

دستنامه علمی - شماره ۱

بیوتکنولوژی گیاهان زینتی

نویسندگان:

دکتر احمد شریفی

استادیار گروه پژوهشی بیوتکنولوژی گیاهان زینتی سازمان جهاد دانشگاهی استان خراسان رضوی

دکتر فاطمه کیخا آخر

عضو هیأت علمی گروه زیست فناوری دانشکده کشاورزی دانشگاه جهرم

عضو هیأت علمی گروه پژوهشی بیوتکنولوژی گیاهان زینتی سازمان جهاد دانشگاهی استان خراسان رضوی

دکتر سیده مهدیه خرازی

عضو هیأت علمی گروه پژوهشی بیوتکنولوژی گیاهان زینتی سازمان جهاد دانشگاهی استان خراسان رضوی

مهندس آزاده خادم

عضو هیأت علمی گروه پژوهشی بیوتکنولوژی گیاهان زینتی سازمان جهاد دانشگاهی استان خراسان رضوی

انتشارات:

کمیته بیوتکنولوژی وزارت جهاد کشاورزی

ستاد توسعه زیست فناوری

با حمایت مالی «صندوق حمایت از سرمایه گذاری زیست فناوری»

این دستنامه علمی به شماره ۵۲۴۱۷ در تاریخ ۹۶/۷/۲۳

در مرکز فناوری اطلاعات و اطلاع رسانی کشاورزی به ثبت رسیده است

سرشناسه:	شریفی، احمد.
عنوان و پدیدآور:	بیوتکنولوژی گیاهان زینتی / احمد شریفی، فاطمه کیخاآخر، سیده مهدیه خرازی، آزاده خادم
ناشر	خدمات نشر انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد، ۱۳۹۶.
مشخصات ظاهری	با مشارکت: سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی؛ کمیته بیوتکنولوژی وزارت جهاد کشاورزی؛ ستاد توسعه زیست فناوری؛ صندوق حمایت از سرمایه گذاری زیست فناوری
شابک	۹۶ ص. مصور، جدول، نمودار.
یادداشت	۹۷۸-۹۶۴-۳۲۴-۳۹۳-۷
موضوع	کتابنامه: ص. [۹۶].
موضوع	گیاهان زینتی -- بیوتکنولوژی.
شناسه افزوده	ژنتیک گیاهی -- مهندسی.
شناسه افزوده	کیخاآخر، فاطمه، نویسنده همکار.
شناسه افزوده	خرازی، سیده مهدیه، نویسنده همکار.
رده بندی کنگره	خادم، آزاده، نویسنده همکار.
رده بندی دیویی	۱۳۹۶: ۴۵۵ ش / SB۴۰۶
	۶۳۵/۹۱۵۲۲



خدمات نشر انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد
مشهد، میدان آزادی، پردیس دانشگاه، سازمان مرکزی جهاد دانشگاهی
ص. پ. ۱۳۷۶-۹۱۷۷۵ تلفن: ۳۸۸۳۲۳۶۷ دفترپخش: ۳۸۸۴۲۲۳۰
www.jdmpress.com info@jdmpress.com

بیوتکنولوژی گیاهان زینتی

مؤلفین: دکتر احمد شریفی، دکتر فاطمه کیخاآخر، دکتر سیده مهدیه خرازی،
مهندس آزاده خادم

چاپ اول ۱۳۹۶ / ۲۰۰۰ نسخه چاپ و صحافی چاپخانه دانشگاه فردوسی

شابک ۹۷۸-۹۶۴-۳۲۴-۳۹۳-۷ ISBN: 978-964-324-393-7

کلیه حقوق نشر برای ناشر محفوظ است.

قیمت: ۹۰.۰۰۰ ریال

فهرست

پیشگفتار.....	۵
مقدمه.....	۷
۱. تغییر رنگ گل.....	۹
مقدمه.....	۹
رنگدانه‌های گیاهی.....	۹
تعریف و طبقه‌بندی.....	۱۰
۱. فلاونوئیدها.....	۱۰
۲. کاروتنوئیدها.....	۱۰
۳. بتالانین‌ها.....	۱۰
مکانیسم‌های مؤثر در تغییر رنگ گل.....	۱۱
(الف) عوامل فیزیکی.....	۱۱
(ب) عوامل شیمیایی.....	۱۳
راهکارهای مورد استفاده در تغییر رنگ گل گیاهان زینتی با استفاده از مهندسی ژنتیک.....	۱۵
(الف) تولید گل‌های قرمز و صورتی.....	۱۶
(ب) تولید گل‌های نارنجی و زرد.....	۱۶
(ج) تولید گل‌های آبی.....	۱۸
(د) تولید گل‌های سفید.....	۱۹
نتیجه‌گیری.....	۲۰
منابع.....	۲۱
۲. کیفیت پس‌از برداشت.....	۲۲
مقدمه.....	۲۳
تعریف فرایند پیری.....	۲۳
تغییرات مرتبط با پیری گل.....	۲۳
تأثیر عوامل مختلف بر فرایند پیری گیاهان زینتی.....	۲۴
(الف) ارقام و گونه‌های گیاهی.....	۲۴
(ب) عوامل محیطی.....	۲۴
(ج) تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی.....	۲۶
(د) سایر ترکیبات.....	۳۰
راهکارهای مهندسی ژنتیک در افزایش ماندگاری گیاهان زینتی.....	۳۱
نتیجه‌گیری.....	۳۳
منابع.....	۳۴
۳. کنترل زمان گلدهی.....	۳۷
مقدمه.....	۳۷
فرایند گلدهی.....	۳۸
فیزیولوژی زمان گلدهی.....	۳۸
(الف) عوامل محیطی.....	۳۸
(ب) عوامل درونی.....	۴۰

۴۱	نمو گل
۴۱	کنترل مولکولی زمان گلدهی
۴۱	مسیرهای اصلی کنترل زمان گلدهی
۴۳	(الف) مسیر طول روز
۴۵	(ب) مسیر ورنالیزاسیون
۴۷	(ج) مسیر جیبرلین
۴۷	مدل تلفیقی کنترل زمان گلدهی
۴۹	پاسخ‌های مرستم
۴۹	آغازش پرموردیای اندام‌های گل
۵۰	راهکارهای مهندسی ژنتیک در کنترل زمان گلدهی
۵۲	نتیجه‌گیری
۵۳	منابع
۵۵	۴. تغییر ساختار گل و فرم گیاه
۵۵	مقدمه
۵۷	تعیین اندام‌های گل در مدل ABC
۵۷	(الف) ژن‌های گروه A
۵۸	(ب) ژن‌های گروه B
۶۰	(ج) ژن‌های گروه C/D
۶۲	(د) ژن‌های گروه E
۶۲	ژن‌های هدف در مدل ABC
۶۳	کنترل شکل گیاه
۶۵	نتیجه‌گیری
۶۶	منابع
۶۹	۵. مقاومت به تنش‌های زیستی و غیرزیستی
۶۹	مقدمه
۶۹	(الف) تنش‌های زیستی
۷۱	مکانیسم‌های مؤثر در پاسخ به تنش‌های زیستی
۷۲	راهکارهای مهندسی ژنتیک به منظور افزایش تحمل گیاهان زینتی به تنش‌های زیستی
۷۶	(ب) تنش‌های غیرزیستی
۷۷	مکانیسم‌های مؤثر در پاسخ به تنش‌های غیرزیستی
۷۹	راهکارهای مهندسی ژنتیک به منظور افزایش تحمل گیاهان زینتی به تنش‌های غیرزیستی
۸۱	نتیجه‌گیری
۸۲	منابع
۸۵	۶. بهبود عطر گل
۸۵	مقدمه
۸۵	مسیرهای بیوسنتزی و آنزیم‌های کلیدی
۸۶	۱. ترپنوئیدها
۸۶	۲. بنزوئیدها و فنیل پروپانوئیدها
۸۶	۳. اسیدهای چرب
۸۶	مکانیسم‌های تنظیمی دخیل در عطر گل
۸۷	راهکارهای مهندسی ژنتیک در تولید عطر گل در گیاهان زینتی
۹۰	نتیجه‌گیری
۹۰	منابع
۹۳	۷. پیش‌بینی وضعیت بازار گیاهان زینتی تراریخته
۹۶	منابع

پیشگفتار

بیوتکنولوژی یا زیست فناوری به فنونی اطلاق می شود که از موجودات زنده برای ساخت یا تغییر محصولات، ارتقاء کیفی گیاهان یا حیوانات و تغییر صفات میکروارگانیسم ها برای بهبود رفاه بشر و کاربردهای ویژه استفاده می کند. به طور کلی هرگونه فعالیت هوشمندانه بشر در خلق، بهبود و عرضه محصولات گوناگون با استفاده از موجودات زنده به ویژه از طریق مهندسی ژنتیک، در حوزه زیست فناوری قرار می گیرد. زیست فناوری یکی از محورهای اساسی توسعه در بسیاری از کشورها قلمداد شده است. در زیست فناوری کشاورزی حوزه های مختلفی همچون کشت بافت گیاهان زینتی و درختان مثمر و غیر مثمر، مهندسی ژنتیک و تولید گیاهان و حیوانات اصلاح شده ژنتیکی یا تراریخته برای ایجاد صفات برتر، تهیه کیت های تشخیصی گیاهی، دام، طیور و آبزیان به منظور شناسایی مولکولی بیماری های مختلف، تولید کودهای زیستی برای افزایش حاصلخیزی خاک و کاهش مصرف کودهای شیمیایی، تولید داروها و واکسن های نو ترکیب به منظور تأمین سلامت و بهداشت دام، طیور و آبزیان، استفاده از زیست مهارگرها برای کنترل و مدیریت آفات و بیماری های گیاهی، اصلاح مولکولی و استفاده از نشانگرهای مولکولی در شناسایی ژنوتیپی گیاهان یا حیوانات برتر و موارد بسیار دیگر مطرح و به کار گرفته می شود. گیاهان زینتی نقش مهمی در ارتباط انسان با محیط زیست ایفا می کنند. هزاران سال است که گیاهانی که فاقد ارزش دارویی و غذایی هستند، به دلیل ارزش زینتی ساختار یا گل هایشان جمع آوری و اهلی شده اند. به طوری که در کشورهای توسعه یافته، صنایع جانبی هم راستا با صنعت گل و گیاه رشد یافته اند که پایه و اساس همه آنها استفاده از گیاهان زینتی است. در این صنعت به منظور حفظ بازار، تولید ارقام

جدید از اهمیت قابل توجهی برخوردار است. از خصوصیات مهمی که در ارزش فروش گیاهان زینتی نقش مهمی ایفا می کنند می توان به رنگ گل، کیفیت پس از برداشت، زمان گلدهی، تغییر ساختار گل و فرم گیاه، مقاومت به تنش های زیستی و غیر زیستی و عطر گل اشاره کرد. در بخش های مختلف این دستنامه هر یک از خصوصیات بارز گیاهان زینتی به طور مشروح توضیح داده شده و راهکارهای مناسب برای تولید ارقام جدید با تأکید بر فعالیت های انجام شده در زمینه تحقیقات مرتبط با بیوتکنولوژی گنجانده شده است. امید است این دستنامه افق روشنی برای کارشناسان و متخصصان در زمینه تولید ارقام جدید گیاهان زینتی بگشاید. در پایان لازم می دانم از همکاری ستاد توسعه زیست فناوری معاونت علمی محترم ریاست جمهوری برای حمایت از این کمیته در انتشار نشریات و نیز به خاطر کمک های ایشان به وزارت جهاد کشاورزی در اجرایی کردن برنامه های زیست فناوری تشکر و قدردانی نمایم.

دکتر عبدالرضا باقری

رئیس کمیته بیوتکنولوژی وزارت جهاد کشاورزی

مقدمه

گیاهان زینتی نقش مهمی، در ارتباط انسان با محیط زیست ایفا می کنند. از دیرباز تاکنون مزایای اقتصادی، محیطی و رفاهی صنعت باغبانی بر کسی پوشیده نبوده است. به عنوان مثال کاشفان اروپایی، گیاهان را از اقصی نقاط جهان جمع آوری کرده و اصلاح کنندگان گیاهی از طریق روش های هیبریداسیون و موتاسیون سبب افزایش تنوع شدند. از این طریق، مناطق کشت گیاهان زینتی و تنوع گیاهان زینتی کشت شده به مقدار زیادی افزایش یافت. به طوری که در حال حاضر هزاران وارته از گل های شاخه بریده، گیاهان گلدانی، گیاهان آویز، گیاهان علفی، چمن ها، درختان زینتی و گیاهان آبری دردسترس عموم قرار دارند. آمارهای تجارت جهانی سازمان ملل متحد در سال ۲۰۱۲ نشان می دهد که تولید گل و گیاهان گلدانی ۳۲ میلیارد دلار بوده است که در این بین چین، آمریکا و هلند به ترتیب با تولید ۴/۹، ۴/۴ و ۴/۱ میلیارد دلار، بیشترین میزان تولید را در بین سایر کشورها به خود اختصاص داده اند. همان طور که آمارها نشان می دهد صنعت گل و گیاهان زینتی نقش مهمی را در اقتصاد اغلب کشورها به ویژه کشورهای توسعه یافته ایفا می کند. افزایش تقاضا برای تولید این گیاهان بیانگر ضرورت به کارگیری روش های جایگزین به منظور افزایش تنوع و بهبود عملکرد گیاهان زینتی است. از خصوصیات مهمی که در ارزش فروش گیاهان زینتی نقش مهمی ایفا می کنند می توان به رنگ گل، کیفیت پس از برداشت، زمان گلدهی، تغییر ساختار گل و فرم گیاه، مقاومت به تنش های زیستی و غیر زیستی و عطر گل اشاره کرد.

در بخش‌های مختلف این دستنامه سعی شده است تا هر یک از خصوصیات بارز گیاهان زینتی به‌طور مشروح توضیح داده شده و راهکارهای مناسب برای تولید ارقام جدید با تأکید بر فعالیت‌های انجام‌شده در زمینه تحقیقات مرتبط با بیوتکنولوژی گنجانده شود. امید است این دستنامه افق روشنی را برای کارشناسان و متخصصان در زمینه تولید ارقام جدید گیاهان زینتی بگشاید.

۱. تغییر رنگ گل

مقدمه

در طبیعت بیش از ۳۰۰۰۰۰ گونه گیاه گلدار وجود دارد که در بیش از ۴۰۰ خانواده طبقه‌بندی شده‌اند. بسیاری از گل‌های زیبا با شکل، رنگ و عطر مختلف در طبیعت یافت می‌شوند. چنین تنوعی از طریق فرایندهای تکاملی به‌وسیله جذب گرده‌افشان‌ها یا به‌وسیله افزایش گرده‌افشانی از طریق باد برای اطمینان از تولیدمثل موفق به‌دست آمده‌اند. رنگ گل در بیشتر گیاهان برای جذب گرده‌افشان‌هایی از قبیل حشرات و پرندگان حیاتی است. از نقطه‌نظر باغبانی، اصلاح گیاهان زینتی نیازمند توجه به بسیاری صفات از قبیل رنگ گل، شکل، اندازه و زمان گلدهی است. در بین اندام‌های گل، گلبرگ‌ها و در بعضی موارد کاسبرگ‌ها، بسته به گونه، معمولاً چشمگیر و گیرا هستند و گل را از نظر دیداری جذاب می‌سازند. به‌طور خاص، رنگ گل یکی از مهمترین صفات بارز در راهکارهای اصلاحی است و فروشگاه‌های گل و مصرف‌کنندگان، متقاضی محدوده وسیعی از تنوعات رنگی در هر محصول هستند (نی‌شی‌هارا و ناکاتسوکا، ۲۰۱۱).

رنگدانه‌های گیاهی

بیش از ۲۰۰۰۰۰ نوع ترکیب در گیاهان عالی وجود دارد که بسیاری از آنها شامل ترکیبات رنگی می‌باشند. رنگ گل در گل‌ها و میوه‌ها از تجمع ترکیبات خاص در این اندام‌ها حاصل شده است. مهمترین عامل تعیین‌کننده رنگ گل، مقدار تجمع رنگدانه‌ها است (فین، ۲۰۰۲).

تعریف و طبقه‌بندی

رنگدانه‌ها، مولکول‌های آلی هستند که نور را در محدوده طول موج مرئی جذب می‌کنند. رنگدانه‌های گل به‌وسیله تجمع رنگ‌ها در سلول‌های اپیدرمی ایجاد می‌شوند. این رنگدانه‌ها دارای نقش‌های متعدد از قبیل تبدیل انرژی نوری به انرژی شیمیایی (فتوسنتز)، حفاظت در مقابل تابش ماوراء بنفش (UV)، دفاع در مقابل حمله پاتوژن‌ها، جذب گرده‌افشان‌ها و ترکیبات سیگنالی برای همزیست‌ها می‌باشند (زائو و همکاران، ۲۰۱۲). رنگدانه‌های گیاهی به سه گروه اصلی طبقه‌بندی می‌شوند که در ادامه به آن‌ها اشاره می‌شود.

۱. فلاونوئیدها

فلاونوئیدها رایج‌ترین نوع رنگدانه‌ها در گیاهان می‌باشند. این ترکیبات دارای اسکلت ۱۵ کربنی بوده و محلول در آب می‌باشند که در واکوئل‌ها تجمع می‌یابند. این ترکیبات در اغلب گیاهان آوندی حضور دارند و در بیشتر بخش‌های هوایی گیاه یافت می‌شوند. آنتوسیانین‌ها، مهم‌ترین و فراوان‌ترین نوع فلاونوئیدها در تولید رنگ هستند. انواع آنتوسیانین‌های رایج عبارتند از پلارگونیدین، سیانیدین و دلفینیدین (میلر و همکاران، ۲۰۱۱).

۲. کاروتنوئیدها

کاروتنوئیدها، ترکیبات تتراترپنوئید ۴۰ کربنی هستند که از واحدهای پایه ایزوپرن ۵ کربنی تشکیل شده‌اند. کاروتنوئیدها، رنگدانه‌های محلول در چربی هستند و در پلاستیدها (کلروپلاست و کروموپلاست) قرار دارند. در گیاهان، بعضی از کاروتنوئیدها در فتوسنتز به‌عنوان رنگدانه‌های فرعی فتوسنتزی یا به‌عنوان آنتی‌اکسیدان‌ها فعالیت می‌کنند. سایر کاروتنوئیدها، اصولاً در تولید رنگ‌های زرد، نارنجی و قرمز در گل‌ها و میوه‌ها دخالت دارند (تاناکا و همکاران، ۲۰۰۵).

۳. بتالائین‌ها

بتالائین‌ها ترکیبات نیتروژنی هستند که از تیروزین مشتق شده‌اند. این گروه از رنگدانه‌ها فقط در ۱۰ خانواده از راسته Caryophyllales (شامل چغندر قند و چندین جنس مهم از قبیل *Iresine*, *Gomphrena*, *Celosia*, *Amaranthus*) یافت می‌شوند. بتالائین‌ها آلکالوئیدهای محلول در آب هستند که در واکوئل سلول قرار دارند و به دو گروه اصلی بتاسیانین‌های قرمز تا قرمز-بنفش و بتاگرانترین‌های زرد تقسیم می‌شوند (دوبرس، ۲۰۱۱).

مکانیسم‌های مؤثر در تغییر رنگ گل

برهمکنشی از مسیرهای ژنی، عوامل محیطی و شرایط شیمیایی در تولید و بروز یک رنگ خاص در گیاهان نقش دارند. شناخت مکانیسم‌های مؤثر در تولید رنگ از قبیل مسیرهای بیوسنتزی تولید رنگدانه (شناسایی آنزیم‌ها و ژن‌های مؤثر در مسیر تولید رنگ) به همراه شرایط محیطی و شیمیایی می‌تواند ما را در انتخاب عوامل مؤثر در تغییر و بروز یک رنگ خاص یاری نماید. به‌طوری‌که با شناخت این مکانیسم‌ها می‌توان از آن‌ها به‌عنوان عوامل موردنظر برای دستورزی در تحقیقات مهندسی ژنتیک بهره جست. در ادامه، مجموعه‌ای از عوامل فیزیکی و شیمیایی که در تولید تنوع وسیعی از رنگدانه‌ها نقش دارند، به‌طور مشروح توضیح داده شده است.

(الف) عوامل فیزیکی

۱. دما

دما اصلی‌ترین عامل فیزیکی است که رنگ گل را تحت تأثیر قرار می‌دهد. به‌طور کلی دمای بالا منجر به تولید گل‌هایی به‌رنگ روشن می‌شود که به‌دلیل کاهش مقدار آنتوسیانین‌ها است. در مقابل، دماهای پایین منجر به تولید گل‌های تیره می‌شود، به این دلیل که مقدار آنتوسیانین‌ها در گیاه افزایش می‌یابد. برای مثال تجمع آنتوسیانین‌ها در مینای زینتی با دما تغییر می‌کند. به‌طوری‌که این گیاهان، در دماهای پایین، تجمع رنگدانه‌های بیشتری را دارند. دما، رنگ گل را از طریق اثر بر ساختارهای سلولی سلول‌های اپیدرمی گلبرگ تغییر می‌دهد. در دمای 30°C ، سلول‌های اپیدرمی در گلبرگ‌ها به شکل سلول‌های مسطح مرتب شده‌اند در حالی که ضخامت اپیدرم‌های بالایی گلبرگ‌ها در دمای 20°C - 10°C افزایش می‌یابد که این امر توزیع آنتوسیانین‌ها در این سلول‌ها را تغییر داده و منجر به گلبرگ‌های تیره‌تر می‌شود (نیسان لوی و همکاران، ۲۰۰۷).

۲. نور

نور (خصوصاً شدت نور، کیفیت نور و فتوپریود) عامل اصلی دیگری است که بر رنگ گل مؤثر است. براساس نیاز گیاهان به شدت نور، آن‌ها به دو گروه نوردوست و سایه‌دوست تقسیم‌بندی می‌شوند. برای مثال گل‌های گل مریم (به‌عنوان یک گیاه نوردوست) در شدت



شکل ۱-۱ رنگ گل‌های گل صدتومانی پس از قرارگرفتن در شرایط نوری و سایه. (اقتباس از زائو و همکاران، ۲۰۱۲)

نور زیاد، قرمز متمایل به ارغوانی است درحالی که در شرایط نور کم، کمرنگ می‌شود. در گل صدتومانی، ۶۰ درصد سایه، سبب کاهش مقدار آنتوسیانین‌ها و بروز گل‌هایی به رنگ روشن خواهد شد که به واسطه عمل مشترک ژن‌های ساختاری درگیر در بیوسنتز آنتوسیانین‌ها است (شکل ۱-۱) (زائو و همکاران، ۲۰۱۲).

کیفیت نور نیز بر رنگ گل اثر دارد. برای مثال نور قرمز منجر به تولید گل‌های تیره‌تر در گیاه ختمی درختی می‌شود. نور ماوراء بنفش نیز می‌تواند میزان تجمع آنتوسیانین‌ها را افزایش دهد (یانگ و همکاران، ۱۹۹۷).

فتوپریود نیز روی رنگ گل مؤثر است. هنگامی که مدت تابش به بیش از ۱۲ ساعت می‌رسد، رنگ برگ‌های درختان برگ رنگی، روشن‌تر و درخشان‌تر می‌شود. در گیاه بنت‌قنسل رنگ برگچه‌ها هنگامی که طول روز بلند مورد استفاده قرار گرفت، رو به کاهش گذاشت (سان و همکاران، ۲۰۰۶).

۳. آب

آب کیفیت رنگ اندام‌های گیاهی را از طریق اثر بر تجمع آنتوسیانین‌ها در واکوئل، کنترل می‌کند. مقدار آب مناسب برای گیاهان این امکان را فراهم می‌آورد که رنگ‌های گل طبیعی را برای مدت‌زمان بیشتری حفظ کند، درحالی که کمبود آب سبب تیره‌تر شدن گل‌ها می‌شود.



شکل ۱-۲ گل‌های گل صدتومانی در شرایط pH مختلف. (اقتباس از زائو و همکاران، ۲۰۱۳)

برای مثال تنش خشکی منجر به افزایش تجمع ترکیبات مسیر بیوسنتزی فلاونوئیدها در گیاه *Reaumuria soongorica* شد (لیو و همکاران، ۲۰۱۳).

(ب) عوامل شیمیایی

pH .۱

pH محیطی نقش مهمی در رنگ گل ایفا می‌کند. اسیدی شدن خاک بر سنتز آنتوسیانین‌ها در برگ‌ها و افزایش رنگ برگ اثر دارد. علاوه بر pH خاک، pH آب آبیاری نیز بر رنگ گل مؤثر است. در گل صدتومانی، هنگامی که pH آب آبیاری ۴ بود، گل‌ها رنگ روشن‌تری را نشان دادند (شکل ۱-۲) که با کاهش مقدار آنتوسیانین‌ها و افزایش pH گلبرگ همراه بود. علاوه بر pH محیطی، pH واکوئل نیز بر رنگ گل مؤثر است. در رُزهای شاخه‌بریده، طیفی از رنگ‌های قرمز تا آبی وجود دارد که با تغییرات pH واکوئل تغییر می‌کند و این امر معمولاً قبل از پیری گیاه واقع می‌شود. به‌طور کلی واکوئل، اسیدی‌تر از سیتوپلاسم سلولی است. در اطلسی، pH واکوئلی اسیدی‌تر سبب تولید گل‌هایی با رنگ قرمز می‌شود. موتانتی که نمی‌تواند حالت اسیدی واکوئل را حفظ کند، تغییر رنگی به سمت آبی دارد. در نیلوفر، رنگدانه‌های آبی در واکوئل نیازمند یک محیط قلیایی می‌باشند (زائو و همکاران، ۲۰۱۳).

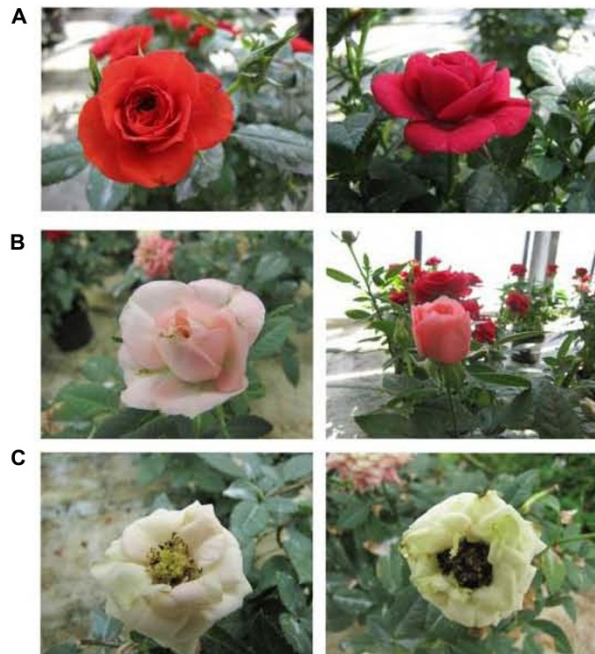
۲. مواد غذایی معدنی

فلزات بر ساختار رنگدانه و بنابراین رنگ گلبرگ تأثیرگذار هستند. بهترین تثبیت کننده‌ها آهن، زاج، دی کرومات پتاسیم، سولفات مس و سولفات آهن هستند. برای مثال گل‌های گل جعفری فرانسوی به‌طور طبیعی زرد روشن هستند اما در حضور زاج، رنگ آن‌ها زرد طلایی می‌شود. کروم منجر به تولید گل‌هایی به‌رنگ نارنجی تیره و مس، تولید رنگ‌های متمایل به قهوه‌ای می‌کند. گل جعفری آفریقایی برای تولید رنگ نارنجی درخشان به فلز قلع به‌عنوان تثبیت کننده نیاز دارد (ناکاتسوکا و همکاران، ۲۰۱۰). همچنین گل‌های آبی‌رنگ لاله دارای مقدار بیشتری یون Fe^{3+} در گلبرگ‌ها نسبت به گل‌های ارغوانی هستند. نقش منیزیم نیز در افزایش رنگ در گل‌های چندین گیاه زینتی بررسی شد. افزودن منیزیم حتی در دماهای بالا در گیاهان *Anigozanthus* با رنگ گل قرمز، استاتیس با پراکته‌های آبی، نسترن کوهی و آفونیطون با گل‌های صورتی منجر به افزایش مقدار آنتوسیانین شد. به‌طوری‌که گیاهان مختلف با افزایش منیزیم می‌توانند میزان رنگ را افزایش دهند. کاربرد اوره، مونوفسفات پتاسیم، دی‌فسفات پتاسیم و یا ترکیبی از هر دو در رُز منجر به تولید گل‌های بیشتر با رنگ روشن شد. همچنین در گیاه ایمپیشن، حضور آلومینیوم و مس منجر به بروز گل‌های تیره‌تر شد که به‌دلیل افزایش در میزان قندهای محلول و آنتوسیانین‌ها است (یانگ و همکاران، ۲۰۱۲).

هورمون‌های گیاهی نیز به‌مقدار زیادی مرتبط با رنگ گل هستند. برای مثال کاربرد پروهگزادیوم کلسیم در گل رُز چینی، رنگ گل را از قرمز به صورتی روشن و سفید تغییر داد (شکل ۳-۱). کاربرد دامینوزاید (ممانعت کننده بیوستز جبرلین) در گیاه داوودی گل قرمز، کاهش میزان رنگدانه‌ها را به‌دنبال داشت (روئییک و همکاران، ۲۰۱۳).

۳. کربوهیدرات

کربوهیدرات‌ها پیش‌ماده تأمین ماده و انرژی برای سنتز آنتوسیانین‌ها هستند. درحال حاضر، ساکارز، گلوکز و فروکتوز به‌عنوان کربوهیدرات‌های اصلی شناخته شده‌اند که بر افزایش تجمع آنتوسیانین‌ها مؤثر می‌باشند. همچنین کربوهیدرات‌ها، مولکول‌های پیام‌رسان را برای تنظیم بیان ژن‌های مرتبط با سنتز آنتوسیانین و القای بیشتر آن از طریق مسیرهای انتقال پیام به کار می‌گیرند. تیمار گلوکز به‌مقدار زیادی، مقدار آنتوسیانین را افزایش می‌دهد که این امر



شکل ۱-۳ تغییررنگ گل در دو رقم رُز چینی از قرمز به صورتی روشن و سفید پس از کاربرد پروهگزادیوم کلسیم. (اقتباس از روئیک و همکاران، ۲۰۱۳)

از طریق انتقال پیام گلوکز و القای بیان ژن‌های *CHS1*، *MYB2*، *WD40* و *CH11* و *F3'H1* در گل صدتومانی می‌باشد. کربوهیدرات‌ها سنتز آنتوسیانین‌ها را در گل اطلسی نیز تنظیم می‌کنند (زانگ و همکاران، ۲۰۱۵).

راهکارهای مورد استفاده در تغییررنگ گل گیاهان زینتی با استفاده از مهندسی ژنتیک

افزایش تقاضای مردم به ارقام جدید سبب شده تا اصلاح کنندگان تلاش‌هایی را جهت تولید واریته‌های جدید با رنگ جذاب، عطر زیاد و دوام بیشتر داشته باشند و از برنامه‌های هیبریداسیون فشرده و اصلاح به‌روش موتاسیون استفاده نمایند. اما به این خاطر که مدت‌زمان

زیادی برای ایجاد یک تغییر ژنتیکی با استفاده از روش‌های مرسوم نیاز است، توجه محققان به استفاده از مهندسی ژنتیک به عنوان روشی جدید و کارآمد برای ایجاد تغییرات ژنتیکی در گیاهان زینتی معطوف شده است (لوتکن و همکاران، ۲۰۱۲).

(الف) تولید گل‌های قرمز و صورتی

رنگدانه‌های مسئول تولید رنگ قرمز می‌توانند در تمامی سه گروه اصلی رنگدانه‌ها شامل بتالائین‌ها، کاروتنوئیدها و فلاونوئیدها یافت شوند. در مورد فلاونوئیدها، آنتوسیانین‌ها منجر به تولید گل‌های قرمز آجری و قرمز- نارنجی (پلارگونیدین‌ها) می‌شوند. در اطلسی این مسیر با استفاده از انتقال ژن *DFR* ذرت فعال شده است. همچنین هنگامی که ژن *DFR* ژبررا و ژر به اطلسی منتقل شدند، گل‌های قرمز تولید شد. یک مورد دیگر از تولید رنگ قرمز را می‌توان در یاس زرد نام برد که به طور معمول رنگدانه‌های کاروتنوئیدی زرد رنگ را در همه سلول‌ها جمع می‌کنند. عمل ترکیبی ژن *DFR* گل میمون و ژن *ANS* شب‌بو منجر به تجمع آنتوسیانین‌های مشتق شده از سیانیدین و تولید گل‌هایی به رنگ برنزی شد. در گیاه ژبررا بیش بیان ژن *GBMYB10* (مؤثر در فعال‌سازی پیوستن آنتوسیانین‌ها در برگ‌ها، ساقه گل‌دهنده و گل‌ها) سبب تجمع رنگدانه‌ها شد و ترکیبات سیانیدین را در ارقام Terra Regina که به طور معمول حاوی رنگدانه‌های پلارگونیدین هستند، القا کرد (لایتین و همکاران، ۲۰۰۸). در بعضی موارد، کاهش بیان ژن داخلی نیز مورد نیاز است. برای مثال در گیاه جنتیانا، خاموشی ژن *F3'5'H* منجر به تولید گل‌هایی به رنگ قرمز شد که نشان‌دهنده افزایش میزان سیانیدین و کاهش دلفینیدین می‌باشد (شکل ۴-۱). گیاهان تراریخته تورنیا حاوی کاهش بیان دو ژن *F3'H* و *F3'5'H* و افزایش بیان ژن *DFR* نیز گل‌هایی به رنگ صورتی تولید کردند (ناکامورا و همکاران، ۲۰۱۰).

(ب) تولید گل‌های نارنجی و زرد

در طبیعت گل‌های زرد حاوی رنگدانه‌های کاروتنوئیدی یا فلاونوئیدی هستند. در گلبرگ‌های کاملیا یون‌های آلومینیوم در ترکیب با رنگدانه‌های حاصل از مشتقات کوئرستین منجر به تولید رنگ زرد تیره می‌شوند. چالکون‌ها می‌توانند از طریق آنزیم آتروسیدین سنتاز در واکوئل به آترو تبدیل شوند که منجر به تولید رنگ‌های زرد در گیاه تورنیا شد. ۶-دئوکسی



شکل ۴-۱ گیاهان شاهد (سمت چپ) و تراریخته (سمت راست) گیاه جنتیانا. (اقتباس از ناکومورا و همکاران، ۲۰۱۰)

چالکون‌ها در تعداد محدودی از گونه‌های گیاهی یافت می‌شوند که تولید آن‌ها به وسیله *CHR* همراه با *CHS* کاتالیز می‌شود. از طریق ورود *CHR* گیاه یونجه به اطلسی گل سفید، رنگ گل از سفید به زرد کمرنگ تغییر پیدا کرد. مشتقات چالکون و آثرون فلاونوئیدها، رنگ زرد را در گل‌های میخک، کوکب و گل میمون تولید می‌کنند. بیان ژن‌های *AMASI* و *AM4CTG* گیاه گل میمون و خاموشی ژن *F3'H* یا *DFR* منجر به تولید گل‌های زرد در گیاهان تورنیای تراریخته شد (شکل ۵-۱).

تغییرات رنگدانه‌های کاروتنوئیدی گل‌ها از طریق مهندسی ژنتیک به‌ندرت گزارش شده است. در گیاه لوتوس، ژن بتاکاروتن کتولاز باکتریایی بیان شد که ماحصل آن تولید گل‌های نارنجی به جای زرد شد (سوزوکی و همکاران، ۲۰۰۷).

ژن *CmCCD4* که در گلبرگ‌های گل‌های داوودی سفید بیان می‌شود یک ژن غالب است که از تشکیل یا تجمع کاروتنوئیدها در گلبرگ‌ها ممانعت می‌کند. کاهش بیان این ژن منجر به تولید گل‌های زرد شد (اوه‌میا و همکاران، ۲۰۰۶). آزادی و همکاران (۲۰۱۰) هفت ژن کلیدی مؤثر در مسیر بیوسنتزی کاروتنوئیدها را به گیاه لیلیوم منتقل کردند. کالوس‌ها و برگ‌ها رنگ نارنجی پررنگ را نشان دادند که مؤید حضور کتوکاروتنوئیدها در این گیاهان است.



شکل ۵-۱ گیاهان شاهد (سمت چپ) و تراریخته (سمت راست) گیاه تورنیا. (اقتباس از سوزوکی و همکاران، ۲۰۰۷)

(ج) تولید گل‌های آبی

گل‌های رُز با رنگ آبی از طریق مهندسی ژنتیک تولید شده است. از آنجایی که رُزها فاقد مشتقات دلفینیدین می‌باشند، خاموشی ژن *dfrr* و بیان مشترک ژن *DFR* زنبق و *F3'5'H* اطلسی برای تولید گل‌های رُز آبی مورد نیاز است. بیان ژن *F3'5'H* بنفشه منجر به تجمع درصد بالایی دلفینیدین شد که لاین‌های تراریخته‌ای با گل‌های آبی کمرنگ تولید کرد. به‌منظور تجمع بیشتر رنگدانه آبی در گیاهان، ژن *DFR* رُز خاموش شد و درمقابل ژن‌های *DFR* زنبق و *F3'5'H* بنفشه بیان شدند. نتایج منجر به تولید لاین‌های تراریخته‌ای شد که گل‌هایی آبی با شدت رنگ بیشتر داشتند (شکل ۶-۱).



شکل ۶-۱ گیاهان شاهد (صورتی) و تراریخته (بنفش) رُز. (اقتباس از چندلر و تاناکا، ۲۰۰۷)



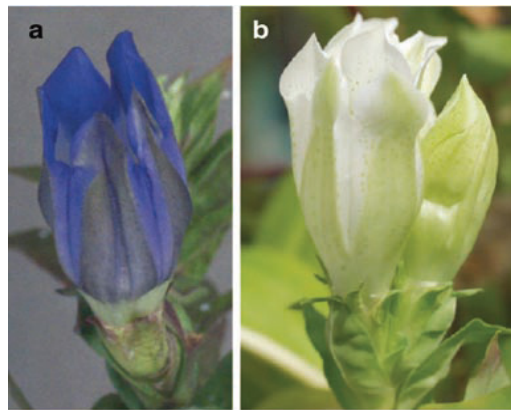
شکل ۱-۷ میخک‌های تراریخته آبی که از سال ۲۰۰۷ به صورت تجاری به فروش می‌رسند. (اقتباس از چندلر و تاناکا، ۲۰۰۷)

دومین مورد مهم، گیاه میخک است که الگوی دلفینیدین را پس از انتقال ژن‌های $F3'5'H$ بنفشه و DFR اطلسی نشان دادند. در این گیاه، بیش‌بیان ژن $F3'5'H$ اطلسی یا بنفشه در ترکیب با DFR اطلسی منجر به تولید گل‌های آبی شد که مقدار کافی آنتوسیانین‌های بر پایه دلفینیدین را ذخیره کردند. این میخک‌های آبی، سری‌های تجاری Moon نامیده شدند که در آمریکا، استرالیا، ژاپن و اروپا به فروش می‌رسند و حدود ۱۰ سال است که از نظر خصوصیات ظاهری، پایدار هستند (شکل ۱-۷) (چندلر و تاناکا، ۲۰۰۷).

در گیاه لیلیوم نیز انتقال ژن $F3'5'H$ ارکیده و DFR سنبل منجر به تولید گل‌های ارغوانی تیره در این گیاه شد (کیو و همکاران، ۲۰۱۴). در گیاه داوودی نیز خاموشی ژن $F3'H$ همراه با بیان ژن $F3'5'H$ بنفشه، گل‌هایی به رنگ آبی تولید کرد که ۸۰ درصد از آنتوسیانین‌های آن را ترکیبات دلفینیدین تشکیل دادند (بروگلیرا و همکاران، ۲۰۱۳).

(د) تولید گل‌های سفید

در روش‌های اصلاح سنتی گیاهان، گل‌های سفید اغلب به وسیله اصلاح موتاسیونی تولید شده‌اند که احتمالاً بیان ژن‌های کلیدی مؤثر در بیوسنتز فلاونوئیدها در آن‌ها کاهش یافته



شکل ۸-۱ گیاه جنتیانای شاهد (آبی) و تراریخته (سفید). (اقتباس از ناکامورا و همکاران، ۲۰۰۶)

است. امروزه کاهش بیان ژن‌ها به‌طور مؤثری با استفاده از راهکارهای بیوتکنولوژی به‌دست می‌آید. برای مثال در گیاه تورنیا با رنگ گل آبی، خاموشی ژن *CHS* که آنزیم کلیدی بیوسنتز فلاونوئیدها و آتوسیانین‌ها است، منجر به تولید گل‌هایی با رنگ سفید شد. همچنین در این گیاه، گل‌های سفید از طریق خاموشی ژن *ANS* حاصل شده است. در گیاه جنتیانای نیز خاموشی ژن *CHS* گل‌هایی به‌رنگ سفید تولید کرد (شکل ۸-۱) (ناکامورا و همکاران، ۲۰۰۶).

نتیجه‌گیری

لزوم تداوم در صنعت گل و گیاهان زینتی، ارائه مداوم ارقام جدیدی از گیاهان زینتی با رنگ متنوع می‌باشد. یکی از روش‌های ایجاد تنوع در رنگ گل، کنترل عوامل محیطی و دراختیار قراردادن عناصر ضروری و مؤثر در بهبود رنگ گل است که بر شدت رنگ در گیاهان زینتی مؤثر است. اما از آنجایی که امکان ایجاد تغییرات شدید در رنگ گل با استفاده از این روش‌ها وجود ندارد، می‌توان از روش‌های بیوتکنولوژی خصوصاً مهندسی ژنتیک به‌عنوان روشی قابل اطمینان و سریع در گیاهان زینتی بهره‌جست. با شناسایی بسیاری از ژن‌ها و آنزیم‌های مؤثر در مسیر بیوسنتزی تولید رنگدانه در برخی گیاهان به‌ویژه گیاهان مدلی از قبیل اطلسی می‌توان از این روش در بهبود رنگ و ایجاد ارقام جدید با رنگ مختلف استفاده کرد. در

سال‌های اخیر کاربرد این روش‌ها با استقبال زیادی همراه بوده است و همان‌طور که در بالا اشاره شد تنوعات مختلفی در گیاهان به‌دست آمده است که بعضی از آن‌ها نظیر میخک و رز امروزه به‌صورت تجاری به‌فروش می‌رسند.

منابع

- Azadi, P., Otang, N.V., Chin, D.P., Nakamura, I., Fujisawa, M., Harada, H., Misawa, N., and Mii, M. 2010. Metabolic engineering of *Lilium formolongi* using multiple genes of the carotenoid biosynthesis pathway. *Plant Biotechnology Report*, 4: 269–280.
- Brugliera, F., Tao, G.Q., Tems, U., Kalc, G., Mouradova, E., Price, K., Stevenson, K., Nakamura, N., Stacey, I., Katsumoto, Y., and Tanaka, Y. 2013. Violet/blue chrysanthemums metabolic engineering of the anthocyanin biosynthetic pathway results in novel petal colors. *Plant Cell Physiology*, 54: 1696–1710.
- Chandler, S., and Tanaka, Y. 2007. Genetic modification in floriculture. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 26: 169–197.
- Dobres, M.S. 2011. Prospects for commercialisation of transgenic ornamentals. In *Transgenic Horticultural Crops; Challenges and Opportunities* (Mou, B. and Scorza, R., eds), pp. 305–316. Boca Raton, FL: CRC press.
- Fiehn, O. 2002. Metabolomics – the link between genotypes and phenotypes. *Plant Molecular Biology*, 48: 155–171.
- Laitinen, R.A., Ainasoja, M., Broholm, S.K., Teeri, T.H., and Elomaa, P. 2008. Identification of target genes for a MYB-type anthocyanin regulator in *Gerbera hybrida*. *Journal of Experimental Botany*, 5: 3691–3703.
- Liu, M., Li, X., Liu, Y., and Cao, B. 2013. Regulation of flavanone 3-hydroxylase gene involved in the flavonoid biosynthesis pathway in response to UV-B radiation and drought stress in the desert plant, *Reaumuria soongorica*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 73: 161–167.
- Lutken, H., Clarke, J.L., and Muller, R. 2012. Genetic engineering and sustainable production of ornamentals: current status and future directions. *Plant Cell Report*, 2: 1–170.
- Miller, R., Owens, S. J., and Rorslett, B. 2011. Plants and color: Flowers and pollination. *Optic and Laser Technology*, 43: 282–294.
- Nakatsuka, T., Mishiba, K. I., Kubota, A., Abe, Y., Yamamura, S., Nakamura, N., Tanaka, Y., and Nishihara, M. 2010. Genetic engineering of novel flower color by suppression of anthocyanin modification genes in gentian. *Journal of Plant Physiology*, 167: 231–237.
- Nakamura, N., Fukuchi-Mizutani, M., Suzuki, K., Miyazaki, K., and Tanaka, Y. 2006. RNAi suppression of the anthocyanidin synthase gene in *Torenia hybrida* yields white flowers with higher frequency and better stability than antisense and sense suppression. *Plant Biotechnology*, 23: 13–17.
- Nakamura, N., Fukusachi-Mizutani, M., Fukui, Y., Ishiguro, K., Suzuki, K., Suzuki, H., Okazaki, K., Shibata, D., and Tanaka, Y. 2010. Generation of pink

- flower varieties from blue *Torenia hybrida* by redirecting the flavonoid biosynthetic pathway from delphinidin to Pelargonidin. *Plant Biotechnology*, 27: 375-383.
- Nishihara, M., and Nakatsuka, T. 2011. Genetic engineering of flavonoid pigments to modify flower color in floricultural plants. *Biotechnology Letter*, 33: 433-441.
- Nissan-Levi, A., Ovadia, R., Foreer, I., and Oren-Shamir, M. 2007. Increased anthocyanin accumulation in ornamental plants due to magnesium treatment. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 82:481-7.
- Ohmiya, A., Kishimoto, S., Aida, R., Yoshioka, S., and Sumitomo, K. 2006. Carotenoid cleavage dioxygenase (CmCCD4a) contributes to white color formation in chrysanthemum petals. *Plant Physiology*, 142: 1193-1201.
- Qi, Y., Du, L., Quan, Y., Tian, F., Liu, Y., and Wang, Y. 2014. Agrobacterium-mediated transformation of embryogenic cell suspension cultures and plant regeneration in *Lilium tenuifolium* oriental × trumpet 'Robina'. *Acta Physiology*, 36: 2047-2057.
- Roepke, J., Jean, T., Perkel, K.J., Blom, T., and Bozzo, G.G. 2013. Daminozide alters anthocyanin metabolism in ray florets of bronze chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.). *Journal of Plant Growth Regulation*, 32: 453-460.
- Sun, Z., Han, M., Zhai, X., Wu, Z., Yu, Q., and Xue, J. 2006. Effect of number of short-day on flowering and visual quality of poinsettia. *Acta Horticulture*. 33: 583-586.
- Suzuki, S., Nishihara, M., Nakatsuka, T., Misawa, N., Ogiwara, I., and Yamamura, S. 2007. Flower color alteration in *Lotus japonicus* by modification of the carotenoid biosynthetic pathway. *Plant Cell Report*, 26:951-959.
- Tanaka, Y., Katsumoto, Y., Brugliera, F., and Mason, J. 2005. Genetic engineering in floriculture. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 80: 1-24.
- Yang, Y., Zhang, J., Liao, W., and Han, M. 2012. Effects of foliage spray on growth and florescence of climbing rose Anjila. *Journal of Gansu Agricultural University*, 1: 69-72.
- Young, H.K., Hwan, C.J., Sun, K.K., and Yang, H.K. 1997. Effects of light quality on growth and flowering of *Hibiscus syriacus* L. *Korean Journal of Horticultural Science & Technology*, 38: 272-277
- Zhang, C., Fu, J., Wang, Y., Gao, S., Du, D., and Wu, F. 2015. Glucose supply improves petal coloration and anthocyanin biosynthesis in *Paeoniasuf fruticosa* 'LuoyangHong' cut flowers. *Postharvest Biology and Technology*, 101: 73-81.
- Zhao, D.Q., Han, C.X., Ge, J.T., and Tao, J. 2012. Isolation of a UDP-glucose: Flavonoid 5-O-glucosyltransferase gene and expression analysis of anthocyanin biosynthetic genes in herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.). *Electronic Journal of Biotechnology*, 15: 1-9.
- Zhao, D.Q., Hao, Z.J., Wang, J., and Tao, J. 2013. Effects of pH in irrigation water on plant growth and flower quality in herbaceous peony (*Paeonial actiflora* Pall.). *Scientia Horticulturae*, 154: 45-53.

۲. کیفیت پس از برداشت

مقدمه

کیفیت گیاهان زینتی گل دار عموماً با میزان ماندگاری گل های آن ها در نظر گرفته می شود که عاملی بسیار مهم در آنالیز کیفی محصولات زینتی است. هدف از مطالعه فیزیولوژی پس از برداشت گل های شاخه بریده، درک روابط بیولوژیکی پیچیده در گیاه به منظور کاهش ضایعات محصولات در زنجیره تولید می باشد. لذا در سال های اخیر، مباحث مهمی از جمله اهمیت بیولوژیکی اتیلن در محصولات زینتی، مسیر سیگنال دهی آن در گیاه، روش های کاهش اثرات مخرب آن بر کیفیت محصولات زینتی به طور گسترده ای مورد بررسی قرار گرفته است (فانوراکیس و همکاران، ۲۰۱۳).

تعریف فرایند پیری

پیری در گیاه یک فرایند تکاملی و برنامه ریزی شده می باشد که در نهایت منجر به مرگ یک اندام خاص و یا کل گیاه می شود. این فرایند شامل تغییرات مختلفی است که تمام این تغییرات از نشانه های مرگ سلولی برنامه ریزی شده می باشد. به طور کلی اصطلاح پیری و مرگ سلولی برنامه ریزی شده هر دو دلالت بر مکانیزم هایی دارند که باعث آغاز مرگ برنامه ریزی شده سلول های منفرد می گردند. بنابراین پیری می تواند به عنوان یکی از نمونه های مرگ سلولی تنظیم شده در نظر گرفته شود.

تغییرات مرتبط با پیری گل

فرایند پیری گل ها با تغییرات مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی متعددی همراه است.

پژمردگی گلبرگ‌ها از رایج‌ترین علائم پیری محسوب می‌گردد. همچنین عدم بازشدن کامل گل و خم شدن کردن گل از جمله نشانه‌هایی است که در رابطه با برخی از گیاهان شاخه‌بریده نظیر رز مشاهده می‌گردد. از نشانه‌های متابولیکی پیری گلبرگ‌ها، کاهش میزان پروتئین آن‌هاست. در طی فرایند پیری، تخریب سایر درشت‌مولکول‌های زیستی نظیر نوکلئیک‌اسیدها و لیپیدها نیز اتفاق می‌افتد (عزیز و همکاران، ۲۰۰۷). از نشانه‌های بیوشیمیایی پیری، تجمع پرولین می‌باشد. پرولین در سلول به‌عنوان یک ماده اُسمزکننده عمل کرده و از آنزیم‌ها و برخی درشت‌مولکول‌ها در برابر تنش محافظت می‌کند. هنگامی که گیاه با تنش مواجه می‌گردد، میزان پرولین سریع‌تر از سایر آمینواسیدها افزایش می‌یابد. از علائم فیزیولوژیکی پیری، پراکسیده شدن لیپیدهای غشاء و تخریب آن، تحت تأثیر رادیکال‌های آزاد اکسیژن می‌باشد که در نتیجه این فرایند، میزان مالون‌دی‌آلدئید (MDA) افزایش می‌یابد. افزایش فعالیت آنزیم‌هایی نظیر لیپوکسیژناز (LOX) نیز باعث افزایش سنتر مالون‌دی‌آلدئید در زمان پیری می‌گردد (چاکرابارتی و همکاران، ۲۰۰۷).

تأثیر عوامل مختلف بر فرایند پیری گیاهان زینتی

(الف) ارقام و گونه‌های گیاهی

عمر پس‌از برداشت گل‌های شاخه‌بریده می‌تواند تحت تأثیر جنس، گونه و رقم قرار گیرد. برخی از گیاهان مانند زنبق رشتی ماندگاری بسیار پایینی دارند، این در حالی است که ماندگاری بسیار بالایی در رابطه با برخی از جنس‌های ارکیده گزارش شده است. دورگ‌گیری بین ارقام با ماندگاری بالا منجر به تولید گیاهانی می‌گردد که عمر پس‌از برداشت بالایی دارند. از لحاظ میزان حساسیت به اتیلن، بین ارقام مختلف یک گونه نیز تفاوت‌هایی وجود دارد. به‌عنوان مثال در ارقام مختلف میخک و رز، میزان حساسیت به اتیلن متفاوت گزارش شده است (ماکنیش و همکاران، ۲۰۱۰).

(ب) عوامل محیطی

۱. دما

دما یکی از مهمترین عوامل مؤثر در کیفیت گل‌های شاخه‌بریده می‌باشد. شدت تنفس در گل‌های شاخه‌بریده بسیار بالا می‌باشد و تحت تأثیر دما افزایش می‌یابد. با افزایش دما، میزان

تعرق افزایش می‌یابد و حجم زیادی از ذخایر غذایی مصرف می‌شود. کاهش آب و به دنبال آن پژمردگی اتفاق می‌افتد و فرایند پیری تسریع می‌گردد. در دمای پایین فعالیت‌های متابولیکی، شدت تنفس، مصرف کربوهیدرات‌ها و سایر مواد ذخیره‌ای در بافت گیاه، تجزیه برخی از آنزیم‌ها کاهش می‌یابد. گل‌ها اتیلن کمتری تولید کرده و حساسیت به حضور اتیلن در اتمسفر محیط کاهش می‌یابد (داسیلوا ویرا و همکاران، ۲۰۱۲).

۲. نور

در مرحله پس‌از برداشت، نور تأثیر چندانی در ماندگاری گل‌های شاخه‌بریده انبارشده ندارد. کمبود نور در طول حمل و نقل در مسافت‌های طولانی، زردشدن برگ را در داوودی، گلایول، کوکب و سایر گل‌ها تشدید می‌کند. گل‌ها پس از برداشت غالباً تحت شرایط شدت نور پایین یا نسبتاً تاریک، انبار و حمل می‌شوند. با این حال جهت بازشدن گل‌های شاخه‌بریده در مرحله غنچه، شدت نور بالا مورد نیاز است (رید و جیانگ، ۲۰۱۲).

۳. رطوبت نسبی

گل‌های شاخه‌بریده دارای مقدار قابل توجهی آب می‌باشند و اگر بعد از برداشت در شرایط رطوبت پایین قرار گیرند، به آسانی آب خود را ازدست می‌دهند. کنترل دقیق دما در طی انبارداری نیز به حفظ رطوبت بافت کمک می‌کند. بهترین شرایط برای انبارداری پس‌از برداشت، رطوبت بالای محیط، دمای پایین و جریان ملایم هوا می‌باشد (کوالوس و رید، ۲۰۰۱).

۴. تغذیه

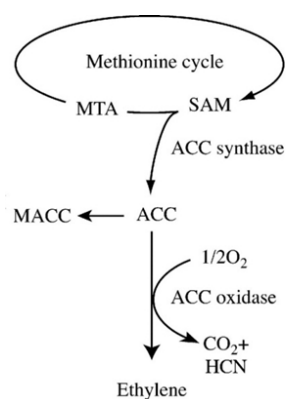
چنانچه گیاهان در طی پرورش با کمبود مواد مغذی مواجه شوند، کیفیت آن‌ها در مرحله پس‌از برداشت تحت تأثیر قرار خواهد گرفت. کمبود برخی از عناصر غذایی نظیر نیتروژن، آهن، منگنز و منیزیم باعث کاهش میزان کلروفیل و فتوسنتز می‌شود و در نتیجه باعث کاهش مقدار کربوهیدرات‌ها در گل می‌گردد. کمبود کلسیم، پتاسیم و بُر، ماندگاری گل‌های شاخه‌بریده می‌خک را کاهش می‌دهد. استفاده از کلسیم، بازشدن غنچه‌های می‌خک را تسریع می‌کند و فرایند پیری را به تأخیر می‌اندازد. کمبود کلسیم باعث واژگونی گل‌های لاله در مرحله پس‌از برداشت می‌شود (پیکچئون و همکاران، ۲۰۰۲).

(ج) تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی**۱. اتیلن**

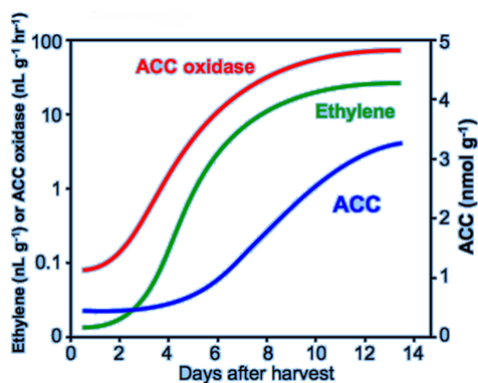
در بین انواع هورمون‌های گیاهی، اتیلن مهمترین عامل تنظیم‌کننده فرایند پیری در گیاه محسوب می‌شود و به‌عنوان هورمون محرک پیری در اکثر گیاهان شناخته می‌شود. در گیاهان فرازگرا، تنش باعث تحریک تولید هورمون اتیلن در گیاه می‌گردد و در پی آن، افزایش میزان تولید اتیلن باعث کاهش کیفیت ظاهری گیاه می‌گردد. ازسوی دیگر، حضور گاز اتیلن در محیط‌های بسته، کیفیت گیاه را نیز به‌شدت تحت‌تأثیر قرار می‌دهد. لذا شناخت واکنش‌های بیوسنتزی اتیلن جهت کاهش میزان تولید آن، می‌تواند به ماندگاری محصولات زینتی کمک نماید (مورگان، ۲۰۱۱).

مسیر بیوسنتز اتیلن. اتیلن طی مجموعه‌ای از واکنش‌ها از متیونین تولید می‌شود. متیونین به‌وسیله آنزیم آدنوزیل متیونین سنتاز (SAM سنتاز) به اس-آدنوزیل متیونین (SAM) تبدیل می‌شود. سپس SAM به‌وسیله آنزیم ACC سنتاز (ACS) به ۱-آمینوسیکلوپروپان ۱-کربوکسیلیک اسید (ACC) و ۵-متیل تیوآدنوزین (MTA) تبدیل می‌شود. MTA می‌تواند به متیونین باز یافت گردد. ACC می‌تواند توسط آنزیم ACC-ان-مالونیل ترانس‌فراز به مالونیل ACC (MACC) تبدیل شود و یا اینکه به‌وسیله آنزیم ACC اکسیداز (ACO)، اکسیده می‌شود تا اتیلن، دی‌اکسید کربن و سیانید تشکیل شود. سیانید توسط آنزیم بتاسیانوآلانین سنتاز به بتاسیانوآلانین تبدیل شده تا مانع سمیت حاصل از تجمع سیانید در طی سنتز مقادیر بالای اتیلن شود. پس از سنتز اتیلن، این هورمون توسط گیرنده‌های اتیلن درک شده و پیام‌رسانی آن از طریق سیستم انتقال پیام، پاسخ‌های زیستی خاصی را پدید می‌آورد (شکل ۱-۲) (ونگ و همکاران، ۲۰۰۲).

حساسیت به اتیلن. در برخی از گل‌ها پیری با افزایش شدت و الگوی تنفسی همراه است. لذا براساس افزایش یا عدم افزایش تولید اتیلن در طی فرایند پیری، گل‌ها را به دو گروه فرازگرا و نافرازگرا تقسیم می‌کنند. در گل‌هایی نظیر میخک، اطلسی و میمون که الگوی تنفسی فرازگرا را از خود نشان می‌دهند، میزان اتیلن و دی‌اکسید کربن با پیرشدن افزایش می‌یابد (شکل ۲-۲). اغلب گل‌های فرازگرا نسبت به اتیلن برون‌زا حساس می‌باشند و همزمان با

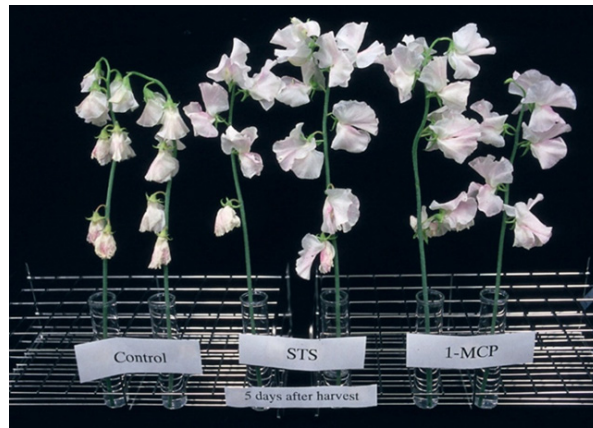


شکل ۱-۲ مسیر بیوسنتز اتیلن. (اقتباس از ونگ و همکاران، ۲۰۰۲)



شکل ۲-۲ ارتباط بین اتیلن، ACC و آنزیم ACC oxidase در طی زمان پس از برداشت. (اقتباس از ویت هد و همکاران، ۱۹۸۴)

افزایش تنفس، میزان اتیلن درونی آن‌ها نیز افزایش می‌یابد. در گیاهان نافرازگرا همچون گلابول، لاله و زنبق معمولاً افزایش تولید اتیلن و تنفس نقش مهمی در پیری گل ایفا نمی‌کند و کاربرد اتیلن خارجی روی فرایند پیری گل کم‌اثر و یا بی‌اثر است. البته در این گونه‌ها، اتیلن ممکن است اثرات شدیدتری بر روی دیگر بخش‌های گیاهی نظیر کورم‌ها و پیازها ایفا نماید (ویت هد و همکاران، ۱۹۸۴).



شکل ۲-۳. تأثیر تیمارهای STS و 1-MCP بر ماندگاری گل شاخه‌بریده.
لوپن (اقتباس از بلنکن شپ، ۲۰۰۱)

بازدارنده‌های اتیلن. برای کاهش اثرات زیان‌بخش اتیلن از ترکیبات بازدارنده اتیلن استفاده می‌شود. بازدارنده‌های اتیلن شامل دو گروه بازدارنده‌های بیوسنتز اتیلن و بازدارنده‌های عمل اتیلن می‌باشند. آمینواتوکسی استیک اسید (AOA) و آمینواتوکسی وینیل گلايسين (AVG) از بازدارنده‌های بیوسنتز اتیلن می‌باشند. این دو ترکیب از تبدیل SAM به ACC جلوگیری نموده و با مختل نمودن عمل آنزیم ACC سنتاز، از تولید اتیلن جلوگیری می‌کنند. این ترکیبات معمولاً گران می‌باشند و میزان حساسیت گیاه به اتیلن خارجی را تغییر نمی‌دهند. بنابراین در جلوگیری از اثرات اتیلن خارجی در طی انبار و حمل‌ونقل مؤثر نیستند. از بازدارنده‌های عمل اتیلن می‌توان به ترکیبات حاوی نقره نظیر نیترات نقره، نانوذرات نقره و تیوسولفات نقره (STS) اشاره نمود. امروزه به دلیل اثرات مخرب زیست‌محیطی این مواد، استفاده از آن در کشورهای اروپایی ممنوع گردیده است و کاربرد سایر روش‌های جایگزین پیشنهاد می‌گردد. در سال‌های اخیر، ترکیبی به نام ۱-متیل سیکلوپروپین (1-MCP) جهت افزایش ماندگاری محصولات زینتی روانه بازار شده است. این ماده بازدارنده عمل اتیلن می‌باشد و با اشغال گیرنده‌های اتیلن مانع از اتصال این هورمون به گیرنده‌ها و تحریک آن‌ها می‌شود (بلنکن شپ، ۲۰۰۱). کاربرد ترکیبات بازدارنده اتیلن (STS و 1-MCP) در گیاه لوپن، باعث افزایش ماندگاری گل‌های شاخه‌بریده گردید (شکل ۲-۳).

۲. آبسزیک اسید

آبسزیک اسید نقش مهمی در فرایند پیری گل ها دارد. نتایج پژوهش ها نشان می دهد پس از مرحله برداشت گل شاخه بریده میخک، محتوای آبسزیک اسید درونی گیاه افزایش یافت و کاربرد برونزای آبسزیک اسید، تولید آبسزیک اسید درونی و به دنبال آن پیری را تحریک نمود. دو روز پس از افزایش میزان آبسزیک اسید درونی، میزان تولید اتیلن نیز افزایش یافت و کاربرد آبسزیک اسید خارجی، میزان تولید اتیلن را به شدت افزایش داد. کاربرد بازدارنده فعالیت اتیلن (تیوسولفات نقره) از پیری تحریک شده توسط آبسزیک اسید جلوگیری نمود. این نتایج نشان می دهد تأثیر آبسزیک اسید بر تنظیم فرایند پیری در گل میخک به واسطه تأثیر آن بر افزایش میزان تولید اتیلن می باشد (اونویو و همکاران، ۲۰۰۰).

۳. سیتوکنین

سیتوکنین که به عنوان هورمون تأخیردهنده پیری برگ ها شناخته شده است، در تعداد زیادی از گیاهان زینتی مهم نظیر رز، میخک، نرگس و داوودی فرایند پیری گلبرگ ها را نیز به تعویق می اندازد. سیتوکنین ها می توانند اثرات تسریع کنندگی آبسزیک اسید را در پیری خنثی کنند. علاوه بر این می توانند سطوح درونزای ABA را نیز کاهش دهند. همچنین مشخص شده است که تأثیر سیتوکنین ها در به تعویق انداختن پیری به علت ایجاد تغییر در مسیر سیگنال دهی اتیلن می باشد (چنگ و همکاران، ۲۰۰۳).

۴. جیبرلین

همانند سیتوکنین، جیبرلین ها نیز فرایند پیری را در بسیاری از گیاهان زینتی نظیر میخک، نرگس، رز به تعویق می اندازند. چنین به نظر می رسد که جیبرلین ها از طریق خنثی نمودن فعالیت آبسزیک اسید، پیری گل ها را به تأخیر می اندازند. با این حال شواهد اندکی مبنی بر ارتباط مستقیم جیبرلین ها بر تنظیم فرایند پیری موجود است (هاتر و همکاران، ۲۰۰۴).

۵. اکسین

اکسین ها در آغاز فرایند پیری دخیل می باشند و تولید اتیلن را تحریک می نمایند و از این طریق فرایند پیری را در برخی از گیاهان حساس به اتیلن نظیر ارکیده و میخک تسریع می کنند. دانه گرده حاوی اکسین می باشد. در طی فرایند گرده افشانی، اکسین به عنوان سیگنال اولیه در

این فرایند دخیل می‌باشد و تولید اتیلن را تحریک می‌نماید و از این طریق فرایند پیری گلبرگ‌ها را تسریع می‌کند (روبین استین، ۲۰۰۰).

۶. جاسمونیک‌اسید

تیمار متیل جاسمونات سبب افزایش میزان ACS و افزایش فعالیت ACO می‌شود که این دو آنزیم سبب افزایش سنتز اتیلن می‌شوند. ازسوی دیگر، متیل جاسمونات، تراوش SAM را افزایش می‌دهد. بنابراین این احتمال وجود دارد که اثر تسریع‌کنندگی متیل جاسمونات بر فرایند پیری، ناشی از توانایی آن در تولید اتیلن باشد. مطالعات بر روی گیاهان ارکیده و اطلسی نشان می‌دهد که کاربرد برون‌زای جاسمونیک‌اسید از طریق تحریک تولید اتیلن، فرایند پیری گلبرگ‌ها را تسریع می‌نماید (پورات و همکاران، ۱۹۹۵).

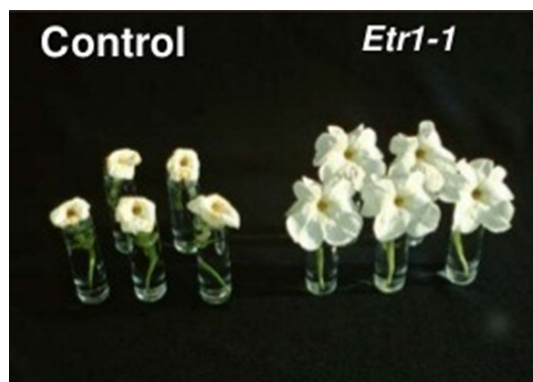
(د) سایر ترکیبات

۱. پلی‌آمین‌ها

اس - آدنوزیل متیونین که منبع اصلی تولید اتیلن می‌باشد، به‌عنوان پیش‌ساز بیوسنتز پلی‌آمین‌ها نیز به کار می‌رود. بنابراین بیوسنتز اتیلن و پلی‌آمین‌ها در تقابل با یکدیگر می‌باشد. استعمال پلی‌آمین‌ها پژمردگی گلبرگ‌ها را به تأخیر می‌اندازد. کاربرد اسپرمین باعث کاهش میزان تولید اتیلن و ACC و کاهش فعالیت آنزیم‌های ACO و ACS در گلبرگ می‌خک می‌گردد. کاربرد پوترسین باعث افزایش ماندگاری گل‌های شاخه‌بریده لیسیانتوس می‌گردد که این امر با کاهش نشت یونی و محتوای مالون‌دی‌آلدئید همراه است. کاربرد پوترسین می‌تواند نفوذپذیری غشاء را از طریق افزایش فعالیت سیستم آنتی‌اکسیدانی حفظ کند و در نتیجه فرایند پیری را در گل شاخه‌بریده لیسیانتوس به تأخیر بیاورد (آتال و همکاران، ۲۰۱۵).

۲. ساکارز

کاربرد کربوهیدرات باعث افزایش ماندگاری گل‌های شاخه‌بریده می‌گردد. اثرات ایجادشده توسط کربوهیدرات، به‌علت کاهش حساسیت گیاه به اتیلن و یا بهبود جذب آب از طریق افزایش پتانسیل اسمزی و در نتیجه به تعویق انداختن پیری می‌باشد. استفاده از کربوهیدرات، علاوه بر تأمین کربن و تأثیرات اسمزی، می‌تواند اثرات متقابلی نیز با سیگنال‌های هورمونی داشته باشد. ساکارز با جلوگیری از فعالیت ACC اکسیداز از تولید اتیلن فرازگرا ممانعت



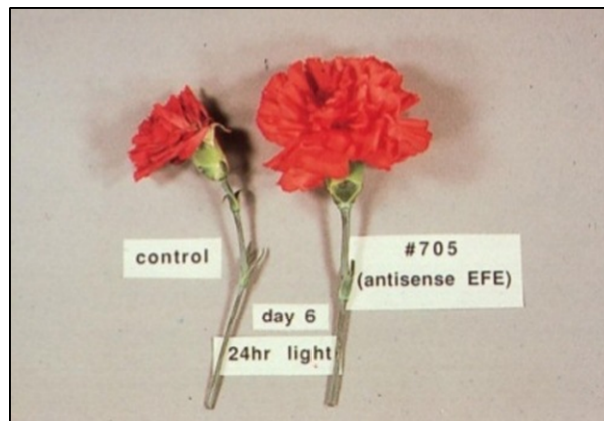
شکل ۲-۴ کاهش حساسیت به اتیلن در گیاه اطلسی از طریق انتقال ژن جهش‌یافته گیرنده اتیلن *etr1* (اقتباس از شیویا و همکاران، ۲۰۰۴)

می‌کند. همچنین با کاهش تجزیه پروتئین و ریونوکلیک‌اسید، حفظ سلامت غشاء و وظایف میتوکندری، فرایند پیری را به‌تعویق می‌اندازد. همچنین ساکارز اثر سیتوکنین‌ها را در به‌تأخیرانداختن پیری گل‌ها افزایش داده و اثر اتیلن را در تحریک پیری کاهش می‌دهد (وریندن و گارسیا، ۲۰۰۴).

راهکارهای مهندسی ژنتیک در افزایش ماندگاری گیاهان زینتی

افزایش ماندگاری گل‌های شاخه‌بریده با استفاده از تکنیک‌های نوین مهندسی ژنتیک طی پژوهش‌های متعددی گزارش شده است. در این میان، هورمون‌های گیاهی نقش کلیدی در کنترل فرایند پیری ایفا می‌کنند. ژن‌های مرتبط با پیری (*SAG*) که آنزیم‌ها و فاکتورهای رونویسی این مسیر را کدگذاری می‌کنند، توسط هورمون‌هایی نظیر اتیلن، آبسزیک‌اسید، جاسمونیک‌اسید بیا نشان افزایش می‌یابد، درحالی‌که سیتوکنین‌ها موجب کاهش بیان آن‌ها و به‌تأخیرانداختن مرحله پیری در گیاه می‌شوند.

نقش اتیلن در فرایند پیری گل‌ها نیز از طریق تغییرات ژنتیکی در مسیر سیگنال‌دهی اتیلن مورد بررسی قرار گرفته است. انتقال ژن جهش‌یافته گیرنده اتیلن *etr1* از گیاه آرابیدوپسیس به اطلسی باعث کاهش حساسیت به اتیلن گردید و گیاهان تراریخته ماندگاری بیشتری را از



شکل ۵-۲ مقایسه ماندگاری گیاه تراریخته (خاموشی ژن آنزیم تشکیل‌دهنده اتیلن) و گیاه شاهد میخک. (اقتباس از چن و همکاران، ۲۰۰۳)

خود نشان دادند (شکل ۴-۲). همچنین خاموشی ژن *EIN2* موجب کاهش حساسیت گیاهان تراریخته به اتیلن گردید و فرایند پیری به تأخیر افتاد (شیبویا و همکاران، ۲۰۰۴). در رابطه با گیاه داوودی نیز انتقال ژن جهش‌یافته گیرنده اتیلن *etr1-4* باعث کاهش حساسیت به اتیلن گردید (نارومی و همکاران، ۲۰۰۵).

در گیاهان میخک و اطلسی، میزان رونوشت ACS و ACO به میزان تولید اتیلن درون‌زا و همچنین کاربرد اتیلن برون‌زا بستگی دارد. اولین تلاش‌ها در زمینه تولید گیاهان تراریخته جهت افزایش ماندگاری گل‌های شاخه‌بریده، بر روی گیاه میخک صورت گرفت که استفاده از تکنیک آنتی‌سنس منجر به کاهش فعالیت آنزیم ACO و افزایش ماندگاری گردید. همچنین خاموشی ژن آنزیم تشکیل‌دهنده اتیلن (*EFE*) موجب افزایش ماندگاری میخک‌های شاخه‌بریده گردید (شکل ۵-۲). در گیاه اطلسی نیز از طریق خاموشی ژن *ACO* فرایند پیری به تعویق افتاد (چن و همکاران، ۲۰۰۳).

گیرنده‌های اتیلن و ژن‌های پایین‌دست مسیر انتقال سیگنال اتیلن نقش مهمی در پیشبرد فرایند پیری ایفا می‌کنند. در گیاه میخک، ژن‌های گیرنده اتیلن با نام‌های DC-ERS2 و DC-ETR1، مسئول درک اتیلن می‌باشند و بیان آن‌ها در طی فرایند پیری گل‌ها، مستقل از

اتیلن و وابسته به نوع بافت می‌باشد. در گیاه رز، پیری گل‌ها در ارتباط با میزان بالای ETR3 گزارش شده است که نشان می‌دهد پیری گل‌ها می‌تواند از طریق دریافت اتیلن خارجی توسط گیرنده‌های اتیلن تسریع گردد. پس از تیمار گلچه‌های گیاه زبان‌درقفا با اتیلن خارجی، افزایش بیان ژن گیرنده اتیلن ERS1 و ژن تنظیم‌کننده سیگنال اتیلن CTR1 در گلچه‌های زبان‌درقفا مشاهده شد (کورودا و همکاران، ۲۰۰۴).

نتایج مطالعات نشان می‌دهد که با بیان ژن *IPT* (پیش‌ساز بیوسنتز سیتوکنین)، محتوای سیتوکنین درونی افزایش یافت و به دنبال آن، طول عمر گل‌های اطلسی به میزان زیادی افزایش یافت. تأثیر سیتوکنین‌ها در افزایش ماندگاری، به علت ایجاد تغییر در مسیر سیگنال‌دهی اتیلن می‌باشد. کاربرد سیتوکنین برون‌زا در گلبرگ گیاه اطلسی، میزان حساسیت به اتیلن و همچنین میزان تولید اتیلن درون‌زا آن‌ها را تغییر داد. عموماً پس از گرده‌افشانی میزان اتیلن درونی افزایش می‌یابد، اما در گیاهان تراریخته‌ای که ژن *IPT* در آن‌ها بیان گردید، افزایش محتوای اتیلن درونی به تأخیر افتاد (چنگ و همکاران، ۲۰۰۳). زکی‌زاده و همکاران (۲۰۱۳) نیز با انتقال ژن *IPT* به واسطه آگروباکتریوم تومی فاشینس به گیاه رز رقم Linda باعث افزایش دوبرابری در میزان بیان ژن *IPT* در گیاهان تراریخته و به دنبال آن افزایش ماندگاری آنها شدند.

نتیجه‌گیری

در بین تمامی عوامل تأثیرگذار بر فرایند پیری، هورمون‌ها و عوامل محیطی نقش مهمی را ایفا می‌کنند. اتیلن به عنوان هورمون پیری در گیاهان شناخته شده است، درحالی که سیتوکنین‌ها فرایند پیری را در بسیاری از گونه‌های گیاهی به تعویق می‌اندازند. کاربرد بازدارنده‌های بیوسنتز و یا بازدارنده‌های فعالیت اتیلن ماندگاری گیاهان حساس به اتیلن را افزایش می‌دهد. خاموش نمودن ژن‌های مسیر بیوسنتز اتیلن از طریق تکنیک‌های مهندسی ژنتیک نیز می‌تواند باعث به تأخیر انداختن فرایند پیری گردد. عوامل محیطی مختلفی نظیر دما، نور و رطوبت نسبی بر ماندگاری گل‌های شاخه‌بریده تأثیرگذار می‌باشند که در این بین، کاهش دما بیشترین تأثیر را در افزایش ماندگاری گل‌های شاخه‌بریده دارد.

منابع

- Ataie, D., Naderi, R., and Khandan-Mirkohi, A. 2015. Exogenous Putrescine Delays Senescence of Lisianthus Cut Flowers. *Journal of Ornamental Plants*, 5:167-174.
- Azeez, A., Sane, A.P., Bhatnagar, D., and Nath, P. 2007. Enhanced expression of serine proteases during floral senescence in *Gladiolus*. *Phytochemistry*, 68:1352-1357.
- Blankenship, S. 2001. Ethylene effects and the benefits of 1-MCP. *Perishables Handling Quarterly*, 108:2-4.
- Cevallos, J.C., and Reid, M.S. 2001. Effect of dry and wet storage at different temperatures on the vase life of cut flowers. *HortTechnology*, 11:199-202.
- Chakrabarty, D., Chatterjee, J., and Datta, S. 2007. Oxidative stress and antioxidant activity as the basis of senescence in chrysanthemum florets. *Plant Growth Regulation*, 53:107-115.
- Chang, H., Jones, M.L., Banowitz, G.M., and Clark, D.G. 2003. Overproduction of cytokinins in petunia flowers transformed with *PSAG12-IPT* delays corolla senescence and decreases sensitivity to ethylene. *Plant Physiology*, 132:2174-2183.
- Chen, J.C., Johnson, F., Clark, D.G., Gookin, T., and Reid, M.S. 2003. Potential application of virus-induced gene silencing (*VIGS*) in flower senescence studies. VIII International Symposium on Postharvest Physiology of Ornamental Plants, 669: 147-152.
- Da Silva Vieira, M.R., De Medeiros, D.C., Costa, P.N., Santos, C.M.G., De Alencar Paes, R., De Sousa Fernandez, L.M., De Oliveira, N.G., Allan, A., and Silva, F. 2012. Effect of refrigeration on post-harvest flowers. *African Journal of Biotechnology*, 11:13065-13068.
- Fanourakis, D., Pieruschka, R., Savvides, A., Macnish, A.J., Sarlikioti, V., and Woltering, E.J. 2013. Sources of vase life variation in cut roses: a review. *Postharvest Biology and Technology*, 78:1-15.
- Hunter, D.A., Yi, M., Xu, X., and Reid, M.S. 2004. Role of ethylene in perianth senescence of daffodil (*Narcissus pseudonarcissus* L. 'Dutch Master'). *Postharvest biology and technology*, 32:269-280.
- Kuroda, S., Hirose, Y., Shiraishi, M., Davies, E., and Abe, S. 2004. Co-expression of an ethylene receptor gene, *ERS1*, and ethylene signaling regulator gene, *CTR1*, in *Delphinium* during abscission of florets. *Plant Physiology and Biochemistry*, 42:745-751.
- Macnish, A.J., Morris, K.L., de Theije, A., Mensink, M.G., Boerrigter, H.A., Reid, M.S., Jiang, C.Z., and Woltering, E.J. 2010. Sodium hypochlorite: A promising agent for reducing *Botrytis cinerea* infection on rose flowers. *Postharvest biology and technology*, 58:262-267.
- Morgan, P.W. 2011. Another look at interpreting research to manage the effects of ethylene in ambient air. *Crop science*, 51:903-913.
- Narumi, T., Aida, R., Ohmiya, A., and Satoh, S. 2005. Transformation of chrysanthemum with mutated ethylene receptor genes: *mDG-ERS1* transgenes conferring reduced ethylene sensitivity and characterization of the transformants. *Postharvest Biology and Technology*, 37:101-110.

- Onoue, T., Mikami, M., Yoshioka, T., Hashiba, T., and Satoh, S. 2000. Characteristics of the inhibitory action of 1, 1-dimethyl-4-(phenylsulfonyl) semicarbazide (DPSS) on ethylene production in carnation (*Dianthus caryophyllus* L.) flowers. *Plant Growth Regulation*, 30:201-207.
- Picchioni, G., Valenzuela-Vazquez, M., and Murray, L. 2002. Calcium and 1-methylcyclopropene delay desiccation of *Lupinus havardii* cut racemes. *HortScience*, 37:122-125.
- Porat, R., Reiss, N., Atzorn, R., Halevy, A., and Borochoy, A. 1995. Examination of the possible involvement of lipoxygenase and jasmonates in pollination induced senescence of Phalaenopsis and Dendrobium orchid flowers. *Physiologia Plantarum*, 94:205-210.
- Reid, M.S., and Jiang, C.Z. 2012. Postharvest biology and technology of cut flowers and potted plants. *Horticultural reviews*, 40:1-54.
- Rubinstein, B. 2000. Regulation of cell death in flower petals, p. 59-74, *Programmed cell death in higher plants*. Springer.
- Shibuya, K., Barry, K.G., Ciardi, J.A., Loucas, H.M., Underwood, B.A., Nourizadeh, S., Ecker, J.R., Klee, H.J., and Clark, D.G. 2004. The central role of *PhEIN2* in ethylene responses throughout plant development in petunia. *Plant Physiology*, 136:2900-2912.
- Verlinden, S. and Garcia, J.J.V. 2004. Sucrose loading decreases ethylene responsiveness in carnation (*Dianthus caryophyllus* cv. White Sim) petals. *Postharvest Biology and Technology*, 31:305-312.
- Wang, K.L.C., Li, H., and Ecker, J.R. 2002. Ethylene biosynthesis and signaling networks. *The plant cell*, 14:S131-S151.
- Whitehead, C.S., Halevy, A.H., and Reid, M.S. 1984. Control of ethylene synthesis during development and senescence of carnation petals. *Journal of American Society for Horticultural Science*, 109:473-435.
- Zakizadeh, H., Lütken, H., Sriskandarajah, S., Serek, M., and Müller, R. 2013. Transformation of miniature potted rose (*Rosa hybrida* 'Linda') with *SAG12-ipt* gene delays leaf senescence and enhances resistance to exogenous ethylene. *Plant cell reports*, 32: 195-205.

۳. کنترل زمان گلدهی

مقدمه

گیاهان گلدار، که به نام نهاندانگان شناخته می‌شوند، آخرین گروه از گیاهان دانه‌دار بودند که تکامل یافتند. بارزترین ویژگی آنها داشتن اندام تولیدمثلی به نام گل می‌باشد. در جریان گلدهی، گیاهان یک مرحله از رشد رویشی را پشت سر گذاشته و وارد رشد زایشی می‌شوند. همواره تمام نهاندانگان، صرف‌نظر از رنگ یا اندازه، الگوی متحدالمرکزی برای گلدهی شامل کاسبرگ، گلبرگ، پرچم و مادگی دارند. در طی لقاح و باروری زیرمجموعه‌ای از برچه‌ها به میوه تبدیل می‌شوند. این میوه‌ها حاوی بذرها هستند که به وسیله آنها گیاهان جدید رشد پیدا می‌کنند و انتقال اطلاعات ژنتیکی به نسل بعدی را امکان‌پذیر می‌کنند. زمانی که گیاهان شروع به گلدهی می‌کنند، مریستم انتهایی ساقه که باعث رشد تمام اندام‌های هوایی گیاه می‌شود، به مریستم گل‌آذین تبدیل می‌شود. مریستم گل‌آذین نیز به نوبه خود یک مجموعه از سلول‌های تمایزنیافته به نام مریستم‌های گل را تولید می‌کند که این مریستم‌ها به اندام‌های گل تبدیل می‌شوند (دیتز و همکاران، ۲۰۱۰).

گیاه بعد از یک دوره رشد رویشی، شروع به گلدهی می‌کند. طی این فرایند که به آن القای گلدهی گویند مریستم نوک شاخه به جای تولید برگ، شروع به تولید گل می‌کند. زمان القای گلدهی تحت کنترل یک شبکه تنظیمی پیچیده است که تغییرات محیطی را رصد کرده تا مطمئن شود گلدهی تحت شرایطی انجام می‌شود که حداکثر موفقیت تکثیر و تولید بذر را داشته باشد (فورنارا و همکاران، ۲۰۱۰). گلدهی در گیاهان تحت کنترل محرک‌های درونی و بیرونی است. محرک‌های درونی شامل پاسخ‌های گلدهی به عواملی چون سن گیاه و اندازه

آن است و برعکس، محرک‌های بیرونی شامل پاسخ‌های گلدهی به محرک‌های محیطی مانند طول روز و شب، دمای پایین، آتش و یا حضور آب می‌باشد. محرک‌های درونی تضمینی است بر اینکه گلدهی در زمانی اتفاق بیافتد که گیاه در سن یا اندازه مناسب است و محرک‌های بیرونی باعث شده تا گلدهی تحت شرایطی انجام شود که حداکثر موفقیت گرده‌افشانی و تولید بذر را داشته باشد و گیاهان به‌طور همزمان وارد مرحله گلدهی شوند و دگرگرده‌افشانی صورت گیرد (اروین، ۲۰۰۵).

فرایند گلدهی

به یک‌سری از فرایندهای مستمر که در مریستم شاخه رخ می‌دهد و باعث می‌شود تا مریستم رویشی به مریستم زایشی تبدیل شود انگیزش گلدهی و به سیگنال‌هایی که منجر به این انگیزش می‌شوند، سیگنال‌های گلدهی گویند. گیاه پس از دریافت سیگنال‌های لازم و القای گلدهی، جوانه گل را تشکیل می‌دهد که به آن شروع گلدهی گفته می‌شود و پس از آن نمو گل آغاز می‌شود (اروین، ۲۰۰۵).

مریستم، زمانی شایستگی گلدهی را دارد که وقتی سیگنال‌های نمودی مناسب را دریافت کرد طی فرایندی مشخص توانایی تولید گل را داشته باشد. در برخی مواقع، گلدهی می‌تواند به‌تعیق بیافتد تا سیگنال‌های ثانویه دریافت شود. به‌عنوان مثال، در برخی گونه‌ها لازم است گیاه دو طول روز متفاوت را دریافت کند و یا برخی گونه‌ها نیاز دارند تا گیاه، تیمار سرمایی و درادامه طول روز مشخص را دریافت کند. در برخی گونه‌های دیگر وجود یک محرک القای گلدهی به‌طور مداوم موردنیاز است و نبود آن باعث برگشت گلدهی می‌شود. اغلب القای گلدهی و شروع آن اتفاق می‌افتد اما نمو گل صورت نمی‌گیرد که اصطلاحاً به آن خواب گفته می‌شود. یک سیگنال محیطی یا یک‌سری نشانه‌های محیطی لازم است تا خواب شکسته شود. این پدیده بیشتر در گونه‌های چوبی که در بهار گل می‌دهند شایع است (اروین، ۲۰۰۵).

فیزیولوژی زمان گلدهی

(الف) عوامل محیطی

در شرایط طبیعی نواحی معتدله، عوامل زیادی در طبیعت، زمان گلدهی را تحت‌تأثیر قرار می‌دهند. این عوامل قابل‌پیش‌بینی یا غیرقابل‌پیش‌بینی هستند. بنابراین گیاه از این عوامل برای

تعیین زمان تولیدمثل استفاده می‌کند. عواملی که قابل پیش‌بینی هستند به‌عنوان عوامل اصلی یا اولیه شناخته می‌شوند. این عوامل شامل تغییرات سالانه در طول روز و دوره سرمای زمستانه (ورنالیزاسیون) است. عواملی چون دمای روزانه، انتگرال نوری (طول روز $\times$ تابش) و دسترسی آب هم جزو فاکتورهای محیطی هستند که کمتر قابل پیش‌بینی هستند. این عوامل به‌عنوان فاکتورهای ثانویه شناخته می‌شوند و تنها تعدیل‌کننده فاکتورهای اصلی هستند. کنترل پارامترهای محیطی طول روز، دما و حضور آب به گیاه این امکان را می‌دهد تا گلدهی را در فصل مناسب انجام دهد. در نهایت عوامل غیرقابل پیش‌بینی یا ثالثیه مانند دسترسی مواد غذایی، کیفیت نور و گیاهان مجاور هستند که گیاه به‌صورت ناحیه‌ای با آن مواجه است. در بعضی مواقع اثر گیاهان مجاور محدود به کیفیت نور می‌شود اگرچه بر سر نور، آب و مواد غذایی رقابت می‌کنند (برنیر و پرلوکس، ۲۰۰۵).

اگرچه چنین دسته‌بندی نشان‌دهنده اهمیت عوامل اصلی کنترل‌کننده گلدهی است اما درواقع شرایط به این سادگی نیست. دو عامل اصلی (طول روز و ورنالیزاسیون) می‌توانند جایگزین یکدیگر شوند و حتی می‌توانند توسط عوامل ثانویه یا ثالثیه جایگزین شوند (جدول ۱-۳). به‌عنوان مثال، سرکوب گلدهی در گیاه روزبلند چچم (*Lolium temulentum*) و گیاهان روزکوتاه توق و *Pharbitis nil* در شرایط بهینه طول روز با استرس خشکی و یا به‌وسیله نیتروژن اضافی در گیاه روزبلند خردل و روزکوتاه سویا اشاره نمود. همچنین مشخص شده که عوامل اصلی نیز می‌توانند تنها در شرایطی خاص به‌صورت مشروط باشد. به‌عنوان مثال، گیاه گوشواره‌ای (*Calceolaria*) که در شرایط تابش زیاد، نیاز به ورنالیزاسیون ندارد در شرایط تابش کم، نیاز به ورنالیزاسیون دارد. جالب‌توجه اینکه در بیشتر مطالعات انجام‌شده روی تداخلات محیطی دو عامل مورد بررسی قرار رفته و هرکدام در شرایط بهینه بوده است. چنین شرایطی در طبیعت رخ نمی‌دهد و به‌طور طبیعی چندین عامل همزمان تغییر می‌کند و متقابلاً شرایط بهینه برای هریک از این عوامل را تحت‌تأثیر قرار می‌دهد. به‌عنوان مثال، مشخص شده بسیاری از گیاهانی که وابسته به طول روز هستند طول روز بحرانی آنها برای گلدهی تحت‌تأثیر دمای محیط قرار می‌گیرد. به‌همین دلیل وقتی دامنه‌ای از سطوح بیش از دو عامل مورد بررسی قرار می‌گیرد شرایط بسیار پیچیده می‌شود (برنیر و پرلوکس، ۲۰۰۵).

جدول ۱-۳ نمونه‌هایی از عواملی که می‌توانند جایگزین عوامل اصلی در کنترل زمان گلدهی شوند (برنیر و پرلوکس، ۲۰۰۵)

عوامل اصلی	عامل جایگزین در شرایطی عمل می‌کند که عامل اصلی در شرایط مناسب نباشد	مثال‌هایی از گونه‌های گیاهی
طول روز بلند	ورنالی‌اسیون	<i>Silene armeria</i> ، <i>Blitum</i> sp.، <i>Anagallis arvensis</i> ، <i>Sinapis alba</i>
	دمای محیطی بالا	<i>Rudbeckia bicolor</i> ، <i>Samolus parviflorus</i> ، <i>Silene armeria</i>
	تابش زیاد	<i>Sinapis alba</i> ، <i>Brassica campestris</i>
	دسترسی کم نیتروژن	<i>Sinapis alba</i> ، late-flowering pea lines
روز کوتاه	ورنالی‌اسیون	<i>Perilla</i> sp.، <i>Pharbitis nil</i> ، Maryland mammoth tobacco
	دمای محیطی بالا	<i>Chenopodium polyspermum</i>
	تابش زیاد	<i>Pharbitis nil</i>
	تابش کم	<i>Perilla</i> sp.، <i>Salvia occidentalis</i>
	دسترسی کم نیتروژن	<i>Perilla</i> sp.، <i>Pharbitis nil</i>
ورنالی‌اسیون روز بلند		Late-flowering pea lines، <i>Geum urbanum</i>
روز کوتاه		Some winter cereals and perennial grasses، kohlrabi
	دمای محیطی بالا	<i>Scrofularia</i> sp.، <i>Festuca arundinacea</i>
	دمای محیطی بالا و تابش زیاد	Shuokan chrysanthemum

(ب) عوامل درونی

در پاسخ به گلدهی، گیاه علاوه بر دریافت سیگنال‌های محیطی، پاسخ‌های درونی مرتبط با گلدهی مانند اندازه گیاه، تعداد گره یا سن را نیز کنترل می‌کند. در بسیاری از دوساله‌ها یا تک‌بارده‌های چندساله اندازه گیاه مهم‌تر از سن آن است. به عنوان مثال، معمولاً گیاهان دوساله که در شرایط غنی از منابع مانند مزارع یا باغات پرورش داده شده باشند در سال دوم گل می‌دهند اما در محیط طبیعی اغلب در سال سوم یا چهارم و یا حتی دیرتر گل می‌دهند که به آنها دوساله‌های تأخیری یا چندساله‌های تک‌بارده گویند. در بسیاری از مطالعات مزرعه‌ای انجام شده در این گیاهان مشخص شده بهترین پیشگویی زمان گلدهی، رسیدن به یک اندازه آستانه است. در بین گونه‌ها و اکوتیپ‌های مختلف این حد آستانه اندازه گیاه در

القای گلدهی بسیار متفاوت است. این نتایج با مشاهدات فیزیولوژی که نشان می‌دهد حذف کامل یا نسبی برگ (هرس گیاه) باعث تأخیر یا حتی ممانعت از پاسخ بسیاری از گیاهان به ورنالیزاسیون یا طول روز بهینه می‌شود مشابه است. اندازه گیاه به‌طور مستقیم با مقدار منابع تجمع‌یافته مرتبط است بنابراین بستگی به دمای محیط، تابش، دسترسی آب و مواد غذایی و حضور یا عدم حضور گیاه همجوار دارد. به عبارت دیگر، در شرایط طبیعی که بسیاری از عوامل در سطح بهینه نیستند عوامل ثانویه و ثالثیه در تعیین زمان گلدهی اهمیت بیشتری نسبت به عوامل اصلی دارند. برعکس گلدهی در جمعیت‌های طبیعی، یک‌ساله‌ها اغلب به‌وسیله عوامل اصلی مانند طول روز و فارغ از اندازه گیاه یا سن کنترل می‌شود. طول دوره شرایط القایی موردنیاز گلدهی تحت تأثیر سن، دما و تابش قرار می‌گیرد. تمایل گیاه برای گلدهی صرف‌نظر از آنکه آیا در شرایط القایی است یا نه با افزایش سن، افزایش می‌یابد. رابطه معکوسی بین سن گیاه و تعداد روزهای کوتاه موردنیاز برای گلدهی در *P. nil* وجود دارد (برنیر و پریلوکس، ۲۰۰۵).

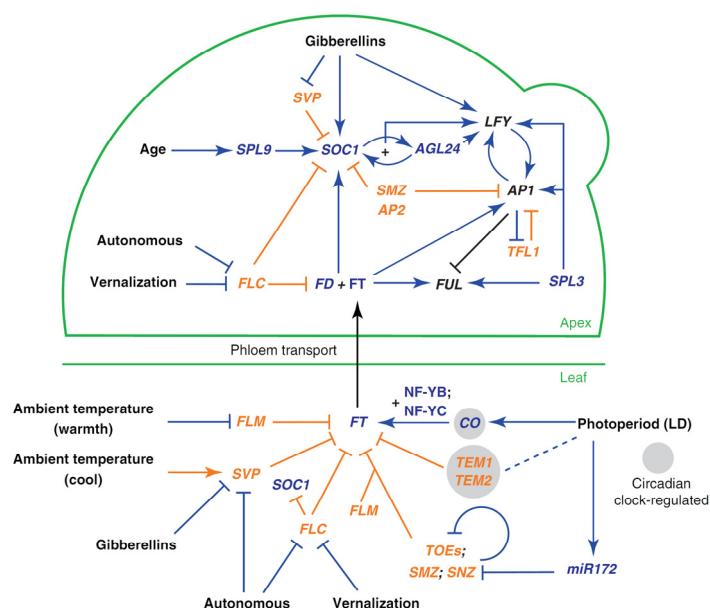
نمو گل

به محض القا و شروع گلدهی، بایستی نمو موفقیت‌آمیز گل ادامه یابد تا گلدهی موفقیت‌آمیزی داشته باشیم. نمو خوب گل نیاز به شرایط محیطی خاصی دارد. به عنوان مثال، برخی گونه‌ها نیاز به طول روز خاصی دارند که ممکن است متفاوت از مرحله القا باشد. علاوه بر این، گونه‌ها ممکن است نیاز حداقلی تابش داشته باشند. همچنین دما گلدهی را تحت تأثیر قرار می‌دهد (اروین، ۲۰۰۵).

کنترل مولکولی زمان گلدهی

مسیرهای اصلی کنترل زمان گلدهی

اصولاً بیشتر کارها در زمینه شناسایی مسیرهای مولکولی زمان گلدهی روی گیاه آرابیدوپسیس انجام شده است. آرابیدوپسیس گیاه روزتی است که گلدهی در آن در طول روز بلند، با ورنالیزه شدن، افزایش دمای محیط (از حدود 15°C به 25°C)، نسبت پایین نور قرمز به



شکل ۳-۱ شمایی کلی از ژن‌های دخیل در کنترل زمان گلدهی و نحوه تعامل آنها با هم. (اقتباس از ولمر و ریچمن، ۲۰۱۰)

مادون‌قرمز در نور ورودی و دسترسی کم مواد غذایی تسریع می‌شود. پاسخ گلدهی به این عوامل محیط شامل چندین مسیر سیگنالی است که در نهایت منجر به تنظیم ژن‌های تعیین هویت مریستم گل می‌شود (برنیر و پرلوکس، ۲۰۰۵).

براساس مطالعات انجام‌شده روی موتانت‌های نقص عملکرد در گیاه آراییدوپسیس و یا بررسی گیاهان تراریخته، حدود ۱۸۰ ژن که در کنترل زمان گلدهی نقش دارند، شناسایی شده‌اند. شکل ۳-۱ شمایی کلی از ژن‌ها و پروتئین‌هایی که در شروع گلدهی دخیل هستند را نشان می‌دهد. هر یک از ژن‌ها براساس فعالیت زمانی و مکانی آنها در برگ‌ها یا مریستم نوک شاخه مشخص شده‌اند.

جالب‌توجه اینکه طی القای گلدهی چندین ژن بیش از یک‌بار و در بافت‌های مختلف بیان می‌شوند. بسیاری از این ژن‌ها در شبکه‌ای مشتعل بر شش مسیر اصلی که زمان گلدهی

را تعیین می‌کنند، حضور دارند. این شش مسیر اصلی شامل طول روز، ورنالیزاسیون، دمای محیط، سن، مستقل و جیبرلیک‌اسید می‌باشد. مسیرهای طول روز و ورنالیزاسیون، گلدهی را در پاسخ به تغییرات فصلی در طول روز و دما کنترل می‌کنند. مسیر دمای محیط به دمای قابل‌رشد روزانه پاسخ می‌دهد. مسیرهای سن، مستقل و جیبرلیک به‌صورت مستقل از محرک‌های محیطی عمل می‌کنند. شش مسیر کنترلی به‌طور توأمان، تعداد محدودی ژن کلیدی به‌نام ائتلاف‌دهنده گلدهی را کنترل می‌کنند. این ژن‌ها با دریافت سیگنال از این مسیرها زمان گلدهی را تعیین می‌کنند. ژن‌های *FT* و *SOCL* از ژن‌های ائتلاف‌دهنده گلدهی هستند که هر دو نمو گل را تسریع می‌بخشند. علاوه‌براین، زمان گلدهی تحت‌تأثیر سایر محرک‌های محیطی مانند بالانس طول موج‌های مختلف نور یا دسترسی به‌مقدار کافی مواد غذایی قرار می‌گیرد اما نحوه عمل آنها در این شش مسیر مشخص نیست. در ادامه به برخی از مسیرهای اصلی و مهم پرداخته می‌شود (فورنارا و همکاران، ۲۰۱۰).

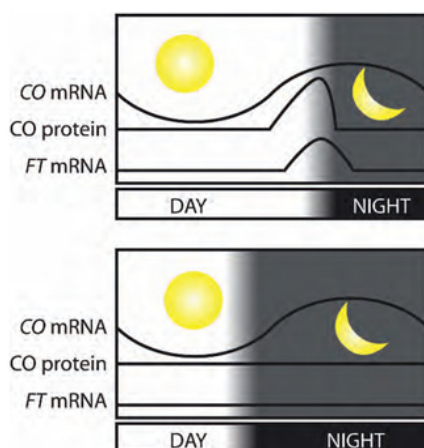
(الف) مسیر طول روز

این مسیر سیگنالی، گلدهی را در پاسخ به طول روز تسریع می‌کند و شامل ژن‌های کدکننده فتورسپتورهای و یک ساعت زیستی موردنیاز برای اندازه‌گیری صحیح زمان شبانه‌روزی می‌باشد. گیاهان دارای تنوعی از فتورسپتورها شامل فیتوکروم‌ها (PHY) که طول‌موج‌های قرمز و مادون‌قرمز را جذب می‌کنند و کریپتوکروم‌ها (CRY)، فوتوتروپین‌ها (PHOT) و خانواده FKF1/LKP2/ZTL که نور آبی و UV-A را جذب می‌کنند، می‌باشند. در آراییدوپسیس ۵ فیتوکروم (A-E) شناسایی شده است که فیتوکروم A بیشترین نقش را در درک طول روز بلند دارد. برعکس، فیتوکروم‌های پاسخ‌دهنده به نور قرمز نقشی ثانویه در تنظیم زمان گلدهی وابسته به طول روز دارند. درحقیقت، گیاه آراییدوپسیس نوع وحشی رشدیافته در نور قرمز، شرایط روزبلند را از روزکوتاه تشخیص نمی‌دهد. به‌هرحال، در درک طول روز فیتوکروم B در تعامل با فیتوکروم A و کریپتوکروم ۲ (CRY2) مشارکت می‌کند. برعکس آراییدوپسیس، موتانت‌های *phyA* در برنج تفاوت چندانی در زمان گلدهی نشان نمی‌دهند. این درحالی است که موتاسیون در یکی از ژن‌های *phyB* یا *phyC* باعث زودگلدهی نسبی در شرایط روزبلند این گیاه شد. اما موتانت‌های مضاعف حاوی ژن موتانت *phyA* و یکی از

ژن‌های *phyB* یا *phyC* باعث زودگلدهی قابل توجه شد که نشان می‌دهد در برنج این فیتوکروم‌ها، فتورسپتورهای اصلی وابسته به طول روز هستند. در همین رابطه، موتانت *se5* برنج که در آن بیوستتر کروموفور فیتوکروم تحت تأثیر قرار گرفته بود نسبت به طول روز غیرحساس شده و در تمام شرایط طول روزی زود گل داد. در آراییدوپسیس نور آبی باعث تحریک گلدهی می‌شود، در این شرایط کریپتوکروم ۲ همراه با کریپتوکروم ۱ و فیتوکروم A زمان گلدهی را تنظیم می‌کند. در این فرایند، کریپتوکروم ۲ به صورت فیزیکی به فیتوکروم B متصل شده و مانع اثر منفی آن روی القای گلدهی می‌شود. در برنج، سه کریپتوکروم به نام‌های *OsCRY1a*، *OsCRY1b* و *OsCRY1c* شناسایی شده که تنها آخری در تسریع زمان گلدهی نقش دارد (جاریلو و همکاران، ۲۰۰۸).

در گیاه آراییدوپسیس گلدهی در شرایط روزبلند تابستان تحریک می‌شود و بالعکس در شرایط طول روز کوتاه در زمستان سرکوب می‌شود. مسیر طول روز این نوع پاسخ را کنترل می‌کند و در برگ‌ها از طریق یک آبشار سیگنالی شامل GI و تنظیم‌کننده‌های رونویسی *CO* عمل می‌کند. پروتئین *CO* با شروع رونویسی از ژن‌های *FT* و *Tsf* گلدهی را تحریک می‌کند. در سطح پس از رونویسی، *CO* در شرایط تاریکی توسط لیگاز یوئیکوئیتین به نام COP1 و در صبح به وسیله مسیری که توسط فتورسپتورهای فیتوکروم B (*PHYB*) فعال می‌شوند تجزیه می‌شود (فورنارا و همکاران، ۲۰۱۰). در نتیجه، در روزهای بلند، میزان mRNA ژن *CO* در غروب به حداکثر میزان خود می‌رسد اما در روزهای کوتاه این رونویسی به حداکثر خود نمی‌رسد (شکل ۲-۳).

به نظر می‌رسد سیگنالی وجود دارد که وقتی میزان رونویسی از ژن *CO* در غروب روزبلند به حداکثر خود می‌رسد پروتئین *CO* را فعال می‌کند. این نحوه تنظیم پدیده شب‌شکنی را توجیه می‌کند که با در معرض قرارگیری کوتاه گیاه در نور قرمز در وسط شب بلند شرایط به عنوان شب کوتاه در نظر گرفته می‌شود. از آنجا که میزان mRNA در طول شب زیاد است، نوردهی کوتاه شبانه باعث تثبیت مقدار کافی پروتئین *CO* شده و بیان *FT* را تحریک می‌کند (دیویس، ۲۰۱۱). در برنج، که گیاهی روزکوتاه است، زمان خوشه‌دهی تحت کنترل طول روز است. ژن‌های کلیدی در این مسیر *Hd1* (از اورتولوگ‌های *CO*)، *Ehd1* و *Se5* هستند که

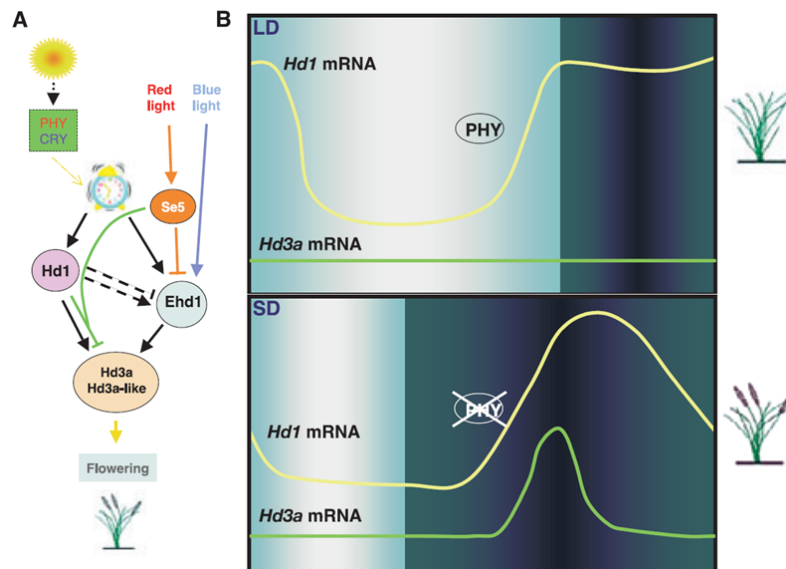


شکل ۲-۳ بیان ژن *CO* مبنای مولکولی درک طول روز در آرابیدوپسیس. الگوی بیان ژنهای *CO* و *FT* و پروتئین *CO* در شرایط روز بلند (LD) و روز کوتاه (SD) نشان داده شده است. از آنجا که پروتئین *CO* در شرایط نوری باثبات است، می‌تواند باعث بیان ژن *FT* و شروع گلدهی شود. برعکس در شرایط روز کوتاه بیشترین فراوانی mRNA ژن *CO* تنها در شرایط تاریکی است و پروتئین *CO* تجمع نمی‌یابد، در نتیجه *FT* بیان نمی‌شود و گلدهی به تأخیر می‌افتد. (اقتباس از دیویس، ۲۰۱۱)

طی فرایندی بیان ژن *Hd3* (از اورتولوگ‌های *FT*) و در نتیجه زمان خوشه‌دهی را کنترل می‌کند (شکل ۳-۳) (جاریلو و همکاران، ۲۰۰۸).

(ب) مسیر ورنالیزاسیون

بسیاری از گیاهان نیاز ورنالیزاسیونی دارند بدین معنی که تا گیاه برای مدت مشخصی در معرض سرما قرار نگیرد از گلدهی ممانعت می‌شود و تضمینی است بر اینکه تولید بذر زمانی اتفاق می‌افتد که شرایط محیطی در بهار مناسب است. با در معرض قرارگیری گیاه به مدت مشخص در دمای پایین از طریق سرکوب ژن *FLC* باعث گلدهی می‌شود. ژن *FLC* از فاکتورهای رونویسی خانواده MADS-box است که به عنوان یک بازدارنده قوی گلدهی عمل می‌کند. فعالیت این ژن در واریته‌های مختلف آرابیدوپسیس کمی متفاوت است و علت آن تنوع در زمان گلدهی مشاهده شده در بین این گیاهان است. مسیر ورنالیزاسیون با خاموشی ژن *FLC* در پاسخ طولانی مدت به دمای پایین باعث گلدهی می‌شود. در آرابیدوپسیس با



شکل ۳-۳ مبنای مولکولی گلدهی وابسته به طول روز در برنج. (A) اجزای ژنتیکی که در تنظیم گلدهی وابسته به طول روز در برنج شرکت می‌کنند. ساعت زیستی بیان ژن *Hd1* را کنترل می‌کند و ژن *Ehd1* تحت کنترل نور و ساعت زیستی است. ژن *Se5* در سنتز فیتوکروم نقش دارد. ژن‌های *Hd1* و *Ehd1* در تعامل با هم از طریق کنترل بیان ژن *Hd3* زمان دقیق خوشه‌دهی برنج را تنظیم می‌کنند. برعکس در شرایط طول روز بلند ژن *Hd1* گلدهی را به تأخیر می‌اندازد و این سرکوب وابسته به فیتوکروم است (خط سبز). (B) تصویر شماتیکی از بیان *Hd1* و *Hd3a* در یک دوره ۲۴ ساعته در شرایط طول روز بلند و کوتاه را نشان می‌دهد. در شرایط طول روز بلند، پروتئین *Hd1* در معرض نور روز قرار می‌گیرد و طی فرایندی که وابسته به فیتوکروم‌ها است *Hd3a* بیان نمی‌شود و در نتیجه تأخیر در خوشه‌دهی برنج رخ می‌دهد. برعکس در شرایط طول روز کوتاه، عدم حضور فیتوکروم‌های فعال، پروتئین *Hd1* باعث بیان ژن *Hd3a* و در نتیجه خوشه‌دهی می‌شود. (اقتباس از جاریلو و همکاران، ۲۰۰۸)

در معرض قرارگیری گیاه در دمای پایین در اولین مرحله، رونویسی معکوس در مکان ژنی *FLC* صورت می‌گیرد که باعث تولید *COOLAIR* RNA و در نتیجه خاموشی ژن *FLC* می‌شود. با ادامه سرما، در مرحله دوم رونویسی از ژن *FLC* از ناحیه‌ای در اینترون ۱ شروع و به صورت سنس انجام می‌شود که به آن *COLD AIR* گفته می‌شود. این RNA همراه با *PRC2* باعث خاموشی ژن *FLC* می‌شود. طی آزمایشی با کاهش بیان *COLD AIR* با کمک

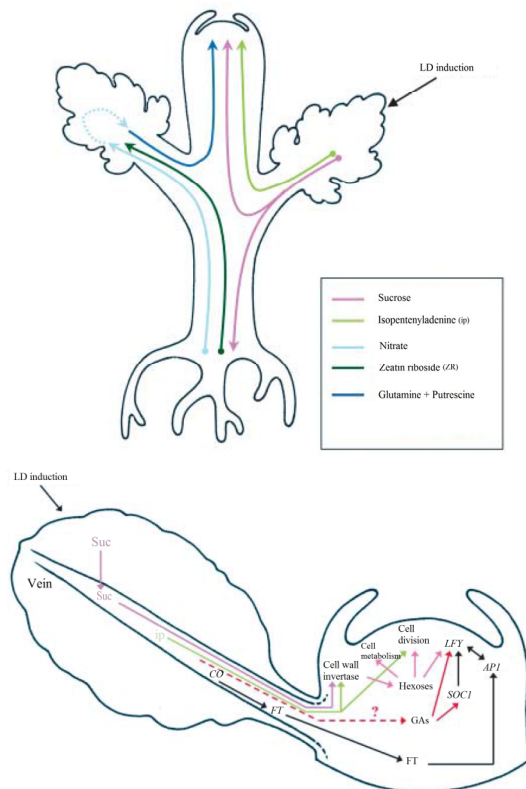
RNAi مشخص شد که *COLD AIR* برای شروع سرکوب *FLC* لازم نیست اما برای حفظ سرکوب بعدی لازم است. در ادامه برای حفظ شرایط سرکوب ژن *FLC* حتی زمانی که گیاه در شرایط گرم قرار گیرد، نیاز به برخی تغییرات هیستونی در کروماتین لوکوس *FLC* دارد. در این حین، کمپلکس DHD-PCR2 در ناحیه‌ای خاص از اینترون ۱ ژن *FLC* تشکیل می‌شود و دو پروتئین VIN3 و VRN2 از اجزای آن هستند. این کمپلکس باعث تسريع متيله شدن هیستون ۳ لیزین ۲۷ (H3K27me3) می‌شود که در نتیجه خاموشی در سطح اپی ژنتیک صورت می‌گیرد (فورنارا و همکاران، ۲۰۱۰).

(ج) مسیر جیبرلین

جیبرلین (GA) یک تنظیم کننده رشد است و باعث تحریک گلدهی در آراییدوپسیس می‌شود. آنزیم GA20ox در مسیر بیوسنتز GA در چندین مرحله اکسیده کردن پیش ماده‌ها را کاتالیز می‌کند. موتاسیون‌هایی که در این مسیر بیوسنتزی باعث کاهش بیوسنتز GA می‌شوند و یا تجزیه GA را افزایش می‌دهند، بویژه تحت شرایط روز کوتاه باعث تأخیر در گلدهی می‌شوند. قبل از القای گلدهی غلظت GA زیست فعال (GA4) به طور فوری در مریستم افزایش می‌یابد. احتمالاً این GA4 از قسمت‌های دیگر گیاه به سمت مریستم حرکت می‌کند زیرا mRNA ی کدکننده آنزیم‌هایی که GA20ox و دیگر GAها را سنتز می‌کنند در مریستم تجمع نمی‌کنند. به هر حال، در پاسخ به طول روز بلند این mRNAها در دمبرگ افزایش می‌یابد و نشان می‌دهد که طی القای گل، دمبرگ یک سایت بیوسنتز GA است. آنزیم GA20x جیبرلین را با افزودن یک گروه هیدروکسیل به آن غیرفعال می‌کند. سنتز جیبرلین در گیاه تحت تأثیر نوع بافت، شرایط محیطی نظیر طول روز و نور قرار می‌گیرد، همچنین اکسین هم به عنوان یک تنظیم کننده رشد در سنتز جیبرلین‌های زیست فعال نقش ایفا می‌کنند (فورنارا و همکاران، ۲۰۱۰).

مدل تلفیقی کنترل زمان گلدهی

در مدل پیشنهادی، کنش متقابل بین عوامل مؤثر در گلدهی نظیر ساکارز و تنظیم کننده‌های رشد و ژن‌های دخیل در گلدهی مشخص شده است (شکل ۴-۳). در این مدل ساکارز نقش دوگانه دارد. علاوه بر نقش مستقیم در انگیزش گل، از آنجا که در بیشتر گیاهان جزء اصلی



شکل ۳-۴ تصویر بالا، نمایی از حرکت راه دور سیگنال‌های گلدهی در گیاه خردل القاشده برای گلدهی در شرایط روز بلند را نشان می‌دهد. به محض افزایش طول روز، به سرعت جریان ساکارز و ip در آوند آبکش و ZR و نیترات در آوند چوب تحت تأثیر قرار می‌گیرد و چندین ساعت بعد دیگر سیگنال‌ها نظیر گلوآمین و پوترسین در آوند آبکش جریان می‌یابد. تصویر پایین، مدلی از کنترل انگیزش گلدهی در گیاه آرابیدوپسیس و نقش ساکارز و تنظیم‌کننده‌های رشد را نشان می‌دهد. (اقتباس از برنیر و پرلوکس، ۲۰۰۵)

شیره آوند آبکش است به‌طور غیرمستقیم شدت جریان محلول بین مبدأ و مقصد را کنترل می‌کند. بعد از انتقال ساکارز به مریستم نوک شاخه، برخی سیگنال‌های راه دور که ممکن است تحریک‌کننده یا ممانعت‌کننده باشند وارد جریان ساکارز شده و باعث یک‌سری وقایع سلولی و مولکولی شده که باعث کنترل گلدهی می‌شود (ماتسوکاس، ۲۰۱۵).

پاسخ‌های مریستم

طی القای گلدهی، مریستم نوک شاخه که مریستم رویشی با قابلیت تولید برگ است به مریستم زایشی با قابلیت تولید گل تبدیل می‌شود. طی این فرایند مریستم بلندتر و گنبدی‌تر می‌شود. این تغییرات مرتبط با تغییرات شدید در بیان برخی ژن‌ها از جمله ژن *SOCI* است. بیان ژن *SOCI* زمانی اتفاق می‌افتد که گیاه از شرایط روز کوتاه به روز بلند منتقل شود، به‌علاوه، این ژن به دیگر مسیرهای القای گل نیز پاسخ می‌دهد. به‌عنوان مثال، این ژن به‌وسیله GA و سن فعال می‌شود اما در مسیر ورنالیزاسیون و دمای محیط از طریق بازدارندگی مستقیم به‌وسیله ژن‌های *FLC* و *SVP* سرکوب می‌شود. فعالیت *SOCI* در شرایط طول روز بلند نیازمند FT است. پروتئین FT از طریق تعامل با فاکتور رونویسی از نوع bZIP به‌نام FD و افزایش مستقیم رونویسی از فاکتور رونویسی *API* باعث شروع نمو گل می‌شود. فعالیت *SOCI* در مریستم منجر به تغییرات در بیان ژن‌ها شده و به‌تبع آن تغییرات در شکل رخ داده و مریستم رویشی به یک مریستم زایشی تبدیل می‌شود. این ژن‌ها شامل فاکتورهای رونویسی *LFY*، *SPLs* و *AGL24* هستند. در مریستم زایشی گل، پروتئینی به‌نام TFL1 وجود دارد که از نظر توالی شباهت زیادی با FT دارد و از بیش‌بیین mRNA ژن‌های *API* و *LFY* ممانعت می‌کند. این محدودیت بیان ژن‌های *API* و *LFY* در سلول‌هایی که به پریموردیای گل تبدیل می‌شوند تضمینی است بر اینکه توده‌ای از سلول‌های تمایز نیافته وجود داشته باشد که باعث ایجاد حالت رشد نامحدود در مریستم زایشی می‌شوند (فورنارا و همکاران، ۲۰۱۰).

آغازش پریموردیای اندام‌های گل

به‌محض آغازش گلدهی، یک‌سری تقسیمات و توسعه سریع سلول‌ها در جهات مختلف در ناحیه مریستم اتفاق می‌افتد و باعث به‌وجود آمدن مجموعه‌ای از سلول‌های متراکم که همان پریموردیای گل است می‌شود. در مراحل اولیه نمو گل وقتی که مریستم گل در چهار حلقه متراکم تقسیم شد، الگوی تقسیم سلولی آنها بستگی به موقعیت حلقه در مریستم گل دارد. طی اندام‌زایی، ژن‌های متعلق به گروه ABC که در بخش بعد توضیح داده می‌شود میزان تقسیم سلولی و جهت آن را کنترل می‌کنند. در نتیجه، تداوم حلقه‌های متحدالمرکز شکسته



شکل ۵-۳ تصویری از انگیزش گلدهی، ۱۲ هفته پس از انتقال به گلخانه در نارنج سه برگ تراریخته که ژن CIFT در آن بیش بیان شده است. (اقتباس از اندو و همکاران، ۲۰۰۵)

شده و در هر حلقه پریموردیای اندامی مشخص به وجود می آید که در ادامه طی نمو هر یک از اندامها، سلولها نقش خود را به عهده می گیرند (کویات کوسکا، ۲۰۰۶).

راهکارهای مهندسی ژنتیک در کنترل زمان گلدهی

کنترل زمان گلدهی در گیاهان مدل به شدت مورد بررسی قرار گرفته است و برخی ژنهای کلیدی در این مسیر شناسایی شده است. اگرچه زمان گلدهی یکی از صفات اصلی مرتبط با ارزش زینتی گیاهان است، اما تاکنون نتایج کمی در این خصوص انتشار یافته است. ژنهای *FT* و *SOCL* از ژنهای اصلی در

گلدهی هستند و اکثر سیگنالهای گلدهی به آنها ختم می شود. طی فرایند القای گلدهی، افزایش بیان این ژنها موجب تبدیل مریستم رویشی به زایشی می شود. از طریق بیولوژی مولکولی، بیان خارجی ارتولوگهای *FT* و *SOCL* در دیگر گونه ها به عنوان محرک گلدهی گزارش شده است (نلسون و همکاران، ۲۰۱۰). گیووانینی و همکاران (۲۰۰۲) گزارش کردند که انتقال ژن *CO* از آراییدوپسیس به *Osteospermum ecklonis* باعث افزایش ۳۰ درصدی گل در یک دوره گلدهی شد. همچنین بیان خارجی ژنهای *DoSOCL*، *OsSOCL* و *PvSOCL* از برنج، نوعی ارکیده و بامبو در آراییدوپسیس باعث زودگلدهی آن شد (لی و همکاران، ۲۰۰۴؛ دینگ و همکاران، ۲۰۱۳؛ لیو و همکاران، ۲۰۱۶). بیش بیان ارتولوگهای *FT* نیز باعث زودگلدهی شده است. به عنوان مثال، بیش بیان ژنهای *CiFT*، *SFT*، *Hd3a* و *BvFT2* از ارتولوگهای *FT* در برنج، گوجه فرنگی، نارنج سه برگ و چغندر قند باعث زودگلدهی و سرکوب آنها باعث تأخیر در گلدهی شد (شکل ۵-۳) (کوجیما و همکاران، ۲۰۰۲؛ اندو و همکاران، ۲۰۰۵؛ لیفسچیتز و همکاران، ۲۰۰۶؛ پین و همکاران، ۲۰۱۰).



شکل ۳-۶ کنترل زمان گلدهی در گلوکسینیا با دستورزی بیان *miR159* سمت راست گیاه تراریخته و سمت چپ گیاه شاهد. (اقتباس از لی و همکاران، ۲۰۱۳)

علاوه بر این پیوند گوجه‌فرنگی که در آن ژن *SFT* بیش‌بیان شده بود روی توتون روزکوتاه باعث گلدهی غیروابسته به طول روز آن شد. این پدیده سایر کارهای مربوط به پیوند که باعث زودگلدهی می‌شد را توجیه می‌کند (لیفسچیتز و همکاران، ۲۰۰۶؛ ونگ و همکاران، ۲۰۱۶). همچنین اودا و همکاران (۲۰۱۲) گزارش کردند که بیش‌بیان ژن *CsFTL3* (پارالوگ ژن *FT*) در داوودی می‌تواند باعث گلدهی این گیاه در شرایط طول روز بلند شود. بنابراین به‌نظر می‌رسد پروتئین *FT* به‌عنوان یک هورمون عمومی گلدهی شناخته می‌شود و توسط عوامل بالادستی مانند ارتولوگ‌های *CO* کنترل می‌شود.

همچنین برای کنترل زمان گلدهی می‌توان از *miRNAs* کمک گرفت. *miR156* به‌عنوان کنترل‌کننده منفی زمان گلدهی در طول روز کوتاه است. بیش‌بیان و سرکوب *miR156* در گلوکسینیا به‌ترتیب باعث دیرگلدهی و زودگلدهی قابل‌توجه در این گیاه شد (شکل ۳-۶) (لی و همکاران، ۲۰۱۳). اگرچه اکثر کارهای انجام‌شده درخصوص کنترل زمان گلدهی روی گیاهان غیرزینتی انجام شده است اما نتایج به‌دست‌آمده را می‌توان به گیاهان زینتی هم تعمیم داد و پیش‌بینی درستی از نحوه پاسخ گیاه داشت.

اگرچه اکثر کارهای تحقیقاتی درخصوص مهندسی ژنتیک کنترل زمان گلدهی در گیاهان غیرزینتی انجام شده است اما با توجه به اینکه ژن‌های ارتولوگ در گیاهان مختلف

عملکرد مشابهی دارند با شناسایی این ژن‌ها در گیاهان زینتی و تغییر بیان آنها می‌توان به الگوی فنوتیپی مشابهی رسید. لذا با تغییر بیان ارتولوگ‌های ژن‌های *FT* و *SOC* و همچنین miR156 می‌توان زمان گلدهی را در گیاهان زینتی به‌خوبی کنترل کرد.

نتیجه‌گیری

در این بخش به‌برخی عوامل مهم و تأثیرگذار در القای گلدهی، شروع گلدهی و نمو آن پرداخته و سعی شد به مبانی فیزیولوژیکی و مولکولی آنها اشاره شود. درک کامل اینکه چه عواملی در سطح محیطی، فیزیولوژی و یا مولکولی در گلدهی گیاهان زینتی مؤثر هستند می‌تواند به موفقیت‌آمیز بودن برنامه‌های اصلاحی و مدیریت پرورش کمک کند. عوامل تأثیرگذاری چون طول روز، ورنالیزاسیون، سن، دما و برخی عوامل دیگر مورد بررسی قرار گرفت و به نقش هریک از این عوامل از نظر بیولوژی مولکولی پرداخته و درنهایت به اهمیت مهندسی ژنتیک در کمک به کنترل این فرایندها اشاره شد. با گسترش علم بیوتکنولوژی و تکنیک‌های مولکولی آن، پیشرفت‌های چشمگیری به‌سمت درک جنبه‌های مختلف نمو گل و تعریف مسیرهای ژنتیکی مولکولی کنترل‌کننده تشکیل گل صورت گرفته است. دراین‌حین، ژن‌های جدیدی شناخته شده‌اند که به‌طور بالقوه الگوهای گلدهی زود هنگام را ایجاد می‌کنند و سلول‌های مختلف و بافت‌های اندام‌های گل را تولید می‌کنند. بینش به‌دست‌آمده از این مطالعات، طرحی روشن از مکانیسم‌های مولکولی درگیر در نمو گل را نشان می‌دهد. درک نمو گل، با توجه به نقش آن در بهبود صفاتی از جمله عملکرد دانه در گونه‌های غلات، همچنین رسیدن میوه و کیفیت درختان مرکبات و گیاهان باغی مانند توت‌فرنگی، گوجه‌فرنگی و فلفل زمینه مطالعاتی مهمی در کشاورزی فراهم کرده است. از سوی دیگر، اکثر محصولات مهم کشاورزی و گیاهان دارویی و زینتی به‌نحوی وابسته به گلدهی می‌باشند، به‌گونه‌ای که گلدهی یا هدف اولیه محصول است و یا تولید یک محصول مستلزم گلدهی آن می‌باشد. بنابراین، با داشتن شرایط آب‌وهوایی مناسب، تسریع گلدهی در چنین گیاهانی می‌تواند نتیجه بسیار مطلوبی داشته باشد. تابه‌حال کارهای زیادی در کنترل زمان گلدهی از طریق مهندسی شرایط محیطی و با کاربرد تنظیم‌کننده‌های رشد انجام شده

است. از آنجاکه این دو ابزار باعث افزایش هزینه‌های تولید شده و همچنین استفاده از ترکیبات شیمیایی محدود شده است، لذا روش‌های جایگزین برای مهندسی گلدهی از طریق دستوری ژنتیکی آغاز شده است که مستلزم فهم مکانیسم‌های مولکولی وابسته به آن می‌باشد. به نظر می‌رسد لازم است تحقیقات منسجمی روی فیزیولوژی گلدهی و اساس مولکولی آن با هدف برآورده کردن نیاز مستمر تولیدکنندگان به برنامه‌ریزی دقیق، زمان‌بندی درست و فروش در صنعت گل و گیاهان زینتی داشته باشیم.

منابع

- Bernier, G. and Périlleux, C. 2005. A physiological overview of the genetics of flowering time control. *Plant Biotechnology Journal*, 3: 3-16.
- Davies, P.J. 2011. *Plant Hormones Biosynthesis, Signal Transduction, Action*. Springer; 3rd edition, pp 802.
- Dietz, K.J., Vogel, M.O. and Viehhauser, A. 2010. AP2/ EREBP transcript factors are part of gene regulatory networks and integrate metabolic, hormonal and environmental signals in stress acclimation and retrograde signalling. *Protoplasma*, 245: 3-14.
- Ding, L., Wang, Y. and Yu, H. 2013. Overexpression of *DOSOC1*, an Ortholog of Arabidopsis *SOC1*, Promotes Flowering in the Orchid *Dendrobium* Chao Parya Smile. *Plant Cell Physiol*. 54: 595-608.
- Endo, T., Shimada, T., Fujii, H., Kobayashi, Y., Araki, T. and Omura, M. 2005. Ectopic expression of an *FT* homolog from Citrus confers an early flowering phenotype on trifoliate orange (*Poncirus trifoliate* L. Raf.). *Transgenic Res* 14:703-712.
- Erwin, J. 2005. Factors Affecting Flowering in Ornamental Plants. In: McDonald, M.B. and Kwong, F.Y. (eds). *Flower Seeds Biology and Technology*. CABI Publishing, pp 87-116.
- Fornara, F., de Montaigu, A. and Coupland, G. 2010. Control of Flowering in Arabidopsis. *Cell*, 141: 550.e1.
- Giovannini, A., Morreale, G., Berio, T., Mascarello, C. and Allavena, A. 2002. Modification of flowering time in *Osteospermum ecklonis* L. by *CONSTANS* gene. *Acta Hort*. 572: 163-167.
- Jarillo, J.A., del Olmo, I., Gómez-Zambrano, A., Lázaro, A., López-González, L., Miguel, E., Narro-Diego, L., Sáez, D. and Piñero, M. 2008. Review. Photoperiodic control of flowering time. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 6: 221-244.
- Kojima, S., Takahashi, Y., Kobayashi, Y., Monna, L., Sasaki, T., Araki, T. and Yano, M. 2002. *Hd3a*, a Rice Ortholog of the Arabidopsis *FT* Gene, Promotes Transition to Flowering Downstream of *Hd1* under Short-Day Conditions. *Plant Cell Physiol*. 43: 1096-1105.

- Kwiatkowska, D. 2006. Flower primordium formation at the Arabidopsis shoot apex: quantitative analysis of surface geometry and growth. *J. Exp. Bot.* 57: 571-80.
- Lee, S., Kim, J., Han, J.J., Han, M.J. and An, G. 2004. Functional analyses of the flowering time gene *OsMADS50*, the putative *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO 1/AGAMOUS-LIKE 20 (SOC1/AGL20)* ortholog in rice. *Plant J.* 38: 754-764.
- Li, X., Bian, H., Song, D., Ma, S., Han, N., Wang J. and Zhu, M. 2013. Flowering time control in ornamental gloxinia (*Sinningia speciosa*) by manipulation of miR159 expression. *Annals of Botany* 111: 791-799.
- Lifschitz, E., Eviatar, T., Rozman, A., Shalit, A., Goldshmidt, A., Amsellem, Z., Paul Alvarez, J. and Eshed, Y. 2006. The tomato FT ortholog triggers systemic signals that regulate growth and flowering and substitute for diverse environmental stimuli. *PNAS*, 18: 6398-6403.
- Liu, S., Ma, T., Ma, L. and Lin, X. 2016. Ectopic expression of *PvSOC1*, a homolog of *SOC1* from *Phyllostachys violascens*, promotes flowering in Arabidopsis and rice. *Acta Physiol. Plant*, 38:1-9.
- Matsoukas, I.G. 2015. Florigens and antiflorigens: a molecular genetic understanding. *Essays Biochem.* 58: 133-149.
- Nelson, R.J., Denlinger, D.L. and Somers, D.E. 2010. Photoperiodism. *The Biological Calendar*. Oxford University Press. pp. 596.
- Oda, A., Narumi, T., Li, T., Kando, T., Higuchi, Y., Sumitomo, K., Fukai, S. and Hisamatsu, T. 2012. *CsFTL3*, a chrysanthemum *FLOWERING LOCUS T*-like gene, is a key regulator of photoperiodic flowering in chrysanthemums. *J. Exp. Bot.* 63: 1461-1477.
- Pin, P.A., Benlloch, R., Bonnet, D., Wremerth-Weich, E., Kraft, T., Gielen, J.J. and Nilsson, O. 2010. An antagonistic pair of *FT* homologs mediates the control of flowering time in sugar beet. *Science*, 330: 1397-1400.
- Wellmer, F. and Riechmann, J.L. 2010. Gene networks controlling the initiation of flower development. *Trends in Genetics*, 26:519-527.
- Weng, L., Bai, X., Zhao, F., Li, R. and Xiao, H. 2016. Manipulation of flowering time and branching by overexpression of the tomato transcription factor *SIZFP2*. *Plant Biotech. J.* 23: 1-12.

۴. تغییر ساختار گل و فرم گیاه

مقدمه

شکل و فرم گل از مهمترین خصوصیات گیاهان زینتی است. تولید فنوتیپ‌هایی با فرم‌های بی‌همتای گل یا گل‌های پرگلبرگ ارزش زینتی بیشتری نسبت به فرم‌های ساده دارند. به عنوان مثال تنها رُزهای پرگلبرگ به عنوان رُزهای شاخه‌بریده قابل فروش هستند و اندازه گل در ارکیده عامل مهم در اصلاح این گیاه است. در برنامه‌های اصلاحی گیاهان زینتی، تولید شکل‌های جدیدی از گیاهان زینتی از اهداف اصلی است. محققان با استفاده از روش‌های سنتی اصلاح نظیر هیبریداسیون، القای موتاسیون و پلی‌پلوئیدی فرم‌های بسیار جذابی در گیاهان به‌ویژه گیاهان زینتی ایجاد کرده‌اند و امروزه با گسترش علم بیوتکنولوژی و بیولوژی مولکولی توانسته‌اند تولید فرم‌های جدیدی از گل را به روش مهندسی ژنتیک تولید کنند.

در گیاهان گلدار، شکل‌های مختلف گل، نظیر شکل‌های ساده، نیمه‌پرگلبرگ و پرگلبرگ به صورت ژنتیکی کنترل می‌شود. فرم‌های پرگلبرگ در بسیاری از گیاهان نظیر تاج‌الملوک، بگونیا، همیشه‌بهار، رز، نرگس، پامچال و کاملیا مشاهده شده است. در گیاهان پرگلبرگ، موتاسیون باعث تبدیل پرچم به گلبرگ شده و افزایش تعداد اندام‌های گل یا تولید گل‌های ثانویه مشاهده می‌شود. بر همین اساس با انتخاب والدین مناسب می‌توان به روش هیبریداسیون، پرگلبرگی را به ارقام جدید منتقل کرد. در برخی گیاهان نظیر رُز، گل مینا، اطلسی، جعفری، شمعدانی و ایمپیشن پرگلبرگی صفتی غالب و در میخک غالبیت ناقص دارد. در داوودی گل‌های ساده به طور نسبی غالب و در آهار، شب‌بو و هورتانسیا غالب است. بسته به گیاه این صفت، به صورت تک یا چندژنی کنترل می‌شود (نینگ و همکاران، ۲۰۰۹؛ سویاما و همکاران، ۲۰۱۵).

جدول ۴-۱ اثر موتاسیون القایی در مورفولوژی گل و گیاه (اقتباس از اسچوم، ۲۰۰۳)

نوع تغییر	نوع گیاه
فرم بوته‌فشرده	بگونیا، فیکوس، کالانکوا، رز، <i>Dendranthema</i> ، <i>Callistephus</i> ، <i>Bidens</i> ، <i>Achimenes</i> ، <i>Weigela</i> ، <i>Streptocarpus</i> ، <i>Lonicera</i> ، <i>Kohleria</i> ، <i>Forsythia</i> ، <i>Euphorbia</i>
پاکوتاه و نیمه‌پاکوتاه	آنتوریوم، بگونیا، حسن یوسف، کوکب، میخک، ایمپیشن، کالانکوا، اطلسی، رودودندرون، <i>Streptocarpus</i> ، <i>Jasminum</i> ، <i>Forsythia</i> ، <i>Euphorbia</i> ، <i>Canna</i> ، <i>Brachycome</i> ، <i>Tibouchina</i> ، <i>Syringa</i>
پرشاخه	کالانکوا، آهار، <i>Lantana</i>
افزایش در اندازه گل	بگونیا، کوکب، میخک، یاس زرد، کالانکوا، <i>Dendranthema</i> ، <i>Crossandra</i> ، <i>Streptocarpus</i>
کاهش در اندازه گل	آلسترومریا، لیسانتوس، شمعدانی، آزالیا، رز، <i>Brachycome</i> ، <i>Achimenes</i> ، <i>Weigela</i> ، <i>Streptocarpus</i> ، <i>Ornithogalum</i> ، <i>Dendranthema</i> ، <i>Callistephus</i>
شکل گلبرگ	بگونیا، کوکب، ژربرا، کالانکوا، شمعدانی، اطلسی، آزالیا، لاله، <i>Brachycome</i> ، <i>Streptocarpus</i> ، <i>Rudbeckia</i> ، <i>Portulaca</i> ، <i>Dendranthema</i>
افزایش یا کاهش در تعداد گلبرگ	بگونیا، میخک، گلایول، سنبل، رز، <i>Portulaca</i> ، <i>Hibiscus</i> ، <i>Brachycome</i>
تبدیل گلچه‌های زبانه‌ای به لوله‌ای	ژربرا، آهار، <i>Dendranthema</i> ، <i>Brachycome</i>

موتاسیون ابزاری قدرتمند در ایجاد تنوع ژنتیکی است. بشر از موتاسیون‌های خودبه‌خودی و القایی به‌خوبی استفاده کرده و از فرم‌های جدید به‌وجودآمده در برنامه‌های اصلاحی بهره برده است. در گیاهان زینتی فرم‌های متنوعی از شکل گل و گیاه به‌روش موتاسیون ایجاد شده است (جدول ۴-۱). به‌عنوان مثال طی کار مشترک شرکت کیرین اگریپو و آژانس انژی اتمی ژاپن با استفاده از پرتوهای یونی واریته‌های جدیدی از میخک ایجاد و تجاری شده است (اوکامورا و همکاران، ۲۰۱۲).

یک استراتژی جدید و سریع در اصلاح شکل گل، دستکاری ژنتیکی ژن‌های تنظیم‌کننده تعیین هویت اندام گل است. در این رابطه به‌محض القای گلدهی و تشکیل مریستم گل یک‌سری تقسیمات و توسعه سریع سلول‌ها در جهات مختلف در ناحیه مریستم اتفاق می‌افتد و باعث به‌وجودآمدن پریموردیای گل می‌شود. این فعالیت‌ها تحت کنترل ژن‌های متعلق به گروه ABC هستند که میزان تقسیم سلولی و جهت آن را کنترل می‌کنند. در نتیجه طی نمو، هر یک از اندام‌ها نقش خود را به‌عهده می‌گیرند (کریزک و فلتچر ۲۰۰۵).

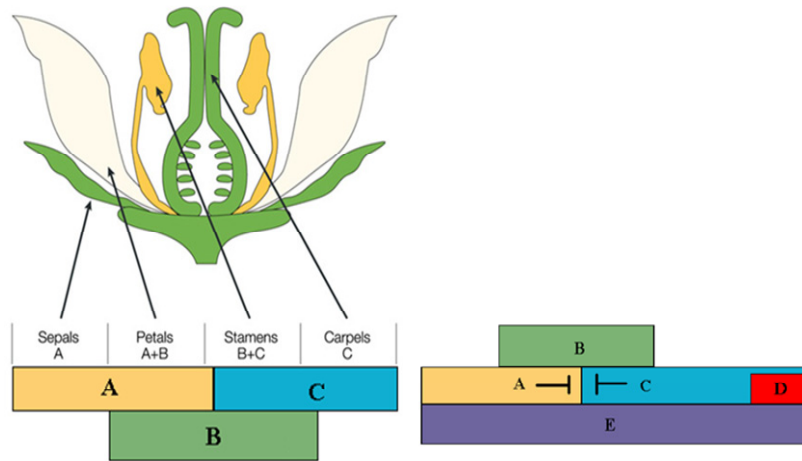
تعیین اندام‌های گل در مدل ABC

به محض تشکیل مریستم گل، این قسمت به چهار ناحیه تقسیم می‌شود. هر یک از ناحیه‌ها به آغازین‌های حلقه‌های مختلف گل تبدیل می‌شود که از خارج به داخل، شامل کاسبرگ، گلبرگ، پرچم و مادگی هستند. الگوی اولیه نمو سلول‌ها در مریستم گل توسط اجزای اصلی شبکه تنظیمی ژنی تعیین می‌شود که تحت عنوان ژن‌های ABC نامیده می‌شوند و شامل $AP1$ ، $AP2$ ، $AP3$ و PI هستند. براساس مطالعات در گیاهان موتانت آراییدوپسیس و گل میمون مدلی به نام مدل ABC برای گیاهان گلدار پیشنهاد شده که نشان‌دهنده عملکرد توأمان سه کلاس ژن‌ها (A، B و C) در کنترل نمو اندام‌های گل است. این مدل نقش ژن‌ها در تعیین اندام‌های گل را مشخص می‌کند. ژن‌های کلاس A شامل $AP1$ و $AP2$ در آراییدوپسیس در حلقه اول و دوم گل، ژن‌های گروه B مانند $AP3$ و PI در حلقه دوم و سوم و ژن‌های کلاس C مانند AG در حلقه سوم و چهارم بیان می‌شوند. چند سال بعد از پیشنهاد مدل ABC، مطالعات روی نمو تخمک در اطلسی منجر به شناسایی دو ژن $FBP7$ و $FBP11$ به عنوان گروه D شد. همچنین گروه دیگری از ژن‌ها به نام SEP شناسایی شدند که برای عملکرد مناسب ژن‌های گروه B و C ضروری هستند و در گروه E قرار گرفتند لذا مدل به ABCDE ارتقا یافت (شکل ۱-۴). همچنین برای تک‌په‌ای‌های غیرگراسی مانند لیلیوم و لاله که دارای ۶ گلبرگ در دو حلقه بیرونی هستند مدل تغییر یافته ABC پیشنهاد شد که در این مدل بیان ژن‌های کلاس B همانند حلقه‌های ۲ و ۳ به حلقه اول نیز امتداد یافته و باعث تبدیل کاسبرگ به گلبرگ شده است (کانو و همکاران، ۲۰۰۷).

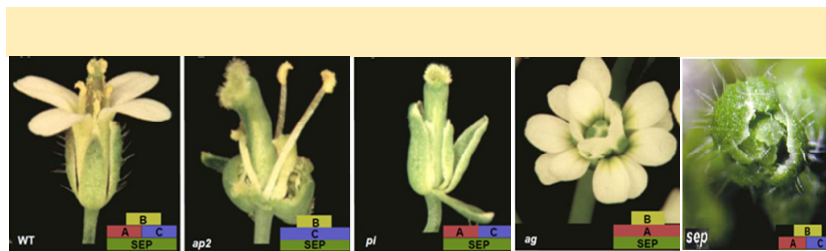
(الف) ژن‌های گروه A

ژن‌های گروه A برای نمو صحیح کاسبرگ و گلبرگ در مریستم گل ضروری هستند. موتاسیون در این ژن‌ها باعث القای مادگی در حلقه اول به جای کاسبرگ و پرچم در حلقه دوم به جای گلبرگ می‌شود (شکل ۲-۴).

مطالعات نشان داده بیش‌ترین ژن‌های گروه A در برنج و ژربرا باعث زودگلدهی آن‌ها شده و در ژربرا کوتولگی گیاه نیز مشاهده شده است (شکل ۳-۴) (کانو و همکاران، ۲۰۰۷؛ روکولاین و همکاران، ۲۰۱۰). بیش‌ترین ژن API -like در داوودی باعث زودگلدهی



شکل ۴-۱ مدل ABC در نمو گل و مدل توسعه یافته ABCDE. (اقتباس از پلاز و همکاران، ۲۰۰۰)



شکل ۴-۲ تصویری از گل آرابیدوپسیس، از چپ به راست گل طبیعی، موتانت *ap2*، موتانت *pi*، موتانت *ag* و موتانت *sep*. (اقتباس از کریزک و فلتچر، ۲۰۰۵)

دوهفته‌ای در شرایط طول روز کوتاه در این گیاه شد اما در شرایط طول روز بلند تفاوتی مشاهده نشد (شولگا و همکاران، ۲۰۱۱).

(ب) ژن‌های گروه B

ژن‌های گروه B نقش مهمی در کنترل نمو گلبرگ و پرچم در گیاهان گلدار دارند. موتاسیون در این گروه از ژن‌ها، باعث القای کاسبرگ به جای گلبرگ در حلقه دوم و مادگی به جای پرچم در حلقه سوم می‌شود (شکل ۴-۲). ساساکی و همکاران (۲۰۱۰) با بیش‌بین ژن



شکل ۳-۴ تصویری از کوتولگی در ژربرایی که ژن‌های گروه A در آن خاموش شده. (اقتباس از روکولاین و همکاران، ۲۰۱۰)

TfGLO در تورنیا گیاهی به دست آوردند که در سطح کاسبرگ تجمع آنتوسیانین را نشان می‌داد (شکل ۴-۴). خاموشی ژن *SIGLO* در گوجه‌فرنگی باعث تولید گلبرگ‌های سبزرنگ و پرچم‌های نرعیقیم شد (شکل ۴-۴) و خاموشی ژن‌های گروه B در گیاهی از خانواده لیلیوم به نام *Tricyrtis* sp باعث تبدیل دو حلقه گلبرگ به کاسبرگ شبه گلبرگی و تبدیل پرچم به اندام شبه مادگی شد (اوتانی و همکاران، ۲۰۱۶). همچنین خاموشی ژن *PfGLO2* در گیاه عروسک پشت‌پرده تنها بلوغ کرده را تحت تأثیر قرار داد (گو و همکاران، ۲۰۱۶). زنگ و همکاران (۲۰۱۲) گزارش کردند در گیاه نرعیقیم سیب‌پد *pummelo* که گلبرگ تاحدودی کوچکتر شده و تأخیر در نمو پرچم مشاهده می‌شود ژن‌های گروه B کاهش بیان یافته‌اند. هیرای و همکاران (۲۰۱۰) گزارش کردند که کاهش بیان ژن‌های *TgDEFa* و *TgDEFb* در لاله باعث تولید گلبرگ‌های شبه کاسبرگی در این گیاه می‌شود (شکل ۴-۴). سیروونگادام و یانگ (۲۰۰۹) ژن‌های *OMADS1* از نوعی ارکیده و *LMADS1* فاقد دومین M از لیلیوم را به لیسپانتوس انتقال دادند. گیاه لیسپانتوس حاوی ژن *OMADS1* تنها فنوتیپ زودگلدهی را نشان داد ولی لیسپانتوس حاوی ژن *LMADS1* گل بیشتری تولید کرد و تغییراتی در حلقه‌های دوم و سوم گل نیز مشاهده شد.



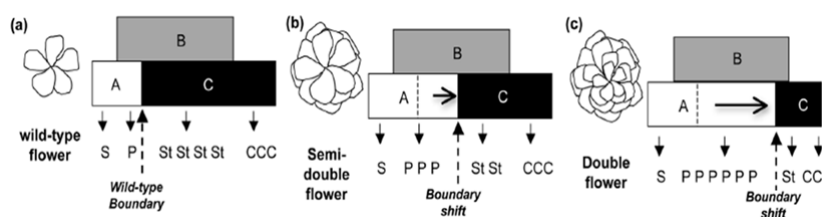
شکل ۴-۴. شکل راست، بیش بیان ژن *TfGLO* در تورنیا و تولید کاسبرگ‌های حاوی آنتوسیانین (چپ) و گل طبیعی (راست)، شکل وسط، تصویری از گل گوجه‌فرنگی که ژن *SIGLO* در آن خاموش شده (راست) و گل طبیعی (چپ) و شکل چپ، تصویر گل لاله‌ای که ژن‌های *TgDEF* در آن خاموش شده (راست) و گل طبیعی (چپ). (اقتباس از ساساکی و همکاران، ۲۰۱۰؛ هیرای و همکاران، ۲۰۱۰؛ گو و همکاران، ۲۰۱۶)

(ج) ژن‌های گروه C/D

ژن‌های گروه C/D نمو پرچم و مادگی را کنترل می‌کند و مانع فعالیت ژن‌های گروه A در حلقه سوم و چهارم می‌شود. در غیاب فعالیت ژن *AG* در حلقه سوم گلبرگ تولید می‌شود و مادگی به گل جدید با همین ساختار تبدیل می‌شود (شکل ۲-۴). علاوه بر این، خاموشی ژن *AG* در اطلسی، سیکلامن، ژربرا و *Tricyrtis macranthopsis* باعث تولید فنوتیپی مشابه موتانت‌های *ag* شده است (شکل ۴-۵) (تاناکا و همکاران، ۲۰۱۳؛ شریفی و همکاران، ۲۰۱۵). مطالعه‌ای که دوبویس و همکاران (۲۰۱۰) روی ژن‌های با گل طبیعی و پرگلبرگ انجام دادند گزارش کردند که دلیل پرگلبرگی محدود شدن بیان ژن *RhAG* در مرکز است درحالی که در گل طبیعی بیان این ژن وسیع‌تر بود (شکل ۴-۶). بررسی‌های بیشتر نشان داد که افزایش تعداد گلبرگ در ژن‌های هیبرید با میزان متیله شدن لوکوس *RhAG* در ارتباط است.



شکل ۴-۵. تصویری از سیکلامن پرگلبرگ که ژن *AG* در آن خاموش شده است. (تاناکا و همکاران، ۲۰۱۳)



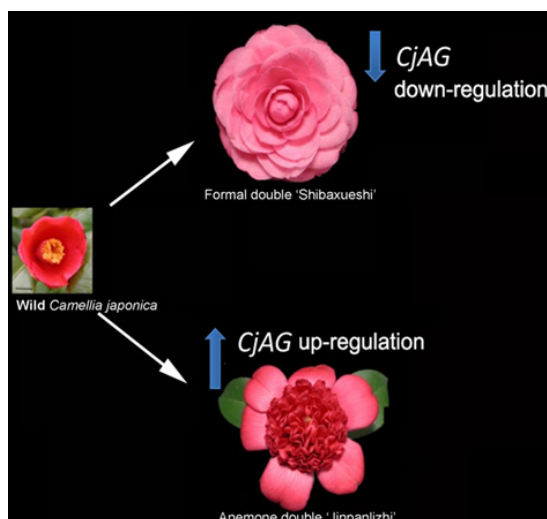
شکل ۴-۶ تصویری از الگوی بیان ژن *RhAG* در رُزهای کم‌گلبرگ (a) تا پرگلبرگ (c). (اقتباس از دوبویس و همکاران، ۲۰۱۰)

مطالعاتی که روی لیلیوم پرگلبرگ، *Ipomea nil* و *Ranunculid* (شکل ۴-۷) انجام شد نشان داد پرگلبرگی در این گیاهان با کاهش بیان ژن *AG* همبستگی دارد (نیتاساکا، ۲۰۰۳؛ گالیمبا و همکاران، ۲۰۱۲). در *Ipomea nil* درج یک ترانسپوزون در اینترون ۲ این ژن باعث عدم بیان آن شده است. همچنین درج یک ترانسپوزون در اینترون ششم ژن *GsAG1* باعث تولید گل‌های پرگلبرگ در گیاه *Japanese gentian* شده است (ناکاتسوکا و همکاران، ۲۰۱۵). در فرم پرگلبرگ *Prunus lannesiana* حذف یک ناحیه ۱۷۰ بازی (در ناحیه اگزون) از ژن *AG* ناشی از پردازش اشتباهی آن باعث عدم عملکرد صحیح این ژن شده است (لیو و همکاران، ۲۰۱۳).

جالب توجه اینکه در گیاه آئمون کاهش و یا افزایش بیان ژن *CjAG* باعث تولید فرم‌های متفاوتی از پرگلبرگی شده است (سان و همکاران، ۲۰۱۴) (شکل ۴-۸). بیان خارجی ژن



شکل ۴-۷ تصویری از گل طبیعی گیاه *Ranunculid* (چپ)، گلی که ژن *AG* در آن خاموش شده (وسط) و فرم موتانت پرگلبرگ (راست). (اقتباس از گالیمبا و همکاران، ۲۰۱۲)



شکل ۴-۸ تصویری از اثر کاهش (بالا) و یا افزایش (پایین) بیان ژن *CjAG* در گیاه آنمون که هر دو منجر به تولید گل‌های پرگلبرگ متفاوتی شده است. (اقتباس از سان و همکاران، ۲۰۱۴)

HAM59 اورتولوگ ژن *AG* از آفتابگردان در داوودی باعث ایجاد فرم‌های متنوعی از گل در داوودی شد. برخی از گل‌ها باروری نر کاهش یافته داشتند و برخی از آنها ساختار گلچه متفاوتی داشتند به طوری که در گلچه‌های دیسکی، پرچم به اندام شبه گلبرگ تبدیل شده بود. علاوه بر این گلبرگ‌های گلچه‌های زبانه‌ای کوتاه‌تر شده بود (شولگا و همکاران، ۲۰۱۵).

(د) ژن‌های گروه E

ژن‌های *SEPI*, 2, 3 طی شروع نمو گل الگوی بیانی مشابهی دارند. موتاسیون در این ژن‌ها باعث می‌شود که فنوتیپ گل مشابه گل‌هایی شود که عملکرد ژن‌های گروه B و C در آنها از دست رفته است (شکل ۲-۴) (جتا و همکاران، ۲۰۱۴).

ژن‌های هدف در مدل ABC

ژن‌های هدف در مدل ABC، ارتباطی را بین شبکه‌های تنظیمی تعیین کننده اندام‌های گل برقرار می‌کنند. در بین هدف‌های ژن‌های ABC، تنظیم کننده‌های رونویسی و ژن‌های مرتبط

با هورمون‌ها، نقش برجسته‌ای دارند. طی فرایند نمو اندام، بیان مجموعه‌ای از ژن‌های هدف تغییر می‌کند و ژن‌های چند کپی که نقش‌های اختصاصی سلول را به‌عهده دارند به‌ویژه طی نمو پرچم و مادگی که پیچیده‌تر از نمو گلپوش است، فعال می‌شوند (سبلووسکی، ۲۰۰۹). آزمایشات میکروآری منجر به شناسایی ژن‌های هدف برای ژن‌های گروه ABC شده است که در اندام‌زایی گل نقش دارند. به‌عنوان مثال، مشخص شده که دایمر AP3/PI به‌طور مستقیم و غیرمستقیم ۴۷ ژن هدف را کنترل می‌کند که تنها دو مورد از آن‌ها فاکتورهای رونویسی هستند. این درحالی است که بیشتر آن‌ها در عملکردهای سلولی مرتبط با نمو پرچم و گلبرگ است شرکت می‌کنند (زیک و ایریش، ۲۰۰۳). برعکس، ژن *AG* به‌طور مستقیم و غیرمستقیم بیان ۱۴۹ ژن را کنترل می‌کند که بیشتر آن‌ها فاکتورهای رونویسی هستند. مطالعه فشرده‌ای با استفاده از چهار موتانت (*ap3*، *ap1/ap2*، *pi* و *ag*) در دو آزمایش میکروآری انجام و ژن‌هایی که به‌طور اختصاصی در هر حلقه بیان می‌شد شناسایی شدند، ۱۳ ژن در کاسبرگ، ۱۸ ژن در گلبرگ، ۱۱۶۲ ژن در پرچم و ۲۶۰ ژن در مادگی گزارش شد. همان‌طور که انتظار می‌رفت براساس پیچیدگی ساختاری و سلولی، اندام‌های زایشی گل، ژن‌های هدف اختصاصی بیشتری نسبت به اندام‌های گلپوش داشتند (ولمر و همکاران، ۲۰۰۴). همچنین تحقیقات نشان داده که هورمون‌های جیبرلیک اسید، جاسمونیک اسید و اکسین‌ها در نمو اندام‌های گل دخیل هستند (سکچیتی و همکاران، ۲۰۰۸).

کنترل شکل گیاه

در گیاهان زینتی گلدانی، فرم بوته از اهمیت زیادی برخوردار است. به‌طور معمول تولیدکنندگان سعی می‌کنند با انتخاب شرایط محیطی مناسب شامل نور و دما، هرس، تغذیه و آبیاری و یا با کمک‌کننده‌های رشد به فرم مناسب بوته دست یابند. امروزه تولید گیاهان زینتی اصلاح‌شده با فرم بوته فشرده اهمیت زیادی یافته است و برخی گیاهان به‌روش اصلاح سنتی تولید شده‌اند اما توجه زیادی به استفاده از تکنیک‌های مهندسی ژنتیک برای نیل به این هدف شده است. راهبردهای متفاوتی در اصلاح فرم گیاه در گیاهان زینتی پیشنهاد شده است. این راهبردها شامل (۱) استفاده از فنوتیپ‌های ریشه‌مویی القاء‌شده توسط

Agrobacterium rhizogenes (۲) انتقال ژن‌های *rol* (۳) تغییر در میزان بیوسنتز، تجزیه و حساسیت به جیبرلیک‌اسید (GA) و (۴) بیش‌بین فاکتورهای رونویسی از خانواده ژنی *SHI* می‌باشد. باکتری *A. rhizogenes* بخشی از پلاسمید Ri خود را به سلول‌های گیاه منتقل می‌کند و باعث تولید فنوتیپ ریشه‌مویی می‌شود که به‌طور عمومی باعث یک‌سری تغییرات مورفولوژی شامل پاکوتاهی، کاهش طول میانگره‌ها، اندازه برگ، پرشاخه‌شدن، افزایش تعداد گل و توانایی ریشه‌دهی بهتر در گیاهان می‌شود. با استفاده از این باکتری کالانوی‌آبی تولید شده که دارای فنوتیپ ریشه‌مویی بود. اگرچه در این روش انتقال تغییرات زیادی مشاهده شده که به‌نفع گیاهان زینتی است اما برخی تغییرات موردپسند نیست. به‌همین دلیل برخی محققان ژن‌های *rol* از پلاسمید Ri را به‌صورت تکی یا چندتایی به گیاهان انتقال دادند. نتایج نشان داده که *rolC* باعث کاهش اثر غالبیت انتهایی و در نتیجه افزایش پرشاخه‌شدن، کاهش طول میانگره، تولید برگ‌های کوچکتر، زودگلدهی، کاهش اندازه گل و باروری نر کاهش‌یافته می‌شود. همان‌طور که در ژن ترا ریخته با ژن *rolC* مشاهده شد باعث افزایش توانایی ریشه‌زایی به‌ویژه در گیاهان چوبی می‌شود. با استفاده از این راهبرد گیاهان زینتی ترا ریخته استاتیس، *Osteospermum* و *Gysophila paniculata* تولید شده است. زوکر و همکاران (۲۰۰۱) گزارش کردند که میخک ترا ریخته حاوی ژن *rolC* بیش از سه‌برابر شاخه گل‌دهنده بیشتری تولید می‌کند و قلمه‌های آن توانایی بهتری برای ریشه‌دهی دارند.

در مسیر جیبرلیک‌اسید بیش‌بین ژن‌های *GA2-oxidase* و یا خاموشی ژن *GA20-oxidase* به روش آنتی سنس باعث پاکوتاهی و تأخیر در گلدهی در خانواده سیب‌زمینی و آراییدوپسیس شده است. بیش‌بین ژن انتقال سیگنال GA از آراییدوپسیس (*GAI*) در سیب و داوودی باعث کاهش ارتفاع گیاه شده اما کاهش توانایی ریشه‌زایی و تأخیر در گلدهی نیز مشاهده شده است. به‌نظر می‌رسد هرگونه دستکاری در مسیر بیوسنتز GA اگرچه باعث پاکوتاهی گیاه می‌شود اما زمان گلدهی را به‌تأخیر می‌اندازد که صفت مطلوبی نیست. پتی و همکاران (۲۰۰۳) ژن غیرحساس به جیبرالین از آراییدوپسیس را به داوودی انتقال داده و گیاهانی پاکوتاه تولید کردند. زی و همکاران (۲۰۱۵) با خاموشی هم‌زمان ژن‌های *DmCPD* (ژن کدکننده پروتئین سیتوکروم P450) و *DmGA20ox* در داوودی باعث تولید فرم پاکوتاه در این گیاه شدند.



شکل ۹-۴ تصویری از گیاهان بنت قنسول تراریخته که ژن *AtSHI* در آن‌ها بیش‌بیان شده است (A)، دم‌برگ‌ها (B) و برگ‌ها (C). در هر شکل، ۳ تصویر سمت چپ لاین‌های تراریخته و تصویر سمت راست شاهد غیرتراریخته است.

از دیگر ژن‌های مورد کاندید، فاکتورهای رونویسی از خانواده ژنی *SHI* می‌باشد. بیش‌بیان ژن *SHI* در کالانکوا، بنت قنسول و صنوبر باعث پاکوتاهی بدون تغییرات مورفولوژی غیرطبیعی شده است (شکل ۹-۴) (دبسر و وینکلمن، ۲۰۱۰؛ ایسلام و همکاران، ۲۰۱۳). همچنین در داوودی ژن *LSL* از فاکتورهای رونویسی خانواده GRAS شناسایی شده که مانع پرشاخه‌شدن گیاه می‌شود و خاموشی آن باعث پرشاخه‌شدن داوودی شده است (هان و همکاران، ۲۰۰۷). اگرچه برخی کارهای تحقیقاتی درخصوص مهندسی ژنتیک کنترل فرم و شکل گل و گیاهان در گیاهان غیرزینتی انجام شده است اما با توجه به اینکه ژن‌های ارتولوگ در گیاهان مختلف عملکرد مشابهی دارند، با شناسایی این ژن‌ها در گیاهان زینتی و تغییر بیان آن‌ها می‌توان به الگوی فنوتیپی مشابهی رسید.

نتیجه‌گیری

شکل و فرم گل و گیاه از مهمترین خصوصیات گیاهان زینتی است و تولید فرم‌های جدید از این گیاهان در صنعت تولید و پرورش گیاهان زینتی از اهمیت زیادی برخوردار است. در این

بخش سعی شد به صورت گذرا به نقش روش‌های مرسوم از قبیل اصلاح سنتی و القای موتاسیون در تولید فرم‌های جدید گل و گیاه پرداخته شود و به اهمیت مهندسی ژنتیک در شناسایی ژن‌های تأثیرگذار در تعیین شکل گل و گیاه و کمک به کوتاه کردن مسیرهای اصلاحی اشاره شد. یک استراتژی سریع در اصلاح شکل گل، دستکاری ژن‌های متعلق به گروه ABC است. در این راهبرد شناسایی ژن‌های کلیدی از گروه ABC یا ژن‌های پایین‌دستی که توسط این گروه از ژن‌ها کنترل می‌شوند از اهمیت زیادی برخوردار است و می‌تواند به رسیدن به اهداف موردنظر اصلاحی کمک کند. از آنجاکه این گروه از ژن‌ها نمو ۴ حلقه گل را کنترل می‌کنند هرگونه تغییر در هر یک از حلقه‌ها را می‌توان با شناسایی و مورد هدف قراردادن آن‌ها به دست آورد. مهمترین گروه از ژن‌های ABC، گروه C است که کاهش بیان آن‌ها باعث تولید فرم‌های پرگلبرگ در گیاهان می‌شود. گل‌های پرگلبرگ در صنعت گل ارزش زینتی بیشتری نسبت به فرم‌های ساده دارند. از لحاظ فرم بوته نیز با انتخاب استراتژی مناسب به‌ویژه با کمک فاکتورهای رونویسی از خانواده *SHI* می‌توان فرم‌های پاکوتاهی را در گیاهان زینتی ایجاد نمود.

منابع

- Cecchetti, V., Altamura, M.M., Falasca, G., Cosrantino, P. and Cardarelli, M. 2008. Auxin regulates Arabidopsis anther dehiscence, pollen maturation, and filament elongation. *Plant Cell*, 20: 1760-1774.
- Debener, T. and Winkelmann, T. 2010. Ornamentals. In: Widholm, J.M., Lorz, H. and Nagata, T. (eds). *Biotechnology in Agriculture and Forestry*. Springer, Heidelberg New York, pp 369-392.
- Dubois, A., Raymond, O., Maene, M., Baudino, S., Langlade, N.B., Boltz, V., Vergne, P. and Bendahmane, M. 2010. Tinkering with the C-Function: A Molecular Frame for the Selection of Double Flowers in Cultivated Roses. *PLoS ONE* 5: e9288.
- Galimba, K.D., Tolkin, T.R., Sullivan, A.M., Melzer, R., Theißen, G. and Di Stilio, V.S. 2012. Loss of deeply conserved C-class floral homeotic gene function and C- and E-class protein interaction in a double-flowered ranunculid mutant. *PNAC*, 34: 2267-2275.
- Guo, X., Hu, Z., Yin, W., Yu, X., Zhu, Z., Zhang, J. and Chen, G. The tomato floral homeotic protein *FBPI*-like gene, *SIGLO1*, plays key roles in petal and stamen development. *Scientific Reports*, 6: 1-13.
- Han, B.H., Suh, E.J., Lee, S.Y., Shin, H.K. and Lim, Y.P. 2007. Selection of non-branching lines induced by introducing *Ls*-like cDNA into *Chrysanthemum* (*Dendranthema* × *grandiflorum* (Ramat.) Kitamura) 'Shuho-no-chikara'. *Sci. Hortic.* 115: 70-75.

- Hirai, M., Ochiai, T. and Kanno, A. 2010. The expression of two *DEFICIENS*-like genes was reduced in the sepaloid tepals of viridiflora tulips. *Breeding Science* 60: 110-120.
- Islam, M.A., tken, H.L., Haugslien, S., Blystad, D.R., Torre, S., Rolcik, J., Rasmussen, S.K., Olsen, J.E. and Clarke, J.L. 2013. Overexpression of the *AtSHI* Gene in Poinsettia, *Euphorbia pulcherrima*, Results in Compact Plants. *PLOS ONE* 8: e53377
- Jetha, K., Theißen, G. and Melzer, R. 2014. Arabidopsis SEPALLATA proteins differ in cooperative DNA-binding during the formation of floral quartet-like complexes. *Nucleic Acids Research*, 42: 10927-10942.
- Kanno, A., Nakada, M., Akita, Y. and Hirai, M. 2007. Class B gene expression and the modified ABC model in nongrass monocots. *TSW Development and Embryology*, 2: 17-28.
- Krizek, B.A., and Fletcher, J.C. 2005. Molecular mechanisms of flower development: an armchair guide. *Nat. Rev. Genet.* 6: 688-698.
- Liu, Z., Zhang, D., Liu, D., Li, F., and Lu, H. 2013. Exon skipping of *AGAMOUS* homolog *PrseAG* in developing double flowers of *Prunus lannesiana* (Rosaceae). *Plant Cell Rep.* 32: 227-237.
- Melzer, R., Verelst, W., and Theissen, G. 2009. The class E floral homeotic protein SEPALLATA3 is sufficient to loop DNA in 'floral quartet'-like complexes in vitro. *Nucleic Acids Res.* 37: 144-157.
- Nakatsuka, T., Saito, M., Yamada, E., Fujita, K., Yamagishi, N., Yoshikawa, N. and Nishihara, M. 2015. Isolation and characterization of the C-class MADS-box gene involved in the formation of double flowers in Japanese gentian. *BMC Plant Biology* 15:182.
- Ning, G.G., Shi, X.P., Hu, H.R., Yan, Y. and Bao, M.Z. 2009. Development of a Range of Polyploid Lines in *Petunia hybrida* and the Relationship of Ploidy with the Single-/ Double-flower Trait. *Hortscience* 44: 250-255.
- Nitasaka, E. 2003. Insertion of an En/Spm-related transposable element into a floral homeotic gene duplicated causes a double flower phenotype in the Japanese morning glory. *Plant J.* 36: 522-531.
- Okamura, M., Tanaka, A., Momose, M., Umemoto, N., Teixeira da Silva, J.A., and Toguri, T. 2006. Advances of mutagenesis in flowers and their industrialization. *Global Science Books* pp. 619-628
- Otani, M., Sharifi, A., Kubota, S., Oizumi, K., Uetake, F., Hirai, M., Hoshino, Y., Kanno, A. and Nakano, N. 2016. Suppression of B function strongly supports the modified ABCE model in *Tricyrtis sp.* (Liliaceae). *Scientific Reports* 6:24549.
- Pelaz, S., Ditta, G.S., Baumann, E., Wisman, E., and Yanofsky, M.F. 2000. B and C floral organ identity functions require *SEPALLATA* MADS-box genes. *Nature*, 405: 200-203.
- Petty, L.M., Harberd, N.P., Carré, I.A., Thomas, B. and Jackson, S.D. 2003. Expression of the Arabidopsis *gai* gene under its own promoter causes a reduction in plant height in chrysanthemum by attenuation of the gibberellin response. *Plant Sci.* 164: 175-182.
- Ruokolainen, S., Ng, Y.P., Broholm, S.K., Albert, V.A., Elomaa, P. and Teeri, T.H. 2010. Characterization of *SQUAMOSA*-like genes in *Gerbera hybrida*, including one involved in reproductive transition. *BMC Plant Biology* 2010: 1-11.

- Sablowski, R. 2009. Genes and functions controlled by floral organ identity genes. *Semin. Cell Dev. Biol.* 26:2229–2244.
- Sasaki, K., Aida, R., Yamaguchi, H., Shikata, M., Niki, T., Nishijima, T., and Ohtsubo, N. 2010. Functional divergence within class B MADS-box genes *TfGLO* and *TfDEF* in *Torenia fournieri* Lind. *Mol Genet Genomics*, 284:399–414.
- Schum, A. 2003. Mutation Breeding in Ornamentals: An Efficient Breeding Method. *ActaHortic.* 2003: 612-6.
- Sharifi, A., Oizumi, K., Kubota, S., Bagheri, A., Shafaroudi, M., Nakano, M. and Kanno, A. 2015. Double flower formation in *Tricyrtis macranthopsis* is related to low expression of *AGAMOUS* ortholog gene. *Scientia Horticulturae* 193: 337-345.
- Shulga, O.A., Mitiouchkina, T.Y., Shchennikova, A.V., Skryabin, K.G. and Dolgov, S.V. 2015. Chrysanthemum modification via ectopic expression of sunflower MADS-box gene *HAM59*. *ActaHortic.* 1087:105-111
- Shulga, O.A., Mitiouchkina, T.Y., Shchennikova, A.V., Skryabin, K.G. and Dolgov, S.V. 2011. Overexpression of *API*-like genes from *Asteraceae* induces early-flowering in transgenic chrysanthemum plants. *In Vitro Cell. Dev. Biol.* 47: 553-560.
- Sun, Y., Fan, Z., Li, X., Liu, Z., Li, J. and Yin, H. 2014. Distinct double flower varieties in *Camellia japonica* exhibit both expansion and contraction of C-class gene expression. *BMC Plant Biology* 14: 288.
- Suyama, T, Tanigawa, T., Yamada, A., Matsuno, T., Kunitake, T., Saeki, K. and Nakamura, C. 2015. Inheritance of the double-flowered trait in decorative *Hydrangea* flowers. *The Horticulture Journal* 84 : 253-260.
- Tanaka, Y., Oshima, Y., Yamamura, T., Sugiyama, M., Mitsuda, N., Ohtsubo, N., Ohme-Takagi, M., and Terakawa, T. 2013. Multi-petal cyclamen flowers produced by *AGAMOUS* chimeric repressor expression. *Scientific Reports*, 3: 1-6.
- Thiruvengadam, M. and Yang, C.H., 2009. Ectopic expression of two MADS box genes from orchid (*Oncidium* Gower Ramsey) and lily (*Lilium longiflorum*) alters flower transition and formation in *Eustoma grandiflorum*. *Plant Cell Rep.* 28: 1463-1473.
- Wellmer, F., Riechmann, J.L., Alves-Ferreira, M., and Meyerowitz, E.M. 2004. Genome-wide analysis of spatial gene expression in Arabidopsis flowers. *Plant Cell* 16: 1314-1326.
- Xie, Q., Chen, G., Liu, Q., Zhu, Z. and Hu, Z. 2015. Dual silencing of *DmCPD* and *DmGA20ox* genes generates a novel miniature and delayed-flowering *Dendranthema morifolium* variety. *Mol. Breed.* 35: 1-13.
- Zheng, B.B., Wu, X.M., Ge, X.X., Deng, X.X., Grosser, J.W. and Guo, W.W. 2010. Comparative transcript profiling of a male sterile cybrid Pummelo and its fertile type revealed altered gene expression related to flower development. *PLoS ONE* 7: e43758.
- Zik, M. and Irish, V.F. 2003. Global identification of target genes regulated by *APETALA3* and *PISTILLATA* floral homeotic gene action. *Plant Cell*, 15: 207-222.
- Zuker, A., Tzfira, T., Scovel, G., Ovadis, M., Shklarman, E., Itzhaki, H. and Vainstein, A., 2001. *RoIC*-transgenic carnation with improved horticultural traits: quantitative and qualitative analyses of greenhouse-grown plants. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 126: 13-18.

۵. مقاومت به تنش‌های زیستی و غیرزیستی

مقدمه

تنش معمولاً به عنوان یک عامل خارجی که اثرات سوء بر گیاه به جای می‌گذارد، تعریف می‌شود. در بیشتر موارد، در ارتباط با رشد (تجمع بیوماس) و یا فرایندهای اولیه آسیمیلایون (جذب CO_2 و مواد معدنی) در نظر گرفته می‌شود. به عبارت دیگر تنش به مفهوم تغییر شرایط طبیعی و بهینه فیزیولوژی گیاه است که باعث کاهش رشد و نمو می‌گردد. به طور کلی در رابطه با گیاهان، تنش به دو دسته زیستی و غیرزیستی تقسیم می‌گردد که در این بخش به آنها پرداخته شده است.

(الف) تنش‌های زیستی

اصولاً گیاهان زینتی به دلیل ارزش زیباشناختی که دارند، تولید می‌شوند، بنابراین تکثیر و بهبود کیفیت آنها عمدتاً مرتبط با صفات ظاهری از قبیل رنگ گل، نوع برگ، شکل و ساختار گیاه است. از این رو وقوع بیماری علاوه بر کاهش عملکرد گیاهان زینتی، اثر قابل توجهی بر کاهش کیفیت محصول آنها نیز دارد. در نتیجه حفاظت از گیاهان زینتی در برابر انواع عوامل بیماری‌زا از جمله اولویت‌های مهم در تجارت گیاهان زینتی گلدانی و شاخه‌بریده محسوب می‌شود.

تاکنون ۱۲۵ نوع ویروس مختلف که توانایی بیماری‌زایی گیاهان زینتی را دارا هستند، شناسایی شده‌اند. القای مقاومت در گیاهان زینتی نسبت به ویروس‌ها، عمدتاً در برابر ویروس‌هایی ایجاد می‌شود که دامنه میزبانی گسترده‌ای در بین گیاهان زینتی دارند. از جمله

این ویروس‌ها می‌توان به ArMV^۱، CMV^۲، CVB^۳ و TMV^۴ اشاره نمود. بیماری‌های ویروسی و باکتریایی به دلیل ایجاد آلودگی داخلی در گیاه با استفاده از کاربرد مواد شیمیایی به راحتی قابل کنترل نیستند. ویروس‌ها معمولاً قابلیت انتقال سیستماتیک درون گیاه را دارا هستند اما باکتری‌ها و قارچ‌هایی نیز شناسایی شده‌اند که می‌توانند با استفاده از سیستم آوندی گیاه حرکت کرده و اندام‌های زایشی آن را آلوده کنند.

مهمترین قارچ‌های خاک‌زادی که عملکرد گیاهان زینتی را تحت تأثیر قرار می‌دهند، گونه‌های فوزاریوم (*Fusarium*)، فیتوفترا (*Phytophthora*)، پیتوم (*Pythium*)، رایزوکتنیا (*Rhizoctonia*)، اسکروتینیا (*Sclerotinia*) و بوتریتیس (*Botrytis*) هستند و عمدتاً تولید گیاهان زینتی تراریخته مقاوم به بیماری‌های قارچی با هدف القای مقاومت در برابر این قارچ‌ها انجام می‌شود. در میان عوامل زیستی، قارچ‌ها و پس از آن ویروس‌ها بیشترین خسارت اقتصادی را به گیاهان وارد می‌کنند. این عوامل بیماری‌زا در طی فرایند تولید گیاهان زینتی می‌توانند ۱۰ تا ۱۰۰ درصد خسارت ایجاد کنند که این مقدار بستگی به میزان ارتباط عامل بیماری‌زا با میزبان خود دارد.

همچنین در شرایط گلخانه‌ای، گیاهان زینتی در معرض بیماری‌های باکتریایی مختلف قرار دارند که عمدتاً توسط باکتری‌های اروینیا (*Erwinia*)، سودوموناس (*Pseudomonas*)، رالزتونیا (*Ralstonia*) و زانتوموناس (*Xanthomonas*) ایجاد می‌شوند (پاول و لیندکوئیست، ۱۹۹۲). باکتری‌های گیاهی معمولاً از طریق زخم‌ها و منافذ طبیعی گیاه وارد آن می‌شوند و سپس از طریق آوندها و یا فضای بین سلولی بافت‌ها در گیاه گسترش می‌یابند. بیشتر باکتری‌ها در شرایط مساعد محیطی به سرعت تکثیر می‌شوند، در حالی که آنتی‌بیوتیک‌هایی که در شرایط گلخانه‌ای مؤثر بوده و فاقد خواص سمی برای گیاه باشند به تعداد بسیار محدودی شناسایی شده‌اند. از این رو مبارزه با بیماری‌های باکتریایی در طی رشد گیاهان زینتی به یکی از معضلات مهم صنعت گیاهان زینتی تبدیل شده است و هرساله خسارت جدی به محصولات گیاهان زینتی وارد می‌سازند.

-
1. Arabis mosaic virus
 2. Cucumovirus
 3. Chrysanthemum virus B
 4. Tobamoviruses

درمجموع، اقدامات لازم برای جلوگیری از آلودگی گیاهان زینتی به عوامل بیماری‌زا عبارتند از: بررسی مداوم گلخانه‌ها به منظور شناسایی زود هنگام گیاهان آلوده، نگهداری پایه‌های تکثیری سالم به صورت جداگانه، از بین بردن علف‌های هرز و کاربرد به موقع آفت کش‌ها در صورت مشاهده علائم بیماری. یکی از راهکارها به منظور کنترل آلودگی، استفاده از پایه‌ها و واحدهای تکثیری سالم است. اگرچه این روش به تنهایی در کنترل آلودگی چندان مؤثر نیست زیرا در طی رشد گیاه، بسیاری از ویروس‌ها از طریق حشرات ناقل مانند شته‌ها، مگس سفید و تریپس‌ها به گیاه منتقل می‌شوند. استفاده از ارقام مقاوم نیز یکی دیگر از راهکارهای مؤثر در کنترل آفات و بیماری‌ها در بسیاری از گیاهان زراعی است. اما از آنجایی که بیشتر گونه‌های زینتی فاقد گونه‌های خویشاوند مقاوم هستند این امر، اصلاح گیاهان زینتی را با مشکل مواجه می‌سازد.

همراه با شناخت مکانیسم‌های مقاومت در برابر عوامل بیماری‌زا و گسترش کاربرد مهندسی ژنتیک در گیاهان زینتی، ژن‌های مقاومت در موجودات زنده مختلف شناسایی شده است که قابلیت انتقال به گیاهان زینتی را دارا هستند. روش‌های مهندسی ژنتیک علاوه بر اینکه امکان افزایش عملکرد گیاهان زینتی را فراهم می‌کنند، کاربرد مواد شیمیایی و آلودگی زیست محیطی حاصل از آن را نیز کاهش می‌دهند.

مکانیسم‌های مؤثر در پاسخ به تنش‌های زیستی

در طول تکامل، گیاهان سیستم‌های دفاعی متنوعی در برابر عوامل بیماری‌زا به کار گرفته‌اند. عمدتاً گونه‌های گیاهی مختلف نسبت به طیف گسترده‌ای از عوامل بیماری‌زا مقاوم هستند و تنها تعداد کمی از میکروارگانیسم‌ها توانایی غلبه بر سیستم دفاعی گیاهان و ایجاد بیماری در آنها را دارا هستند. به منظور بیماری‌زایی ابتدا لازم است که عامل بیماری‌زا با گیاه میزبان ارتباط برقرار کرده و درون آن نفوذ کند. سیستم دفاعی بسیاری از گیاهان به وسیله جلوگیری از وقوع این فرایند باعث القای مقاومت در برابر عوامل بیماری‌زا می‌شود. از این رو لایه کوتیکول سطحی و دیواره سلولی گیاهان از جمله مهمترین موانع فیزیولوژیکی در گسترش بیماری‌ها به شمار می‌روند. یکی دیگر از روش‌های القای مقاومت که در مراحل بعدی بیماری‌زایی اتفاق می‌افتد، پاسخ فوق حساسیت گیاه در زمان آلودگی است که در القای

مقاومت در برابر تمام عوامل بیماری‌زا شامل قارچ، باکتری، ویروس و نماتد مؤثر است. این پاسخ مرگ سریع سلول‌های گیاهی در ناحیه آلودگی را به دنبال دارد که منجر به محدود شدن گسترش عامل بیماری‌زا در سایر بافت‌های گیاه می‌شود. همچنین ترکیبات ضد میکروبی تولید شده توسط گیاهان در ایجاد مقاومت در برابر باکتری‌ها و قارچ‌ها نقش داشته و بخشی از سیستم دفاعی آنها محسوب می‌شوند. این ترکیبات ممکن است به طور دائم یا تنها در زمان وقوع بیماری در گیاه تولید شوند. دیفنسین‌ها^۱ از جمله مهمترین پپتیدهای دفاعی کاتیونی هستند که در حشرات، پستانداران و گیاهان یافت می‌شوند. به طور کلی دیفنسین‌های گیاهی بر روی قارچ‌ها بهتر از باکتری‌ها عمل می‌کنند. علاوه بر آن گستره قارچ‌هایی که تحت تأثیر هر یک از دیفنسین‌ها قرار می‌گیرند نیز با یکدیگر متفاوت است. پروتئین‌های ضد میکروبی نیز از جمله ترکیبات ضد میکروبی هستند که به طور مستقیم در جلوگیری از رشد، تکثیر و گسترش عوامل بیماری‌زا مؤثر هستند. همچنین برخی دیگر از متابولیت‌ها با فعال کردن مسیر تولید پروتئین‌های ضد میکروبی و یا انتقال این پروتئین‌ها به صورت غیر مستقیم در پاسخ دفاعی گیاه در برابر عوامل بیماری‌زا نقش دارند.

فعال سازی سیستم دفاعی گیاه توسط عامل بیماری‌زا به وسیله سنتز پروتئین‌های PR^۲ القا می‌شود. پروتئین‌های PR، از جمله پروتئین‌هایی هستند که سنتز آنها در گیاه در زمان حمله عامل بیماری‌زا انجام شده و در فضای بین سلولی بافت‌های فوق حساس یافت می‌شوند. با این وجود، بیشتر ژن‌های PR در روابط بین گیاه با باکتری و یا قارچ مؤثر هستند و تعداد بسیار محدودی از آنها در برهم کنش گیاه و ویروس نقش دارند (ویتام و همکاران، ۱۹۹۴).

راهکارهای مهندسی ژنتیک به منظور افزایش تحمل گیاهان زینتی به تنش‌های زیستی
القای مقاومت در گیاهان زینتی از طریق مهندسی ژنتیک معمولاً با استفاده از پنج روش صورت می‌گیرد:

(۱) بیان ژن‌هایی که محصولات آنها دارای خواص سمی برای عوامل بیماری‌زا بوده و از رشد آنها جلوگیری می‌کنند. این گروه پروتئین‌های PR، پپتیدهای ضد میکروبی و فیتوآلکسین‌ها را شامل می‌شود.

1. Defensin
2. Pathogen-Related Proteins

(۲) بیان ژن‌هایی که محصولات آنها موجب تخریب و یا خنثی کردن یکی از اجزای سیستم متابولیکی عامل بیماری‌زا می‌شود که ترکیباتی مانند لیپاز و یا اگزالیک‌اسید را دربرمی‌گیرد.

(۳) بیش‌بیان ژن‌هایی که محصولات آنها باعث تقویت سیستم دفاعی گیاه می‌شوند. مانند ژن‌های مؤثر در تولید ترکیبات پراکسیداز و لیگنین.

(۴) بیان ژن‌هایی که محصولات آنها به‌عنوان محرک عمل کرده و در فعال‌شدن سیستم دفاعی گیاه نقش دارند. ترکیبات پراکسید هیدروژن، سالیسیلیک‌اسید، اتیلن و سایر محرک‌ها در این گروه جای می‌گیرند.

(۵) بیان ژن‌های R که در پاسخ فوق حساسیت گیاه و یا درارتباط با فاکتورهای بیماری‌زایی پاتوژن نقش ایفا می‌کنند.

بیان آنتی‌بادی‌های اختصاصی در برابر عوامل بیماری‌زای شناخته شده به‌طوری‌که این آنتی‌بادی‌ها به آنتی‌ژن‌هایی که توسط عامل بیماری‌زا تولید شده و برای بیماری‌زایی ضروری هستند، متصل می‌شوند و به‌دنبال آن در جلوگیری از گسترش آلودگی یا در بهبود علائم بیماری نقش ایفا می‌کنند. اگرچه لازم است به‌منظور خنثی‌سازی آنتی‌ژن‌های موجود در عوامل بیماری‌زا مانند پروتئین‌های ویروسی، عواملی همچون بازده آلودگی، امکان انتقال از طریق شته‌ها، نحوه انتقال ویروس درون گیاه، نحوه تکثیر ویروس و علائم بیماری موردتوجه قرار گیرد تا مناسب‌ترین روش مهندسی ژنتیک به کار گرفته شود (اسکیلبرگ و همکاران، ۲۰۰۱). به‌منظور افزایش میزان مقاومت می‌توان به‌صورت همزمان چند نوع آنتی‌بادی اختصاصی برای آنتی‌ژن‌های مختلف ویروسی در گیاه بیان کرد.

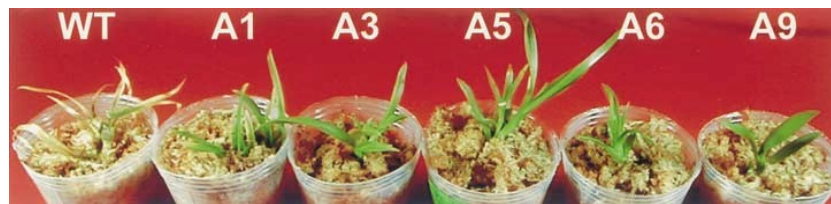
نتایج تحقیقات انجام‌شده بیانگر کارایی بالای مهندسی ژنتیک به‌منظور کنترل ویروس‌های دارای دامنه میزبانی گسترده در گیاهان زینتی است (شکل ۱-۵). به‌طور مثال گیاهان گلابول تراریخته حاوی آنتی‌بادی‌های علیه ویروس CMV CP، درجات مختلفی از مقاومت موضعی و سیستمیک را نسبت به ویروس‌ها نشان دادند (کامو و همکاران، ۲۰۱۲). القای مقاومت در گیاهان زینتی نظیر داوودی، گلابول، لیلیوم و انواع ارکیدها با استفاده از خاموش کردن ژن‌های ضروری بیماری‌زایی ویروس‌ها انجام شده است به‌طوری‌که گیاهان



شکل ۱-۵ گیاه طبیعی (راست) و تراریخته (چپ) ژربرا پس از گذشت ۳ ماه از تلقیح مکانیکی به وسیله ویروس TSWV. (اقتباس از کوربین و همکاران، ۲۰۰۲)

تراریخته حاصل در برابر ویروس‌های مختلف مقاومت نشان دادند (کامو و همکاران، ۲۰۰۰؛ درولس و همکاران، ۲۰۰۲، کومار و همکاران، ۲۰۱۲).

انتقال ژن‌های مسئول سنتز پروتئین‌های ضد میکروبی Ace-AMP و سکروپین به گیاه شمعدانی، به ترتیب در ایجاد مقاومت نسبت به قارچ *Botrytis cinerea* و باکتری *Xanthomonas campestris* مؤثر بوده است (بی و همکاران، ۱۹۹۹؛ رنو و همکاران، ۲۰۰۰). انتقال ژن *PFLP* از گیاه فلفل شیرین به ارکیده نیز موجب افزایش مقاومت این گیاه به بیماری پوسیدگی نرم حاصل از باکتری *Erwinia carotovora* شد (لیائو و همکاران، ۲۰۰۳) (شکل ۲-۵).



شکل ۲-۵ پاسخ گیاه طبیعی و گیاهان تراریخته ارکیده نسبت به باکتری *E. carotovora*: WT: گیاه طبیعی، A1 تا A9: گیاهان تراریخته. (اقتباس از لیائو و همکاران، ۲۰۰۳)



شکل ۳-۵. علائم بیماری در برگ گیاه طبیعی و گیاهان تراریخته داوودی پس از آلودگی به وسیله قارچ *Botrytis cinerea*: WT: گیاه طبیعی، C1 تا C3: گیاهان تراریخته. (اقتباس از کیم و همکاران، ۲۰۱۱)

در برخی گیاهان زینتی نظیر رز، شمعدانی عطری، چمن خم، داوودی، اطلسی، میخک و بنفشه آفریقایی، گیاهان تراریخته مقاوم به بیماری‌های قارچی تولید شده است. به عنوان مثال گیاهان داوودی تراریخته حاوی ژن کیتیناز برنج (*RCC2*) در برابر قارچ *Botrytis cinerea* مقاوم بودند (شکل ۳-۵) (کیم و همکاران، ۲۰۱۱). تولید پروتئین‌های ضد میکروبی آتاکین و سکروپین به ترتیب در گیاهان تراریخته آتوریوم و شمعدانی نیز موجب القای مقاومت نسبی در برابر سویه‌های مختلف باکتری *X. campestris* شد (کونل و همکاران، ۱۹۹۳؛ رنو و همکاران، ۲۰۰۰). همچنین انتقال ژن تیونین یولاف به گیاه میخک، تولید گیاهان تراریخته مقاوم نسبت به باکتری *Burkholderia caryophylli* را به دنبال داشته است (شیراساواسثو و همکاران، ۲۰۰۲).

علم مهندسی ژنتیک در افزایش مقاومت گیاهان زینتی نسبت به نماتدها نیز مؤثر بوده است. انتقال ژن *OclAD86* به گیاه لیلیوم (*L. longiflorum*) موجب افزایش ۷۵ درصدی مقاومت گیاهان تراریخته در برابر نماتد ریشه‌ای *Pratylenchus penetrans* نسبت به گیاهان غیرتراریخته شده است (ویرا و همکاران، ۲۰۱۵).

نتایج تحقیقات نشان می‌دهد که روش‌های مهندسی ژنتیک ظرفیت کاربرد به منظور تولید گیاهان زینتی مقاوم در برابر انواع عوامل بیماری‌زا را دارا هستند. در این راستا بیان ژن انتقال‌یافته در زمان و مکان مناسب از جمله عوامل مهمی است که لازم است مورد بررسی قرار

گیرد. به عبارت دیگر نه تنها میزان مناسبی از محصول ژن به صورت فعال لازم است تولید شود، بلکه این ترکیبات باید در زمان مناسب نیز آزاد شده و به درستی در اندامک هدف خود تجمع یابند تا گیاه توانایی دفاع در برابر عوامل بیماری را داشته باشد.

(ب) تنش های غیرزیستی

گیاهان همانند سایر موجودات زنده تحت تأثیر تنش های محیطی مختلف از جمله تنش های ناشی از شوری، خشکی، سرما، یخ زدگی، دمای بالا، فلزات سنگین، شرایط غرقابی، تابش پرتوهای فرابنفش و آسیب های ناشی از کاهش و یا افزایش برخی از عناصر خاک قرار می گیرند. به این تنش ها، تنش های غیرزیستی می گویند. تنش های محیطی مهمترین عامل کاهش عملکرد محصولات کشاورزی در سطح جهان هستند. چنانچه تنش های محیطی حادث نشوند، عملکردهای واقعی بایستی برابر با عملکردهای پتانسیل گیاهان باشد، درحالی که در بسیاری از گیاهان زراعی متوسط عملکرد گیاهان کمتر از ۲۰-۱۰ درصد پتانسیل عملکرد آنها است (یاداو، ۲۰۱۰).

در سیستم های کشت گلخانه ای محصولات زینتی، به علت استفاده از سیستم های گرمایش، سرمایش و نور مصنوعی، میزان تنش های محیطی به حداقل می رسد. اما موضوعی که در رابطه با کشت های گلخانه ای مطرح می شود، هزینه بالای تولید محصولات در این شرایط است. مصرف سوخت یکی از مهمترین فاکتورهای محدودکننده کشت محصولات زینتی در شرایط آب و هوای معتدل است. کاربرد گیاهان مقاوم به دمای پایین و یا کاربرد گیاهان با رشد سریع می تواند باعث کاهش هزینه های سوخت مصرفی در گلخانه شود (وین استین، ۲۰۰۲).

در طی دوره پس از برداشت، گیاهان برداشت شده تحت تأثیر شرایط تنش زا قرار می گیرند. در رابطه با گیاهان فصلی نیز، وجود باد و باران می تواند شرایط تنش زایی را برای آنها ایجاد نماید. در طی مراحل حمل و نقل، وجود تنش های گرمایی و سرمایی می تواند باعث افزایش زیان آور میزان اتیلن درونی گردد. همچنین در طی مرحله فروش و نگهداری گیاهان در منزل، شرایط نوری پایین نیز تنش زا می باشد. ریزش برگ، گل و جوانه نتیجه فعالیت اتیلن است.

ماندگاری گل‌های شاخه‌بریده نتیجه تحمل گیاهان برداشت‌شده به شرایط تنش‌زای پس‌از برداشت می‌باشد. با این حال شرایط رشدی قبل از برداشت و مرحله گلدهی در زمان برداشت نیز بر میزان ماندگاری تأثیرگذار است. تفاوت در میزان ماندگاری محصولات زینتی و انتخاب گیاهان با ماندگاری بالا در گونه‌های زینتی متعددی گزارش شده است. بنابراین تنش‌های غیرزیستی به‌عنوان یک عامل بسیار مخرب شناسایی شده‌اند که بر رشد و تولید محصولات در جهان مؤثر هستند (بورچ و همکاران، ۱۹۹۵).

مکانیسم‌های مؤثر در پاسخ به تنش‌های غیرزیستی

واکنش‌های گیاه به تنش‌های غیرزیستی در تعامل با بسیاری از مسیرهای مولکولی دیگر می‌باشد. یکی از اولین سیگنال‌های دخیل در بسیاری از تنش‌های غیرزیستی شامل گونه‌های فعال اکسیژن^۱ (ROS) و گونه‌های فعال نیتروژن^۲ (RNS) می‌باشند که فعالیت آنزیم‌ها و بیان ژن‌ها را تنظیم می‌نمایند. مطالعات گسترده‌ای در رابطه با تأثیر اکسیداتیو ROS‌ها بر واکنش‌های گیاهی به تنش‌های غیرزیستی صورت گرفته است (مولاسیتوتیس و فتوپولاس، ۲۰۱۱).

هورمون‌ها نیز نقش مهمی در تنظیم پاسخ‌های گیاهی به تنش‌های غیرزیستی ایفا می‌کنند. از مهمترین هورمون‌هایی که در پاسخ به تنش‌ها نقش دارند، آبسزیک اسید و اتیلن می‌باشند. آبسزیک اسید تنظیم‌کننده بسیاری از پاسخ‌های گیاهی به تنش‌های محیطی به‌خصوص تنش‌های اسمزی می‌باشد. انتقال آبسزیک اسید بسیار سریع است به‌طوری که می‌تواند بدون دخالت فعالیت‌های رونویسی عمل کند. یک مثال مناسب در این زمینه، کنترل باز و بسته‌شدن روزنه‌ها به کمک آبسزیک اسید از طریق تنظیم بیوشیمیایی یون‌ها و کنترل نقل و انتقال آب می‌باشد. فعالیت‌های رونویسی مرتبط با آبسزیک اسید نسبت به فرایند قبلی آهسته‌تر صورت می‌گیرد و قادر است مراحل رشد، جوانه‌زنی و مکانیسم‌های حفاظتی را کنترل نماید (کیم و همکاران، ۲۰۱۰). مطالعه بر روی تنش‌های خشکی و شوری نشان می‌دهد که تنظیم رونویسی ژن‌ها در گیاهان تحت تنش از طریق مسیرهای وابسته به آبسزیک اسید و مستقل از آبسزیک اسید انجام می‌شود. ازدست‌دادن آب سلول، تحت شرایط کم‌آبی باعث افزایش مقدار آبسزیک اسید درونی می‌گردد که ژن‌های هدف پایین دست را فعال می‌کند.

1. Reactive Oxygen Species 2. Reactive Nitrogen Species

اتیلن نیز در بسیاری از واکنش‌های گیاه به تنش‌های مختلف نظیر خشکی، غرقاب (کمبود اکسیژن)، گرما، سرما، زخم، اشعه UV-B دخیل می‌باشد. مطالعات نشان می‌دهد که اثر متقابلی بین آبسزیک‌اسید و اتیلن در طی تنش خشکی، رسیدگی میوه و رکود جوانه وجود دارد که تمام این اثرات باعث می‌شود گیاه پاسخ بسیار پیچیده‌ای در مقابل تنش از خود نشان دهد (یو و همکاران، ۲۰۰۹).

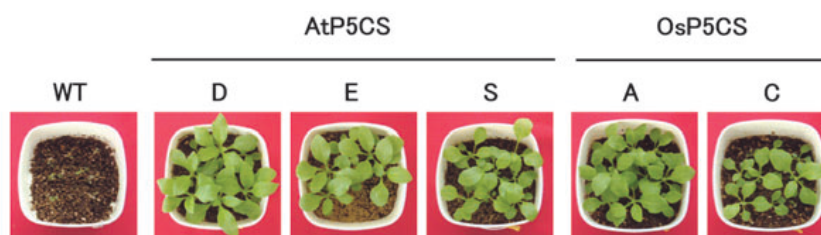
بسیاری از تنش‌های غیرزیستی به‌صورت مستقیم و یا غیرمستقیم، سنتز، غلظت، متابولیسم، انتقال و ذخیره قندها را تحت‌تأثیر قرار می‌دهند. قندهای محلول به‌عنوان سیگنال‌های بالقوه‌ای عمل می‌کنند که در تعامل با نور، نیتروژن و تنش‌های غیرزیستی می‌باشند تا میزان رشد و نمو گیاه را تنظیم نمایند. آنالیز گیاهان جهش‌یافته نشان می‌دهد که مسیر انتقال پیام قند در تعامل با مسیرهای انتقال پیام اتیلن، آبسزیک‌اسید، سیتوکینین و نور می‌باشد (تام و همکاران، ۲۰۰۳).

تلاش‌های زیادی برای شناسایی و کلون‌سازی ژن‌هایی که قادر به افزایش تحمل به تنش‌های محیطی از قبیل خشکی، سرما، گرما، شوری، سمیت یونی و تابش UV باشند، انجام شده است. برای مثال ژن‌های ترکیبات خاص از قبیل گلاسیسین بتائین که سلول‌های تحت تنش را از آسیب حفاظت می‌کنند، شناسایی و کلون شده و به گیاهان انتقال یافته است (هولوستروم و همکاران، ۲۰۰۰). پروتئین‌های حفاظتی از قبیل پروتئین‌های مؤثر در تأخیر جنین‌زایی^۱ (LEA) که در گیاهان در طول بلوغ بدر یا در پاسخ به تنش‌های محیطی تجمع می‌یابند، آنزیم‌هایی که پایداری غشا را در پاسخ به دمای پایین از طریق افزایش میزان اسیدهای چرب اشباع‌نشده حفظ می‌کنند (دسچورازها)، پروتئین‌هایی که در طول تنش خشکی تجمع می‌یابند که به‌نظر می‌رسد در تثبیت ماکرومولکول‌ها نقش داشته و سلول را در شرایط تنش حفاظت می‌کنند و آنزیم‌هایی که به‌عنوان پاک‌کننده‌های گونه‌های فعال اکسیژن عمل می‌کنند و گیاه را در مقابل تنش اکسیداتیو حفاظت می‌کنند، همگی ماحصل فعالیت ژن‌هایی هستند که تحت شرایط تنش فعال شده‌اند. به عبارت دیگر گیاهان به تنش‌های غیرزیستی از طریق فعال‌سازی مکانیسم‌های سازگاری که ژن‌های مختلف در آن دخالت دارند، پاسخ می‌دهند (هاسگادا و همکاران، ۲۰۰۰).

1. Late Embryogenesis Abundant

راهکارهای مهندسی ژنتیک به منظور افزایش تحمل گیاهان زینتی به تنش‌های غیرزیستی پاسخ گیاهان زینتی به تنش‌های غیرزیستی به دلیل اینکه تعداد زیادی از گونه‌ها از مناطق با شرایط آب‌وهوایی مختلف حاصل شده‌اند، اهمیت خاصی دارد. برای مثال ارکیدهای گرمسیری از قبیل جنس *Phalaenopsis* بازار فروش اصلی گل را در مناطق گرمسیری مثل ایالات متحده شمالی و اروپای مرکزی به خود اختصاص می‌دهند. بنابراین مقادیر کافی انرژی برای فراهم آوردن دمای مطلوب رشد این محصولات در فرایند تولید مورد نیاز است. برخلاف این، بسیاری از گیاهان گل‌دانی برای کشت در فضای بیرونی نه تنها فاقد تحمل به یخ‌زدگی هستند بلکه تحمل به سرما نیز در آن‌ها مشاهده نمی‌شود (دماهای بالای صفر درجه سانتی‌گراد) که این امر دوره رشدی گیاه را به مقدار زیادی برای مصرف کنندگان محدود می‌کند. به علاوه تحمل به خشکی اخیراً به عنوان یک صفت مهم و تجاری برای مصرف کننده در نظر گرفته می‌شود که ارزش افزوده‌ای را به این دلیل که مصرف کننده نیاز به مراقبت کمتری از گیاه دارد برای گیاهان گل‌دانی فراهم می‌کند (چیلنسکی و همکاران، ۲۰۰۷).

در گیاهان مدل، مکانیسم‌های ژنتیکی درگیر در پاسخ گیاهان عالی به تنش‌های غیرزیستی مشخص شده است. در این مطالعات تعداد زیادی از ژن‌ها شناسایی شده‌اند که در بیوسنتز متابولیت‌های حفاظت کننده یا در تنظیم مسیرهای پاسخ به تنش دخالت دارند. شیوه‌های زیادی برای بهبود تحمل به تنش‌های غیرزیستی به وسیله مهندسی ژنتیک در گیاهان مدل و گیاهان زراعی مورد بررسی قرار گرفته است. به عنوان یک مورد، بعضی از تنش‌ها از قبیل یخ‌زدگی، شوری و خشکی پتانسیل اُسمزی سلول‌های تنش یافته را کاهش می‌دهند. بنابراین تنظیم اُسمزی از طریق مهندسی افزایش تولید اُسمولیت‌ها و یا حفاظت کننده‌های اُسمزی (از قبیل گلايسين بتائين، ترهالوز، فروکتان) به طور موفق در بسیاری از گیاهان مورد استفاده قرار گرفته است. بیش بیان ژن *DREB1a* فعال‌سازی بسیاری از ژن‌های تنش را در گیاهان القا می‌کند و مقاومت به شوری، خشکی و سرما را افزایش می‌دهد (وون کاسکول دورینگ و همکاران، ۲۰۰۷). در این راستا، چن و همکاران (۲۰۱۰) با انتقال ژن *MtDREB1C* از گیاه یونجه به گیاه رز (*R. chinensis* Jacq) باعث افزایش مقاومت به تنش سرمایی در گیاهان تراریخته رز گردیدند. هانگ و همکاران (۲۰۰۶) نیز با انتقال ژن *AtDREB1A* به واسطه آگروباکتریوم به گیاه داوودی، باعث افزایش مقاومت به تنش سرمایی شدند. همچنین برای افزایش مقاومت به تنش

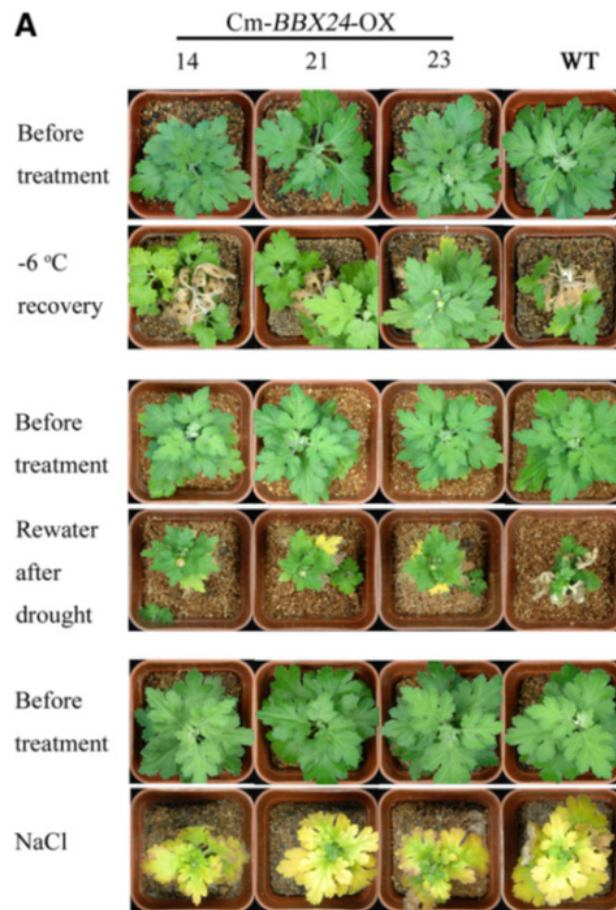


شکل ۴-۵ گیاهان اطلسی شاهد (WT) و تراریخته حاوی بیش‌بیان ژن *P5CS* آرابیدوپسیس (*AtP5CS*) و برنج (*OsP5CS*) پس از اعمال تنش خشکی. (اقتباس از وارنر، ۲۰۱۱)

خشکی و شوری، دو سازه مختلف (*35s:DREB1A* و *rd29A:DREB1A*) به ژنوم داوودی منتقل گردید. گیاهان تراریخته حاوی سازه *rd29A:DREB1A* مقاومت بیشتری نسبت به سازه *35s:DREB1A* از خود نشان دادند. همچنین بیش‌بیان ژن *AtDREB1A* در گیاه داوودی باعث القاء مقاومت به تنش گرمایی گردید.

علاوه بر این، عوامل رونویسی از قبیل *CBF1* و *CBF4* که بیان آن‌ها در مسیرهای پاسخ به تنش افزایش می‌یابد به‌طور موفقیت‌آمیزی برای مهندسی تحمل به یخ‌زدگی و خشکی در تعدادی از گونه‌ها مورد استفاده قرار گرفته است. اطلسی اولین گیاه مدل است که چندین عامل رونویسی مؤثر در تحمل به تنش‌های غیرزیستی به آن انتقال یافته است. افزایش تحمل به سرما در اطلسی به‌وسیله انتقال ژن *CBF3* آرابیدوپسیس گزارش شده است و این امر سازگاری گیاهان اطلسی را برای رشد در مناطق با شرایط آب‌وهوایی وسیع‌تر افزایش داده است. پس از انتقال، جداسازی اولیه لاین‌های تراریخته برای تحمل به خشکی و سرما انجام شد که لاین‌هایی با افزایش تحمل به تنش در مقابل یک یا چند عامل تنش شناسایی شده‌اند (شکل ۴-۵) (وارنر، ۲۰۱۱).

در گیاه داوودی خاموشی و بیش‌بیان فاکتور رونویسی *BBX24* در تحمل به شوری، خشکی و یخ‌زدگی مورد بررسی قرار گرفت. گیاهان تراریخته داوودی حاوی بیش‌بیان این ژن، تحمل بیشتری را نسبت به خشکی و یخ‌زدگی نسبت به گیاهان شاهد نشان دادند. در مورد تحمل به شوری تفاوت معنی‌داری بین گیاهان شاهد و دو نوع تراریخته مشاهده نشد که نشان‌دهنده عدم نقش این ژن در افزایش تحمل به شوری در این گیاه است (شکل ۵-۵) (یانگ و همکاران، ۲۰۱۴).



شکل ۵-۵ مقایسه گیاهان شاهد (WT) و تراریخته حاوی بیش‌بیان ژن *BBX24* (*Cm-BBX24-OX*) داوودی پس از تیمار با تنش یخ‌زدگی، خشکی و شوری. (اقتباس از یانگ و همکاران، ۲۰۱۴)

نتیجه‌گیری

باتوجه به شناسایی مکانیسم‌ها و ژن‌های عامل مقاومت به تنش در گیاهان مختلف و کاربرد آن‌ها در بهبود عملکرد گیاهان زراعی و یکسان‌بودن مسیرها و عوامل مؤثر در القای مقاومت در گیاهان مختلف، می‌توان مسیرهای مشابه و ژن‌های همولوگ را در گیاهان زینتی شناسایی

کرده و با استفاده از دستورزی آن‌ها به شناسایی عوامل مؤثر در ایجاد مقاومت در این نوع گیاهان پرداخت و از این طریق مقاومت گیاهان زینتی را به تنش‌های زیستی و غیرزیستی افزایش داد و بهبود عملکرد آن‌ها را در شرایط گلخانه انتظار داشت.

منابع

- Bi, Y.M., Cammue, B.P.A., Goodwin, P.H., KrishnaRaj, S. and Saxena, P.K. 1999. Resistance to *Botrytis cinerea* in scented geranium transformed with a gene encoding the antimicrobial protein Ace-AMP1. *Plant Cell Reports* 18:835-840.
- Boehm, R. 2009. Preparing the future: engineering abiotic stress tolerance in *Petunia hybrida* W344. *Plant and Animal Genome Conference*, 17.
- Borch, K., Williams, M.H. and Hoyer, L. 1995. Influence of simulated transport on postharvest longevity of three cultivars of miniature potted rose. *Acta Horticulture*, 424: 175-179.
- Chen, J.R., Lü, J.J., Liu, R., Xiong, X.Y., Wang, T.X., Chen, S.Y., Guo, L.B., and Wang, H.F. 2010. DREB1C from *Medicago truncatula* enhances freezing tolerance in transgenic *M. truncatula* and China rose (*Rosa chinensis* Jacq.). *Plant Growth Regulators*, 60, 199-211.
- Chylinski, W.K., Lukaszewska, A.J., and Kutnik, K. 2007. Drought response of two bedding plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 29:399-406.
- DeJong, J. 1991. Selection for physiological traits, in J. Harding, F. Singh and J.N.M. Mol (eds.), *Genetics and Breeding of Ornamental Species*, Kluwer, Dordrecht, pp. 109-134.
- Derolles, S.C., Boase, M.R., Lee, C.E. and Peters, T.A. 2002. Gene transfer to plants. In *Breeding for Ornamentals: Classical and Molecular Approaches*, A. Vainstein (ed.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp.155-196.
- Hasegawa, M., Bressan, R., and Pardo, J.M. 2000. The dawn of plant salt tolerance genetics. *Trends Plant Science*. 5: 317-319.
- Holmstrom, K.O., Somersalo, S., Mandai, A., Paiva, T.E., and Welin, B. 2000. Improved tolerance to salinity and low temperature in transgenic tobacco producing glycine betaine, *Journal of Experimental Botany*, 51: 177-185.
- Hong, B., Tong, Z., Ma, N., Li, J., Kasuga, M., Yamaguchi-Shinozaki, K., and Gao, J. 2006. Heterologous expression of the AtDREB1A gene in chrysanthemum increases drought and salt stress tolerance. *Science in China Series C Life Sciences*, 49, 436-445.
- Kamo, K., Blowers, A. and McElroy, D. 2000. Effect of the cauliflower mosaic virus 35S, actin, and ubiquitin promoters on uidA expression from a bar-uidA fusion gene in transgenic *Gladiolus* plants. *In Vitro Cellular and Developmental Biology* 36: 13-20.
- Kamo, K., Aebig, J., Guaragna, M. A., James, C., Hsu, H. T., & Jordan, R. 2012. *Gladiolus* plants transformed with single-chain variable fragment antibodies to Cucumber mosaic virus. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 110: 13-21.

- Kim, T.H., Bohmer, M., Hu, H., Nishimura, N., and Schroeder, J.I. 2010. Guard cell signal transduction network: advances in understanding abscisic acid, CO₂, and Ca²⁺ signaling. *Annual Review Plant Biology*, 61:561-591.
- Kim, Y. S., Lim, S., Yoda, H., Choi, Y. E., and Sano, H. 2011. Simultaneous activation of salicylate production and fungal resistance in transgenic chrysanthemum producing caffeine. *Plant signaling & behavior* 6: 409-412.
- Korbin, M., Podwyszynska, M., Komorowska, B., and Wawrzynczak, D. 2001. Transformation of Gerbera plants with Tomato spotted wilt virus (TSWV) nucleoprotein gene. In XX International Eucarpia Symposium, Section Ornamentals, Strategies for New Ornamentals-Part II: 149-157.
- Kuehnle, A.R., Chen, F.C. and J.M. Jaynes. 1993. Engineering bacterial blight resistance into Anthurium. *Proceedings of the XVIIth Eucarpia Symposium "Creating Genetic Variation in Ornamentals."* Sanremo, 1-5 March, pp. 127-129.
- Kumar, S., Raj, S. K., Sharma, A. K., and Varma, H. N. 2012. Genetic transformation and development of Cucumber mosaic virus resistant transgenic plants of *Chrysanthemum morifolium* cv. Kundan. *Scientia horticulturae* 134: 40-45.
- Liau, C.H., Lu, J.C., Prasad, V., Hsiao, H.H., You, S.J., Lee, J.T., Yang, N.S., Huang, H.E., Feng, T.Y., Chen, W.H. and Chan, M.T. 2003. The sweet pepper ferredoxin-like protein (pflp) conferred resistance against soft rot disease in *Oncidium* orchid. *Transgenic Research* 12:329-336.
- Molassiotis, A. 2011. Fotopoulos V: Oxidative and nitrosative signaling in plants: two branches in the same tree? *Plant Signal Behav*, 6:210-214.
- Powell, C.C., and Lindquist, R.K. 1992. *Ball Pest and Disease Manual: Disease, Insect and Mite Control on Flower and Foliage Crops*. Ball Publishing, Geneva, IL.
- Renou, J.P., Hanteville, M.S., Narcy, J.P., Diolez, A. and Florack, D. 2000. Evaluation of the protection against *Xanthomonas* in transgenic *Pelargonium* containing a chimaeric cecropin gene. *Acta Horticulturae* 508: 323-325.
- Schillberg, S., Zimmermann, S., Zhang, M.Y. and Fischer, R. 2001. Antibody-based resistance to plant pathogens. *Transgenic Research* 10:1-12.
- Shirasawa-Seo, N., Nakamura, S., Ukai, N., Honkura, R., Iwai, T., and Ohashi, Y. 2002. Ectopic expression of an oat thionin gene in carnation plants confers enhanced resistance to bacterial wilt disease. *Plant Biotechnology* 19: 311-317.
- Thum, K.E., Shasha, D.E., Lejay, L.V., and Coruzzi, G.M. 2003. Light and carbon-signaling pathways. Modeling circuits of interactions. *Plant Physiology*, 132:440-452.
- Vainstein, A. 2002. *Breeding for ornamentals: classical and molecular approaches*. Springer Science & Business Media.
- Vieira, P., Wantoch, S., Lilley, C. J., Chitwood, D. J., Atkinson, H. J., and Kamo, K. 2015. Expression of a cystatin transgene can confer resistance to root lesion nematodes in *Lilium longiflorum* cv. 'Nellie White'. *Transgenic research* 24: 421-432.
- Von Koskull-Doering, P., Scharf, K-D., and Nover, L. 2007. The diversity of plant heat stress transcription factors. *Trends Plant Science* 12:452-457.

- Warner, R. 2011. Genetic approaches to improve cold tolerance of Petunia. Floriculture International, June 15–16.
- Whitham, S., Dinesh-Kumar, S.P., Choi, D., Hehl, R., Corr, C. and Baker, B. 1994. The product of the tobacco mosaic virus resistance gene N.: Similarity to Toll and the interleukin-1 receptor. *Cell* 78:1101-1115.
- Yadav, SK. 2010. Cold stress tolerance mechanisms in plants. A review. *Agronomy for sustainable development*, 30: 515-527.
- Yang, Y., Ma, C., Xu, Y., Wei, Q., Imtiaz, M., Lan, H., and Hong, B. 2014. A zinc finger protein regulates flowering time and abiotic stress tolerance in chrysanthemum by modulating gibberellin biosynthesis. *The Plant Cell*, 26: 2038-2054.
- Yoo, SD., Cho, Y., and Sheen, J. 2009. Emerging connections in the ethylene signaling network. *Trends Plant Science*, 14:270-279.

۶. بهبود عطر گل

مقدمه

عطر گل یکی از خصوصیات مهم و جذاب در گیاهان زینتی و یکی از مهمترین صفات قابل توجه مصرف کننده برای گل های شاخه بریده است. به عبارتی این صفت در انتخاب مصرف کننده برای خرید گل به دلیل ارتباط حسی که می تواند ایجاد کند، نقش دارد. بسیاری از ارقام گل شاخه بریده امروزی عطر کمی دارند یا فاقد عطر می باشند که دلیل این امر ارتباط منفی بین ماندگاری گل پس از برداشت و عطر گل می باشد (آهارونی و همکاران، ۲۰۰۶). یکی از نقش های مهم عطر گل، جذب گرده افشان ها است. به عبارت دیگر مواد فرّار گل، عنصر اصلی فعالیت های گرده افشانی هستند که توانایی جذب گرده افشان های خاص را به نمایش می گذارند. مطالعات اخیر حاکی از نقش این ترکیبات فرّار در جذب یا سرکوب گیاهخواران طبیعی می باشد. همچنین این ترکیبات نقش مهمی را به عنوان ترکیبات ضد میکروبی ایفا می کنند یا به عنوان سیگنال هایی که سبب فعال شدن مقاومت به بیماری ها می شوند، نقش دارند (پیچرسکی و دوداریوا، ۲۰۰۷).

مسیرهای بیوسنتزی و آنزیم های کلیدی

بیش از ۲۰۰۰ ترکیب فرّار شناخته شده است که از گل های ۹۹۱ گونه گیاهی منتشر می شوند. اگر چه تنوع کلی مواد فرّار گل بیش از چیزی است که در بافت های رویشی شناسایی شده است اما مسیرهای بیوسنتزی درگیر در هر دو نوع بافت، ترپنوئیدها، فنیل پروپانوئیدها و اسیدهای چرب می باشند (دانکل و همکاران، ۲۰۰۹).

۱. ترپنوئیدها

ترپن‌ها از ساختارهای پنج کربنی ساخته شده‌اند. بیوسنتز ترکیبات پنج کربنی در سیتوسل و از طریق چرخه استات-موالونات و در پلاستیدها از پیروات و از طریق چرخه متیل اریتریتول فسفات واقع می‌شود. رایج‌ترین ترکیبات در عطر گل مونوترپن‌ها مثل لیمونین، ای‌بتا اوسیمین، میرسین، لینالول و آلفا و بتا پینین هستند (رودر و همکاران، ۲۰۰۷).

۲. بنزوئیدها و فنیل پروپانوئیدها

سنتز بنزوئیدها و فنیل پروپانوئیدها با آمین‌زدایی از آمینواسید فنیل آلانین و حذف واحدهای دوکربنی شروع می‌شود. بنزوئیدها نقش زیادی را در عطر گل ایفا می‌کنند (بوآتریت و همکاران، ۲۰۰۴).

۳. اسیدهای چرب

این گروه از ترکیبات (C1-C25) شامل آلدهیدها و الکل‌های ۶ و ۹ کربنی می‌باشند که از مشتقات اسیدهای چرب سنتز می‌شوند. اسیدهای چرب در پلاستیدها ساخته می‌شوند. جزء شروع‌کننده این واکنش، استیل کوآنزیم A است که پذیرنده یک واحد ۲ کربنی از مالونیل کوآنزیم A می‌باشد. چندین سیکل اضافه‌شدن واحدهای دوکربنی (C2) و واکنش‌های احیا منجر به تشکیل اسیدهای چرب با زنجیره‌های بلند و متوسط می‌شود (ناگودا و همکاران، ۲۰۰۸).

مکانیسم‌های تنظیمی دخیل در عطر گل

یک عامل مهم در تنظیم انتشار عطر، فیتوهورمون اتیلن است که یک عامل تنظیم‌کننده مهم در طول پیری گیاه و رسیدگی میوه است. تیمار گل‌های اطلسی با اتیلن خارجی، انتشار مواد فرّار اصلی شامل متیل بنزوآت را کاهش داد. این امر همچنین سبب کاهش سریع مقدار mRNA ژن‌های *PHBSMT1* و *PHBSMT2* در بخش‌های مختلف گل از قبیل کلاله و خامه، تخمدان، جام گل و لبه‌های گلبرگ پس از گذشت ۱۰ ساعت از تیمار شد (آندروود و همکاران، ۲۰۰۵). همچنین کاهش مقدار mRNA ژن *PHCFAT* در گل‌های وحشی اطلسی در پاسخ به اتیلن خارجی مشاهده شد که یک آسیل ترانسفراز درگیر در بیوسنتز ماده فرّار

ایزوآوژنول است (دکستر و همکاران، ۲۰۰۷). با در نظر گرفتن این موضوع که گرده افشانی سبب تولید اتیلن در بخش های مختلف گل (تولید اتیلن در بافت پرچم و خامه شروع شده و در بافت تخمدان و جام گل دنبال می شود) خواهد شد، می توان نتیجه گرفت که فرایندهای پس از گرده افشانی به وسیله انتقال پیام اتیلن تنظیم می شوند که شامل کاهش بیوسنتز مواد فرار و انتشار آن هاست (آندروود و همکاران، ۲۰۰۵).

مکانیسم های تنظیمی و انتقال پیام سنتز مواد فرار در سطح مولکولی به میزان کمی شناخته شده است. فاکتور رونویسی گلدهی (*ODO1*) در ارقام معطر اطلسی وحشی در مقایسه با ارقام فاقد عطر افزایش یافته است. *ODO1* متعلق به عوامل رونویسی MYB نوع R2R3 است که در بیوسنتز آنتوسیانین ها و فنیل پروپانویدها دخالت دارد. کاهش بیان *ODO1* در بیان ژن های متعلق به مسیر شیکیمات نقش دارد. لاین های اطلسی حاوی ژن خاموش شده *ODO1*، کاهش نسبی انتشار مواد فرار گل مثل بنزیل بنزوات، بنزیل استات، وانیلین و ایزوآوژنول را نشان دادند که همگی از مسیر شیکیمات منشا گرفته اند (وردونک و همکاران، ۲۰۰۵). در مقابل بنزوی و همکاران (۲۰۰۸) ارتباط نزدیکی را بین سنتز عطر و تولید آنتوسیانین ها نشان دادند. بیش بیان فاکتور رونویسی تولید رنگدانه (*PAP1*) از خانواده MYB منجر به افزایش تولید رنگ بنفش و افزایش نسبی تولید مواد فرار منتشر شده در گل های تراریخته اطلسی شد. همبستگی بین عطر و رنگ گل توسط زوکر و همکاران (۲۰۰۲) نیز تأیید شد که نشان دادند کاهش مقدار F3H که آنزیم کلیدی در بیوسنتز آنتوسیانین ها در گیاه میخک است منجر به کاهش کامل رنگ گل و افزایش انتشار متیل بنزوات در گیاهان تراریخته می شود.

راهکارهای مهندسی ژنتیک در تولید عطر گل در گیاهان زینتی

شناسایی مسیرهای بیوسنتزی مواد فرار و ژن ها و آنزیم های مرتبط با آن ها فرصتی را برای مهندسی عطر گل فراهم کرده است. پتانسیل عملی کاربرد این روش، هنگامی است که برای مثال سرعت گرده افشانی زیر حد مطلوب است و یا حتی کمبود گرده افشانی طبیعی مشاهده می شود که می تواند به وسیله معرفی مجدد یا بهبود سنتز عطر و انتشار آن متعادل شود (پیچرسکی و دوداروا، ۲۰۰۷).

بنابراین صنعت تولید گل‌های زینتی خصوصاً گل‌های شاخه‌بریده، تمایل به سمت استفاده از روش‌های ژنتیکی در تولید عطر گل دارد. در طی چندین دهه از اصلاح کلاسیک، عطر گل، قربانی سایر صفات از قبیل رنگ یا شکل گل، ماندگاری گل و مقاومت به بیماری‌ها شده است. امروزه بسیاری از گل‌های تجاری، فاقد عطر هستند (وینستین و همکاران، ۲۰۰۱). در اصل همه مسیرهای متابولیکی بیوسنتز عطر گل، قابلیت دست‌ورزی ژنتیکی را دارا می‌باشند. با استفاده از روش‌های جدید بیوتکنولوژی، بسیاری از ژن‌های درگیر در بیوسنتز عطر و فرایندهای تنظیمی مرتبط شناسایی شده است. در نتیجه، افزایش تعداد ژن‌های هدف و شناخت بهتر مسیرها، شرایط مناسب مهندسی عطر گل را فراهم کرده است.

مهندسی متابولیک عطر گل با استفاده از روش‌های مختلف انجام شده است. معرفی یک یا چند آنزیم کدکننده به گونه‌های هدف که در گیاه بیان نمی‌شوند یا حتی حضور ندارند، منجر به انتشار مواد فرار جدید شده است (لوکر و همکاران، ۲۰۰۴).

این نتایج نشان‌دهنده مهندسی موفق مسیرهای عطر گل است که پیش‌ماده مورد نیاز برای تولید عطر را به اندازه کافی فراهم کرده و تمامی ژن‌های مسیرهای داخلی رقابت‌کننده با مسیر تولید عطر را کاهش می‌دهد (جدول ۱-۶).

برای مثال کاهش بیان ژن *F3H* گیاه میخک، منجر به تجمع ترکیبات عطری و کاهش رنگدانه‌های آنتوسیانین در گیاهان میخک تراریخته شد (شکل ۱-۶) (زوکرو و همکاران، ۲۰۰۲). تولید مقادیر زیادترین در گیاهان توتون تراریخته از طریق بیش‌بیان فارنسیل دی‌فسفات و ترین‌سنتاز گزارش شده است. به‌طوری‌که مقدار سزکوئترین‌ها و آمورفا ۴ و ۱۱-دی‌انس و مونوترپن لیمونین ۱۰۰۰، ۳۰-۱۰ برابر افزایش یافت (وو و همکاران، ۲۰۰۶).

آراندوویچ و همکاران (۲۰۰۷) لیسیانئوس تراریخته‌ای را تولید کردند که بیان‌کننده ژن بنزیل‌الکل‌استیل‌ترانسفراز (*BEAT*) گل ریحان بود اما انتشار بنزیل‌استات در آن مشاهده نشد. تولید استات می‌تواند در بافت گل و بافت‌های سبز پس از تغذیه با پیش‌ماده‌هایی مثل بنزیل‌الکل، هگزانول یا سینامیل‌الکل شناسایی شود. همچنین خاموشی ژن *CHS* در گیاه اطلسی علاوه بر تغییر رنگ گلبرگ‌ها و کاهش محتوای آنتوسیانین در آن‌ها، منجر به تجمع ترکیبات بنزوئیدی در گیاهان تراریخته شد (شکل ۲-۶) (اسپیتزر و همکاران، ۲۰۰۷).

جدول ۶-۱ بررسی اجمالی مهندسی ژنتیک عطر گل (اقتباس از دوداروا و پیچرسکی، ۲۰۰۸).

ژن‌ها	گونه‌های هدف	روش مورد استفاده	اثر
لینالول سنتاز گل ریحان (<i>CBLIS</i>)	اطلسی	ورود تک‌ژن	بدون عطر
لینالول سنتاز گل ریحان (<i>CBLIS</i>)	میخک	ورود تک‌ژن	عطر
فلاوانون ۳ هیدروسیلاز میخک (<i>DCF3H</i>)	میخک	خاموشی ژن از طریق آنتی‌سنس	بیش‌بیان
الکل استیل ترانسفراز توت فرنگی (<i>FASAAT</i>)	اطلسی	ورود تک‌ژن	بدون عطر
لیمونین سنتاز (<i>CILIM</i>)، پنین سنتاز (<i>CIPIN</i>) و لامبدا ترپین سنتاز (<i>CITER</i>) لیمو	توتون	ورود چند ژن (ورود تک‌ژن و تلاقی)	عطر
لیمونین ۳ هیدروکسیلاز نعناع (<i>MSPLIM3H</i>)	لایین تراریخته توتون	ورود نهایی ۴ ژن	عطر
فاکتور رونویسی <i>ORODANT 1</i> اطلسی (<i>PHODo1</i>)	اطلسی	خاموشی ژن از طریق RNAi	کاهش بیان
بنزوئیک‌اسید/سالیسیلیک‌اسید کربوکسیل‌متیل ترانسفراز اطلسی (<i>PHBSMT</i>)	اطلسی	خاموشی ژن از طریق RNAi	کاهش بیان
الکل استیل ترانسفراز رز (<i>RHAAT</i>)	اطلسی	ورود تک‌ژن	عطر
بنزیل‌الکل/فنیل‌اتانول بنزوئیل ترانسفراز اطلسی (<i>PHBPBT</i>)	اطلسی	خاموشی ژن از طریق RNAi	کاهش بیان
کونیفریل‌الکل استیل ترانسفراز اطلسی (<i>PHCFAT</i>)	اطلسی	خاموشی ژن از طریق RNAi	کاهش بیان
بنزیل‌الکل استیل ترانسفراز گل ریحان (<i>CBBEAT</i>)	لیسیانتوس	ورود تک‌ژن	بدون عطر
چالکون سنتاز اطلسی (<i>PHCHS</i>)	اطلسی	خاموشی ژن از طریق ویروس	بیش‌بیان
فاکتور رونویسی تولید رنگدانه آنتوسیانین MYB1 (<i>ATHPAP1</i>)	اطلسی	بیش‌بیان	بیش‌بیان



شکل ۶-۱ گیاهان شاهد (A و B) و تراریخته (C و D) میخک که ژن *F3H* در آن‌ها خاموش شده است. خاموشی ژن *F3H* منجر به تجمع بیشتر ترکیبات عطری در گیاهان تراریخته میخک شده است. (اقتباس از زوکر و همکاران، ۲۰۰۲)



شکل ۲-۶ خاموشی ژن *CHS* در دو رقم B1 (A) و P720 (B) علاوه بر تغییر رنگ گلبرگ‌ها، تجمع بیشتر ترکیبات عطری از قبیل متیل بنزوآت را در گیاهان تراریخته به دنبال داشته است. (اقتباس از اسپیتزر و همکاران، ۲۰۰۷)

نتیجه گیری

مهندسی موفق عطر گل (۱) معرفی ترکیبات عطری جدید: (۲) افزایش ترکیبات موجود در گل؛ (۳) کاهش مقدار ترکیبات نامناسب یا حذف ترکیبات ناخواسته؛ (۴) تغییر صفات عطر گل را در گیاهان بذری فراهم می‌آورد که شامل تغییراتی در الگوی انتشار موقتی مواد فرّار است. اگرچه پیشرفت در مهندسی عطر گل قابل توجه است، اما مسائل غیرقابل پیش‌بینی در رابطه با عطر گل به‌طور نسبی باقی مانده است (دوداروا و پیچرسکی، ۲۰۰۸). مهندسی عطر گل نه تنها پتانسیل خوبی را در بیوتکنولوژی گل دارد، بلکه می‌تواند به‌عنوان ابزار مهمی برای توضیح متابولیسم مواد فرّار گل مورد توجه قرار گیرد.

منابع

- Aharoni, A., Jongsma, M. A., Kim, T.-Y., Ri, M.-B., Giri, A. P., Verstappen, F. W. A., Schwab, W., and Bouwmeester, H. J. 2006. Metabolic engineering of terpenoid biosynthesis in plants. *Phytochemistry Review* 5: 49–58.
- Boatright, J., Negre, F., Chen, X., Kish, CM., Wood, B., Peel, G., Orlova, I., Gang, D., Rhodes, D., and Dudareva, N. 2004. Understanding in vivo benzenoid metabolism in petunia petal tissue. *Plant Physiology* 135:1993–2011.

- Dexter, R., Qualley, A., Kish, D.M., Ma, C.J., Koeduka, T., Nagegowda, D.A., Dudareva, N., Pichersky, E., and Clark, D. 2007. Characterization of a petunia acetyltransferase involved in the biosynthesis of the floral volatile isoeugenol. *Plant Journal* 49:265–275.
- Dudareva, N., and Pichersky, E. 2008. Metabolic engineering of plant volatiles. *Current Opinion of Biotechnology* 19:1–9
- Dunkel, M., Schmidt, U., Struck, S., Berger, L., Gruening, B., Hossbach, J., Jager, I., Effmert, U., Piechulla, B., Erikson, R., Knudsen, J., and Preissner, R. 2009. Super Scent—a database of flavours and scents. *Nucleic Acid Research* 37:D291–D294.
- Lucker, J., Schwab, W., Franssen, M.C.R., van der Plas, L.H.W., Bouwmeester, H.J., and Verhoeven, H.A. 2004. Metabolic engineering of monoterpene biosynthesis: two-step production of (p)-trans-isopiperitenol by tobacco. *Plant Journal* 39:135–145
- Nagegowda, D.A., Gutensohn, M., Wilkerson, C.G., and Dudareva, N. 2008. Two nearly identical terpene synthases catalyze the formation of nerolidol and linalool in snapdragon flowers. *Plant Journal* 55:224–239.
- Pichersky, E., and Dudareva, N. 2007. Scent engineering: toward the goal of controlling how flowers smell. *Trends in Biotechnology* 25: 105–110.
- Roeder, S., Hartmann, A.M., Effmert, U., and Piechulla, B. 2007. Regulation of simultaneous synthesis of floral scent terpenoids by the 1,8-cineole synthase of *Nicotiana suaveolens*. *Plant Molecular Biology* 65:107–124.
- Spitzer, B., Ben Zvi, M.M., Ovadis, M., Marhevka, E., Barkai, O., Edelbaum, O., Marton, I., Masci, T., Alon, M., Morin, S., Rogachev, I., Aharoni, A., and Vainstein, A. 2007. Reverse genetics of floral scent: application of tobacco rattle virus-based gene silencing in petunia. *Plant Physiology* 145:1241–1250.
- Underwood, B.A., Tieman, D.M., Shibuya, K., Dexter, R.J., Loucas, H.M., Simkin, A.J., Sims, C.A., Schmelz, E.A., Klee, H.J., and Clark, D.G. 2005. Ethylene-regulated floral volatile synthesis in petunia corollas. *Plant Physiology* 138:255–266.
- Vainstein, A., Lewinsohn, E., Pichersky, E., and Weiss, D. 2001. Floral fragrance. New inroads into an old commodity. *Plant Physiology* 127:1383–1389.
- Verdonk, J.C., Haring, M.A., van Tunen, A.J., and Schuurink, R.C. 2005. ODORANT1 regulates fragrance biosynthesis in petunia flowers. *Plant Cell* 17:1612–1624.
- Wu, S., Schalk, M., Clark, A., Miles, R. B., Coates, R., and Chappell, J. 2006. Redirection of cytosolic or plastidic isoprenoid precursors elevates terpene production in plants. *Nature Biotechnology* 24: 1441–1447.
- Zuker, A., Tzfira, T., Ben-Meir, H., Ovadis, M., Shklarman, E., Itzhaki, H., Forkmann, G., Martens, S., Neta-Sharir, I., Weiss, D., and Vainstein, A. 2002. Modification of flower color and fragrance by antisense suppression of the flavone 3-hydroxylase gene. *Molecular Breeding* 9:33–41.

۷. پیش‌بینی وضعیت بازار گیاهان زینتی تراریخته

صنعت تولید گل و گیاهان زینتی در دنیا دارای پویایی زیادی است و لازمه حفظ بازار و توسعه آن، تولید ارقام جدید می‌باشد. طی قرن‌ها محققین با بهره‌گیری از روش‌های اصلاح سنتی، ارقام متنوعی از گیاهان زینتی را اصلاح و به بازار عرضه کرده‌اند. در این برنامه‌ها صفات ارزشمندی که در فروش گیاهان زینتی نقش مهمی را ایفا می‌کنند، نظیر رنگ گل، کیفیت پس‌از برداشت، زمان گلدهی، تغییر ساختار گل و فرم گیاه، مقاومت به تنش‌های زیستی و غیرزیستی و عطر مورد هدف بوده‌اند. با پیشرفت‌های اخیر در زمینه بیولوژی مولکولی و مهندسی ژنتیک، شرایط مناسبی برای دست‌ورزی ژنتیکی گیاهان از جمله گیاهان زینتی فراهم شده است. این تکنولوژی، توانمندی خوبی برای انتقال صفات و ایجاد تغییرات مطلوب در گیاهان، فارغ از محدودیت‌های روش‌های اصلاح سنتی را دارا می‌باشد (چندلر و بروگلیرا، ۲۰۱۱).

بهبود عملکرد گیاهان از طریق مهندسی ژنتیک موجب افزایش چشمگیر تولید محصولات تراریخته در سرتاسر جهان شده است. گزارش‌ها نشان می‌دهد که طی بیست سال گذشته سطح زیر کشت گیاهان تراریخته روندی رو به رشد داشته و در سال ۲۰۱۵، ۱۷۹/۷ میلیون هکتار از اراضی کشاورزی را به خود اختصاص داده است. در این میان کشورهای آمریکا و برزیل به ترتیب با دارا بودن سطح زیر کشت ۷۰/۹ و ۴۴/۲ میلیون هکتار، در صدر تولید کنندگان گیاهان تراریخته قرار دارند. در حوزه گیاهان زینتی نیز به کارگیری علم مهندسی ژنتیک برای ارائه ارقام جدید به بازار با موفقیت همراه بوده است (جیمز، ۲۰۱۵).

به طوری که امروزه گیاهان زینتی رز و میخک آبی به روش مهندسی ژنتیک تولید و به بازارهای جهانی عرضه شده‌اند. هم‌اکنون میخک تراریخته آبی در کشورهای کلمبیا، اکوادور و استرالیا تولید و در کشورهای آمریکای شمالی، ژاپن و اروپا به فروش می‌رسد. با وجود اینکه اطلاعات رسمی درخصوص میزان فروش ارقام تراریخته رز و میخک منتشر نشده است، اما گسترش آنها در بازارهای جهانی نشان می‌دهد که حساسیت موجود نسبت به مصرف این محصولات در مقایسه با گیاهان زراعی تراریخته به میزان بسیار کمی مشاهده می‌شود (چندلر و سانچز، ۲۰۱۲). علاوه بر آن پروژه‌های تحقیقاتی زیادی درخصوص مهندسی ژنتیک صفات مختلف در گیاهان زینتی صورت گرفته است که برخی از آنها در مراحل اولیه آزمایشات برای آزادسازی می‌باشند (چندلر و بروگلیرا، ۲۰۱۱).

هم‌اکنون برخی شرکت‌ها نظیر Sanford Scientific، NovaFlora Inc، Calgene Pacific و Florigene NV تمام یا بخشی از سرمایه‌گذاری خود را به تولید و تجاری‌سازی گیاهان زینتی تراریخته معطوف کرده‌اند. همچنین شرکت‌های زیادی نظیر Kirin و Suntory، Syngenta، Ball Seeds، Scotts تشکیل داده‌اند. در آمریکا کلیه فعالیت‌های مرتبط با مهندسی ژنتیک گیاهان در سطح دانشگاه‌ها و یا شرکت‌ها را می‌توان با بررسی آنلاین پایگاه داده‌های صدور مجوز انتقال و آزادسازی گیاهان تراریخته در سرویس نظارتی USDA-APHIS-BRS ردیابی نمود. بیش از ۹۱ مجوز انتقال و ۷۳ مجوز آزادسازی (در سطح آزمایشات مزرعه‌ای) برای گیاهان زینتی به ثبت رسیده که این مجوزها برای مؤسسات دولتی، دانشگاه‌ها و شرکت‌ها صادر گردیده‌اند (دوبرس، ۲۰۱۱).

جالب‌توجه اینکه گیاه اطلسی به عنوان یک گیاه مدل از گیاهان زینتی در مطالعات انتقال ژن و بررسی گیاهان تراریخته مطرح می‌باشد. از آنجا که گیاهان زینتی در مقایسه با گیاهان زراعی در مقیاس کمتری تولید می‌شوند و در بسیاری موارد در محیطی کاملاً کنترل شده پرورش داده می‌شوند، لذا تولید و آزادسازی گیاهان تراریخته زینتی با تأخیر طولانی‌تری نسبت به گیاهان زراعی شروع شده است. این درحالی است که در گیاهان زراعی، گیاهان تراریخته زیادی تولید و در سطح تجاری در حال عرضه می‌باشد (دوبرس، ۲۰۱۱).

دلیل اصلی پایین بودن میزان وارسته‌های تراریخته گیاهان زینتی در بازار جهانی، وجود موانع مالی و قانونی در رابطه با تجاری‌سازی این نوع محصولات می‌باشد (آزادی و همکاران، ۲۰۱۶). این موانع شامل هزینه‌های کسب دانش فنی، ثبت آن و هزینه‌های مربوط به اخذ اجازه قانونی آزادسازی می‌باشد. اگرچه روش‌های اصلاح سنتی گیاهان زینتی نیز هزینه‌هایی را برای تولید و معرفی ارقام در پی دارد، ولی با این حال مقررات سخت اداری و قانونی مرتبط با آزمایش و کسب تأییدیه دولت جهت آزادسازی گیاهان تراریخته را ندارد و این مراحل تنها شامل آزمایشات مزرعه‌ای برای ارزیابی خصوصیات موردهدف نظیر ثبات فنوتیپی، زمان گلدهی و طول مدت آن، مقاومت به بیماری‌ها و در مواردی تهاجمی بودن آن‌ها می‌باشد (دوبرس، ۲۰۱۱؛ چندلر و بروگلیرا، ۲۰۱۱).

اتحادیه اروپا بزرگترین بازار برای مصرف گیاهان زینتی می‌باشد. به‌منظور تجاری‌سازی گیاهان تراریخته در اتحادیه اروپا، اطلاعات فنی دقیقی جهت اخذ تأییدیه توسط سیستم نظارتی اروپا موردنیاز می‌باشد. هزینه‌های مرتبط با این موضوع، به‌ویژه آنالیزهای مولکولی محل درج ژن خارجی و توالی‌های نواحی اطراف آن، به‌لحاظ تکنیکی دشوار و هزینه‌بر است. همچنین آزمایشات مزرعه‌ای به‌منظور تأیید نتایج حاصله، بسیار پیچیده و هزینه‌بر است که طی چندین سال انجام می‌شود. ارزیابی‌های زیستی گیاهان تراریخته به درک مزایای اکولوژیکی و ریسک آزادسازی این گیاهان کمک می‌کند. تمام این آزمایشات بایستی در مکانی با ایمنی بالا انجام شود تا اطلاعات وارسته‌های باارزشی که هنوز به ثبت نرسیده‌اند، به‌دست رقبا نیفتد. این موارد باعث پیچیدگی کار و هزینه‌بر بودن آزمایشات مزرعه‌ای می‌شود (دوبرس، ۲۰۱۱؛ چندلر و بروگلیرا، ۲۰۱۱).

بهترین راه برای فائق آمدن بر این مشکلات، آزادسازی یک یا چند لاین گیاه زینتی تراریخته قابل قبول در برنامه‌های اصلاحی است. تلاقی گیاهان تراریخته با گیاهان عقیم یا پُرگلبرگ که فاقد توانایی تولید بذر می‌باشند، مانع فرار ژن به سایر گونه‌ها می‌گردد که خود باعث سهولت کار و پذیرش بهتر گیاهان تراریخته می‌شود. با توجه به اقبال بسیار خوب به گیاهان زراعی تراریخته در سطح دنیا و انجام تحقیقات مستمر مراکز دانشگاهی، تحقیقاتی و شرکت‌ها به تولید گیاهان زینتی تراریخته، پیش‌بینی می‌شود در آینده‌ای نزدیک علاوه بر رز و میخک، شاهد گیاهان زینتی تراریخته بیشتری در بازار جهانی باشیم.

منابع

- Azadi, P., Bagheri, H., Nalouisi, A.M., Nazari, F. and Chandler, S.F. 2016. Current status and biotechnological advances in genetic engineering of ornamental plants. *Biotechnology Advances* (in press).
- Chandler, S.F. and Brugliera, F. 2011. Genetic modification in floriculture. *Biotechnol. Lett.* 33: 207-214.
- Chandler, S. F. and Sanchez, C. 2012. Genetic modification; the development of transgenic ornamental plant varieties. *Plant biotechnology journal* 10: 891-903.
- Dobres, M.S. 2011. Prospects for the Commercialization of Transgenic Ornamentals. In: Mou, B. and scorza, R. (eds), *Transgenic Horticultural Crops Challenges and Opportunities*. CRC Press, pp 305-316.
- James C. 2015. Global status of commercialized biotech/GM crops: 2015. Brief 44, The International Service for the Acquisition of Agri-biotech Applications, Ithaca, NY.