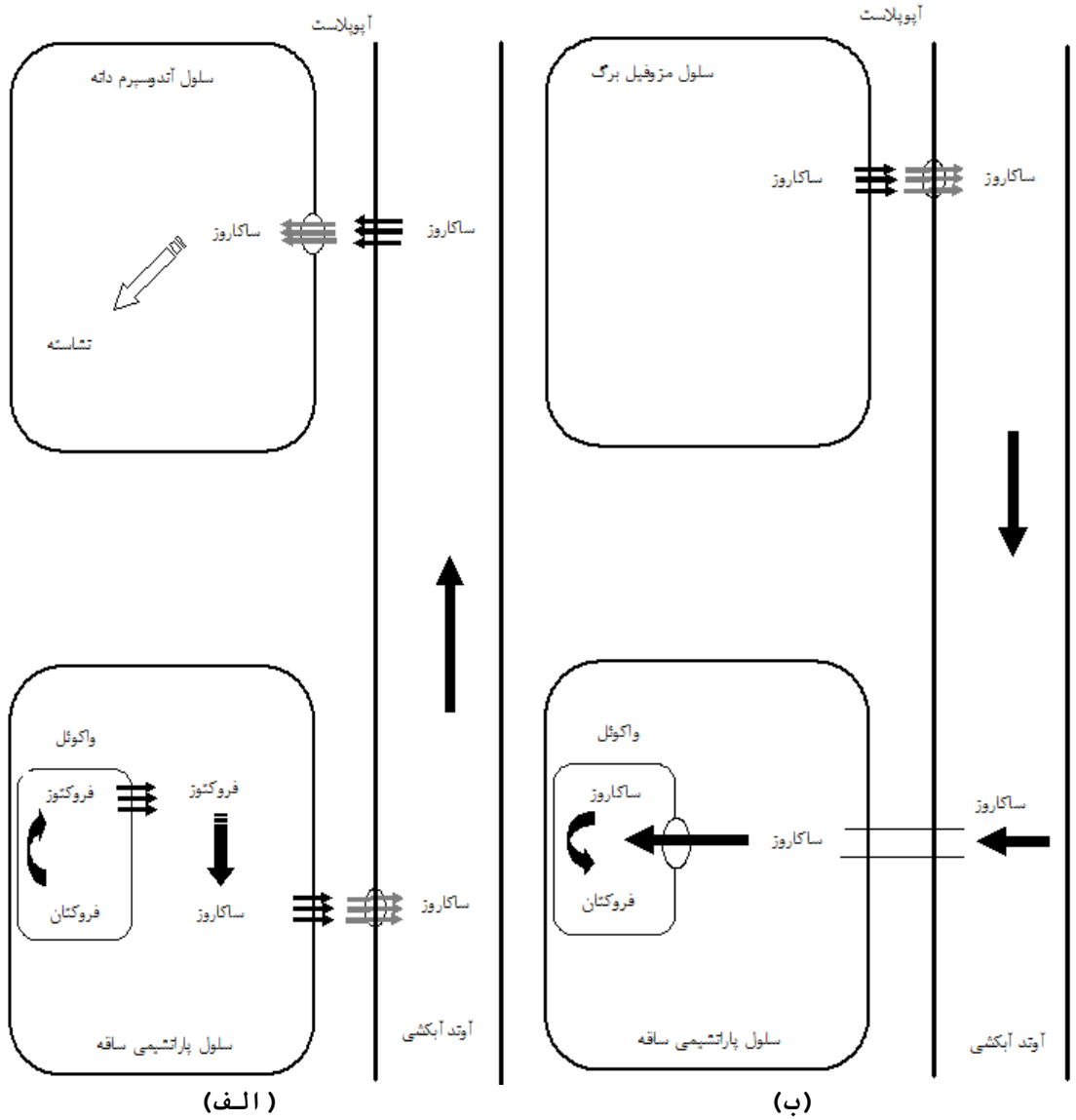
۱. ۱- فروکتان اگزوهیدرولاز یا اینولیناز

۲. ۶ و ۱-فروکتان اگزوهیدرولاز

۱. ۶-فروکتان اگزوهیدرولاز یا لواناز

واکوئل سلول‌های پارانشیمی پوست ساقه باعث ادامه صدور ساکاروز از طرف اندام‌های منبع شده و از اثرات بازخور منفی ساکاروز روی فتوسنتز در اندامهای منبع می‌کاهد (Joudi et al., 2012).

در زمان انتقال مجدد و هنگامی که فتوسنتز جاری جوابگوی نیاز دانه‌ها نیست، علائمی که باعث تجزیه فروکتان در سلولهای پوست ساقه می‌شوند، باعث فعال شدن یا افزایش فعالیت آنزیم‌های مربوطه شده و در نتیجه مولکول‌های مختلف فروکتان در داخل واکوئل این سلول‌ها شکسته و مولکول‌های فروکتوز آزاد می‌شوند. با توجه به مقدار بالای فروکتوز در داخل واکوئل، این مولکول‌ها به‌صورت غیر فعال از واکوئل خارج و وارد سیتوپلاسم سلول‌های پارانشیمی پوست ساقه می‌شوند (مکاتبه شخصی). در سیتوپلاسم سلول، مولکولهای فروکتوز بر اثر فعالیت آنزیم‌های مختلف از جمله ساکاروز فسفات سینتاز و ساکاروز ۶- فسفات فسفاتاز به ساکاروز تبدیل می شوند. ساکاروز جهت بارگیری به آوند آبکشی وارد فضای آپوپلاستی شده و توسط پمپ‌های تخصصی و با مصرف انرژی وارد آوند آبکشی می‌شود (شکل ۲-ب). در ساقه گندم وجود ناقله‌ای تخصصی تحت عنوان SUC که برای بارگیری ساکاروز تمایز یافته‌اند توسط محققان مختلف تایید شده است (Al-Sheikh Ahmed et al., 2020., Sharbatkhari et al., 2016). ساکاروز پس از رسیدن به دانه‌های در حال پر شدن مجددا از طریق مسیر آپوپلاستی و مصرف انرژی وارد سلولهای آندوسپرمی دانه شده و از طریق فعالیت آنزیم های مختلف به فروکتان و نشاسته تبدیل و در دانه ذخیره می‌گردد (Veenstra et al., 2017; Aoki et al., 2002; Wang and Fisher, 1994) (شکل ۲-ب).



شکل ۲: مسیر بارگیری و تخلیه ساکاروز در ساقه گیاه گندم در هنگام ساخت (الف) و تجزیه (ب) فروکتان

تغییرات در ترکیب WSCs ساقه در طی نمو گیاه: در ساقه گندم زمانی که ساختار یک میانگره تکمیل شد، میانگره بالای آن شروع به طویل شدن و تکمیل ساختار خود می‌نماید. این بدین معنی است در حالی که در میانگره پایینی قندها در حال ذخیره شدن هستند، در میانگره بالای آن این قندها صرف تکمیل ساختار میانگره می شوند.

در ابتدای فرایند ذخیره سازی، غلظت ساکاروز در سلول‌های پارانشیمی ساقه افزایش می‌یابد. در همین زمان غلظت هگزوزها (بخصوص گلوکوز) که برای تقسیم و بزرگ شدن سلولها و تکمیل ساختار میانگره ضروری بود کاهش می یابد. زمانی که غلظت ساکاروز در میانگره به یک حد آستانه می رسد، واکنش‌های مرتبط با ساخت فروکتان آغاز و فروکتان‌های با درجه پلیمریزاسیون متفاوت در میانگره تجمع می یابند (Joudi et al., 2012).

در برخی تحقیقات مشاهده می‌شود که ارقام مختلف گندم

در مرحله شروع ذخیره سازی فروکتان، از نظر مقدار ساکاروز تفاوت دارند. علت این امر از یک طرف به قدرت فتوسنتزی رقم و تسهیم کارآمد ساکاروز به ساقه و از طرف دیگر متفاوت بودن سطح آستانه ساکاروز در ارقام مختلف برای شروع به کار آنزیمهای دخیل در ساخت فروکتان عنوان شده است (Joudi et al., 2012).

با عنایت به اینکه در طی تشکیل هر مولکول فروکتان، یک مولکول گلوگوز هم (از ساکاروز) تولید می‌شود، انتظار به افزایش غلظت گلوکوز در طی ساخت فروکتان وجود دارد. اما ممکن است این امر اتفاق نیافتد. اعتقاد بر این است که گلوگوز حاصله مجددا در طی واکنش‌های مختلف به ساکاروز تبدیل می‌شود. همچنین تعدادی دیگر اشاره کرده اند گلوکوز حاصله از شکست ساکاروز در مکانیزم‌های دیگر مانند سنتز دیواره سلولی مورد استفاده قرار می گیرد (Zhang et al., 2015a and references therein).

چنانچه اشاره شد در مرحله ساختان فرکتان، سطوح فروکتان‌های با درجه پلیمریزاسیون متفاوت در میانگره تکمیل شده ساقه زیاد می‌شود. جودی و همکاران (Joudi et al., 2012) تغییرات فروکتان در طی ذخیره سازی و انتقال مجدد در میانگره پنالتی میت دو رقم گندم در شرایط فاریاب و تنش خشکی بررسی کرده و گزارش کردند سطوح ۱-کستوز، ۶-کستوز، نیستوز (تتراساکارید)، بی فورکوز و فروکتان‌های با درجه پلیمریزاسیون بالا در بعد از گرده افشانی افزایش و پس از رسیدن به حداکثر مقدار خود، کاهش یافت. بدون در نظر گرفتن فروکتان های با درجه پلیمریزاسیون بالا که به دلیل نبود رفرنس مناسب کمی سازی نشد، ۶- کستوز و بی فورکوز فروکتان غالب در کلیه شرایط بودند. در مقابل مقدار ۱- کستوز و نیستوز بسیار کم بود. این امر نشاندهنده غالب بودن پیوندهای (2-6) β در فروکتان گندم‌های آزمایش شده می‌باشد. زانگ و همکاران (Zhang et al., 2015a) در تحقیقی که بر روی دو لاین گندم و تحت رژیمهای متفاوت رطوبتی انجام دادند گزارش کردند در زمان گرده افشانی محتوای نسبی هگزوزها و ساکاروز در پدانکل حدود ۸۰ درصد و در پنالتی میت حدود ۷۵ درصد WSCها بود. این نسبت در میانگره های زیرین و غلاف برگ بسیار کمتر بود که نشاندهنده تکمیل ساختار آنها در قبل از گرده افشانی بوده است. بعد از گرده افشانی، سهم (نسبت) گلوکوز و فروکتوز در هر دو میانگره پدانکل و پنالتی میت کاهش و در مقابل نسبت فروکتان‌ها افزایش و در ۳۰-۲۰ روز بعد از گرده افشانی (بسته به شرایط آبی و لاین) نسبت فروکتان‌ها به ۸۰-۷۰ درصد WSCها رسید و پس از این دوره مجددا کاهش یافت. زمانی که تغییرات انواع فروکتان مورد توجه قرار گرفت مشخص گردید سطح ۶-کستوز در پدانکل و پنالتی میت در بعد از گرده افشانی افزایش و بعد از رسیدن به ماکزیمم مقدار خود کاهش یافت. ولی در میانگره‌های زیرین، بیشترین سطح این فروکتان در هنگام گرده افشانی مشاهده شد. نکته جالب توجه نبود تغییرات در سطح بی فورکوز بود که تقریبا در تمامی میانگره‌های ساقه سطح آن از گرده افشانی تا رسیدگی به طور ثابتی کاهش یافت که مغایر با گزراش جودی

و همکاران (Joudi et al., 2012) است. روند تغییرات در محتوای فروکتان و قندها در تحقیق یانگ و همکاران (Yang et al., 2004) متفاوت بود. نامبردگان اشاره کردند مقدار هگزوزها (گلوکوز و فروکتوز) در ساقه گندم در هر دو شرایط آبی و تنش خشکی تا ۶ روز بعد از گرده افشانی افزایش و سپس کاهش یافت. ساکاروز در شرایط آبی تا ۶ روز و در شرایط تنش خشکی تا ۱۸ روز بعد از گرده افشانی افزایش یافت که نشان دهنده اهمیت این دی ساکارید در تنظیم اسمزی در شرایط تنش می باشد. همچنین طول مدت ذخیره سازی فروکتان و در نتیجه مقدار فروکتان تجمع یافته در شرایط آبی به مراتب بیشتر از تنش خشکی بود.

اثر تنش خشکی روی ترکیب WSCها در ساقه گندم: در تحقیقی که توسط هو و همکاران (Hou et al., 2018) بر روی دو رقم حساس و مقاوم گندم در شرایط گلدانی و تحت شرایط آبی و تنش آخر فصل رشد (مرحله خوشه دهی) انجام گردید، تغییرات در محتوای WSCها و اجزاء آن در پدانکل، پنالتی میت و میانگره های زیرین اندازه گیری و مشخص گردید محتوای WSCها در میانگره های ساقه در پاسخ به تنش در مراحل اولیه آن افزایش ولی با ادامه تنش کاهش یافت. نتایج همچنین نشان داد که انتقال مجدد ذخایر از میانگره های پایینی زودتر از پدانکل شروع می شد. در نهایت اشاره گردید عموما محتوای کل قندها، ساکاروز، گلوکوز و فروکتان در هر ۳ میانگره ساقه رقم مقاوم بیشتر از رقم حساس بود. در پژوهشی دیگر زانگ و همکاران (Zhang et al., 2020) دو رقم حساس و مقاوم به تنش خشکی را در کشت گلدانی و تحت شرایط فاریاب و تنش خشکی رویانده و گزارش کردند در زمان گرده افشانی غلظت قندها در شرایط تنش بیشتر از آبی بود، ولی بعد از این مرحله مقدار قندها در شرایط آبی افزایش و در تنش کاهش یافت که نشان می دهد تنش خشکی باعث افزایش زودتر قندها (جهت افزایش توان گیاه برای تنظیم اسمزی) و نیز تسریع در انتقال مجدد آنها شده است. لیو و همکاران (Liu et al., 2020) دو رقم گندم حساس و مقاوم به تنش خشکی را در شرایط مزرعه ای کاشته و غلظت و محتوای WSCها را به تفکیک میانگره های ساقه مورد مطالعه قرار دادند. نتایج نشان داد تنش خشکی به صورت گذرا در میانگره های بالایی باعث افزایش قندها شده و بلافاصله انتقال مجدد رخ می داد. در حالیکه در میانگره های زیرین تحت شرایط تنش هیچ افزایشی در قندها مشاهده نگردید. این نتایج مبین این واقعیت است که میانگره ها شرایط متفاوتی از ذخیره سازی و انتقال مجدد را تجربه می کنند. در حالیکه در یک میانگره ذخیره سازی انجام می‌شود، در میانگره پایینتر انتقال مجدد قندهای ذخیره شده رخ می دهد. یانیز و همکاران (Yanez et al., 2017) در پژوهشی که بر روی دو رقم حساس و مقاوم گندم در شیلی انجام دادند گزارش کردند در شرایط تنش مقدار WSCهای ساقه در رقم مقاوم در ۲۰-۱۴ روز بعد از گرده افشانی به حداکثر مقدار خود رسید که بسیار بالاتر از شرایط آبی بود. ولی در رقم حساس تیمار تنش چنین واکنشی را موجب نشد.

تنوع در ذخیره سازی کربوهیدراتها در ساقه گندم تحت شرایط مختلف و ارتباط آن با آنزیم‌ها و سطح بیان ژنهای

دخیل در ساخت فروکتان: مقدار فعالیت آنزیم های دخیل در ساخت فروکتان یکی از عوامل اصلی در میزان تجمع کربوهیدراتها در ساقه گندم می باشد. بنابراین در بیشتر تحقیقات فعالیت آنزیمها یا سطح بیان ژنهای مرتبط با فعالیت این آنزیمها مورد بررسی قرار می گیرد. یانگ و همکاران (Yang et al., 2004) گزارش کردند که فعالیت SST در ساقه گندم در زمان گرده افشانی در هر دو شرایط آبی و تنش خشکی وجود داشت. مقدار فعالیت این آنزیم در هر دو شرایط در بعد از گرده افشانی زیاد شد ولی ماکزیمم مقدار فعالیت آنزیم در زمان‌های متفاوتی مشاهده شد. حداکثر مقدار فعالیت آنزیم در شرایط تنش در ۱۲ روز بعد از گرده افشانی و در شرایط آبی در ۱۸ روز بعد از گرده افشانی دیده شد. در زمان حداکثر فعالیت آنزیم، مقدار فعالیت آنزیم در شرایط آبی به مراتب بیشتر از تنش بود که متناسب با WSCها، فروکتان و ساکاروز بود.

جودی و همکاران (Joudi et al., 2012) در تحقیقی که بر روی دو رقم گندم در شرایط آبی و تنش انجام دادند میزان WSCها و فعالیت آنزیمهای مرتبط با متابولیسم فروکتان را مورد بررسی قرار داده و گزارش کردند در رقم با WSCهای بالا، ارتباطی بین میزان تجمع فروکتان و فعالیت 1-SST مشاهده نشد. آنها پیشنهاد دادند که احتمالاً در رقم مذکور فعالیت آنزیمهایی که در ساخت پیوندهای β (2-6) درگیر می شوند بیشتر بوده است. زانگ و همکاران (Zhang et al., 2015a) فعالیت آنزیمهای سازنده فروکتان را در میانگره‌های مختلف دو لاین مقاوم و حساس به تنش بررسی کرده و بیان کردند عموما فعالیت آنزیمهای بیوسنتزی از گرده افشانی تا ۲۰-۱۵ بعد از آن به تدریج افزایش و سپس کاهش یافت. تنش خشکی فعالیت 1-SST و 6-SST را در لاین مقاوم کاهش ولی در لاین حساس اثر مشخصی نداشت. در این تحقیق رابطه مشخصی بین فعالیت آنزیمهای سازنده و مقدار فروکتان‌های ساقه دیده نشد. چنین گزارشی توسط گوگین و ستر (Goggin and Setter, 2004) هم گزارش شده است که اشاره به عدم ارتباط غلظت فروکتان و فعالیت آنزیم های فروکتوزیل ترانس فراز کرده بودند. در مقابل در تحقیق زانگ و همکاران (Zhang et al., 2020) که مقدار ذخیره سازی و انتقال مجدد را در پدانکل دو رقم مقاوم و حساس به تنش خشکی بررسی کردند مشخص شد فعالیت 1-SST و 6-SFT به‌تدریج از گرده افشانی تا ۱۴-۷ روز بعد از آن افزایش یافت که متناسب با افزایش فروکتان در این میانگره بود. پس از آن فعالیت آنزیمها در هر دو رقم کاهش یافت. تنش خشکی فعالیت هر دو آنزیم را کاهش داد و مقدار کاهش در رقم حساس بیشتر از رقم مقاوم بود. عموما فعالیت این آنزیم‌ها در هر دوی شرایط در رقم مقاوم به تنش بیشتر از رقم حساس بود.

هو و همکاران (Hou et al., 2018) سطح رونویسی ژن‌های کد کننده آنزیم های دخیل در بیوسنتز فروکتان را در میانگره های مختلف دو رقم گندم مطالعه و گزارش کردند پاسخ ارقام حساس و مقاوم و نیز پاسخ میانگره های مختلف ساقه متفاوت از یکدیگر بود. به‌عنوان مثال در حالی که بیان ژنهای سازنده فروکتان در مراحل اولیه تنش در

میانگره‌های زیرین افزایش یافت ولی در میانگره‌های بالایی روند معکوسی دیده شد. در ادامه تحقیق اشاره شد رقم مقاوم در بیشتر شرایط سطح بیان ژنی بالایی داشت که هماهنگ با WSCهای بالا در این رقم بود. در این راستا یانیز و همکاران (Yanez et al., 2017) با مطالعه سطح قندها و میزان بیان ژنهای مرتبط در ساخت فروکتان در دو رقم حساس و مقاوم به تنش خشکی گزارش کردند تنش خشکی میزان بیان ژنهای 1-FFT-A و 6-SFT را در هر دو رقم حساس و مقاوم به تنش افزایش داد ولی زمان اثر تنش خشکی در این دو رقم متفاوت از هم بود. در حالیکه در رقم حساس میزان بیان ژنهای مذکور در زمان گرده افشانی افزایش یافت ولی در رقم مقاوم این افزایش بیان در حدود ۳ هفته بعد از گرده افشانی دیده شد.

تنوع در انتقال مجدد کربوهیدراتها تحت شرایط مختلف و ارتباط آن با آنزیم‌ها و سطح بیان ژن‌های دخیل در تجزیه فروکتان: در تک لپه ایها پویایی (دینامیک) فروکتان توسط تعادل بین آنزیمهای مسئول ساخت و مسئول تجزیه فروکتان تنظیم می‌شود (Van den Ende et al., 2003). بنابراین در کنار آنزیمهای ساخت، فعالیت آنزیم‌های مسئول تجزیه فروکتان هم مورد بررسی قرار می‌گیرد.

در بررسی دو رقم گندم ایرانی در شرایط فاریاب و تنش خشکی جودی و همکاران (Joudi et al., 2012) عنوان کردند در پنالتی میت ارقام مورد مطالعه فعالیت آنزیم‌های 1-FEH و 6-FEH در زمان گرده افشانی مشاهده شد. در خصوص علت فعالیت 1-FEH در زمان گرده افشانی گزارش شده است که این آنزیم به عنوان تعدیل کننده (trimmer) در زمان تجمع فروکتان عمل می کند. بدین صورت که پیوندهای β (2-1) تشکیل شده را از نقطه انتهایی قطع می کند که در نتیجه باعث می‌شود تعداد پیوندهای β (2-1) تشکیل شده به مراتب کمتر از پیوند های β (2-6) باشد (Van den Ende et al., 2003). جودی و همکاران (Joudi et al., 2012) در ادامه افزودند پس از گرده افشانی فعالیت هر دو آنزیم 1-FEH و 6-FEH در هر دو رقم و تحت هر دو شرایط افزایش یافت. ولی زمان افزایش فعالیت 6-FEH دیرتر از 1-FEH بود. در مقایسه کمی فعالیت دو آنزیم مذکور، فعالیت 6-FEH به مراتب بیشتر از 1-FEH بود. این نتایج پیشنهاد می کند که در زمان انتقال مجدد و تجزیه فروکتان تشکیل شده، نقش آنزیم 6-FEH بیشتر از 1-FEH می باشد. در همین راستا حسنیان خوشرو و همکاران (Hassaneian Khoshro et al., 2014) بیان ژن آنزیم‌های 6-FEH و 1-FEH-W1، 1-FEH-W2 و 1-FEH-W3 را در میانگره‌های مختلف دو رقم ایرانی گندم مطالعه کرده و گزارش کردند در میانگره های بالای ساقه (پدانکل و پنالتی میت) تنش خشکی باعث افزایش بیان ژن‌های 1-FEH-W3 و 6-FEH به‌ترتیب در ۱۰ و ۲۰ روز بعد از گرده افشانی شد. افزایش در بیان ژن 6-FEH بخصوص در رقم مقاوم به تنش به مراتب بیشتر از 1-FEH-W3 بود.

برخی محققان عنوان کرده اند با عنایت به اینکه فعالیت 6-FEH توسط سطح ساکاروز بازداری نمی‌شود، لذا احتمالا این آنزیم نقش زیادی در انتقال مجدد نداشته باشد (Van Riet et al., 2006). زانگ و همکاران (Zhang et al., 2009) در

آزمایش گلخانه‌ای که بر روی دو رقم گندم انجام شد تغییرات در WSCs در ساقه و سطح بیان ژن 1-FEH را مورد بررسی قرار داده و گزارش کردند تیمار تنش خشکی بیان ژن 1-FEH-W3 را در بعد از گرده افشانی به طور قابل ملاحظه ای افزایش داد. بین میزان بیان ژن و کاهش در WSCs ساقه ارتباط تنگاتنگی بود که نشان دهنده اهمیت فعالیت آنزیم 1-FEH در انتقال مجدد ذخایر ساقه می باشد. گروه زانگ و همکاران (Zhang et al., 2015b) با تکرار آزمایش در شرایط مزرعه ای مجددا به افزایش معنی دار بیان ژن 1-FEH-W3 در زمان انتقال مجدد و همبستگی منفی و معنی دار بین بیان ژن مذکور و غلظت WSCs در ساقه اشاره کردند.

باقری‌کیا و همکاران (Bagherikia et al., 2009) تغییرات در میزان بیان ژنهای دخیل در متابولیسم فروکتان را در پنالتی‌میت و ریشه دو رقم گندم ایرانی در شرایط آبی و تنش خشکی مطالعه کرده و گزارش کردند میزان بیان ژنهای 6-FEH و 1-FEH-W3 در مراحل پایانی رشد دانه هم در ساقه و هم در ریشه ارقام افزایش یافت. مقدار افزایش بیان ژنهای مذکور در ساقه و ریشه ارقام کم و بیش مشابه بود. با توجه به این مشاهدات به نظر می رسد هر دو آنزیم 1-FEH و 6-FEH در تجزیه فروکتان‌های ساقه و انتقال مجدد این ذخایر به دانه به صورت فعالانه مشارکت می نمایند.

اثر تنش سرما بر روی متابولیسم فروکتان: غلات زمستانه و از جمله گندم که در عرضهای جغرافیایی بالا، جایی که دما در طی اواخر پاییز و زمستان به شدت افت کرده و پوشش ضخیمی از برف روی زمین را می پوشاند، به صورت پاییزه کشت می شوند باید مقاوم به تنش یخبندان و نیز بیماریهایی قارچی که زیر پوشش برف به گیاهچه‌های جوان حمله می کند باشند. این گیاهان قبل از افت دما به زیر صفر درجه یک سری تغییرات فیزیولوژیکی را پشت سر گذاشته که مجموعه این تغییرات مقاوم سازی به سرما یا یخبندان[1] نامیده می‌شود (Tognetti et al., 1990). تجمع کربوهیدراتهای محلول در آب و از جمله فروکتان در بافتهای گیاهی در طول مقاوم سازی به سرما ارتباط بسیار نزدیکی با تحمل یخبندان داشته و برای بقای زمستانه ضروری می باشد. سطح فروکتان همچنین تحمل گیاهچه‌های گندم به بیماریهای قارچی را افزایش داده چون فروکتان به عنوان منبع تامین انرژی در بقا و رشد مجدد گیاهچه‌ها مورد استفاده قرار می‌گیرد (Yoshida and Tamura, 2011). کاواکامی و یوشیدا (Kawakami and Yoshida, 2002) تعداد ۵ رقم گندم با درجه مقاومت متفاوت به تنش یخبندان و بیماری‌های قارچی را در ژاپن و در فصل پاییز کشت کرده و مقدار فروکتان و سطح بیان ژنهای مرتبط با آنزیمهای 1-SST و 6-SFT را در برگها و طوقه گیاهچه‌ها در طی مراحل مختلف اندازه گیری کردند. نتایج نشان داد که هر دو دسته ارقام (یعنی مقاوم به تنش یخبندان و مقاوم به بیماریهای قارچی) در مرحله اول مقاوم سازی به سرما (یعنی زمانی که هنوز دمای محیط بالای صفر درجه

1. Cold hardening

سانتیگراد بود) اقدام به تجمع فروکتان در برگها و طوقه خود نمودند. در طی این مرحله سطح بیان ژن‌های آنزیم‌های 1-SST و 6-SFT در هر دو گروه افزایش یافت. در مرحله دوم مقاوم سازی به سرما (بعد از افت دمای محیط به زیر صفر درجه تا ظهور پوشش برف روی گیاهان) ارقام گروه اول تجمع فروکتان را متوقف در حالیکه گروه دوم همچنان تجمع فروکتان و بیان ژنهای مرتبط با ساخت فروکتان را در اندامهای خود ادامه دادند. این امر باعث گردید سطح فروکتان در برگها و طوقه گروه دوم بیشتر از گروه اول باشد. این محققان بیان کردند ارقام مقاوم به تنش یخبندان در طی مرحله دوم مقاوم سازی به سرما فروکتان ذخیره شده در مرحله اول را شکسته و سطح مونوساکاریدها و دی ساکاریدها را افزایش می دهند. این امر باعث می شد مقاومت به یخبندان در این ارقام افزایش و دیگر نیازی به تجمع فروکتان بیشتر و فعالیت آنزیمهای سازنده آن وجود نداشته باشد. لوینگستون و هنسون (Livingston and Henson, 1998) گزارش کردند که قندهای آپوپلاستی شامل فروکتان با وزن مولکولی پایین و فعالیت بتافروکتوزیدازها مانند اینورتاز و فروکتان اگزوهیدرولازها در طی مرحله دوم مقاوم سازی به سرما در یولاف افزایش یافت.

ساخت و تجزیه فروکتان در شرایط شوری: تنش شوری که از به عنوان فاجعه خاموش یاد می شود، در سطح جهانی رشد و تولید محصولات مختلف را کاهش می دهد. شوری از دو طریق کاهش آب موجود در خاک و نیز سمیت یونی به گیاهان خسارت می زند (Munns and Tester, 2008). تنظیم اسمزی از طریق تجمع یونهای معدنی (مانند سدیم و پتاسیم) و سولوتهای آلی (مانند کربوهیدارتهای محلول و آمینو اسید ها) یکی از راهکارهای فیزیولوژیکی ارقام مقاوم جهت مقابله با نمک می باشد. ارقام مقاوم به شوری معمولا کربوهیدارتهای محلول در آب بیشتری را در اندامهای خود تجمع می دهند بطوریکه مقدار WSCs به عنوان یک شاخص جهت انتخاب ارقام مقاوم به شوری معرفی شده است (Kerespesi and Galiba, 2000). همچنین مشخص شده است که کربوهیدراتهای محلول در آب مانند فروکتان ماکرومولکولهای بیولوژیکی را از طریق پایداری غشا و واسطه های تحمل به تنش از اثرات شوری محافظت می کنند (Livingston et al., 2009). فروکتان‌ها در از بین بردن گونه‌های فعال اکسیژن نیز مشارکت کرده که نتیجه آن کاهش خسارت به ساختار فتوسنتزی و تدوام تثبیت کربن در شرایط تنش می باشد (Peshev et al., 2013).

شربت خواری و همکاران (Sharbatkhari et al., 2016) در یک آزمایش گلدانی اثر تیمار شوری (اعمال شده از مرحله گیاهچه ای) را بر روی دو رقم مقاوم (رقم بم) و حساس (رقم قدس) گندم مطالعه کرده و مقدار انتقال مجدد، سطح فروکتان و بیان ژنهای موثر در متابولیسم فروکتان را در میانگره پنالتی میت ارقام اندازه گیری کردند. نتایج نشان داد در شرایط شوری مقدار فروکتان و انتقال مجدد آن در رقم مقاوم به مراتب بیشتر از رقم حساس بود که نشان می دهد رقم مقاوم در طی رشد رویشی و گرده افشانی مقادیر زیادی از فروکتان را در میانگره پنالتی میت ذخیره و در مرحله پر کردن دانه با کارایی بالایی از آن استفاده

کرده است. در مراحل اولیه رشد دانه، شوری باعث افزایش بیان ژنهای 1-SST و 6-SFT در پنالتی میت رقم مقاوم ولی باعث کاهش بیان در رقم حساس گردید. همچنین در مراحل پایانی رشد دانه، تیمار شوری بیان ژنهای 1-FEH و اینورتاز واکوئلی را در رقم مقاوم افزایش ولی تاثیری آنچنانی بر روی بیان ژنهای مذکور در رقم حساس نداشت. این نتایج منجر به بالا بودن عملکرد دانه در رقم مقاوم به شوری ولی افت شدید عملکرد در رقم حساس گردید. این محققان بیان کردند که تجمع بیشتر فروکتان در ساقه رقم مقاوم از یک طرف باعث تنظیم اسمزی، جذب آب و تداوم فتوسنتزی و ذخیره بیشتر قندها در میانگره‌های ساقه شده و از طرف دیگر فروکتان ذخیره شده در میانگره‌های ساقه در مراحل انتهایی رشد دانه شکسته شده و به طرف دانه‌های در حال پر شدن حرکت و باعث حفظ عملکرد یا کاهش اندک آن در شرایط شوری می شوند. افزایش در ساخت فروکتان ناشی از تنش شوری در گیاهچه‌های گندم هم گزارش شده است (Kerespesi and Galiba, 2000). همچنین والورا و وان دن اند (Valluru and Van den Ende, 2009) گزارش کردند که تنش طولانی مدت باعث افزایش غلظت قندهای محلول و کاهش نشاسته می گردد.

متابولیسم فروکتان در شرایط تنش گرمایی: در بیشتر نواحی زیر کشت گندم، شرایط آب و هوایی در اوایل فصل بهار و زمان رشد فعال گیاه مناسب بوده در حالیکه در اواخر فصل و در هنگام پر شدن دانه دمای هوا افزایش یافته و تنش گرمایی اثرات جبران ناپذیری را روی پر شدن دانه ایجاد می-کند. ارقامی از گندم که توانایی بالایی در ذخیره سازی قندها در اوایل فصل داشته باشند و نیز با کارایی بالایی از این ذخایر در اواخر فصل رشد استفاده کنند احتمالا خسارت کمتری از تنش گرمایی خواهند دید (Blum, 1998).

اطلاعات در خصوص نحوه اثر تنش گرما بر روی فروکتان و متابولیسم آن بسیار اندک است. بنکال و تریبوی (Bancal and Triboi, 1993) بذور گندم را در ظرفهای بسیار بزرگ در شرایط مزرعه کشت و در ۳ روز بعد از گرده افشانی آنها را در قالب دو گروه به اتاقک رشد با دمای معتدل (دمای شب و روز به ترتیب ۱۰ و ۱۸ درجه سانتیگراد) و دمای بالا (دمای شب و روز به ترتیب ۲۰ و ۲۸ درجه سانتیگراد) تا زمان رسیدگی فیزیولوژیک انتقال دادند. نتایج نشان داد که مقدار و طول دوره ساخت فروکتان در بعد از گرده افشانی در ساقه گروه اول (رشد یافته در دمای معتدل) به طور معنی داری نسبت به گروه دوم (رشد یافته در دمای بالا) بالاتر بود. ۶-کستوز که بیشترین نسبت فروکتان را تشکیل می داد در گروه اول حدود دو برابر گروه دوم بود. سهم ۱-کستوز در هر دو گروه اندک بود. همچنین نسبت فروکتان‌های با درجه پلیمریزاسیون ۴ با پیوندهای β (2-1) و β (2-6) به تدریج افزایش و پس حصول حداکثری مقدار فروکتان در ساقه کاهش یافت. اثر تغییر دما بر روی فعالیت آنزیم SST تا حدودی نامشخص بود و ارتباط مشخصی بین مقدار فروکتان و فعالیت این آنزیم دیده نشد. در زمان پر شدن دانه، فعالیت آنزیم 1-FEH در گیاهانی که در دمای بالا رشد کرده بودند زودتر شروع و پس از رسیدن به ماکزیمم مقدار خود به تدریج کاهش یافت. ماکزیمم مقدار

فعالیت این آنزیم در گیاهانی که در دمای بالا رشد کرده بودند بالاتر از گیاهان رشد یافته در دمای معتدل بود. در تحقیقی دیگر وانگ و همکاران (Wang et al., 2012) اثر تنش گرمایی را زمانهای مختلف نمو گندم مطالعه کرده و گزارش کردند تنش گرمایی در بعد از گرده افشانی غلظت فروکتان و فعالیت آنزیمهای SST و FFT را در پدانکل و باقی مانده ساقه (میانگره های زیر پدانکل) در ۱۰ و ۱۳ روز بعد از گرده افشانی کاهش داد. زمانی که گیاهان هم در قبل و هم در بعد از گرده افشانی در معرض دمای بالا قرار گرفتند، مشخص گردید میزان کاهش در غلظت فروکتان و فعالیت آنزیم مسئول ساخت فروکتان زیاد محسوس نبود (در قیاس با تنش گرمایی در بعد از گرده افشانی) که نشان دهنده سازگاری گیاهان به تنش گرمایی می باشد.

پیشنهادات برای تحقیقات آتی:

در پهنک برگ گیاهانی مانند گندم، جو و داکتیلیس تیمارهایی که باعث کاهش تقاضا به مواد فتوسنتزی ساخته شده در برگ می‌شود و یا باعث افزایش تولید مواد فتوسنتزی در پهنک می گردد، منجر به تحریک ساخت فروکتان می گردد. مثلا زمانی که پهنک برگ گیاهچه های جو قطع و در داخل ظرفهایی (پتریهایی) حاوی آب مقطر گذاشته (شناور شده) و جلوی نور مستمر (در اتاقک رشد با دمای مشخص) قرار گیرند، در آنها فروکتان ساخته می‌شود (Simmen et al., 1993). بنابراین برگهای جدا شده از گیاهچه های این گیاهان یک سیستم مناسب برای مطالعات مرتبط با متابولیسم فروکتان فراهم می آورد. در این راستا جودی و همکاران (Joudi et al., 2012) گزارش کردند در رقم گندمی که در شرایط مزرعه مقادیر بالایی از فعالیت آنزیم 6-FEH را در پنالتی میت ساقه نشان داد، در شرایط آزمایشگاهی و در سیستم تحریک فروکتان در برگهای جدا شده از گیاهچه‌های آن نیز فعالیت آنزیم مذکور بالا بود. یعنی یک ارتباط بسیار نزدیکی بین فعالیت آنزیم در شرایط مزرعه ای و آزمایشگاهی وجود داشت. نامبردگان پیشنهاد کردند در صورتی که چنین امری در تعداد زیادی از ارقام دیده شود، مطالعات آزمایشگاهی مرتبط با متابولیسم فروکتان می‌تواند جایگزین مناسبی برای مطالعات مزرعه‌ای گردد. چون در مطالعات آزمایشگاهی پهنک برگها از گیاهچه هایی که در طی دو یا سه هفته داخل گلدان رشد کرده اند تهیه شده و بلافاصله مورد استفاده قرار می گیرند. در حالیکه در مطالعات مزرعه ای ضروریست تا چندین ماه منتظر ماند تا گیاه مراحل رشدی را طی کرده و وارد مرحله گرده افشانی و تجمع فروکتان در میانگره های ساقه خود شود.

همانند ساقه گندم، فروکتان در داخل دانه‌های گندم هم انباشت می گردد. تجمع فروکتان در داخل دانه در طی دو یا سه هفته اول رشد دانه (دو هفته بعد از گرده افشانی) بالا بوده و پس از شروع رشد خطی دانه و تجمع نشاسته در داخل دانه، مقدار فروکتان کم شده و در هنگام رسیدگی دانه مقدار فروکتان دانه بسته به رقم و شرایط محیطی بین حدود ۰/۷ تا ۲/۹ گرم در ۱۰۰ گرم وزن خشک دانه متغییر است (Veenstra et al., 2017). با توجه به اینکه فروکتان در رشد باکتریهای مفید روده، افزایش ایمنی بدن، کاهش سرطان کولون و افزایش

سلامت استخوان موثر است و با عنایت به اینکه غلات تامین کننده اصلی فروکتان برای بدن انسان می باشند، لذا بالا بودن فروکتان در دانه گندم از لحاظ ارزش تغذیه ای بسیار ارزشمند خواهد بود. در طی سالهای اخیر مطالعات گسترده ای در خصوص انباشت فروکتان در دانه و تنوع ژنتیکی ارقام گندم از نظر صفت مذکور مطالعه شده است. مطالعه چنین موضوعی در داخل کشور و بر روی ارقام ایرانی در شرایط مختلف محیطی می‌تواند ارزشمند باشد.

References

Al-Sheikh Ahmed, S., Zhang, J., Farhan, H., Zhang, Y., Yu, Z., Islam, S., Chen, J., Cricelli, S., Foreman, A., Van den Ende, W., Ma, W. and Dell, B. (2020). Diurnal changes in water soluble carbohydrate components in leaves and sucrose associated TaSUT1 gene expression during grain development in wheat. International Journal of Molecular Science. 21:8276.

Aoki, N., Scofield, G.N., Wang, X.D., Patrick, J.W., Offler, C.E. and Furbank, R.T. (2004). Expression and localisation analysis of the wheat sucrose transporter TaSUT1 in vegetative tissues. Planta. 219: 176-184.

Aoki, N., Whitfeld, P., Hoeren, F., Scofield, G., Newell, K., Patrick, J., Offler, C., Clarke, B., Rahman, S. and Furbank, R.T. (2002). Three sucrose transporter genes are expressed in the developing grain of hexaploid wheat. Plant Molecular Biology. 50: 453–462.

Bagherikia, S., Pahlevani, M., Yamchi, A., Zaynalinezhad, K. and Mostafaie, A. (2019). Transcript profiling of genes encoding fructan and sucrose metabolism in wheat under terminal drought stress. Journal of Plant Growth Regulation. 38: 148-163.

Bancal, P. and Triboi, E. (1993). Temperature effect on fructan oligomer contents and fructan-related enzyme activities in stems of wheat (*Triticum aestivum* L.) during grain filling. New Phytologist. 123: 247-253.

Blum, A. (1998). Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization. Euphytica. 100: 77-83.

Chatterton, N.J. and Harrison, P.A. (1997). Fructan oligomers in Poa ampla. New Phytologist. 136: 3-10.

Goggin, D.E. and Setter, L. (2004). Fructosyl transferase activity and fructan accumulation during development in wheat exposed to terminal drought. Functional Plant Biology. 31: 11–21.

Hassaneian Khoshro, H., Taleei, A., Bihamta, M.R., Shahbazi, M., Abbasi, A. and Ramezanpour, S.S. (2014). Expression analysis of the genes involved in accumulation and remobilization of assimilates in wheat stem under terminal drought stress. Plant Growth Regulation. 74:165-176.

Hou, J., Huang, X., Sun, W., Du, C., Wang, C., Xie, Y., Ma, Y. and Ma, D. (2018). Accumulation of water-soluble carbohydrates and gene expression in what stems correlates with drought resistance. Journal of Plant Physiology. 231: 182-191.

Joudi, M., Ahmadi, A., Mohamadi, V., Abbasi, A., Vergauwen, R., Mohamadi, H. and 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: 1-12.

Joudi, M. and Van den Ende, W. (2018). Genotypic variation in pre- and post-anthesis dry matter remobilization in Iranian wheat cultivars: Associations with stem characters and grain yield. Czech Journal of Genetic and Plant Breeding. 54, (3): 123–134.

Kawakami, A. and Yoshida, M. (2002). Molecular characterization of sucrose:sucrose 1-fructosyltransferase and sucrose:fructan 6-fructosyltransferase associated with fructan cccumulation in winter wheat during cold hardening. Bioscience,

Biotechnology and Biochemistry. 66 (11): 2297-2305.

Kawakami, A. and Yoshida, M. (2012). Geraminan breakdown by fructan exohydrolase induced in winter wheat inoculated with snow mold. Journal of Plant Physiology. 169: 294-302.

Kawakami, A., Yoshida, M. and Van den Ende, W. (2005). Molecular cloning and functional analysis of a novel 6&1–FEH from wheat (*Triticum aestivum* L.) preferentially degrading small branched graminans like bifurcose. Gene. 358: 93–101.

Kerepesi, I. and Galiba, G. (2000). Osmotic and salt stress-induced alteration in soluble carbohydrate content in wheat seedlings. Crop Science. 40: 482-487.

Liu, Y., Zhang, P., Li, M., Chang, L., Cheng, H. and Chai, S. (2020). Dynamic responses of accumulation and remobilization of water soluble carbohydrates in wheat stem to drought stress. Plant Physiology and Biochemistry. 155: 262-270.

Livingston, D.P. and Henson, C.A. (1998). Apoplastic sugars, fructan, fructan exohydrolase and invertase in winter oat: responses to second-phase cold hardening. Plant Physiology. 116: 403-408.

Livingston, D.P., Chatterton, N.J. and Harrison P.A. (1993). Structure and quantity of fructan oligomers in oat (Avena spp.). New Phytologist. 123: 725-734.

Livingston, D.P., Hincha, D.K. and Heyer, A. (2009). Fructan and its relationship to abiotic stress tolerance in plants. Cellular and Molecular Life Sciences. 66: 2007-2023.

Munns, R. and Tester M. (2008). Mechanisms of salinity tolerance. Annual Review of Plant Biology. 59:651-681.

Peshev, D., Vergauwen, R., Moglia, A., Hideg, E. and Van den Ende, W. (2013). Towards understanding vacuolar antioxidant mechanisms: a role for fructans? Journal of Experimental Botany. 64: 1025-1038.

Ritsema, T. and Smeekens, S. (2003). Fructans: beneficial for plants and humans. Current Opinion in Plant Biology. 6: 223-230.

Sharbatkhari, M., Shobbar, Z., Galeshi, S. and Nakhoda, B. (2016). Wheat stem reserves and salinity tolerance: molecular dissection of fructan biosynthesis and remobilization to grains. Planta. 244: 191-202.

Sharbatkhari, M., Shobbar, Z.S., Galeshi, S. and Nakhoda, B. (2016). Wheat stem reserves and salinity tolerance: molecular dissection of fructan biosynthesis and remobilization to grains. Planta. 244:191-202.

Simmen, U., Obenland, D., Boller, T. and Wiemken, A. (1993). Fructan synthesis in excised barley leaves. Identification of two sucrose: sucrose fructosyltransferases induced by light and their separation from constitutive invertase. Plant Physiology. 101: 459–468.

Tognetti, J.A., Salerno, G.L., Crespi, M.D. and Pontis, H.G. (1990). Sucrose and fructan metabolism of different wheat cultivars at chilling temperatures. Physiologia Plantarum. 78: 554-559.

Valluru, R. and Van den Ende, W. (2008). Plant fructans in stress environments: emerging concepts and future prospects. Journal of Experimental Botany. 59: 2905-2916.

Van den Ende, W. and Vallurum R. (2009). Sucrose, sucrosyl oligosaccharides and oxidative stress: scavenging and salvaging? Journal of Experimental Botany. 60: 9–18.

Van den Ende, W., Clerens, S., Vergauwen, R., Van Riet, L., Van Laere, A., Yoshida, M. and Kawakami, A. (2003). Fructan 1–exohydrolases. ß–(2,1)–trimmers during graminan biosynthesis in stems of wheat? Purification, characterization, mass mapping, and cloning of two fructan 1–exohydrolase isoforms. Plant Physiology. 131: 621–631.

Van den Ende, W., Coninck, B.D. and Van Laere, A. (2004). Plant fructan exohydrolase: a role in signaling and

defense? Trends in Plant Science. 9(11): 523- 528.

Van Laere, A. and Van den Ende, W. (2002). Inulin metabolism in dicots: chicory as a model system. Plant, Cell and Environment. 25: 803-815.

Van Riet, L., Nagaraj, V., Van den Ende, W., Clerens, S., Wiemken, A. and Van Laere A. (2006). Purification, cloning and functional characterization of fructan 6–exohydrolase from wheat (*Triticum aestivum* L.). Journal of Experimental Botany. 57: 213–223.

Veenstra, L.D., Jannink, J.L. and Sorrells, M.E. (2017). Wheat fructan: A potential breeding target for nutritionally improved, climate-resilient varieties. Crop Science. 57: 1-17.

Vijn, I. and Smeekens, S. (1999). Fructan: More than a reserve carbohydrate? Plant Physiology. 120: 351-359.

Wang, N. and Fisher, D.B. (1994). Monitoring phloem unloading and post-phloem transport by microperfusion of attached wheat grains. Plant Physiology. 104: 7-16.

Wang, X., Cai, J., Liu, F., Jin, M., Yu H., Jiang, D., Wollenweber, B., Dai, T. and Cao, W. (2012). Pre-anthesis high temperature acclimation alleviates the negative effects of postanthesis heat stress on stem stored carbohydrates remobilization and grain starch accumulation in wheat. Journal of Cereal Science. 55: 331-336.

Yanez, A., Tapia, G., Guerra, F. and Del Pozo, A. (2017). Stem carbohydrates dynamics and expression of genes involved in fructan accumulation and remobilization during grain growth in wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes with contrasting tolerance to water stress. Plos One. 12(5): e0177667.

Yang, J., Zhang, J., Wang, Z., Zhu, Q. and Liu, L. (2004). Activities of fructan- and sucrose-metabolizing enzymes in wheat stems subjected to water stress during grain filling. Planta. 220: 331–343.

Yoshida, M. and Tamura, K. I. (2011). Sucrose and fructan metabolism of different wheat cultivars at chilling temperatures. Japan Agricultural Research Quartery. 45(1): 9-14.

Yoshida, M., Kawakami, A. and Van den Ende, W. (2007). Graminan metabolism in cereals: Wheat as a model system. In: Norio S., B. Noureddine, and O. Shuichi. eds. Recent advances in fructo-oligoaccharides research. Kerala, India: Research Signpost. 201–212.

Zhang, J., Chen, W., Dell, B., Vergauwen, R., Zhang, X., Mayer, J.E. and Van den Ende, W. (2015a). Wheat genotypic variation in dynamic fluxes of WSC components in different stem segments under drought during grain filling. Frontiers in Plant Science. 00624.

Zhang, J., Dell, B., Conocono, E., Waters, I., Setter, T. and Appels, R. (2009). Water deficits in wheat: fructan exohydrolase (1–FEH) mRNA expression and relationship to soluble carbohydrate concentrations in two varieties. New Phytologist. 181: 843–850.

Zhang, J., Xu, Y., Chen, W., Dell, B., Vergauwen, R., Biddulph, B., Khan, N., Luo, H. Appels, R. and Van den Ende, W. (2015b). A wheat 1-FEH w3 variant underlies enzyme activity for stem WSC remobilization to grain under drought. New Phytologist. 205: 293–305.

Zhang, P., Liu, Y., Li, M., Ma, J., Wang, C., Su, J. and Yang, D. (2020). Abscisic acid associated with key enzymes and gene involving in dynamic flux of water soluble carbohydrates in wheat peduncle under terminal drought stress. Plant Physiology and Biochemistry. 151: 719-728.