

استفاده از فناوری‌های نو در کشاورزی برای افزایش عملکرد

کتایون زمانی اسدآبادی^{۱*} و مطهره محسن‌پور^{۱*}

استادیار پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی

katayounzamani@yahoo.com, mthrhm@yahoo.com

تاریخ دریافت: ۹۸/۰۴/۱۲، تاریخ پذیرش: ۹۸/۰۶/۱۶

صفحه ۶۹-۸۸

چکیده

با افزایش جمعیت و بالارفتن تقاضا برای غذا، خوراک دام و فیبر، افزایش عملکرد گیاهان زراعی یکی از چالش‌های بزرگ پیش روی بشر است. تولید بیشتر محصولات زراعی نیازمند استفاده بیشتر از کودها و آفت‌کش‌هاست که منجر به افزایش هزینه‌های تولید، کاهش کیفیت خاک به سمت اسیدی و شور شدن و آسیب‌های زیست محیطی با شستشوی مواد مغذی و انباشتگی در آب‌های سطحی و تغییر اکوسیستم و همچنین آلودگی هوا می‌شود. بنابراین افزایش تولید محصولات غذایی در منابع محدود زمین‌هایی که هم اکنون برای کشاورزی استفاده می‌شوند، نیازمند شیوه‌های نوآورانه‌ای است تا از یک سو محصولی سالم‌تر برای مصرف انسان و با ایمنی بیشتر برای محیط‌زیست و از سوی دیگر با کاهش مصرف آب و انرژی و هزینه کمتر تولید کند. در این مقاله به چگونگی استفاده از ژن‌های موثر در افزایش عملکرد با تاکید بر ناقل‌های غشای پلاسمایی گیاهان در جهت حفظ امنیت غذایی پرداخته شده است و مثال‌هایی از کاربرد این ناقل‌ها در گیاهان اصلاح شده ژنتیکی به منظور بهبود دریافت مواد غذایی از خاک و استفاده از آنها در گیاه و همچنین افزایش تحمل به شرایط تنش شوری، خشکی و اسیدی در خاک‌ها بحث شده است.

واژه‌های کلیدی: افزایش عملکرد محصول، روش‌های نو، مهندسی ژنتیک، ناقل، تنش‌های

غیرزیستی.

مقدمه

های جدید را برای حل این مساله به کار گرفته است. آنچه که در این سالها تغییر کرده بالا رفتن نرخ رشد جمعیت، تغییرات اقلیمی و کاهش منابع است که کشاورزی را در دهه‌های اخیر با محدودیت‌هایی مواجه ساخته است.

اما تاثیر استفاده از کودها و عناصر غذایی مورد نیاز گیاه در افزایش عملکرد به چه صورت است؟ استفاده از کودهای نیتروژنه به مقدار زیادی باعث افزایش عملکرد شده و طی ۵ دهه گذشته فقر غذایی را کاهش داده‌اند. کودهای نیتروژنه تقریباً ۶۰ درصد از کودهای مصرفی برای گیاهان زراعی غیر از خانواده بقولات را تشکیل می‌دهند (۴) و تولید آنها با صرف یک درصد از انرژی مورد استفاده جهانی همراه است. بنابراین هزینه تولید بسیاری از محصولات زراعی را بالا می‌برند. با این وجود فقط ۳۰ تا ۵۰ درصد کودهای نیتروژنه مصرفی، توسط گیاهان مورد استفاده قرار می‌گیرند و باقیمانده سبب تولید گاز گلخانه‌ای N_2O شده یا با شستشو توسط آب‌های سطحی باعث رشد بی‌اندازه گیاهان آبیزی و تغییر در

تحلیل بازده محصولات در سطح جهانی نشان می‌دهد که افراد ساکن مناطق در حال توسعه بیش از سایر نقاط مستعد سوء تغذیه هستند. فراهم بودن مواد مغذی معدنی و آب برای کشت محصول، از جمله عوامل اصلی تعیین‌کننده بهره‌وری محصولات هستند (۲،۱). در حال حاضر به حد پایدار ۱۵ درصدی سطح زمین، که می‌توان از آن برای تولید محصولات زراعی استفاده کرد، بسیار نزدیک هستیم (۳). تنها با افزایش استفاده از کودهای معدنی و تأمین هرچه بیشتر آب یا بهره‌گیری از سیستم‌های کشت ارگانیک در کشاورزی نمی‌توان به طور همزمان افزایش بازده و پایداری محیط‌زیست را انتظار داشت (۱). استفاده بیشتر از کودها با بالا رفتن هزینه‌های تولید از یک سو و از سوی دیگر با تخریب محیط زیست بر اثر آبشویی، اسیدی شدن خاک و آلودگی هوا همراه است. آیا چنین چالشی جدید است؟ پاسخ منفی است. از دهه ۱۹۶۰ میلادی که انقلاب سبز آغاز شده، همچنان این روند ادامه دارد و اختراعات و فناوری

"زمانی و محسن پور، استفاده از فناوری‌های نو در کشاورزی برای افزایش عملکرد"

اکوسیستم‌های آبی می‌شوند (۵). همچنین استفاده زیاد از نیتروژن نیز گلدهی را به تاخیر انداخته و بلوغ گیاه را طولانی کرده و خطر از دست رفتن محصول را افزایش می‌دهد (۴).

تنها شکل قابل جذب فسفر، عنصر پر مصرف دیگر مورد نیاز برای رشد گیاه ارتوفسفات است و عوامل متعددی مانند فعالیت میکروبی، pH خاک و فراوانی کاتیون‌ها با تبدیل آن به دیگر اشکال شیمیایی، فسفر محلول را از دسترس گیاه خارج می‌کنند (۶). بنابراین عملکرد گیاهان زراعی کاملاً وابسته به کودهای فسفاته است که از منابع تجدید ناپذیر به دست می‌آیند. فقط ۳۰-۲۰ درصد کودهای به کار رفته، مورد استفاده گیاهان قرار می‌گیرند و با رویه مصرف کنونی، منابع فسفات در ۲۰۰-۷۰ سال آینده به اتمام خواهند رسید (۵).

حال این سوال مطرح می‌شود که کارایی استفاده از عناصر به چه عواملی بستگی دارد؟ پژوهش‌ها نشان داده‌اند کارایی استفاده از عناصر، ترکیبی است از کارایی جذب عناصر (به دست آوردن عناصر از

خاک) و کارایی استفاده از عناصر (تولید ماده خشک بیشتر به ازای عناصر جذب شده) که با یک شبکه ژنی هماهنگ می‌شود. این شبکه ژنی واسطه جذب عناصر از خاک، توزیع در بافت‌های گیاهی و ورود به ساختار مولکول‌های زیستی و ذخیره عناصر است (۷).

ناقل‌های پروتئینی که درون غشاها جای گرفته‌اند و گیاهان به واسطه آنها آب و مواد غذایی را جذب و مصرف می‌کنند، نقش مهمی در افزایش کارایی گیاهان دارند. این پروتئین‌ها نه تنها مواد مغذی معدنی را انتقال می‌دهند بلکه تحمل در برابر خشکی را کنترل می‌کنند و همچنین لازمه انتقال ساکارز (که عامل گردش انرژی گیاهان به شمار می‌رود) به بخش‌هایی در گیاه هستند که به آن نیاز دارد. علاوه بر این، ناقل‌ها در سازوکارهایی نقش دارند که تحمل در برابر شرایط نامساعد محیطی همچون خاک‌های شور یا اسیدی را برای گیاهان فراهم می‌کنند. افزایش و بهبود جذب و استفاده از عناصر پرمصرف مانند نیتروژن، فسفر، پتاسیم و آهن با تغییر و تنظیم بیان ژن‌های مرتبط

از طریق خاموش و روشن کردن ژن‌ها، بهبود ساختار ریشه با افزایش سطح و عمق جذب، جابجایی عناصر در گیاه و یا به حرکت درآوردن عناصر نامحلول در خاک امکان‌پذیر است. پیشرفت‌های صورت گرفته در علوم فیزیولوژی، ژنتیک و بیوفیزیک طی ۲۰ سال گذشته موجب افزایش آگاهی ما از مبنای مولکولی تغذیه گیاهان و چگونگی واکنش آن‌ها به تنش‌ها شده است. افزایش تولید محصولات غذایی در منابع زمین‌های محدود، به شیوه‌های نوآورانه کشاورزی و بهبود ژنتیکی محصولات متکی است (۸). در این مقاله سعی بر این است به پتانسیل استفاده از روش‌های نو در بهبود کارایی استفاده از عناصر مورد نیاز گیاه و افزایش عملکرد به ویژه در شرایط تنش پرداخته شود.

روش‌های نو و افزایش عملکرد گیاهان زراعی

مهندسی ژنتیک، ویرایش ژنومی و تولید محصولات تراریخته از روش‌های نوآورانه و موثر در دستیابی به افزایش تولید محصولات غذایی و افزایش عملکرد

محصولات هستند. در بیش از دو دهه اخیر گیاهان تراریخته مقاوم به آفات و علفکش با جلوگیری از خسارت گیاه در شرایط تنش‌های زیستی به حفظ عملکرد گیاه کمک کرده و با هزینه کمتر برای کشاورزان، حفاظت محیط‌زیست و سلامت انسان را نیز در نتیجه مصرف کمتر سموم و آفت‌کش‌های شیمیایی باعث شده‌اند. اما جنبه دیگری از پتانسیل این فناوری افزایش عملکرد محصولات زراعی با انتقال سایر ژن‌ها است که در این مقاله سعی بر آن است به برخی از آن‌ها اشاره شود.

۱- افزایش عملکرد با بیش بیان ناقل‌های

غشایی

توالی‌یابی ژنوم و توسعه سیستم‌های آزمایشگاهی به منظور بررسی عملکرد ناقل‌ها، امکان تعیین ویژگی‌های بسیاری از خانواده‌های مهم ناقل‌های غشایی را فراهم کرده است. توالی‌یابی نسل جدید ابزار قدرتمندی برای پی بردن به این مسئله است که چگونه می‌توان از تنوع ژنتیکی طبیعی ناقل‌های غشایی گیاهان، چه از طریق اصلاح نژاد با کمک

نشانگرهای مولکولی و چه از طریق مهندسی ژنتیک، در کشاورزی استفاده کرد.

۱-۱ افزایش عملکرد با بیش بیان ناقل‌های نیترات

اغلب گیاهان نیترات را به‌عنوان منبع نیتروژن ترجیح می‌دهند و افزایش جذب نیترات یکی از راهکارهای مورد استفاده برای بهبود کارایی استفاده از نیتروژن است (۵). فناوری تراریخته برای توسعه گیاهانی با قابلیت استفاده بیشتر از نیتروژن اغلب با استفاده از ناقل‌های نیتروژن و در گیاه برنج انجام شده است با وجود اینکه شکل ترجیحی جذب نیتروژن در برنج آمونیوم است، اما جذب کارآمد نیترات نقش مهمی در عملکرد برنج دارد (۷). ناقل‌های متعددی در جذب نیترات در گیاهان دخالت دارند که حداقل به چهار خانواده (NRT1(NPF)، NRT2، CLC و SLAC1/SLAH) تعلق دارند (۴،۹).

بیش بیان *OsNRT2.3b* در برنج، نه تنها جذب آهن و نیترات را افزایش می‌دهد بلکه در شرایط مزرعه باعث افزایش

عملکرد تا ۴۰ درصد می‌شود (۱۰). گیاهان تراریخته برنج دارای ناقل *OsNRT.1A* علاوه بر عملکرد بسیار بالا دوره رشد کوتاه‌تری دارند (۴). همچنین تحقیقات نشان داده است که بیش بیان *OsNAR2.1* تحت کنترل پیشبر طبیعی خود کارایی جذب نیترات و عملکرد دانه را افزایش داده است (۱۱). گیاهان تراریخته برنج که ناقل *OsNPF7.2* را بیان می‌کنند پنجه‌های بیشتری دارند و در نتیجه محصول بیشتری تولید می‌کنند. افزایش بیان *OsNPF7.2* رشد طولی ریشه، تعداد ریشه و وزن تر و خشک را بهبود می‌بخشد (۴).

۱-۲ افزایش عملکرد با بیش بیان ناقل‌های فسفات

کارایی استفاده از فسفات در گیاهان با کارایی جذب فسفات از خاک و حرکت آن در گیاه تعریف می‌شود. با تغییر در بیان ناقل‌های فسفات، فرصتی برای افزایش جذب و بهبود توزیع فسفات و در نتیجه افزایش عملکرد در گیاهان زراعی امکان‌پذیر شده است. پژوهش‌های متعددی برای تنظیم بیان ناقل‌ها و افزایش

فسفات تثبیت نیتروژن را افزایش داده و گیاهان تراریخته رشد بهتری در مقایسه با غیرتراریخته‌ها داشتند در این گیاهان ارتفاع گیاه، طول ریشه، وزن ریشه، تعداد بذر و غلاف و وزن بذر به ازای یک گیاه افزایش یافته است (۷،۱۶).

۲- افزایش عملکرد با به حرکت در آوردن فسفر نامحلول خاک و بهبود کارایی استفاده از آن

گیاهان در پاسخ به تنش کمبود فسفات، ترشح پروتون‌ها، اسیدهای آلی، RNAaseها، آنزیم‌های فسفاتاز و فسفودی استراز را جهت بازیابی فسفات از منابع درون سلولی و برون سلولی افزایش می‌دهند. تولید آنزیم‌های مذکور برای جداکردن فسفات از ترکیبات آلی و معدنی فسفات‌ها موجود در خاک اهمیت زیادی دارد. این ترکیبات که دامنه وسیعی دارند شامل موادی مانند آر.ان.ا، دی.ان.ا، قندهای فسفات‌ها و مانند آن‌ها می‌شوند (۱۷). مثال‌های زیادی وجود دارد که بیش‌بین اسیدهای آلی و اسیدفسفاتازها در گیاهان به ویژه گیاهان مدل باعث

عملکرد انجام شده است. به‌عنوان مثال در برنج تراریخته بیان‌کننده ژن *OsPT4* جذب فسفات ۳۸-۳۰ درصد نسبت به گیاه وحشی افزایش یافته و در نتیجه وزن ۱۰۰۰ دانه و عملکرد دانه به ازای هر گیاه نیز افزایش نشان می‌دهد. افزایش بیان *OsPT6* در سویا و برنج با افزایش توده زیستی، وزن دانه و عملکرد دانه در مزرعه همراه بوده است (۱۲).

بیش‌بین ژن *OsPHT1.1* در برنج تعداد پنجه‌ها را زیاد می‌کند. در پژوهش‌های دیگری گندم‌های تراریخته دارای ژن‌های ناقل *TaPHT1.2* و *TaPHT1.4* باعث افزایش رشد در شرایط تنش کمبود فسفات شدند (۱۳،۱۴).

تثبیت نیتروژن در لگوم‌ها نیازمند مقادیر قابل ملاحظه‌ای از فسفات است بنابراین افزایش محتوای فسفات در گره‌ها به تثبیت نیتروژن و رشد گیاه کمک می‌کند. در گیاهان سویای تراریخته با ژن *GmPHT1.5* گره‌ها بزرگ می‌شوند محتوای P و N و وزن تر افزایش یافته است (۱۵). بیش‌بین *OsPHT1.2* و *OsPHT1.6* در سویا در تنش کمبود

"زمانی و محسن پور، استفاده از فناوری‌های نو در کشاورزی برای افزایش عملکرد"

تر و خشک را در این گیاه افزایش داده است (۲۳).

تعیین ویژگی ژنی به نام *PSTOL1* در برنج رقم کاسالاس آن را به اولین ژنی تبدیل کرد که با کارایی بهره‌وری فسفر مربوط است. این ژن یک آنزیم پروتئین‌کیناز رمز می‌کند و به میزان قابل توجهی سبب افزایش عملکرد دانه در گیاهان برنج رشد یافته در خاک‌های با کمبود فسفات شده است (۲۴). میزان جذب فسفات توسط آگروباکتریوم حاوی پلاسمید دارای این ژن حدود دو برابر بیشتر از باکتری فاقد این ژن است (۲۵). همچنین بیان این ژن سبب افزایش طول ریشه شده است که می‌تواند در تحمل به خشکی موثر باشد. در مطالعه‌ای، انتقال ژن *PSTOL1* به رقم IR64 برنج سبب افزایش تحمل گیاه به کمبود فسفات شده است. افزایش وزن خشک ریشه، طول کل و سطح ریشه باعث وسیع‌تر شدن سیستم ریشه‌ای شد که افزایش جذب مواد غذایی (نیتروژن و پتاسیم) و وزن دانه را در برداشته است (۲۴).

افزایش توده زیستی شده است. در مورد گیاهان زراعی اخیراً در سویای تراریخته بیان‌کننده ژن *GmPAP14*، فعالیت فیتازی گیاه افزایش یافته که حاصل افزایش وزن گیاه بوده است (۱۸). در تراریخته‌های برنج که *OsPAP21b* را بیان می‌کنند علاوه بر فعالیت فسفاتتازی و محتوای فسفات، طول ریشه‌ها، تعداد و وزن آنها افزایش یافته است (۱۹).

بیان *OsPAP10c* در برنج تعداد پنجه‌ها را افزایش داده و ارتفاع گیاه را کم می‌کند (۲۰). در لوبیای تراریخته دارای ژن *PAP3* نیز رشد گیاه و جذب فسفات افزایش یافته است (۲۱). بیش بیان ژن *AtPAP15* یک اسید فسفاتاز با فعالیت فیتازی، در سویا، وزن خشک را افزایش داده و کشت این گیاهان در خاک‌های اسیدی با ۵۹ درصد افزایش در تعداد غلاف به ازای هر گیاه و ۶۷ درصد به ازای تعداد دانه در هر گیاه در مقایسه با گیاهان غیر تراریخته همراه بوده است (۲۲). مثال دیگر بیان ژن *phy* از آسپرژیلوس در پنبه است که دریافت فسفات از خاک و وزن

۳- افزایش عملکرد گیاهان در خاک‌های

اسیدی

خاک‌های اسیدی ۳۰ درصد از زمین‌های عاری از یخ کره زمین را تشکیل می‌دهند. با توجه به این که تنها بخش کوچکی از این خاک‌ها برای کشاورزی مناسب هستند، تولید محصولات کشاورزی را محدود می‌کنند (۲۶). در صورتی که pH خاک از ۵ بالاتر باشد، آلومینیوم به اشکال پیچیده غیرسمی در آن وجود خواهد داشت. با وجود این، در صورت اسیدی بودن خاک، یون‌های Al^{3+} در خاک آزاد و موجب سمیت گیاهان می‌شوند. وجود Al^{3+} در محلول خاک موجب آسیب دیدن نوک ریشه‌های گیاهان آسیب‌پذیر و مانع از رشد ریشه می‌شود و همین مسئله در فرآیند جذب آب و مواد غذایی اختلال ایجاد می‌کند.

کشف انتقال‌دهنده‌هایی که مقاومت در برابر Al^{3+} را افزایش می‌دهند منجر به شناسایی دو مسیر مهم شده است که گیاهان از آن‌ها برای مقابله با این کاتیون سمی استفاده می‌کنند. در یکی از این مسیرها، Al^{3+} ، با کلاته شدن در خارج از

گیاهان، از ورود به داخل سلول‌ها بازداشته می‌شود و در روش دیگر، Al^{3+} درون واکوئل‌ها محبوس می‌شود. از ژن‌های رمزکننده این ناقل‌ها می‌توان برای انتقال به گیاهان زراعی به منظور افزایش عملکرد استفاده کرد. به علاوه، استفاده از این ژن‌ها همگام با اقدامات مدیریتی مانند آهک‌افزایی به خاک به منظور افزایش pH آن، راهبرد مهمی برای افزایش عملکرد محصولات در خاک‌های اسیدی به شمار می‌رود. تحقیقات نشان داده است که انتقال ژن‌های ناقل، باعث افزایش عملکرد گیاه در خاک‌های اسیدی در کشت غلات به ویژه جو و برنج شده است.

غلات از نظر مقاومت در برابر Al^{3+} دارای تنوع ژنتیکی طبیعی هستند. ترشح آنیون‌های آلی از ریشه‌ها سازوکار طبیعی مقاومت در برخی از گونه‌ها است (۲۷). ناقل‌ها، مهم‌ترین نقش را در این سازوکار ایفا می‌کنند، به طوری که اعضای دو خانواده از پروتئین‌های ناقل، مسئول صادرکردن آنیون‌های آلی از داخل سلول‌های ریشه به محیط خارجی احاطه‌کننده ریشه‌ها هستند. آنیون‌های آلی

"زمانی و محسن پور، استفاده از فناوری‌های نو در کشاورزی برای افزایش عملکرد"

که در راس ریشه جای گرفته‌اند، باعث ترشح Al^{3+} فعال شده با سیترات (Al^{3+} - activated citrate efflux) شده و نقش اصلی را در ایجاد مقاومت در برابر Al^{3+} ایفا می‌کنند.

علاوه بر ژن‌های رمزکننده ناقل‌های آلی آنیونی به‌عنوان روشی برای افزایش مقاومت در برابر Al^{3+} در گیاهان زراعی که به آن اشاره شد، سازوکارهای دیگری نیز شناسایی شده‌اند که در افزایش مقاومت موثرند. برای مثال، برنج مقاوم‌ترین غله در برابر Al^{3+} است و از سازوکارهایی متفاوت از ترشح آنیون‌های آلی استفاده می‌کند. یکی از این سازوکارها، استفاده از ناقل‌هایی است که با یکدیگر برای حبس Al^{3+} درون واکوئل‌ها همکاری می‌کنند و به این ترتیب، Al^{3+} را از جریان اصلی متابولیسم حذف می‌کنند (۳۵،۳۶). در یک بررسی ژنتیکی، واریانت‌های حساس و مقاوم یکی از ژن‌های رمزکننده این ناقل‌ها شناسایی شدند (*Nrat1*) که نشان‌دهنده وجود تنوع در مقاومت در برابر Al^{3+} درون زیرجمعیت‌های برنج است (۳۷).

مترشحه از ریشه‌ها، Al^{3+} را به شکلی غیرسمی کلاته می‌کنند و به این ترتیب، از نوک حساس ریشه‌ها محافظت می‌کنند و امکان رشد بهتر ریشه‌ها را فراهم می‌نمایند (۲۸).

گندم دارای ژنی است که ناقل مالات فعال‌شونده با آلومینیوم ۱ (*TaALMT1*) کانال آنیونی Al^{3+} را رمز می‌کند. بنابراین این ژن باعث تسهیل ترشح مالات از ریشه‌ها می‌شود (۲۹). از ژن *TaALMT1* می‌توان برای بهبود ژنتیکی گونه‌های آسیب‌پذیر با هدف افزایش مقاومت در برابر Al^{3+} استفاده کرد. با بیان ژن *TaALMT1* در جو، که یکی از غلات آسیب‌پذیر در برابر تنش Al^{3+} است، عملکرد محصول در خاک‌های اسیدی بسیار افزایش می‌یابد (۳۰).

علاوه بر موارد فوق زیرگروه ویژه‌ای از خانواده بزرگ ناقل‌های MATE (Multidrug and toxic compound extrusion) نیز در گیاهان وجود دارند که امکان ترشح سیترات از سلول‌های ریشه را میسر می‌کنند (۳۱،۳۲). در سورگوم (۳۲)، جو (۳۳) و ذرت (۳۴)، ناقل‌های MATE،

این یافته ایده جذابی برای مهندسی ژنتیک خواهد بود.

۴- افزایش عملکرد در خاک‌های شور

تقریباً هفت درصد از زمین‌های جهان که زمین‌های کشاورزی را نیز شامل می‌شوند، تحت تأثیر شوری یا سمیت سدیم قرار دارند. تولید بیش از ۳۰ درصد از گیاهان زراعی آبی و ۷ درصد از کشاورزی دیم، به علت تنش شوری، با محدودیت مواجه است. آبیاری گیاهان زراعی، به علت وجود مقادیر اندک نمک در آب‌های آبیاری، در حال افزایش شوری خاک است. گروهی از ناقل‌های غشای پلاسمایی گیاهان که متعلق به خانواده HKT هستند با انتقال سدیم (Na^+) و پتاسیم (K^+) نقش مهمی در مقاومت به شوری ایفا می‌کنند (۳۸، ۳۹). انتقال‌دهنده‌های HKT کلاس ۱، مقادیر مازاد Na^+ را از آوند چوبی آرابیدوپسیس و برنج خارج می‌کنند و به این ترتیب، غلظت Na^+ را کمتر از حدی نگه می‌دارند که در بافت‌های فتوسنتزکننده برگ‌ها ایجاد سمیت نکند (۴۰، ۴۱، ۴۲). سازوکارهای مشابهی در گندم برای

ژن‌های $HKT1;4$ و $HKT1;5$ شناسایی شده‌اند (۴۳، ۴۴). جالب این که، وارد کردن شکل اجدادی ژن $HKT1;5$ که از خویشاوند مقاوم‌تر به Na^+ گندم یعنی گندم *Triticum monococcum* به دست آمده است، به گندم تجاری و آسیب‌پذیر دوروم (*Triticum* (Durum wheat) (*turgidum* ssp durum) موجب افزایش عملکرد این غله به میزان ۲۵ درصد در خاک‌های شور شده و همین امر نشان‌دهنده قابلیت فوق العاده این سازوکار است.

در برخی از گیاهان زراعی، مقاومت در برابر شوری با تجمع Na^+ به واسطه آنتی‌پرت‌های Na^+/H^+ (Antiporters) در واکوئل‌های برگ‌ها ایجاد می‌شود (۴۵). ناقل‌های HKT کلاس ۲ (۴۶) انتقال کاتیون به درون ریشه‌ها را میسر می‌کنند (۴۷). این ناقل‌ها، به همراه ناقل‌هایی که سدیم و پتاسیم را درون واکوئل‌ها جمع می‌کنند (۴۸)، قابلیت افزایش تولید غلاتی همچون جو را دارند. جو گیاهی است که با کده‌بندی/حجره‌بندی (Compartmentation) در واکوئل‌هایش،

"زمانی و محسن پور، استفاده از فناوری‌های نو در کشاورزی برای افزایش عملکرد"

thaliana موجب افزایش محتوای قندهای محلول، افزایش عملکرد ریشه و کیفیت بهتر محصول شده است (۵۲).

۵- بهبود عملکرد محصولات زراعی با تعدیل توزیع انرژی و کربن و مقاومت به عوامل بیماریزا

فتوسنتز در برگ‌ها موجب تولید قندها شده که با انتقال در رگبرگ‌ها موجب رشد ریشه‌ها، مریستم‌ها و دانه‌ها میشوند. میزان جابه‌جایی (Translocation) و توزیع نسبی (Relative distribution) مهم‌ترین تعیین‌کننده‌های پتانسیل بازدهی محصولات هستند. سوکروز مهم‌ترین مولکول حامل انرژی است که به‌عنوان عامل جابه‌جایی مواد غذایی و همچنین به‌عنوان مولکول پیام‌رسان در رگبرگ‌ها ایفای نقش می‌کند، اما تا همین اواخر این مولکول‌های پیام‌رسان ناشناخته بودند. در اوایل دهه ۱۹۹۰، هم‌تراز (Cotransporter) سوکروز-پروتون با نام SUT1 به‌عنوان ناقل اصلی شناسایی شد که قند را در رگبرگ‌ها بارگذاری می‌کند، درحالی‌که مکانیسم رهاسازی سوکروز از سلول‌های برگ‌هایی که آن را می‌سازند،

با بالا رفتن غلظت Na^+ درون برگ‌ها مقابله می‌کند (۴۹). ناقل‌های NHX ناقل‌های کاتیون H^+/H^+ هستند که تبادل $\text{Na}^+(\text{K}^+)/\text{H}^+$ را انجام می‌دهند. گزارش‌های متعددی از بیش بیان این ناقل‌ها در گیاهان مدل و زراعی وجود دارد که با افزایش تحمل به تنش شوری و عملکرد همراه بوده است.

به‌عنوان مثال Zeng و همکاران (۲۰۱۸) با بیان دو ناقل از نوع NHX از گیاه *Helianthus tuberosus* در برنج، تحمل به تنش شوری و تنش‌های ناشی از کمبود عناصر غذایی را افزایش داده‌اند. بیش بیان این دو ناقل علاوه بر افزایش تحمل به تنش شوری موجب افزایش عملکرد دانه، شاخص برداشت، جذب کلی عناصر در شرایط کمبود پتاسیم و کمبود عمومی عناصر و تنش شوری شده است (۵۰).

بیش بیان ناقل LeNHX2 به همراه SIOS2 (یک کیناز با قابلیت تنظیم بیان NHX2) در گیاه گوجه فرنگی نیز تحمل به تنش شوری و عملکرد میوه را افزایش داده است (۵۱). در چغندر قند بیش بیان ناقل AtNHX3 از گیاه *Arabidopsis*

شناخته نشده بود. در حال حاضر ناقل‌های قند "SWEET" با کمک حسگرهای قند و بر اساس فناوری انتقال انرژی رزونانس (فلورسنس) فورستر (Forster fluorescence resonance energy transfer technology) شناسایی شده‌اند (۵۳، ۵۴). ژنوم‌های شناخته‌شده گیاهان زراعی تقریباً دارای ۲۰ ژن SWEET هستند. محصولات پروتئینی این ژن‌ها پروتئین‌های غشای پلاسمایی هستند که در سلول‌های پاراننشیمی آوند آبکش قرار دارند. این سلول‌ها، که درون رگبرگ‌ها جای دارند، سوکروز را روی بارکننده‌های (Loaders) قند SUT1 می‌نشانند. ورود و خروج سوکروز از سلول‌های رگبرگ به واسطه هورمون‌ها، بازخورد تورگور (Turgor feedback) و میزان قند کنترل می‌شود (۵۵). آگاهی از این ساختار موجب خواهد شد تا بتوان عملکرد محصولات زراعی را با تعدیل توزیع انرژی و کربن در گیاه مهندسی کرد.

مشخص شده است که ناقل‌های ترشح کننده قند SWEET جایگاه‌های مقاومت پاتوژن‌ها (Pathogen resistance loci)

هستند و همین مسئله بینش جدیدی در مورد ایجاد بیماری‌ها در گیاهان در اختیار ما قرار می‌دهد (۵۶، ۵۷، ۵۸، ۵۹). رشد عوامل بیماری‌زا در برگ‌ها و ساقه‌ها به تأمین مواد غذایی از سوی گیاهان میزبان خود وابسته است. باکتری‌های پژمردگی (Blight) مستقیماً بیان ژن SWEET را در سلول‌های آلوده‌شده برنج القا می‌کنند. این کار از طریق افکتورهای شبه فعال‌کننده‌های رونویسی انجام می‌گیرد (فاکتورهای رونویسی باکتریایی که مستقیماً پیشبرهای SWEET را هدف قرار می‌دهند). مهار کردن القای ژن‌های SWEET با بهره‌گیری از فن‌آوری نوآورانه‌ای همچون ویرایش کروموزومی پیشبرهای SWEET با TALEN (نوکلئازهای ساختگی افکتورهای شبه فعال‌کننده‌های رونویسی) یا از طریق بیان منحصر به سلول (Cell-specific expression) microRNAs در سلول‌های خارج از آوند آبکش این امکان را فراهم کرده است که بتوان مقاومت به پژمردگی را در برنج مهندسی کرد (۶۰، ۶۱). کشف این نقش آفرینان مهم همراه با TALEN‌ها

"زمانی و محسن پور، استفاده از فناوری‌های نو در کشاورزی برای افزایش عملکرد"

مسیرهای جدیدی را برای مهندسی کردن عملکرد محصولات و مقاومت به پاتوژن‌ها با ویرایش ژنومی هموار می‌کند.

۶- بهبود عملکرد محصولات زراعی در

تنش خشکی

به منظور افزایش تحمل به خشکی در گیاه برنج، شناسایی ژن‌هایی که سبب رشد عمیق ریشه‌ها می‌شوند اهمیت خواهد داشت. یکی از ژن‌های شناسایی شده ژن *DROI (Deeper Rooting1)* است (۶۲).

بیان بالای *DROI* سبب تغییر زاویه رشد ریشه شده و ریشه‌ها به سمت عمق خاک رشد می‌کنند (۶۳). ژن *DROI* رابطه‌ای عکس با اکسین دارد که در طویل شدن سلول‌ها در راس ریشه که سبب رشد نامتقارن ریشه در پاسخ به جاذبه زمین می‌شود، دخالت دارد (۶۴). ژن *DROI* در

شرایط خشکی نقش موثری در افزایش طول ریشه و افزایش جذب آب و مواد غذایی دارد. انتقال *DROI* به یک رقم برنج با ریشه کمعمق، لاین حاصل را قادر می‌سازد تا از خشکی توسط افزایش عمق ریشه‌دهی خود اجتناب کند و این امر منجر به حفظ عملکرد بالا در شرایط تنش

خشکی در مقایسه با رقم اولیه شاهد می‌شود (۶۵). انتقال ژن *DROI* از رقم مقاوم به خشکی برنج *Kinandang (KP)* به رقم *patong* IR64 میزان محصول نهایی (دانه‌های پر شده) در تنش خشکی متوسط و شدید را حدود ۳۰ درصد افزایش داده است (۶۶). از جمله ژن‌های موثر دیگر در حفظ عملکرد در تنش خشکی و یا افزایش عملکرد در مقایسه با شاهد، می‌توان به انتقال ژن تنظیم‌کننده رونویسی *OsNAC9* تحت پیشبر مختص ریشه اشاره کرد که میزان محصول نهایی در برنج را در شرایط تنش خشکی بین ۷۰-۲۰ درصد در مقایسه با شاهد افزایش داده است (۶۷).

نتیجه‌گیری

در علم ژنتیک صفات موجودات زنده به دو دسته صفات کمی و کیفی تقسیم می‌شوند. صفات کیفی معمولاً توسط یک ژن یا گاهی توسط گروه کوچکی از ژن‌های بزرگ اثر رمز می‌شوند ولی صفات کمی تحت کنترل تعداد بیشتری از ژن‌ها هستند. این صفات می‌توانند تحت تاثیر محیط

تغییر کنند. عملکرد یک گیاه، صفتی کمی محسوب می‌شود که تحت تاثیر صفات مختلف و همینطور تحت تاثیر محیط قرار دارد. اما مقالات و مدارک معتبر و فراوانی که برخی از آنها در نوشتار حاضر مرور شد، نشان می‌دهند که حتی با انتقال تک ژن نیز می‌توان شاهد افزایش عملکرد در گیاهان بود و در مواردی این افزایش عملکرد در شرایط تنش نمود بیشتری داشته است. ناقل‌های پروتئینی که گیاهان به واسطه آنها آب و مواد غذایی را جذب و مصرف می‌کنند، از کاندیداهای کلیدی به منظور افزایش عملکرد گیاهان محسوب می‌شوند. این پروتئین‌ها علاوه بر انتقال مواد مغذی، سبب تحمل در برابر خشکی و محیط‌های نامساعدی همچون خاک‌های شور یا اسیدی نیز می‌شوند. ژن‌هایی برای افزایش و بهبود جذب و استفاده از عناصر پرمصرف مانند نیتروژن، فسفر، پتاسیم و آهن و بهبود ساختار ریشه با افزایش سطح و عمق جذب، جابجایی عناصر در گیاه و یا به حرکت درآوردن عناصر نامحلول در خاک شناسایی شده است که با به کارگیری آنها و مهندسی

ژنتیک گیاهان می‌توان به گیاهان تراریخته یا ویرایش شده ژنومی با ویژگی‌های برتری دست یافت که افزایش عملکرد قابل توجهی نسبت به نوع متداول خود نشان دهند. علاوه بر این، بیش از دو دهه است که محصولات تراریخته نسل اول که دارای ژن‌های مقاومت به آفات یا تحمل به علف‌کش هستند نیز از طریق کاهش خسارت آفات، کنترل موثرتر علف‌های هرز و استفاده از واریته‌های اصلاح شده با عملکرد بهتر برای تراریخته‌سازی، موجب افزایش عملکرد در مقایسه با ارقام متداول شده‌اند. پیشرفت‌های اخیر، مکانیسم‌های پایه‌ای را شناسایی کرده‌اند که باعث افزایش مقاومت به تنش‌ها و بهبود عملکرد محصولات شده و می‌توانند محصولات تراریخته نسل بعدی را تشکیل دهند. انتظار می‌رود با ادامه پژوهش‌ها در مورد مکانیسم‌های بنیادی، پیشرفت‌ها در زمینه ایجاد راهکارهای نوآورانه برای دستیابی به کشاورزی پایدار و کارآمد در جهت امنیت غذایی در جهان فراهم آید.

References

فهرست منابع

1. Connor D.J. (2008). Organic agriculture cannot feed the world. *Field Crops Research*. 106, 187.
2. Mueller N.D., Gerber J.S., Johnston M., Ray D.K., Ramankutty N. and Foley J.A. (2012). Closing yield gaps through nutrient and water management. *Nature*. 490, 254.
3. Rockström J., Steffen W., Noone K., Persson Å., Chapin III F.S., Lambin E.F., Lenton T.M., Scheffer M., Folke C. and Schellnhuber H.J. (2009). A safe operating space for humanity. *Nature*. 461, 472.
4. Wang Y.Y., Cheng Y.H., Chen K.E. and Tsay Y.F. (2018). Nitrate transport, signaling, and use efficiency. *Annual review of Plant Biology*. 69, 85–122.
5. Schroeder J.I., Delhaize E., Frommer W.B., Guerinot M Lou, Harrison M.J., Herrera-Estrella L., Horie T., Kochian L.V., Munns R. and Nishizawa N.K. (2013). Using membrane transporters to improve crops for sustainable food production. *Nature*. 497, 60.
6. Gutiérrez-Alanís D., Ojeda-Rivera J.O., Yong-Villalobos L., Cárdenas-Torres L. and Herrera-Estrella L. (2018). Adaptation to phosphate scarcity: Tips from arabidopsis roots. *Trends in Plant Science*. 23, 721–730.
7. Wan T., Xue H.E. and TONG Y. (2017). Transgenic approaches for improving use efficiency of nitrogen, phosphorus and potassium in crops. *Journal of Integrative Agriculture*. 16, 2657–2673.
8. Conway G. (2012). *One billion hungry: can we feed the world?* Cornell University Press.
9. Fan X., Naz M., Fan X., Xuan W., Miller A.J. and Xu G. (2017). Plant nitrate transporters: from gene function to application. *Journal of Experimental Botany*. 68, 2463–2475.
10. Fan X., Tang Z., Tan Y., Zhang Y., Luo B., Yang M., Lian X., Shen Q., Miller A.J. and Xu G. (2016). Overexpression of a pH-sensitive nitrate transporter in rice increases crop yields. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 113, 7118–23.
11. Chen J., Fan X., Qian K., Zhang Y., Song M., Liu Y., Xu G. and Fan X. (2017). pOsNAR 2.1: Os NAR 2.1 expression enhances nitrogen uptake efficiency and grain yield in transgenic rice plants. *Plant Biotechnology Journal*. 15, 1273–1283.
12. Wang D., Lv S., Jiang P. and Li Y. (2017). Roles, regulation, and agricultural application of plant phosphate transporters. *Frontiers in Plant Science*. 8, 817.
13. Guo C., Guo L., Li X., Gu J., Zhao M., Duan W., Ma C., Lu W. and Xiao K. (2014). TaPT2, a high-affinity phosphate transporter gene in wheat (*Triticum aestivum* L.), is crucial in plant Pi uptake under phosphorus deprivation. *Acta Physiologiae Plantarum*. 36, 1373–1384.
14. Liu X., Zhao X., Zhang L., Lu W., Li X. and Xiao K. (2013). TaPht1; 4, a high-affinity phosphate transporter gene in wheat (*Triticum aestivum*), plays an important role in plant phosphate acquisition under phosphorus deprivation. *Functional Plant Biology*. 40, 329–341.
15. Qin L., Zhao J., Tian J., Chen L., Sun Z., Guo Y., Lu X., Gu M., Xu G. and Liao H. (2012). The high-affinity phosphate transporter GmPT5 regulates phosphate transport to nodules and nodulation in soybean. *Plant Physiology*. 159, 1634–1643.

16. Yan W., Chen G.H., Yang L.F., Gai J.Y. and Zhu Y.L. (2014). Overexpression of the rice phosphate transporter gene OsPT6 enhances tolerance to low phosphorus stress in vegetable soybean. *Scientia Horticulture*. 177, 71–76.
17. Malboobi M.A., Zamani K., Lohrasebi T., Sarikhani M.R., Samaian A. and Sabet M.S. (2014). Phosphate: the silent challenge. *Progress in Biological Sciences*. 4, 1–32.
18. Kong Y., Li X., Wang B., Li W., Du H. and Zhang C. (2018). The soybean purple acid phosphatase GmPAP14 predominantly enhances external phytate utilization in plants. *Frontiers in Plant Science*. 9, 292.
19. Mehra P., Pandey B.K. and Giri J. (2017). Improvement in phosphate acquisition and utilization by a secretory purple acid phosphatase (OsPAP21b) in rice. *Plant Biotechnology Journal*. 15, 1054–1067.
20. Lu L., Qiu W., Gao W., Tyerman S.D., Shou H. and Wang C. (2016). OsPAP10c, a novel secreted acid phosphatase in rice, plays an important role in the utilization of external organic phosphorus. *Plant, cell and Environment*. 39, 2247–2259.
21. Liang C., Tian J., Lam H.M., Lim B.L., Yan X. and Liao H. (2010). Biochemical and molecular characterization of PvPAP3, a novel purple acid phosphatase isolated from common bean enhancing extracellular ATP utilization. *Plant Physiology*. 152, 854–865.
22. Wang X., Wang Y., Tian J., Lim B.L., Yan X. and Liao H. (2009). Overexpressing AtPAP15 enhances phosphorus efficiency in soybean. *Plant Physiology*. 151, 233–240.
23. Liu J.F., Zhao C.Y., Ma J., Zhang G.Y., Li M.G., Yan G.J., Wang X.F. and Ma Z.Y. (2011b). Agrobacterium-mediated transformation of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) with a fungal phytase gene improves phosphorus acquisition. *Euphytica* 181, 31–40.
24. Gamuyao R., Chin J.H., Pariasca-tanaka J., Pesaresi P., Catausan S., Dalid C., Slamet-loedin I., Tecson-mendoza E.M., Wissuwa M. and Heuer S. (2012). confers tolerance of phosphorus deficiency. *Nature*. 488, 535–539.
25. Chamani Mohasses F., Soluki M., Ghareyazie B., Farshad F., Fahmideh L., Ghafari A. and Mohsenpour M. (2017). Isolation and functional analysis of PSTOL1 from wild species of rice. *Genetic Engineering and Biosafety Journal*. 6 (1) :1-10
26. Von Uexküll H.R. and Mutert E. (1995). Global extent, development and economic impact of acid soils. *Plant and Soil*. 171, 1–15.
27. Ryan P.R., Delhaize E. and Jones D.L. (2001). Function and mechanism of organic anion exudation from plant roots. *Annual Review of Plant Biology*. 52, 527–560.
28. Masuda H., Suzuki M., Morikawa K.C., Kobayashi T., Nakanishi H., Takahashi M., Saigusa M., Mori S. and Nishizawa N.K. (2008). Increase in iron and zinc concentrations in rice grains via the introduction of barley genes involved in phytosiderophore synthesis. *Rice*. 1, 100–108.
29. Sasaki T., Yamamoto Y., Ezaki B., Katsuhara M., Ahn S.J., Ryan P.R., Delhaize E. and Matsumoto H. (2004). A wheat gene encoding an aluminum-activated malate transporter. *The Plant Journal*. 37, 645–653.
30. Delhaize E., Taylor P., Hocking P.J., Simpson R.J., Ryan P.R. and Richardson A.E. (2009). Transgenic barley (*Hordeum vulgare* L.) expressing the wheat aluminium resistance gene

(TaALMT1) shows enhanced phosphorus nutrition and grain production when grown on an acid soil. *Plant Biotechnology Journal*. 7, 391–400.

31. Rogers E.E. and Guerinot M Lou. (2002). FRD3, a member of the multidrug and toxin efflux family, controls iron deficiency responses in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*. 14, 1787–1799.

32. Magalhaes J.V., Liu J., Guimaraes C.T., Lana U.G.P., Alves V.M.C., Wang Y.H., Schaffert R.E., Hoekenga O.A., Pinos M.A. and Shaff J.E. (2007). A gene in the multidrug and toxic compound extrusion (MATE) family confers aluminum tolerance in sorghum. *Nature Genetics*. 39, 1156.

33. Furukawa J., Yamaji N., Wang H., Mitani N., Murata Y., Sato K., Katsuhara M., Takeda K. and Ma J.F. (2007). An aluminum-activated citrate transporter in barley. *Plant and Cell Physiology*. 48, 1081–1091.

34. Maron L.G., Piñeros M.A., Guimarães C.T., Magalhaes J.V., Pleiman J.K., Mao C., Shaff J., Belicuas S.N.J. and Kochian L.V. (2010). Two functionally distinct members of the MATE (multi-drug and toxic compound extrusion) family of transporters potentially underlie two major aluminum tolerance QTLs in maize. *The Plant Journal*. 61, 728–740.

35. Xia J., Yamaji N., Kasai T. and Ma J.F. (2010). Plasma membrane-localized transporter for aluminum in rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 107, 18381–18385.

36. Wan P., Huang Y., Tabashnik B.E., Huang M. and Wu K. (2012). The halo effect: Suppression of pink bollworm on non-Bt cotton by Bt cotton in China. *PLoS ONE*. 7, 1–6.

37. Famoso A.N., Zhao K., Clark R.T., Tung C.W., Wright M.H., Bustamante C., Kochian L.V. and McCouch S.R. (2011). Genetic architecture of aluminum tolerance in rice (*Oryza sativa*) determined through genome-wide association analysis and QTL mapping. *PLoS Genetics*. 7, e1002221.

38. Rubio F., Gassmann W. and Schroeder J.I. (1995). Sodium-driven potassium uptake by the plant potassium transporter HKT1 and mutations conferring salt tolerance. *Science*. 270, 1660–1663.

39. Mäser P., Eckelman B., Vaidyanathan R., Horie T., Fairbairn D.J., Kubo M., Yamagami M., Yamaguchi K., Nishimura M. and Uozumi N. (2002). Altered shoot/root Na⁺ distribution and bifurcating salt sensitivity in *Arabidopsis* by genetic disruption of the Na⁺ transporter AtHKT1. *FEBS Letters*. 531, 157–161.

40. Horie T., Motoda J., Kubo M., Yang H., Yoda K., Horie R., Chan W., Leung H., Hattori K. and Konomi M. (2005). Enhanced salt tolerance mediated by AtHKT1 transporter-induced Na⁺ unloading from xylem vessels to xylem parenchyma cells. *The Plant Journal*. 44, 928–938.

41. Ren Z.H., Gao J.P., Li L.G., Cai X.L., Huang W., Chao D.Y., Zhu M.Z., Wang Z.Y., Luan S. and Lin H.X. (2005). A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter. *Nature Genetics*. 37, 1141.

42. Møller I.S., Gilliam M., Jha D., Mayo G.M., Roy S.J., Coates J.C., Haseloff J. and Tester M. (2009). Shoot Na⁺ exclusion and increased salinity tolerance engineered by cell type-specific alteration of Na⁺ transport in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*. 21, 2163–2178.

43. Huang J.K., Mi J.W., Lin H., Wang Z.J., Chen R.J., Hu R.F., Rozelle S. and Pray C. (2010). A decade of Bt cotton in Chinese fields: Assessing the direct effects and indirect externalities of Bt cotton adoption in China. *Science China Life Sciences*. 53, 981–991.

44. Munns R., James R.A., Xu B., Athman A., Conn S.J., Jordans C., Byrt C.S., Hare R.A., Tyerman S.D. and Tester M. (2012). Wheat grain yield on saline soils is improved by an ancestral Na⁺ transporter gene. *Nature Biotechnology*. 30, 360.
45. Blumwald E. and Poole R.J. (1985). Na⁺/H⁺ antiport in isolated tonoplast vesicles from storage tissue of *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*. 78, 163–167.
46. Schachtman D.P. and Schroeder J.I. (1994). Structure and transport mechanism of a high-affinity potassium uptake transporter from higher plants. *Nature*. 370, 655.
47. Horie T., Costa A., Kim T.H., Han M.J., Horie R., Leung H., Miyao A., Hirochika H., An G. and Schroeder J.I. (2007). Rice OsHKT2; 1 transporter mediates large Na⁺ influx component into K⁺-starved roots for growth. *The EMBO Journal*. 26, 3003–3014.
48. Apse M.P., Aharon G.S., Snedden W.A. and Blumwald E. (1999). Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar Na⁺/H⁺ antiport in *Arabidopsis*. *Science*. 285, 1256–1258.
49. Barragán V., Leidi E.O., Andrés Z., Rubio L., De Luca A., Fernández J.A., Cubero B. and Pardo J.M. (2012). Ion exchangers NHX1 and NHX2 mediate active potassium uptake into vacuoles to regulate cell turgor and stomatal function in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*. 24, 1127–1142.
50. Zeng Y., Li Q., Wang H., Zhang J., Du J., Feng H., Blumwald E., Yu L. and Xu G. (2018). Two NHX-type transporters from *Helianthus tuberosus* improve the tolerance of rice to salinity and nutrient deficiency stress. *Plant Biotechnology Journal*. 16, 310–321.
51. Baghour M., Gálvez F.J., Sánchez M.E., Aranda M.N., Venema K. and Rodríguez-Rosales M.P. (2019). Overexpression of LeNHX2 and SISOS2 increases salt tolerance and fruit production in double transgenic tomato plants. *Plant Physiology and Biochemistry*. 135, 77–86.
52. Liu H.U.A., Wang Q., Yu M., Zhang Y., Wu Y. and Zhang H. (2008). Transgenic salt-tolerant sugar beet (*Beta vulgaris* L.) constitutively expressing an *Arabidopsis thaliana* vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter gene, AtNHX3, accumulates more soluble sugar but less salt in storage roots. *Plant, Cell and Environment*. 31, 1325–1334.
53. Chen L.Q., Hou B.H., Lalonde S., Takanaga H., Hartung M.L., Qu X.Q., Guo W.J., Kim J.G., Underwood W. and Chaudhuri B. (2010). Sugar transporters for intercellular exchange and nutrition of pathogens. *Nature*. 468, 527.
54. Chen L.Q., Qu X.Q., Hou B.H., Sosso D., Osorio S., Fernie A.R. and Frommer W.B. (2012). Sucrose efflux mediated by SWEET proteins as a key step for phloem transport. *Science*. 335, 207–211.
55. Patrick J.W. (1997). Phloem unloading: sieve element unloading and post-sieve element transport. *Annual Review of Plant Biology*. 48, 191–222.
56. Chu Z., Fu B., Yang H., Xu C., Li Z., Sanchez A., Park Y.J., Bennetzen J.L., Zhang Q. and Wang S. (2006a). Targeting xa13, a recessive gene for bacterial blight resistance in rice. *Theoretical and Applied Genetics*. 112, 455–461.
57. Chu Z., Yuan M., Yao J., Ge X., Yuan B., Xu C., Li X., Fu B., Li Z. and Bennetzen J.L. (2006b). Promoter mutations of an essential gene for pollen development result in disease resistance in rice. *Genes and Development*. 20, 1250–1255.

58. Antony G., Zhou J., Huang S., Li T., Liu B., White F. and Yang B. (2010). Rice xa13 recessive resistance to bacterial blight is defeated by induction of the disease susceptibility gene Os-11N3. *The Plant Cell*. 22, 3864–3876.
59. Liu Q., Yuan M., Zhou Y.A.N., Li X., Xiao J. and Wang S. (2011a). A paralog of the MtN3/saliva family recessively confers race-specific resistance to *Xanthomonas oryzae* in rice. *Plant, Cell and Environment*. 34, 1958–1969.
60. Li T., Liu B., Spalding M.H., Weeks D.P. and Yang B. (2012a). High-efficiency TALEN-based gene editing produces disease-resistant rice. *Nature Biotechnology*. 30, 390.
61. Li C., Wei J., Lin Y. and Chen H. (2012b). Gene silencing using the recessive rice bacterial blight resistance gene xa13 as a new paradigm in plant breeding. *Plant Cell Reports*. 31, 851–862.
62. Uga Y., Sugimoto K., Ogawa S. and et al. (2013). Control of root system architecture by DEEPER ROOTING 1 increases rice yield under drought conditions. *Nature Genetics*. 1–9.
63. Kondo M., Murty M.V.R. and Aragonés D.V. (2000). Characteristics of root growth and water uptake from soil in upland rice and maize under water stress. *Soil Science and Plant Nutrition*. 46, 721–732.
64. Araki H., Morita S., Tatsumi J. and Iijima M. (2002). Physiol-morphological analysis on axile root growth in upland rice. *Plant Production Science*. 5, 286–293.
65. Uga Y., Okuno K. and Yano M. (2011). DRO1, a major QTL involved in deep rooting of rice under upland field conditions. *Rice*. 8, 8.
66. Uga Y., Kitomi Y., Yamamoto E., Kanno N., Kawai S., Mizubayashi T. and Fukuoka S. (2015). A QTL for root growth angle on rice chromosome 7 is involved in the genetic pathway of DEEPER ROOTING 1. *Rice*. 8, 8.
67. Redillas M.C.F.R., Jeong J.S., Kim Y.S., Jung H., Bang S.W., Choi Y.D., Ha S., Reuzeau C. and Kim J. (2012). The overexpression of OsNAC9 alters the root architecture of rice plants enhancing drought resistance and grain yield under field conditions. *Plant Biotechnology Journal*. 10, 792–805.

Application of Innovative Agronomic Practices for Crop Yield Improvement

Katayoun Zamani*, Motahharez Mohsenpour*

Assistant Professor, Agricultural Biotechnology Research Institute of Iran (ABRII),
Agricultural Research Education and Extension Organization (AREO), Karaj, Iran.

katayounzamani@yahoo.com, mthrhm@yahoo.com

Abstract

A major challenge for the future is to increase crop yield in response to growing population and rising global demand for food, animal feed and fiber. Improvement of agricultural yield requires a large supply of fertilizer that in turn results in higher cost of production, degradation of soil quality in the form of salinization and acidification and contributes to environmental damage such as eutrophication of surface waters and air pollution. Therefore, innovative agronomic practices are needed to increase food production on the limited land resources which are healthier for human consumption, safer for environment and water, energy and cost effective. This review summarizes the current knowledge on the potential engineering of plant membrane transporters which can contribute to food production. We further discuss examples of application of plant transporters in genetically modified plants to improve micronutrient acquisition and enhanced use efficacy and increasing the plant tolerance to saline and acidic soils.

Keywords: Crop Yield Improvement, Innovative Agronomic Practices, Genetic Engineering, Transporter, Abiotic Stresses.