مجله ایمنی زیستی

دوره ۱۸، شماره ۴، زمستان ۱۴۰۴

شاپای چاپی: ۰۶۳۲ – ۲۷۱۷، شاپای الکترونیکی: ۹۸۰۴ - ۲۷۱۶

# پروتئومیکس گندم تحت تنش خشکی: از شبکه‌های سیگنال‌دهی تا بازآرایی متابولیسم پروتئوستاز در راستای پایداری تولید

نوع مقاله: مروری 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3

**زهرا مقدسیان[۱]، نرجس سادات موسوی مدنی[۲،۳]، محمدعلی ابراهیمی[۴]، اکرم صادقی[۲*]**

۱. دانشکده علوم و فناوری همگرا، واحد علوم و تحقیقات، دانشگاه آزاد اسلامی، تهران، ایران

۲. بخش بیوتکنولوژی میکروبی، پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی ایران (ABRII)، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی (AREEO)، کرج، ایران

۳. گروه زیست شناسی، واحد تهران مرکزی، دانشگاه آزاد اسلامی، تهران، ایران

۴. بخش کشت سلول و بافت، پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی ایران (ABRII)، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی(AREEO)، کرج، ایران

aksadeghi@abrii.ac.ir

تاریخ دریافت: ۱۴۰۵/۰۴/۰۶، تاریخ پذیرش: ۱۴۰۵/۰۵/۲۸

صفحه ۴۳-۲۱

**چکیده**

تنش خشکی با اختلال در فتوسنتز، عدم‌توازن انرژی و برهم‌زدن هم‌ایستایی اکسیداسیون-احیا، رشد و عملکرد گندم را کاهش می‌دهد. دانش پروتئومیکس در کنار سایر رویکردهای اُمیکی، تصویر روشن‌تری از سازوکارهای مقاومت به خشکی ارائه می‌دهد. هدف این مطالعه، گردآوری و تحلیل مطالعات پروتئومیکس در پاسخ گندم به خشکی و دسته‌بندی نتایج در محورهایی همچون شبکه‌های سیگنال‌دهی، تنظیم ردوکس، سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی، پروتئوستاز و بازآرایی متابولیسم انرژی است. یافته‌ها نشان می‌دهد مسیرهای سیگنال‌دهی ABA، کلسیم و MAPK با فعال‌سازی برنامه‌های دفاعی، پروتئین‌های محافظتی (به‌ویژه HSPها) را افزایش و سیستم یوبیکوئیتین–پروتئازوم را برای پاکسازی پروتئین‌های آسیب‌دیده تقویت می‌کنند. همچنین تغییرات پروتئین‌های آنتی‌اکسیدانی مانند SOD، CAT و APX، به حفظ تعادل انرژی و کاهش آسیب اکسیداتیو کمک می‌کند. تلفیق داده‌های اُمیکی با فنوتیپی دقیق (به‌ویژه در شرایط مزرعه)، مسیر شناسایی نشانگرهای کارآمد را هموار می‌سازد؛ دستاوردی که با تسریع به‌نژادی ارقام متحمل به خشکی، پایداری تولید گندم و امنیت غذایی را تضمین می‌کند. این بینش برای پرورش محصولات انعطاف‌پذیر و کشاورزی پایدار در مناطق کم‌آب و دیم ضروری است. مقاله بر اهمیت پیشبرد تحمل به خشکی گندم برای حفاظت از امنیت غذایی در شرایط تغییر اقلیم تأکید دارد.

**واژه‌های کلیدی**: امنیت غذایی، پروتئومیکس، تنش اکسیداتیو، عوامل رونویسی، گندم

[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]

[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]

**مقدمه**

تنش خشکی یکی از چالش‌های اصلی در تولید گندم است که با اختلال در فتوسنتز، عدم‌توازن انرژی و برهم‌زدن هم‌ایستایی اکسیداسیون-احیا، رشد و پایداری عملکرد این گیاه را کاهش می‌دهد (Mao *et al*., 2020; Mei *et al*., 2022). دمای بالا و کمبود آب، فرآیندهای فیزیولوژیک کلیدی نظیر فتوسنتز، انتقال مواد فتوسنتزی، جذب عناصر غذایی و تقسیم سلولی را مختل کرده و رشد گندم را محدود می‌سازد. در پاسخ به این شرایط، گیاه مجموعه‌ای از سازوکارهای تطبیقی مورفولوژیک، فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و مولکولی را توسعه داده است که شامل توسعه سیستم ریشه‌ای عمیق‌تر، افزایش ضخامت کوتیکول و موم برگ، تنظیم باز و بسته شدن روزنه‌ها و حفظ کارایی فتوسنتزی تحت تنش است (Li *et al*., 2020). مطالعات بسیار جدید نشان می‌دهد که اثرات تنش خشکی بر گندم در سناریوهای اقلیمی آینده، شدیدتر و پیچیده‌تر از برآوردهای پیشین خواهد بود. مدل‌های اقلیمی به‌روزشده حاکی از آن است که ترکیب هم‌زمان تنش خشکی و گرما به‌صورت هم‌افزا موجب اختلال در رشد ریشه، کاهش کارایی فتوسنتز و افت پایداری عملکرد در ژنوتیپ‌های حساس گندم می‌شود. این یافته‌ها تأکید می‌کنند که پاسخ گندم به خشکی محدود به یک مسیر تنظیمی منفرد نبوده و شبکه‌ای چندلایه از تنظیمات هورمونی، متابولیکی و ژنتیکی در این فرایند موثر است (Liu *et al*., 2025; Sharma *et al*., 2025).

از آنجا که پروتئین‌ها محصولات نهایی بیان ژن و عوامل اصلی در اجرای فرایندهای زیستی هستند، دانش پروتئومیکس در کنار ترانسکریپتومیکس و متابولومیکس، تصویر روشن‌تری از سازوکارهای مقاومت گندم به خشکی ارائه می‌دهد. پروتئومیکس شاخه‌ای از علوم زیستی است که به بررسی جامع پروتئین‌های بیان‌شده در سلول، بافت یا موجود زنده در شرایط فیزیولوژیک مختلف می‌پردازد. این حوزه علاوه بر شناسایی و تعیین مقدار پروتئین‌ها، ساختار، اصلاحات پساترجمه‌ای و برهمکنش‌های پروتئینی را نیز بررسی می‌کند (Halder *et al*., 2022). پروتئومیکس به‌ویژه به دلیل تمرکز بر پروتئین‌ها به‌عنوان محصولات نهایی بیان ژن، اهمیت ویژه‌ای دارد؛ زیرا پروتئین‌ها مستقیماً در تنظیم مسیرهای متابولیکی، پاسخ‌های دفاعی، تنظیم تعادل اسمزی و حذف گونه‌های فعال اکسیژن نقش دارند و ارتباط نزدیکی با بروز صفات فنوتیپی مرتبط با تحمل تنش دارند (Zhao *et al*., 2024).

در پاسخ به خشکی، فعال‌سازی شبکه‌های سیگنال‌دهی نظیر مسیرهای آبسزیک اسید(Abscisic acid, ABA)، کلسیم و MAPK، برنامه‌های دفاعی سلولی را راه‌اندازی می‌کنند. بخش عمده‌ای از این پاسخ توسط فاکتورهای رونویسی (Transcription Factors, TFs) کنترل می‌شود. این فاکتورها که حدود ۶ تا ۱۰ درصد از ژن‌های گیاهی را شامل می‌شوند، با اتصال به توالی‌های خاص دی‌ان‌ا، بیان ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش را تنظیم می‌کنند. خانواده‌های متعددی از فاکتورهای رونویسی از جمله AP2/ERF، bZIP، MYB/MYC، NAC، WRKY، GRAS و C2H2 در تنظیم پاسخ‌های فیزیولوژیک، مسیرهای سیگنال‌دهی و سازوکارهای تحمل به خشکی نقش کلیدی دارند. مطالعات جدید نشان می‌دهد که این فاکتورها نه‌تنها به‌صورت منفرد، بلکه در قالب شبکه‌های تنظیمی هم‌پوشان عمل کرده و پاسخ گیاه به خشکی را به‌شکل دینامیک کنترل می‌کنند (Gahlaut *et al*., 2016; Ahmed *et al*., 2022).

یکی از جنبه‌های کمتر شناخته‌شده در پاسخ به خشکی، پروتئوستاز یعنی حفظ تعادل و عملکرد



[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]

[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]

صحیح پروتئوم-سلول است. تنش خشکی با القای تنش اکسیداتیو و دناتوره شدن پروتئین‌ها، سیستم کنترل کیفیت پروتئین را فعال می‌کند. افزایش بیان پروتئین‌های شوک حرارتی (Heat Shock Proteins, HSPs) و تقویت مسیر یوبیکوئیتین–پروتئازوم برای پاکسازی پروتئین‌های آسیب‌دیده، از جمله مکانیسم‌های کلیدی بازآرایی پروتئوستاز در ژنوتیپ‌های متحمل گندم هستند (Naz *et al*., 2021; Elnajar *et al*., 2024). هم‌زمان، تغییرات معنی‌دار در پروتئین‌های مرتبط با حذف گونه‌های فعال اکسیژن مانند SOD، CAT و APX و نیز بازآرایی آنزیم‌های گلیکولیز، چرخه تری‌کربوکسیلیک اسید (Tricarboxylic acid cycle, TCA) و زنجیره انتقال الکترون، به حفظ تعادل انرژی و کاهش آسیب‌های اکسیداتیو کمک می‌کند (Zheng *et al*., 2024; Shenoda *et al*., 2026).

بینش‌های حاصل از پروتئومیکس و ترانسکریپتومیکس، زمانی ارزش کاربردی کامل پیدا می‌کنند که با ابزارهای دقیق به‌نژادی مدرن تلفیق شوند. پیشرفت‌های اخیر در ویرایش ژنومی مبتنی بر CRISPR/Cas، امکان جهش‌زایی هدفمند ژن‌های کلیدی شبکه‌های تنظیمی (از جمله فاکتورهای رونویسی و چاپرون‌های مولکولی) را برای بهبود تحمل به خشکی فراهم کرده است. به‌موازات آن، ادغام داده‌های چنداُمیکی (پروتئومیکس، ترانسکریپتومیکس و متابولومیکس) با انتخاب ژنومی، دقت پیش‌بینی عملکرد را در شرایط تنش افزایش داده و شناسایی نشانگرهای پروتئینی کارآمد را برای غربال‌گری ژرم‌پلاسم‌های متحمل تسهیل می‌کند. چنین رویکردهایی مسیر توسعه سریع‌تر و هوشمندانه‌تر ارقام گندم با پایداری عملکرد بالا در محیط‌های کم‌آب را هموار می‌سازند (Mousavimadani *et al*., 2025).

افزون بر این، استفاده از داده‌های حاصل از مطالعات اُمیکی و فناوری‌های پرظرفیت، امکان شناسایی ژن‌ها و مسیرهای کلیدی مؤثر در تحمل به تنش‌های زیستی و غیرزیستی، از جمله خشکی، شوری، بیماری‌ها و آفات، را فراهم کرده است (Jamalirad *et al*., 2024). بهره‌گیری از این ژن‌ها در به‌نژادی مولکولی و مهندسی ژنتیک گیاهان زراعی می‌تواند به تولید گیاهان متحمل‌تر منجر شود. در این میان، توسعه گیاهان تراریخته متحمل به تنش، در کنار سایر فناوری‌های نوین زیستی، یکی از رویکردهای امیدبخش در راستای افزایش پایداری تولید و تقویت امنیت غذایی جهانی به‌شمار می‌رود (Alemzadeh, 2024; Sadeghi *et al*., 2025).

اگرچه طی سال‌های اخیر چندین مرور درباره پاسخ مولکولی گندم به خشکی منتشر شده است، اغلب این مطالعات بر مسیرهای منفرد، داده‌های ترنسکریپتومیکس یا جنبه‌های فیزیولوژیک تمرکز داشته‌اند. هنوز جمع‌بندی یکپارچه‌ای از مسیرهای سیگنال‌دهی، پروتئوستاز و بازآرایی متابولیسم انرژی در پاسخ پروتئوم گندم به خشکی ارائه نشده است؛ ازاین‌رو، این مرور با هدف پرکردن این شکاف و ارائه یک چارچوب منسجم انجام شد.

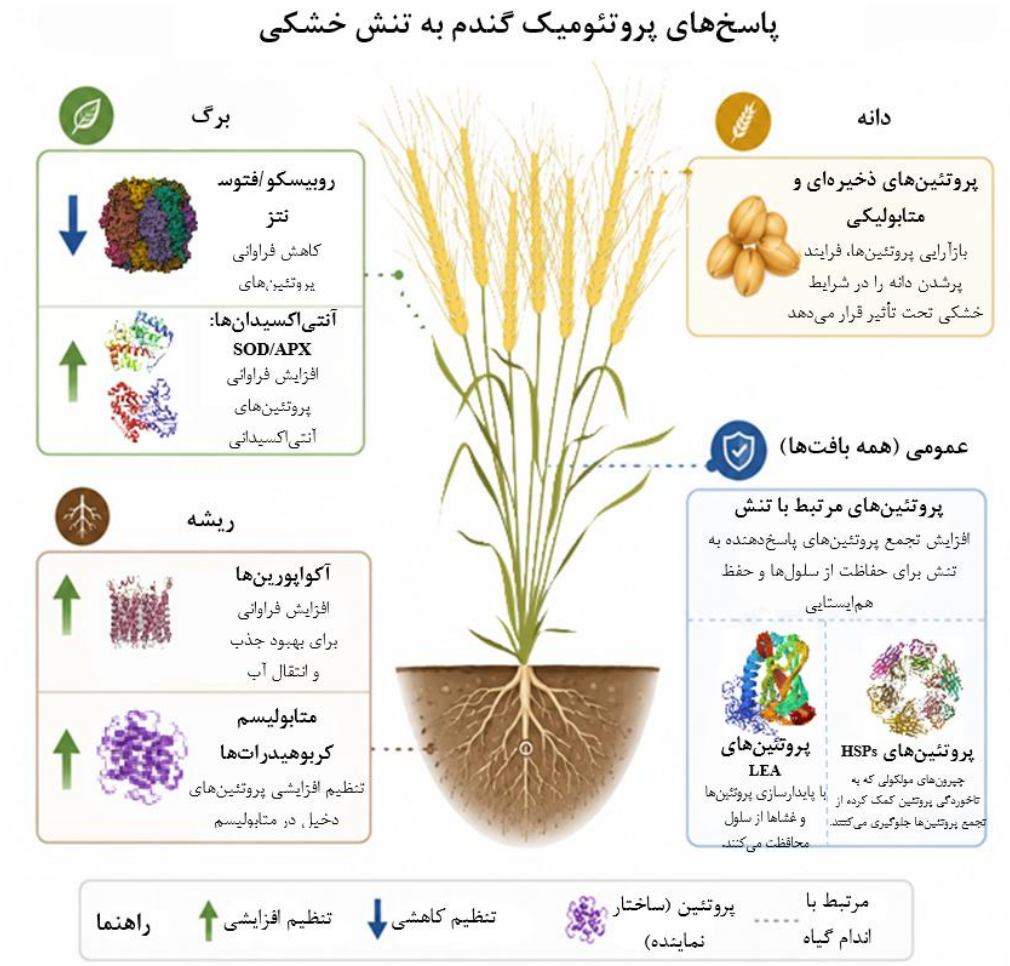
هدف این مطالعه، ارائه یک گردآوری و تحلیل مطالعات پروتئومیکس در زمینه پاسخ گندم به خشکی و دسته‌بندی نتایج در سه محور کلیدی شبکه‌های سیگنال‌دهی (ABA، کلسیم و MAPK) و نقش فاکتورهای رونویسی (WRKY، MYB، NAC و AP2/ERF)، تنظیم پروتئوستاز (HSPها و سیستم یوبیکوئیتین–پروتئازوم) و بازآرایی متابولیسم انرژی و سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی است. در نهایت، تلفیق داده‌های پروتئومیکی با فنوتیپی دقیق، مسیر شناسایی نشانگرهای کارآمد را برای به‌نژادی ارقام گندم متحمل به خشکی هموار می‌سازد؛ دستاوردی که با تضمین پایداری تولید در مناطق کم‌آب، گامی اساسی در راستای کشاورزی پایدار محسوب می‌شود.



[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]

[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]

به‌منظور ارائه یک نمای یکپارچه از نتایج پراکنده مطالعات پروتئومیکس طی یک دهه اخیر، شکل ۱ چارچوب مفهومی پاسخ گندم به تنش خشکی را در سه محور اصلی (شبکه‌های سیگنال‌دهی تنش، حفظ پروتئوستاز/متابولیسم پروتئین، و بازآرایی متابولیسم انرژی و ردوکس) و در اندام‌های کلیدی گیاه خلاصه می‌کند (شکل ۱).




**شکل ۱.** مدل مفهومی پاسخ‌های پروتئومیک گندم به تنش خشکی این شکل برهمکنش مسیرهای کلیدی از جمله فتوسنتز، سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی، تنظیم اسمزی و متابولیسم کربوهیدرات را در اندام‌های مختلف (برگ، ریشه و دانه) نشان می‌دهد. پروتئین‌های شاخص شناسایی شده در مطالعات یک دهه اخیر (۲۰۱۴-۲۰۲۶) در دسته بندی عملکردی مجزا ارائه شده‌اند. (طراحی شده توسط نویسندگان با استفاده از سایت BioRender)

## پاسخ‌های مولکولی به خشکی با استفاده از رویکردهای چند لایه پروتئومیکس

پروتئومیکس یکی از کارآمدترین رویکردها برای بررسی پاسخ‌های مولکولی گیاه به تنش خشکی است، زیرا برخلاف داده‌های رونویسی که تنها سطح mRNA را نشان می‌دهند، مستقیماً تغییرات عملکردی در سطح پروتئین را آشکار می‌سازد. این رویکرد امکان شناسایی تغییرات در فراوانی پروتئین‌ها، پایداری آن‌ها، اصلاحات پساترجمه‌ای (Post-Translational Modifications, PTMs) و برهم‌کنش‌های پروتئینی را فراهم می‌کند؛ فرایندهایی که نقش تعیین‌کننده‌ای در تنظیم



[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]
[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]

پاسخ نهایی گیاه به تنش‌های غیرزیستی دارند. از این رو، پروتئومیکس در کنار ژنومیکس و ترانسکریپتومیکس، تصویر کامل‌تری از شبکه‌های تنظیمی درگیر در تحمل به خشکی در گندم ارائه می‌دهد (Kosová *et al.*, 2018; Zhang *et al.*, 2022; Yan *et al.*, 2022).

مطالعات پروتئومیکس مقایسه‌ای در ژنوتیپ‌های متحمل و حساس گندم نشان داده‌اند که تنش کم‌آبی با بازآرایی گسترده پروفایل پروتئینی همراه است. در این شرایط، افزایش فراوانی پروتئین‌های مرتبط با تنظیم اسمزی، از جمله آنزیم‌های درگیر در سنتز پرولین و قندهای محلول، از نخستین پاسخ‌های سازشی محسوب می‌شود. هم‌زمان، القای پروتئین‌های شوک حرارتی، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی نظیر سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و پراکسیدازها، و نیز پروتئین‌های مرتبط با حفظ پایداری غشا، نشان‌دهنده فعال‌شدن سامانه‌های حفاظتی برای کاهش آسیب‌های ناشی از دهیدراسیون و تنش اکسیداتیو است. افزون بر این، تغییر در فراوانی پروتئین‌های موثر در مسیر سیگنال‌دهی اسید آبسزیک بیانگر نقش محوری این هورمون در هماهنگ‌سازی پاسخ‌های سلولی به خشکی است. در ژنوتیپ‌های متحمل، این مجموعه پاسخ‌ها معمولاً هماهنگ‌تر، پایدارتر و از نظر زمانی سریع‌تر از ژنوتیپ‌های حساس مشاهده می‌شود که بیانگر کارآمدی بیشتر شبکه‌های تنظیمی در این ژنوتیپ‌ها است (Wang *et al.*, 2023; Li *et al.*, 2024).

پیشرفت فناوری‌های نوین پروتئومیکس، به‌ویژه سامانه‌های مبتنی بر LC–MS/MS با توان تفکیک بالا، همراه با روش‌های کمی‌سازی نظیر iTRAQ، TMT و label-free quantification، امکان شناسایی هزاران پروتئین پاسخ‌دهنده به خشکی را در بافت‌ها و مراحل مختلف رشدی گندم فراهم کرده است. نتایج مطالعات اخیر نشان می‌دهد که ماهیت پاسخ پروتئومی به خشکی، به‌شدت تحت تأثیر مرحله رشدی گیاه، شدت و مدت تنش، نوع بافت مورد بررسی و پیش‌زمینه ژنتیکی ژنوتیپ قرار دارد. برای نمونه، در مراحل اولیه تنش، معمولاً کاهش در پروتئین‌های مرتبط با فتوسنتز، تثبیت کربن و متابولیسم اولیه مشاهده می‌شود، در حالی که در مراحل تداوم یا تشدید تنش، افزایش فراوانی پروتئین‌های دفاعی، تنظیم‌کننده‌های سیگنال‌دهی و اجزای موثر در پاکسازی گونه‌های فعال اکسیژن بیشتر نمایان می‌شود (Zhao *et al.*, 2024).

در سطح عملکردی، داده‌های پروتئومیکیس نشان می‌دهند که پاسخ گندم به خشکی را می‌توان در چند محور اصلی طبقه‌بندی کرد: تنظیم اسمزی، حفظ پروتئوستاز، دفاع آنتی‌اکسیدانی، بازآرایی متابولیسم انرژی و تنظیم سیگنال‌دهی تنش. در محور تنظیم اسمزی، افزایش پروتئین‌های مرتبط با تجمع اسمولیت‌ها به حفظ پتانسیل آب سلولی کمک می‌کند. در محور پروتئوستاز، تغییر در پروتئین‌های مرتبط با تاخوردگی، کنترل کیفیت و تخریب پروتئین‌ها از پاسخ‌های مهم به خشکی است. در محور دفاع آنتی‌اکسیدانی، افزایش آنزیم‌های پاکسازی گونه های فعال اکسیژن (Reactive Oxygen Species, ROS) برای محدود کردن صدمات اکسیداتیو ضروری است. همچنین، بازآرایی آنزیم‌های گلیکولیز، چرخه تری‌کربوکسیلیک اسید و زنجیره انتقال الکترون نشان می‌دهد که گیاه برای حفظ تعادل انرژی، متابولیسم خود را با شرایط تنش تطبیق می‌دهد. هم‌زمان، تغییر در پروتئین‌های سیگنال‌دهی وابسته به ABA، کلسیم و کینازها، حاکی از فعال‌سازی شبکه‌های پیچیده تنظیمی در پاسخ به کم‌آبی است.

با وجود پیشرفت‌های قابل‌توجه، ترسیم یک شبکه جامع و یکپارچه از پروتئین‌های کلیدی پاسخ‌دهنده به خشکی در گندم همچنان با محدودیت‌هایی روبه‌رو است. بخش قابل‌توجهی از



[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]

[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]

مطالعات موجود بر تعداد محدودی ژنوتیپ، بافت یا شرایط کنترل‌شده آزمایشگاهی متمرکز بوده‌اند و به همین دلیل، تعمیم نتایج آن‌ها به شرایط مزرعه با احتیاط همراه است. افزون بر این، در بسیاری از موارد، داده‌های پروتئومیکس به‌صورت مستقل تحلیل شده‌اند و کمتر با اطلاعات حاصل از ترانسکریپتومیکس، متابولومیکس و فنوتیپ‌های فیزیولوژیک ادغام شده‌اند. این مسئله سبب می‌شود تفاوت دقیق راهبردهای سازگاری میان ژنوتیپ‌های متحمل و حساس به‌طور کامل روشن نشود و شناسایی نشانگرهای مولکولی پایدار و قابل استفاده در برنامه‌های به‌نژادی با چالش مواجه گردد (Xu *et al*., 2015; Cheng *et al*., 2016).

با این حال، رویکردهای چندلایه پروتئومیکس، به‌ویژه زمانی که با سایر داده‌های اُمیکی و ارزیابی‌های دقیق فنوتیپی تلفیق شوند، ظرفیت بالایی برای شناسایی پروتئین‌ها و مسیرهای کلیدی مؤثر در تحمل به خشکی دارند. چنین دانشی می‌تواند بنیانی ارزشمند برای درک عمیق‌تر سازوکارهای سازگاری، توسعه نشانگرهای زیستی کارآمد و تسریع اصلاح ارقام گندم متحمل به تنش کم‌آبی فراهم آورد.

تفسیر مستقیم و یکسان نتایج مطالعات پروتئومیکس نیازمند احتیاط است، زیرا الگوی تغییرات پروتئینی به‌شدت تحت تأثیر ژنوتیپ، نوع بافت، مرحله رشد، شدت و مدت تنش و همچنین نحوه اعمال کم‌آبی قرار دارد. برای مثال، تفاوت میان پاسخ‌های مشاهده‌شده در مطالعات مبتنی بر خشکی خاک و تیمارهای اسمزی با پلی اتیلن گلیکول (polyethylene glycol, PEG) می‌تواند ناشی از تفاوت در ماهیت فیزیولوژیک این دو سامانه باشد. افزون بر این، افزایش یا کاهش فراوانی یک پروتئین لزوماً به معنای افزایش یا کاهش مستقیم فعالیت آن نیست و در برخی موارد، بدون اندازه‌گیری فعالیت آنزیمی، اصلاحات پساترجمهای یا داده‌های فنوتیپی، نمی‌توان نقش عملکردی پروتئین را با قطعیت تعیین کرد. بنابراین، مقایسه بین مطالعات باید علاوه بر جهت تغییرات پروتئینی، شرایط آزمایش، فناوری پروتئومیکس و سطح اعتبارسنجی نتایج را نیز در نظر بگیرد.

## سیگنال‌دهی تنش

تنش خشکی با فعال‌سازی شبکه‌ای پیچیده از مسیرهای سیگنال‌دهی، امکان درک تغییرات محیطی و آغاز پاسخ‌های تطبیقی را در گیاه فراهم می‌کند. این پاسخ‌ها در سطوح مولکولی، فیزیولوژیک و بیوشیمیایی بروز می‌یابند و در نهایت به حفظ بقای سلولی و افزایش ظرفیت تحمل منجر می‌شوند. داده‌های حاصل از مطالعات پروتئومیکی و ترانسکریپتومیکی نشان داده‌اند که تنش خشکی سبب تغییرات گسترده در فراوانی پروتئین‌ها و الگوهای بیان ژن‌های مرتبط با سیگنال‌دهی تنش می‌شود (Yan *et al*., 2022; Lakhneko *et al*., 2023; Nouraei *et al*., 2024).

در شرایط کم‌آبی، افزایش فراوانی پروتئین‌های پاسخ‌دهنده به تنش، از جمله پروتئین‌های شوک حرارتی کوچک، فاکتورهای شوک حرارتی (Heat Shock Factors, HSFs) و برخی تنظیم‌کننده‌های رونویسی نظیر SLK2، به‌طور مکرر گزارش شده است. این مولکول‌ها با حفظ پایداری ساختاری پروتئین‌ها، جلوگیری از تجمع پروتئین‌های دناتوره‌شده و فعال‌سازی ژن‌های دفاعی، در سازگاری گیاه با خشکی نقش کلیدی دارند. شواهد جدید نشان می‌دهد که شبکه HSF–HSP به‌صورت مستقل عمل نمی‌کند، بلکه با مسیرهای هورمونی، به‌ویژه سیگنال‌دهی وابسته به ABA و اتیلن، در تعامل است و از این طریق پاسخ‌های سازشی گیاه را تقویت می‌کند (Liu *et al*., 2023; Lin *et al*., 2026).



[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]

[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]

علاوه بر اجزای کلاسیک پاسخ به تنش، برخی پروتئین‌های کدگذاری‌شده توسط ژن‌های واقع در بازوی کوتاه کروموزوم B۴، به‌ویژه در ناحیه BS۴، نیز به‌عنوان عوامل مؤثر در تحمل به خشکی معرفی شده‌اند. این پروتئین‌ها شامل پروتئین‌های دارای دامنه RRM، پروتئین ARP1، پروتئین ریبوزومی S15 متعلق به زیرواحد S۳۰، پروتئین دارای دامنه SRP54 و آنزیم serine hydroxymethyltransferase (SHMT) هستند. نقش این ترکیبات در پردازش آران‌ا، تنظیم ترجمه، تعادل انرژی و متابولیسم یک‌کربنه نشان می‌دهد که تحمل به خشکی تنها به فعال‌سازی پاسخ‌های دفاعی مستقیم محدود نیست، بلکه به بازتنظیم دقیق فرایندهای پایه سلولی نیز وابسته است (Nouraei *et al*., 2024).

در میان مولکول‌های پیام‌رسان، گونه‌های فعال اکسیژن جایگاه ویژه‌ای دارند. اگرچه تجمع بیش‌ازحد ROS برای سلول زیان‌بار است، اما در غلظت‌های کنترل‌شده، این مولکول‌ها به‌عنوان پیام‌رسان‌های ثانویه عمل می‌کنند و آبشارهای سیگنال‌دهی متعددی را فعال می‌سازند. از جمله این آبشارها می‌توان به مسیرهای وابسته به MAPK و فعال‌سازی فاکتورهای رونویسی مرتبط با تنش اشاره کرد که در نهایت منجر به پیوند میان سیگنال‌دهی و پاسخ آنتی‌اکسیدانی می‌شوند (Lu *et al*., 2022). بنابراین، ROS را باید نه فقط عامل آسیب اکسیداتیو، بلکه بخشی از هسته تنظیمی پاسخ گیاه به خشکی دانست.

در این میان، برخی ترکیبات تنظیم‌کننده رشد نیز می‌توانند بر کارایی سامانه‌های سیگنال‌دهی تنش اثر بگذارند. ۵-آمینولولِوولینیک اسید (Aminolevulinic Acid, 5-ALA) یکی از این ترکیبات است که به‌عنوان پیش‌تیمار، در بهبود تحمل گیاه به خشکی مورد توجه قرار گرفته است. گزارش شده است که ALA از طریق تعدیل بیوسنتز یا سیگنال‌دهی هورمون‌هایی نظیر ABA، جیبرلین و براسینواستروئیدها، کارایی فتوسنتزی و پاسخ‌های دفاعی گیاه را بهبود می‌بخشد. مطالعات جدیدتر نیز نشان داده‌اند که این ترکیب می‌تواند بیان ژن‌های مرتبط با سامانه آنتی‌اکسیدانی و انتقال سیگنال وابسته به ROS را تقویت کند (Chen *et al*., 2017; Wang *et al*., 2020; Xi *et al*., 2023).

در سطح تنظیم ترجمه، فاکتورهای آغاز ترجمه یوکاریوتی (Eukaryotic Initiation Factors, eIFs) نیز در پاسخ به خشکی اهمیت دارند. برخی ایزوفرم‌های eIF تحت تنش کم‌آبی کاهش می‌یابند که می‌تواند بیانگر محدودیت عمومی در سنتز پروتئین باشد؛ با این حال، گزارش شده است که پیش‌تیمار با ALA موجب افزایش پایداری یا تجمع برخی از این فاکتورها می‌شود و از این طریق، حفظ سنتز پروتئین‌های ضروری برای بقا را تسهیل می‌کند (Moosavi *et al*., 2020; Zhao *et al*., 2024). این موضوع نشان می‌دهد که تنظیم پاسخ به خشکی تنها در سطح رونویسی رخ نمی‌دهد، بلکه کنترل ترجمه نیز بخشی تعیین‌کننده از سازگاری گیاه است.

مطالعات مقایسه‌ای همچنین نشان داده‌اند که پاسخ‌های مولکولی القاشده توسط خشکی واقعی خاک با پاسخ‌های حاصل از تنش اسمزی مصنوعی ناشی از PEG کاملاً یکسان نیستند. در بسیاری از موارد، خشکی خاک القای قوی‌تری در ژن‌های آنتی‌اکسیدانی، آنزیم‌های متابولیکی و اجزای سیگنال‌دهی ایجاد می‌کند؛ موضوعی که اهمیت استفاده از سامانه‌های آزمایشی واقع‌بینانه‌تر را در بررسی تحمل به خشکی برجسته می‌سازد (Cui *et al*., 2019; Moosavi *et al*., 2020).

افزون بر این، ژن‌هایی مانند *TaDrSR1* و *TaDrSR2* به‌عنوان اجزای کلیدی مرتبط با تحمل به خشکی در گندم معرفی شده‌اند که در تنظیم مسیرهای وابسته به ABA و ROS نقش دارند.



[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]

[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]

همچنین، اجزای سیگنال‌دهی کلسیمی مانند کالرتیکولین و برخی پروتئین‌های مرتبط با پردازش آران‌ا، از جمله RNaseهای S-like، در سازگاری گیاه با کم‌آبی دخالت دارند (Cheng *et al.*, 2016). در مجموع، شواهد موجود نشان می‌دهد که سیگنال‌دهی تنش در گندم حاصل تعامل پویا میان مسیرهای هورمونی، ردوکس، کلسیمی و تنظیم ترجمه است و همین برهم‌کنش چندلایه، پایه مولکولی سازگاری گیاه با خشکی را شکل می‌دهد. با وجود این، شدت و جهت تغییرات اجزای سیگنال‌دهی در مطالعات مختلف یکسان نیست. بخشی از این اختلاف می‌تواند به تفاوت ژنوتیپ‌ها، مرحله رشد و شدت تنش و بخشی دیگر به تفاوت میان تنش اسمزی القاشده با PEG و کم‌آبی واقعی خاک مربوط باشد. همچنین، شناسایی افزایش فراوانی یک پروتئین سیگنال‌دهنده در مطالعات پروتئومیک به‌تنهایی برای اثبات فعال‌شدن یک مسیر سیگنال‌دهی کافی نیست، زیرا فعال‌شدن بسیاری از کینازها و تنظیم‌کننده‌ها به تغییرات پساترجمهای، به‌ویژه فسفوریلاسیون، وابسته است. از این رو، داده‌های فسفوپروتئومیکس و آزمون‌های عملکردی می‌توانند برای تفکیک تغییرات همبسته از رویدادهای واقعاً تنظیم‌کننده اهمیت ویژه‌ای داشته باشند.

با وجود این، شدت و جهت تغییرات اجزای سیگنال‌دهی در مطالعات مختلف یکسان نیست. بخشی از این اختلاف می‌تواند به تفاوت ژنوتیپ‌ها، مرحله رشد و شدت تنش و بخشی دیگر به تفاوت میان تنش اسمزی القاشده با PEG و کم‌آبی واقعی خاک مربوط باشد. همچنین، شناسایی افزایش فراوانی یک پروتئین سیگنال‌دهنده در مطالعات پروتئومیک به‌تنهایی برای اثبات فعال‌شدن یک مسیر سیگنال‌دهی کافی نیست، زیرا فعال‌شدن بسیاری از کینازها و تنظیم‌کننده‌ها به تغییرات پساترجمهای، به‌ویژه فسفوریلاسیون، وابسته است.

از این رو، داده‌های فسفوپروتئومیکس و آزمون‌های عملکردی می‌توانند برای تفکیک تغییرات همبسته از رویدادهای واقعاً تنظیم‌کننده اهمیت ویژه‌ای داشته باشند.

**متابولیسم پروتئین**

تنش خشکی با برهم‌زدن تعادل آب سلولی و القای تنش اکسیداتیو، بازآرایی عمیقی در متابولیسم پروتئین گیاه ایجاد می‌کند. این بازآرایی شامل تغییر در سنتز، تاخوردگی، اصلاح، پایداری و تخریب پروتئین‌ها است و نقشی محوری در حفظ عملکرد سلولی در شرایط کم‌آبی دارد. مطالعات پروتئومیک نشان داده‌اند که خشکی موجب تغییر معنی‌دار در فراوانی پروتئین‌های متابولیک، دفاعی و ساختاری می‌شود؛ تغییراتی که بازتابی از بازبرنامه‌ریزی گسترده سلول برای گذار از رشد فعال به حالت بقا و سازگاری است (Lakhneko *et al.*, 2023; Nouraei *et al.*, 2024).

از جمله پروتئین‌هایی که در پاسخ به خشکی دستخوش تغییر می‌شوند، می‌توان به کیتینازها، پراکسیدازها و پروتئین‌های دارای دامنه کوپین اشاره کرد. این پروتئین‌ها در فرآیندهای دفاعی، پایداری ساختار سلولی، رشد بذر و تنظیم رشد رویشی مشارکت دارند و تغییر فراوانی آن‌ها بیانگر فعال‌شدن مکانیسم‌های حفاظتی و تنظیم مجدد مسیرهای متابولیکی در شرایط تنش است. در سطح متابولیسم مرکزی نیز، خشکی با تنظیم افتراقی پروتئین‌های موثر در متابولیسم کربوهیدرات همراه است؛ از جمله ساکارز سنتاز (Sucrose Synthase, SuSy)، فسفوگلوکوموتاز (Phosphoglucomutase, PGMi)، هیدروکسی‌اسید اکسیداز (Hydroxyacid Oxidase, HAO) و گلوتامین سنتتاز (Glutamine Synthetase, GS) این تغییرات نشان‌دهنده انتقال شار متابولیکی از مسیرهای رشد به سوی



[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]

[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]

مسیرهای حفظ انرژی، تنظیم اسمزی و بقا در شرایط کم‌آبی است (Nouraei *et al*., 2024; Lin *et al*., 2026).

بخشی از پاسخ پروتئومی به خشکی، افزایش تولید ROS و در نتیجه فعال‌شدن سامانه‌های دفاع آنتی‌اکسیدانی در سطح پروتئینی است و ارتباط نزدیکی با حفظ پروتئوستاز دارد. در این شرایط، آنزیم‌هایی مانند پراکسیدازها، پراکسی‌ردوکسین‌ها و دهیدروآسکوربات ردوکتاز (Dehydroascorbate Reductase, DHAR) به‌طور معنی‌داری تنظیم می‌شوند تا تجمع ROS را محدود کرده و از تخریب لیپیدها، پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک جلوگیری کنند. افزایش فراوانی یا فعالیت این آنزیم‌ها در ژنوتیپ‌های متحمل، یکی از شاخص‌های مهم تحمل به خشکی تلقی می‌شود (Chen *et al*., 2017; Lu *et al*., 2022).

در کنار دفاع آنتی‌اکسیدانی، مسیر گلیوکسالاز نیز در کاهش آسیب‌های ناشی از خشکی اهمیت دارد. این مسیر با سم‌زدایی متیل‌گلیوکسال، که یک ترکیب سیتوتوکسیک حاصل از اختلالات متابولیکی در شرایط تنش است، از آسیب سلولی جلوگیری می‌کند. افزایش فراوانی آنزیم‌های گلیوکسالاز I و II با حفظ عملکرد متابولیکی و کاهش سمیت درون‌سلولی همراه است. هم‌زمان، سامانه یوبیکوئیتین–پروتئازوم با شناسایی و تجزیه پروتئین‌های آسیب‌دیده یا نادرست‌تاخورده، نقش اساسی در حفظ پروتئوستاز ایفا می‌کند. تنظیم مثبت پروتئین‌های مرتبط با یوبیکوئیتیناسیون و زیرواحدهای پروتئازوم در شرایط خشکی، نشان‌دهنده افزایش گردش پروتئین و نیاز سلول به کنترل کیفیت پروتئینی در شرایط تنش است (Yan *et al*., 2021; Liu *et al*., 2025).

نکته مهم دیگر، القای پروتئین‌های مرتبط با بیماری‌زایی (Pathogenesis-Related Proteins, PR proteins) در پاسخ به خشکی است. این پدیده نشان می‌دهد که مرز بین پاسخ‌های دفاعی زیستی و غیرزیستی کاملاً مجزا نیست و برخی اجزای دفاعی در هر دو نوع تنش به‌کار گرفته می‌شوند. این پروتئین‌ها علاوه بر عملکرد دفاعی، می‌توانند در پایداری ساختار سلولی و سیگنال‌دهی تنش نیز مشارکت داشته باشند (Lu *et al*., 2022). خشکی نه‌تنها بر پروتئین‌های عملکردی، بلکه بر پروتئین‌های ذخیره‌ای نیز اثر می‌گذارد. گلیادین‌ها و گلوتنین‌ها، به‌عنوان مهم‌ترین پروتئین‌های ذخیره‌ای آندوسپرم، تحت تنش خشکی به‌صورت افتراقی تنظیم می‌شوند و این تغییرات می‌توانند بر کیفیت نهایی دانه و ارزش تغذیه‌ای گندم اثرگذار باشند. افزون بر این، شواهد جدید نشان می‌دهد که متابولیسم بتاآلانین نیز در پاسخ به خشکی دچار تغییر می‌شود. از آنجا که بتاآلانین پیش‌ساز برخی ترکیبات دارای نقش محافظ اسمزی و آنتی‌اکسیدانی است، تنظیم آنزیم‌های موثر در این مسیر می‌تواند بخشی از راهبرد متابولیکی گیاه برای مقابله با تنش باشد (Yan *et al*., 2021). در برخی مطالعات، کاهش فراوانی بعضی پپتیدازها، از جمله کربوکسی‌پپتیدازهای سرینی، تحت تنش خشکی گزارش شده است؛ با این حال، پیش‌تیمار با ۵-آمینولولِوولینیک اسید می‌تواند این روند را معکوس کرده و فراوانی این آنزیم‌ها را افزایش دهد. چنین الگویی نشان می‌دهد که ALA احتمالاً از طریق تحریک گردش پروتئین و کاهش اختلالات ناشی از تنش، به حفظ رشد گیاه کمک می‌کند (Wang *et al*., 2020).

برخی تغییرات پروتئین‌های متابولیک نیز با حفظ شار متابولیکی و تأمین انرژی در ژنوتیپ‌های متحمل همراه بوده‌اند؛ این جنبه در بخش متابولیسم انرژی بررسی می‌شود. این تنظیم افتراقی به حفظ شار متابولیکی، تأمین انرژی و پایداری فشار اسمزی در طول تنش کمک می‌کند (Moosavi *et al*., 2020; Zhao *et al*., 2024). همچنین، فرآیندهای مرتبط با ترجمه و تاخوردگی



[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]

[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]

پروتئین، از جمله تغییر در فراوانی عوامل افزایش طول (Elongation Factors, EFs)، پروتئین‌های ریبوزومی و HSPها، نشان می‌دهد که گیاه برای حفظ تولید پروتئین‌های حیاتی و کنترل کیفیت پروتئین‌ها، سامانه ترجمه و چپرونی خود را بازتنظیم می‌کند. در همین راستا، افزایش فراوانی EF-1α و HSPها به بهبود تاخوردگی، پایداری و عملکرد پروتئین‌ها در شرایط نامساعد کمک می‌کند، در حالی که مسیرهای تخریبی، حذف پروتئین‌های آسیب‌دیده و تخصیص مجدد منابع سلولی را تسهیل می‌کنند (Faghani *et al*., 2015; Cheng *et al*., 2016; Wang *et al*., 2022).

در مقابل، در ژنوتیپ‌ها یا موتانت‌های حساس به خشکی، کاهش بیان دهیدرین‌ها و سایر اعضای خانواده LEA، همراه با تغییر در آنزیم‌های دخیل در تبدیل اسیدهای آمینه به واسطه‌های چرخه TCA، بیانگر افت ظرفیت پروتئوستاز، کاهش انعطاف متابولیکی و تضعیف سازوکارهای تحمل است (Peremarti *et al*., 2014; Liu *et al*., 2023). بنابراین، متابولیسم پروتئین را باید یکی از محورهای اصلی پاسخ گندم به خشکی دانست؛ محوری که در آن تنظیم هماهنگ سنتز، تاخوردگی، اصلاح و تخریب پروتئین‌ها، شرط اساسی حفظ عملکرد سلولی و افزایش تحمل به کم‌آبی است. یافته‌های جدید پروتئومیکی تا سال ۲۰۲۵ نیز بر این نکته تأکید دارند که بازبرنامه‌ریزی پویا در شبکه‌های پروتئینی و مسیرهای متابولیکی، از مهم‌ترین پایه‌های سازگاری گندم با تنش خشکی است.

افزون بر این، افزایش فراوانی پروتئین‌های حفاظتی را نباید به‌طور مستقل به‌عنوان شاخص قطعی تحمل به خشکی در نظر گرفت. برای نمونه، تجمع HSPها یا پروتئین‌های LEA می‌تواند نشان‌دهنده فعال‌شدن پاسخ حفاظتی باشد، اما میزان اثربخشی این پاسخ به زمان‌بندی تنش، بافت مورد بررسی و ظرفیت سایر سامانه‌های تنظیمی وابسته است. همچنین، کاهش فراوانی برخی پروتئین‌ها لزوماً بیانگر اثر منفی تنش نیست و ممکن است بازتابی از بازتخصیص منابع سلولی از فرایندهای رشد به سازوکارهای بقا باشد. بنابراین، تفسیر پروفایل پروتئومی زمانی قابل اتکاتر است که با داده‌های فیزیولوژیک، فعالیت آنزیمی و در صورت امکان، داده‌های ترانسکریپتومیک و متابولومیک همراه شود.

**متابولیسم انرژی**

تنش خشکی با اختلال هم‌زمان در فتوسنتز، تنفس سلولی و متابولیسم کربوهیدرات‌ها، یکی از مهم‌ترین عوامل برهم‌زننده تعادل انرژی در گندم به شمار می‌رود. در چنین شرایطی، گیاه برای حفظ بقا و تداوم حداقلی رشد، ناچار به بازآرایی گسترده مسیرهای تأمین، انتقال و مصرف انرژی است. داده‌های پروتئومیکی نشان می‌دهند که در پاسخ به خشکی، فراوانی بسیاری از پروتئین‌های موثر در گلیکولیز، چرخه تری‌کربوکسیلیک اسید، مسیر گلیوکسیلات، فسفوریلاسیون اکسیداتیو و متابولیسم ساکارز به‌صورت افتراقی تغییر می‌کند؛ تغییری که بازتاب بازبرنامه‌ریزی متابولیکی گیاه برای سازگاری با محدودیت آب است (Lakhneko *et al*., 2023; Nouraei *et al*., 2024).

یکی از نخستین پیامدهای خشکی، تغییر در مدیریت کربن و قندهای محلول است. آنزیم‌هایی مانند گلیسرآلدئید-۳-فسفات دهیدروژناز (GAPDHوSuSy ) در شرایط کم‌آبی تغییرات معنی‌داری در فراوانی یا فعالیت نشان می‌دهند. این تغییرات بیانگر تنظیم مجدد متابولیسم گلوکز و ساکارز با هدف تأمین سریع‌تر انرژی، حفظ فشار اسمزی و بازتخصیص منابع کربنی به مسیرهای بقا است. افزایش فراوانی یا فعالیت SuSy می‌تواند از طریق تجزیه ساکارز و هدایت مؤثرتر کربن به مسیرهای انرژی‌زا، به گیاه در حفظ هم‌ایستایی



[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]

[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]

متابولیکی کمک کند (Nouraei *et al*., 2024; Lin *et al*., 2026).

در سطح فتوسنتزی، تفاوت بین ژنوتیپ‌های متحمل و حساس به‌وضوح در داده‌های پروتئومیکس مشاهده می‌شود. در ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی، تنظیم افزایشی زیرواحدهای فعال روبیسکو و سایر پروتئین‌های مرتبط با چرخه کالوین گزارش شده است که با حفظ نسبی تثبیت کربن و کارایی فتوسنتزی همراه است (Moosavi *et al*., 2020; Li *et al*., 2020). در مقابل، ژنوتیپ‌های حساس معمولاً کاهش آشکاری در کارایی فتوسیستم II، راندمان انتقال الکترون و ظرفیت فتوسنتزی نشان می‌دهند؛ وضعیتی که با محدود شدن تثبیت $CO_2$ و برهم خوردن تعادل بین جذب و مصرف انرژی، می‌تواند به‌ویژه تحت شدت نور بالا حساسیت آن‌ها را به مهار نوری و آسیب اکسیداتیو افزایش دهد (Peremarti *et al*., 2014; Huang *et al*., 2015). بنابراین، توانایی حفظ عملکرد فتوسنتزی یکی از شاخص‌های اصلی تحمل به خشکی در گندم محسوب می‌شود.

هم‌زمان با محدود شدن فتوسنتز، گیاه برای جبران کاهش ورودی انرژی، مسیرهای کاتابولیک را فعال‌تر می‌کند. مطالعات پروتئومی نشان داده‌اند که برخی آنزیم‌های کلیدی گلیکولیز، از جمله تریوز فسفات ایزومراز، پیروات کیناز و پیروات دکربوکسیلاز، در پاسخ به خشکی تنظیم افزایشی می‌یابند. این الگو نشان می‌دهد که سلول با تقویت شار گلیکولیتیک، تلاش می‌کند نیاز فزاینده خود به ATP و متابولیت‌های میانی را تأمین کند. در برخی مطالعات، این بازآرایی با افزایش فراوانی برخی آنزیم‌های چرخه TCA و شواهدی از حفظ ظرفیت تنفس همراه بوده است (Lu *et al*., 2022).

در این میان، میتوکندری نقشی مرکزی در سازگاری انرژی‌محور گیاه با خشکی ایفا می‌کند. افزایش فراوانی برخی پروتئین‌های حامل میتوکندری و اجزای زنجیره انتقال الکترون نشان می‌دهد که گیاهان متحمل می‌توانند ظرفیت تولید ATP را در شرایط تنش بهتر حفظ کنند. همچنین تغییر در فراوانی زیرواحدهای ATP سنتاز و برخی آنزیم‌های مرتبط با فسفوریلاسیون اکسیداتیو، بیانگر آن است که کارایی میتوکندری به‌صورت پویا با شدت تنش تنظیم می‌شود (Yan *et al*., 2020; Zhou *et al*., 2022). در همین راستا، افزایش فعالیت مالات دهیدروژناز (MDH)، به‌ویژه در نهال‌های پیش‌تیمار شده با ۵-آمینولولِوولینیک اسید می‌تواند با تقویت چرخه TCA، بهبود انتقال الکترون و افزایش تولید ATP همراه باشد و از این طریق تحمل به خشکی را ارتقا دهد (Wang *et al*., 2020).

علاوه بر تولید انرژی، حفظ تعادل ردوکس نیز بخش جدایی‌ناپذیر متابولیسم انرژی در شرایط خشکی است. تنظیم افتراقی آنزیم‌های موثر در مسیر پنتوز فسفات، که در تولید NADPH و ریبوز-۵-فسفات نقش دارند، نشان می‌دهد که گیاه برای پشتیبانی از فرایندهای آنتی‌اکسیدانی و بیوسنتزی، به بازآرایی مسیرهای تولید قدرت احیایی متکی است (Cheng *et al*., 2016). NADPH برای عملکرد سامانه‌های آنتی‌اکسیدانی، احیای گلوتاتیون و مقابله با تنش اکسیداتیو ضروری است؛ ازاین‌رو، تنظیم این مسیرها بخشی از راهبرد کلی گیاه برای حفاظت از ساختارهای سلولی در برابر خشکی محسوب می‌شود.

از سوی دیگر، متابولیسم مالات و ترکیبات حدواسط کربنی نیز در این پاسخ نقش مهمی ایفا می‌کند. تنظیم افتراقی آنزیم‌هایی مانند فروکتوز-۱,۶-بیس‌فسفات آلدولاز و MDH نشان می‌دهد که این آنزیم‌ها نه‌تنها در تأمین انرژی، بلکه در انتقال کربن، تنظیم pH سلولی و حفظ انعطاف متابولیکی تحت تنش سهیم‌اند (Faghani *et al*., 2015). چنین بازآرایی‌ای به گیاه اجازه می‌دهد که میان



[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]

[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]

نیازهای فوری انرژی، حفظ فشار اسمزی و محدود کردن آسیب اکسیداتیو تعادل برقرار کند.

در کنار این فرایندها، سامانه کنترل کیفیت پروتئین نیز به‌طور غیرمستقیم بر کارایی متابولیسم انرژی اثر می‌گذارد. گزارش شده است که افزایش فعالیت برخی اجزای پروتئازومی، از جمله زیرواحدهای ۲۰S پروتئازوم، حذف پروتئین‌های آسیب‌دیده را تسهیل می‌کند و از اختلال بیشتر در مسیرهای متابولیکی جلوگیری به عمل می‌آورد (Lu *et al*., 2022). این یافته نشان می‌دهد که کارایی متابولیسم انرژی تنها به آنزیم‌های انرژی‌زا وابسته نیست، بلکه به حفظ سلامت و پایداری پروتئین‌های موثر در این مسیرها نیز بستگی دارد.

افزون بر سازوکارهای درون‌زاد، برخی برهم‌کنش‌های زیستی نیز می‌توانند الگوی متابولیسم انرژی را در شرایط خشکی تعدیل کنند. برای نمونه، همزیستی با قارچ‌های میکوریز آربوسکولار (Arbuscular Mycorrhizal Fungi, AMF) می‌تواند از طریق تغییر در سطح آنزیم‌های بیوسنتز فروکتان، به مدیریت ذخایر کربوهیدراتی، بهبود تنظیم اسمزی و تخصیص بهینه‌تر انرژی کمک کند (Bernardo *et al*., 2017). این موضوع نشان می‌دهد که پاسخ انرژی‌محور گیاه به خشکی تنها محصول بازتنظیم درون‌سلولی نیست، بلکه می‌تواند تحت تأثیر تعاملات ریزوسفر نیز قرار گیرد.

در مجموع، یافته‌های پروتئومیکس نشان می‌دهند که تحمل به خشکی در گندم با یک بازآرایی هماهنگ و چندسطحی در مسیرهای متابولیسم انرژی همراه است. تنظیم پویا و هدفمند آنزیم‌های موثر در فتوسنتز، گلیکولیز، چرخه TCA، فسفوریلاسیون اکسیداتیو، مسیر پنتوز فسفات و متابولیسم اسیدهای آلی، به گیاه امکان می‌دهد تعادل انرژی و ردوکس خود را تا حد امکان حفظ کند و اثرات مخرب کم‌آبی را کاهش دهد. این دانش بستر ارزشمندی برای شناسایی اهداف مولکولی جدید و توسعه ارقام متحمل به خشکی از طریق اصلاح نباتات و رویکردهای مهندسی ژنتیک فراهم می‌سازد؛ هرچند برای تعیین نقش دقیق پروتئین‌های شناسایی‌شده و شبکه‌های تعاملی آن‌ها، هنوز به مطالعات عملکردی و یکپارچه‌سازی داده‌های چنداُمیکی نیاز است.

## نقش تنوع ژنتیکی و نشانگرهای مولکولی در تحمل به خشکی

افزایش تحمل به خشکی در گندم، بدون تحمیل افت عملکرد در شرایط بدون تنش، مستلزم شناسایی دقیق صفات فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و مولکولی مرتبط با این صفت و نیز به‌کارگیری آن‌ها در برنامه‌های اصلاحی است. تحمل به خشکی صفتی پیچیده، چندژنی و به‌شدت وابسته به مرحله رشد، شدت و مدت تنش و برهم‌کنش ژنوتیپ با محیط است؛ ازاین‌رو، به‌کارگیری رویکردهای ژنومی و نشانگرمحور برای شناسایی آلل‌ها و نواحی ژنومی مؤثر بر این صفت، اهمیت ویژه‌ای یافته است. در سال‌های اخیر، ابزارهایی مانند تعیین توالی کل ژنوم، ژنوتایپ‌گیری مبتنی بر توالی‌یابی، پنل‌های نشانگر SNP و مطالعات انجمنی در سطح ژنوم، امکان شناسایی مکان‌های ژنی مرتبط با صفات کمی و ژن‌های نامزد دخیل در تنظیم پاسخ به خشکی را فراهم کرده‌اند. این مطالعات نشان داده‌اند که بسیاری از صفات کلیدی مرتبط با تحمل به خشکی، از جمله محتوای نسبی آب، کارایی مصرف آب، پایداری غشا، ظرفیت فتوسنتزی و تنظیم اسمزی، تحت کنترل مجموعه‌ای از QTLها و شبکه‌های ژنی مرتبط با مسیرهای پیام‌رسانی هورمونی، تعادل اکسیداتیو و بازآرایی متابولیکی قرار دارند (Zhang *et al*., 2022; Liu *et al*., 2023).



[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]

[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]

در این میان، مطالعات مقایسه‌ای ژنوتیپ‌ها نشان داده‌اند که تنوع ژنتیکی موجود در گندم، نقش تعیین‌کننده‌ای در نوع و شدت پاسخ به خشکی دارد. برای مثال، مارچک و همکاران (۲۰۱۹) در بررسی چهار ژنوتیپ گندم زمستانه گزارش کردند که ژنوتیپ‌های متحملی مانند Soissons و Žitarka در شرایط کم‌آبی توانستند محتوای نسبی آب برگ، وضعیت اسمزی و سطح ساکارز را در حد مطلوب‌تری حفظ کنند، در حالی که ژنوتیپ‌های حساس‌تری مانند Srpanjka و Ellvis کاهش بیشتری در تبادل گازی، تنظیم اسمزی و وضعیت آبی نشان دادند. این تفاوت‌ها نشان می‌دهد که ظرفیت ژنتیکی برای بازتنظیم متابولیسم کربن، حفظ هم‌ایستایی آبی و پایداری فرایندهای فیزیولوژیک، یکی از مؤلفه‌های اصلی تمایز میان ژنوتیپ‌های متحمل و حساس است. بر همین اساس، استفاده از نشانگرهای مولکولی مرتبط با این صفات می‌تواند انتخاب غیرمستقیم ژنوتیپ‌های مطلوب را در مراحل اولیه برنامه‌های اصلاحی تسهیل کند.

علاوه بر این، بررسی ژن‌ها و آلل‌های مؤثر بر معماری گیاه و پاسخ‌های رشدی نیز افق‌های تازه‌ای در اصلاح تحمل به خشکی گشوده است. در این زمینه، ژن‌های کوتاه‌قامتی به‌ویژه آلل‌های مختلف Rht، نه‌تنها در تعیین ارتفاع بوته، بلکه در تعدیل پاسخ به تنش نیز نقش دارند. کوچوا و همکاران (۲۰۱۴) نشان دادند که ژنوتیپ‌های دارای آلل Rht-B1c در مقایسه با Rht-B1a، در شرایط خشکی از پایداری غشایی بیشتری برخوردار بودند و نشت یونی کمتری نشان دادند. این یافته‌ها بیانگر آن است که ژن‌های مرتبط با رشد می‌توانند از طریق تنظیم حساسیت به جیبرلین، برهم‌کنش با پروتئین‌های DELLA و تغییر در تخصیص منابع، بر سازوکارهای تحمل به خشکی نیز اثرگذار باشند. چنین نتایجی اهمیت توجه هم‌زمان به صفات مورفولوژیک و پاسخ‌های فیزیولوژیک را در اصلاح ارقام متحمل برجسته می‌سازد.

پیشرفت‌های اخیر در روش‌های اصلاح مولکولی، کاربرد این اطلاعات ژنتیکی را در برنامه‌های به‌نژادی عملی‌تر کرده است. انتخاب به کمک نشانگر برای صفات عمده و نیز انتخاب ژنومی برای صفات پیچیده‌ای مانند تحمل به خشکی، اکنون به‌عنوان دو راهبرد مکمل شناخته می‌شوند. در حالی که MAS برای ردیابی ژن‌ها یا QTLهای با اثر نسبتاً بزرگ مناسب است، انتخاب ژنومی با بهره‌گیری از داده‌های گسترده نشانگری در سراسر ژنوم، امکان پیش‌بینی ارزش اصلاحی ژنوتیپ‌ها را برای صفات چندژنی فراهم می‌کند و از این‌رو برای صفتی مانند تحمل به خشکی، که تحت کنترل شبکه‌ای از ژن‌های متعدد و اثرات کوچک است، رویکردی بسیار امیدبخش به شمار می‌رود. در کنار این روش‌ها، تلفیق داده‌های ژنومی با فنوتیپ‌برداری دقیق در شرایط مزرعه و محیط‌های کنترل‌شده، می‌تواند دقت شناسایی ژنوتیپ‌های برتر را به‌طور قابل‌توجهی افزایش دهد.

نکته مهم دیگر آن است که ارزیابی تحمل به خشکی نباید به شرایط تنش منفرد محدود شود، زیرا در مزرعه، گیاهان اغلب به‌طور هم‌زمان در معرض تنش‌های ترکیبی قرار می‌گیرند. عبدالحکیم و همکاران (۲۰۲۱) نشان دادند که پاسخ گندم به خشکی می‌تواند تحت تأثیر هم‌زمانی تنش گرما و نیز غلظت بالاتر $CO_2$ به‌طور معنی‌داری تغییر کند. این موضوع نشان می‌دهد که بیان فنوتیپی تحمل به خشکی، به‌شدت وابسته به زمینه محیطی است و شناسایی ژنوتیپ‌های پایدار، نیازمند ارزیابی آن‌ها در سناریوهای چندتنشی و چندمحیطی است. در چنین شرایطی، مفهوم پایداری عملکرد و انعطاف‌پذیری فنوتیپی بیش از پیش اهمیت می‌یابد و باید در کنار شاخص‌های متداول تحمل به خشکی مورد توجه قرار گیرد.



[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]

[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]

**جدول ۱.** خلاصه ای از مطالعات پروتئومی در مورد تحمل به تنش خشکی در گندم (۲۰۱۴-۲۰۲۵)

| | محور پاسخ به خشکی | ژن‌ها/پروتئین‌های شاخص | روش‌ها (فناوری پروتئومیکس) | جمع‌بندی تغییرات | منابع |
|---|---|---|---|---|---|
| ۱ | فتوسنتز و تثبیت کربن | RuBisCO, Rubisco activase, PSI/PSII, OEE, ATP synthase | 2-DE + MALDI-TOF/TOF ،iTRAQ + LC-MS/MS | کاهش فتوسنتز، افت RuBisCO و پروتئین‌های فتوسیستمی؛ حفظ بهتر فتوسنتز در ژنوتیپ‌های متحمل | (Cheng *et al*., 2016; Michaletti *et al*., 2018; Wang *et al*., 2018; Moosavi *et al*., 2020) |
| ۲ | متابولیسم کربوهیدرات | SuSy, FBA, PGK, GAPA, PGM, AGPase, GBSS | iTRAQ + LC-MS/MS ، ۲-DE + nanoLC-MS/MS | تغییر در نشاسته، ساکارز، گلیکولیز و چرخه کالوین؛ افزایش قندهای محلول برای تنظیم اسمزی | (Wang *et al*., 2019; Cui *et al*., 2019; Nouraei *et al*., 2024) |
| ۳ | تنظیم اسمزی | P5CR, OAT, GAD, SAMS, PAO | 2-DE + MALDI-TOF/TOF ،iTRAQ + LC-MS/MS ،nanoLC-MS/MS ، متابولومیکس غیرهدفمند | افزایش پرولین، قندهای محلول، اسیدهای آمینه، فروکتان‌ها و پلی‌آمین‌ها | Hao *et al*., 2015; Wang *et al*., 2019; Yan *et al*., 2020; |
| ۴ | تنش اکسیداتیو و ROS | SOD, CAT, APX, POD, GST, DHAR, MDHAR, GR | 2-DE + MS/MS ، MALDI-TOF/TOF۲ ،D-DIGE + MALDI-TOF/TOF ،LC-MS/MS (Q-TOF) | افزایش ROS و MDA تحت خشکی؛ تقویت سیستم آنتی‌اکسیدانی در ژنوتیپ‌های متحمل | Faghani *et al*., 2015; Li *et al*., 2020; Lu *et al*., 2022; Lakhneko *et al*., 2023 |
| ۵ | چرخه آسکوربات–گلوتاتیون و گلیوکسالاز | DHAR, MDHAR, GR, Glyoxalase I | 2-DE + MS/MS ، MALDI-TOF/TOF۲ ،D-DIGE + MALDI-TOF/TOF ،LC-MS/MS (Q-TOF) | سم‌زدایی ROS و متیل‌گلیوکسال و حفظ تعادل ردوکس | Michaletti *et al*., 2018; Liu *et al*., 2018; Lu *et al*., 2022 |
| ۶ | متابولیسم انرژی | MDH, CS, ACO, GAPDH, TPI, ATP synthase | 2-DE + MALDI-TOF/TOF۲ ،-DE + LC-MS/MS ،iTRAQ + LC-MS | بازآرایی گلیکولیز، چرخه TCA و فسفوریلاسیون اکسیداتیو برای تأمین ATP | Cheng *et al*., 2016; Mei *et al*., 2022; Wang *et al*., 2020 |
| ۷ | سیگنال‌دهی ABA و کلسیم | PYR/PYL/RCAR, PP2C, SnRK, CDPK, TaCPK34, CIPK, 14-3-3 | 2-DE + MALDI-TOF/TOF (+ Western blot) ، فسفوپروتئومیکس LC-MS/MS (MaxQuant) ،iTRAQ | فعال‌سازی مسیرهای ABA، CDPK/CPK، MAPK و فسفوریلاسیون پروتئین‌ها | Liu *et al*., 2015; Zhang *et al*., 2014; Li *et al*., 2020 |
| ۸ | پایداری و تاخوردگی پروتئین | HSP70, HSP90, LEA, DHN, ubiquitin-related proteins | 2-DE + MS/MS ، MALDI-TOF/TOF۲ ،-DE + LC-MS/MS ، iTRAQ + LC-MS/MS | افزایش چاپرون‌ها، HSPها، LEA و دهیدرین‌ها؛ تنظیم سیستم یوبیکوئیتین–پروتئازوم | Hao *et al*., 2015; Li *et al*., 2020; Yan *et al*., 2021 |
| ۹ | دیواره سلولی و پایداری غشا | PAL, COMT, CAD, nsLTPs, annexin | iTRAQ + LC-MS/MS ، ۲-DE + Q-TOF/MS-MS ، nanoLC-MS/MS | تغییر لیگنین، پکتین، همی‌سلولز، انتقال لیپید و بازسازی دیواره سلولی | Bernardo *et al*., 2017; Yan *et al*., 2020 |



[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]

[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| ۱۰ | کیفیت دانه و پروتئین‌های ذخیره‌ای | HMW-GS, LMW-GS, gliadins, GBSS, SS, SBE | 2-DE + MALDI-TOF/TOF، ۲-DE + SDS-PAGE، ۲-DE + LC-MS/MS (Q-TOF، MS/MS) | تغییر در گلوتنین‌ها، گلیادین‌ها، آمیلوپکتین، آمیلوز و کیفیت خمیر | Chen *et al*., 2017; Zhou *et al*., 2016; Lakhneko *et al*., 2023 |
| ۱۱ | اثر تیمارهای تعدیل‌کننده | NPR1, TGAs, Trx, MDH, Rubisco activase, PAL | 2-DE + MALDI-TOF/TOF، ۲-DE + Q-TOF/MS-MS، iTRAQ + LC-MS | SA، ALA و AMF می‌توانند با تقویت فتوسنتز، دفاع آنتی‌اکسیدانی و متابولیسم کربن، تحمل خشکی را بهبود دهند | Sharma *et al*., 2017; Bernardo *et al*., 2017; Wang *et al*., 2020 |
| ۱۲ | تفاوت ژنوتیپی | LEA, DHN, HSPs, APX, GST, Rubisco activase, TaDrSRs | 2-DE + MS/MS، ۲-DE + MALDI-TOF/TOF، ۲-iTRAQ + LC-MS/MS، DE + LC-MS/MS | ژنوتیپ‌های متحمل معمولاً تنظیم اسمزی بهتر، ROS کمتر، پایداری غشایی بیشتر و پروتئین‌های حفاظتی بالاتری دارند | Faghani *et al*., 2015; Hao *et al*., 2015; Wang *et al*., 2018; Mei *et al*., 2022 |

در مجموع تنوع ژنتیکی موجود در ژرپلاسم گندم، همراه با توسعه سریع نشانگرهای مولکولی و ابزارهای ژنومی، بنیانی ارزشمند برای تسریع به‌نژادی ارقام متحمل به خشکی فراهم کرده است. با این حال، بهره‌برداری موثر از این ظرفیت مستلزم آن است که داده‌های ژنومی با اطلاعات فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و چند اومیکی یکپارچه شوند تا ژن‌ها، مسیرها و و نشانگرهای واقعا موثر در شرایط مزرعه از روابط صرفا همبستگی‌محور تفکیک شوند. در آینده، تلفیق انتخاب ژنومی، شناسایی و تجمیع الل‌های مطلوب، ویرایش ژنوم با سامانه‌هایی مانند CRISPR/Cas9 و ارزیابی دقیق ژنوتیپ‌ها در محیط‌های واقعی و چندمحیطی، می‌تواند مسیر توسعه ارقام گندم متجمل، پایدار و سازگار با اقلیم‌های خشک و نیمه‌خشک را هموارتر سازد (Rebetzke *et al*., 2022; Zhang *et al*., 2022; Li *et al*., 2020). مطالعات پروتئومیک، فسفوپروتئومیک و متابولومیک نشان می‌دهند که پاسخ گندم به تنش خشکی یک فرایند چندبعدی است که با بازآرایی مسیرهای فتوسنتز، متابولیسم کربوهیدرات، تولید انرژی، تنظیم اسمزی، پاکسازی گونه‌های فعال اکسیژن، سیگنال‌دهی هورمونی و کلسیمی، پایداری پروتئین‌ها، متابولیسم دیواره سلولی و کیفیت پروتئین‌های ذخیره‌ای دانه همراه است. کاهش کارایی فتوسنتزی، افت فراوانی پروتئین‌های فتوسیستمی، RuBisCO، فعال‌کننده RuBisCO و زیرواحدهای ATP سنتاز از پاسخ‌های رایج به خشکی گزارش شده‌اند؛ با این حال، ژنوتیپ‌های متحمل معمولاً توانایی بیشتری در حفظ فتوسنتز، تثبیت کربن و تعادل انرژی نشان می‌دهند (Cheng *et al*., 2016; Michaletti *et al*., 2018; Wang *et al*., 2018; Moosavi *et al*., 2020; Lakhneko *et al*., 2023).

از نظر متابولیکی، تنش خشکی موجب تغییر گسترده در مسیرهای نشاسته و ساکارز، گلیکولیز، چرخه TCA، متابولیسم گلیوکسیلات و دی‌کربوکسیلات، متابولیسم نیتروژن، اسیدهای آمینه، پلی‌آمین‌ها و اسیدهای آلی می‌شود. افزایش قندهای محلول، پرولین، اسیدهای آمینه، اسیدهای آلی و مشتقات قندی در بسیاری از ژنوتیپ‌ها به‌عنوان بخشی از سازوکار تنظیم اسمزی و حفظ تعادل متابولیکی گزارش شده است (Wang *et al*., 2019; Cui *et al*., 2019; Yan *et al*., 2020; Nouraei *et al*., 2024ب). همچنین، تغییر در آنزیم‌هایی مانند ساکارز سنتاز، فسفوگلیسرات موتاز، مالات دهیدروژناز، سیترات سنتاز، آکونیتاز و آنزیم‌های مرتبط با متابولیسم



[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]

[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]

پرولین، نقش مهمی در تأمین انرژی و حفاظت اسمزی تحت خشکی دارد (Wang *et al*., 2019; Mei *et al*., 2022; Nouraei *et al*., 2024).

در سطح پروتئینی، یکی از الگوهای تکرارشونده در مطالعات مختلف، افزایش پروتئین‌های حفاظتی و پاسخ‌دهنده به تنش از جمله دهیدرین‌ها، پروتئین‌های LEA، پروتئین‌های شوک حرارتی، چاپرون‌ها، پروتئین‌های ۱۴-۳-۳، پروتئین‌های انتقال‌دهنده لیپید غیراختصاصی و پروتئین‌های مرتبط با تاخوردگی و پایداری پروتئین است (Hao *et al*., 2015; Fotovat *et al*., 2017; Li *et al*., 2018; Yan *et al*., 2021). این پروتئین‌ها با تثبیت غشا، جلوگیری از دناتوره‌شدن پروتئین‌ها، حفظ ساختارهای سلولی و افزایش ظرفیت تحمل خشکی ارتباط دارند.

فعال‌سازی سیستم آنتی‌اکسیدانی نیز از مهم‌ترین پاسخ‌های گندم به خشکی است. در بسیاری از مطالعات، افزایش تولید ROS و شاخص‌هایی مانند MDA در ژنوتیپ‌های حساس مشاهده شده، درحالی‌که ژنوتیپ‌های متحمل معمولاً فعالیت بالاتری از آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز، پراکسیداز، گلوتاتیون-S-ترانسفراز، دهیدروآسکوربات ردوکتاز، مونودهیدروآسکوربات ردوکتاز و گلوتاتیون ردوکتاز نشان داده‌اند (Faghani *et al*., 2015; Sharma *et al*., 2017; Li *et al*., 2020; Lu *et al*., 2022; Lakhneko *et al*., 2023). مسیرهای چرخه آسکوربات–گلوتاتیون، متابولیسم گلوتاتیون و مسیر گلیوکسالاز نیز در سم‌زدایی ROS و متیل‌گلیوکسال و حفظ تعادل ردوکس نقش کلیدی دارند (Michaletti *et al*., 2018; Li *et al*., 2018; Lu *et al*., 2022).

از نظر سیگنال‌دهی، مسیرهای ABA، کلسیم، MAPK، براسینواستروئیدها، اسید سالیسیلیک و جاسمونات در تنظیم پاسخ خشکی نقش محوری دارند. پروتئین‌ها و ژن‌هایی مانند PYR/PYL/RCAR، PP2C، SnRK، CDPK/CPK، TaCPK34، CIPK، TaCaM، ۱۴-۳-۳ و Rab GTPases در دریافت و انتقال پیام خشکی و تنظیم بیان ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش مشارکت دارند (Zhang *et al*., 2014; Liu *et al*., 2015; Li *et al*., 2020). مطالعات فسفوپروتئومیک نیز نشان داده‌اند که فسفوریلاسیون پروتئین‌هایی مانند AGPase، HSP70، HSP90، LEA، آکواپورین‌ها، CDPKها و اجزای مسیر ABA برای پاسخ سریع گندم به کمبود آب اهمیت دارد (Zhang *et al*., 2014).

خشکی همچنین بر کیفیت دانه و پروتئین‌های ذخیره‌ای گندم اثرگذار است. تغییر در تجمع گلوتنین‌ها، گلیادین‌ها، گلوبولین‌ها، آلبومین‌ها و پروتئین‌های شبه آونین و نیز تغییر در اندازه پلیمرهای گلوتنین، کیفیت خمیر و ویژگی‌های تکنولوژیکی آرد را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Zhou *et al*., 2016; Lakhneko *et al*., 2023). علاوه بر این، کاهش سنتز نشاسته و آمیلوپکتین و تغییر فسفوریلاسیون آنزیم‌های کلیدی بیوسنتز نشاسته مانند GBSS I، SS I، SS II-a، SS III، AGPase و SBE در شرایط کمبود آب گزارش شده است که می‌تواند کاهش عملکرد و کیفیت دانه را توضیح دهد (Zhang *et al*., 2014; Chen *et al*., 2017).

تفاوت در ژنوتیپ، شدت و مدت تنش، نوع بافت، و نیز محدودیت‌های ذاتی پلتفرم‌های پروتئومیکس مانند پوشش ناکامل پروتئوم و سوگیری آشکارسازی، می‌تواند بخشی از ناهمخوانی نتایج بین مطالعات را توضیح دهد. در مجموع، شواهد موجود نشان می‌دهد که تحمل خشکی در گندم با حفظ کارایی فتوسنتز، تنظیم اسمزی مؤثر، افزایش پرولین و قندهای محلول، تقویت سیستم آنتی‌اکسیدانی، حفظ پایداری غشا، بازتنظیم متابولیسم انرژی، فعال‌سازی پروتئین‌های حفاظتی، کنترل سیگنال‌دهی ABA/کلسیم و بازآرایی دیواره سلولی مرتبط است. بنابراین،



[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]

[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]

پروتئین‌ها و ژن‌هایی مانند LEA، دهیدرین‌ها، HSPها، APX، SOD، CAT، GST، DHAR، MDH، SuSy، Rubisco activase، TaCPK34، AGPase، GBSS و پروتئین‌های ۱۴-۳-۳ می‌توانند به‌عنوان نشانگرهای مولکولی یا اهداف بالقوه در اصلاح ژنتیکی و انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی مورد استفاده قرار گیرند (Faghani *et al*., 2015; Hao *et al*., 2015; Wang *et al*., 2019; Li *et al*., 202;).

با پیشرفت سریع فناوری‌های پروتئومیکس، انتظار می‌رود نسل جدید روش‌های تحلیلی مانند Single-cell Proteomics، Spatial Proteomics و فسفوپروتئومیکس با قدرت تفکیک بالا، امکان بررسی دقیق‌تر پاسخ سلول‌های مختلف گندم به تنش خشکی را فراهم کنند. علاوه بر این، تلفیق داده‌های اُمیکس با فنوتیپ‌برداری دقیق و الگوریتم‌های هوش مصنوعی می‌تواند به شناسایی شبکه‌های تنظیمی کلیدی، نشانگرهای زیستی پایدار و اهداف جدید برای اصلاح ژنتیکی کمک کند. توسعه مدل‌های پیش‌بینی مبتنی بر داده‌های چنداُمیکی و اعتبارسنجی آنها در شرایط واقعی مزرعه، گام مهمی در انتقال یافته‌های آزمایشگاهی به برنامه‌های اصلاح نباتات خواهد بود و می‌تواند روند تولید ارقام گندم متحمل به خشکی را تسریع کند.

## نتیجه‌گیری و پیشنهادها

مرور شواهد پروتئومیکس در گندم نشان می‌دهد که تحمل به خشکی حاصل عملکرد یک سازوکار منفرد نیست، بلکه پیامد هماهنگی پویا و چندلایه میان شبکه‌های سیگنال‌دهی، سامانه‌های تنظیم ردوکس، بازآرایی متابولیسم انرژی و حفظ پروتئوستاز است. در سطح سیگنال‌دهی، مسیرهای وابسته به اسید آبسزیک، کلسیم و آبشارهای MAPK در تعامل با تنظیم‌کننده‌های رونویسی و سامانه‌های چاپرونی (HSP/HSF)، بستر مولکولی لازم را برای القای پاسخ‌های دفاعی و سازگارکننده فراهم می‌سازند. هم‌زمان، افزایش فراوانی پروتئین‌های آنتی‌اکسیدانی(مانند SOD، CAT، APX و DHAR)، تنظیم مسیرهای اسمزی (شامل پرولین/قندهای محلول) و فعال شدن فرایندهای مرتبط با گردش پروتئین‌ها (protein turnover)، شامل کنترل کیفیت، تاخوردگی مجدد و تخریب انتخابی پروتئین‌ها از طریق سامانه یوبیکوئیتین–پروتئازوم، به کاهش آسیب اکسیداتیو، حذف پروتئین‌های آسیب‌دیده و حفظ یکپارچگی سلولی کمک می‌کند. افزون بر این، تنظیم هدفمند اجزای فتوسنتزی، گلیکولیز، چرخه تری‌کربوکسیلیک اسید، فسفوریلاسیون اکسیداتیو و مسیرهای تولید توان کاهشی نشان می‌دهد که تحمل به خشکی در گندم با یک بازبرنامه‌ریزی گسترده متابولیکی همراه است که هدف آن حفظ هم‌ایستایی انرژی و ردوکس در شرایط محدودیت آب است.

با وجود پیشرفت‌های قابل‌توجه در فناوری‌های پروتئومیکس، از جمله LC–MS/MS با قدرت تفکیک بالا، iTRAQ، TMT و رویکردهای بدون برچسب، هنوز میان شناسایی پروتئین‌های پاسخ‌گو و درک کارکرد واقعی آن‌ها در شرایط مزرعه فاصله‌ای معنادار وجود دارد. بخش مهمی از این شکاف به ماهیت وابسته به زمینه پاسخ خشکی بازمی‌گردد؛ به‌گونه‌ای که نوع پاسخ پروتئومی نه‌تنها به شدت و مدت تنش، بلکه به مرحله رشدی، پیش‌زمینه ژنتیکی و حتی نوع سامانه آزمایشی وابسته است. در این میان، تمایز میان خشکی واقعی خاک و تنش اسمزی القاشده با PEG اهمیت ویژه‌ای دارد، زیرا این دو وضعیت لزوماً شبکه‌های پاسخ یکسانی را فعال نمی‌کنند و نادیده گرفتن این تفاوت می‌تواند تعمیم‌پذیری یافته‌ها را به شرایط واقعی مزرعه محدود سازد. از سوی دیگر، هنوز تعداد مطالعاتی که داده‌های پروتئومیکی را به‌طور مستقیم با صفات زراعی،



[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]

[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]

پایداری عملکرد و کارایی مصرف آب در شرایط چندمحیطی پیوند دهند، محدود است؛ موضوعی که کاربرد اصلاحی این داده‌ها را با چالش مواجه می‌سازد.

بر این اساس، پیشرفت آینده این حوزه مستلزم گذار از مطالعات توصیفی به چارچوب‌های یکپارچه و عملکردمحور است. ادغام نظام‌مند پروتئومیکس با ترانسکریپتومیکس، متابولومیکس، فنوتیپ‌برداری پرظرفیت و داده‌های ژنومی می‌تواند به شناسایی نشانگرها و اهداف مولکولی منجر شود که نه‌تنها از نظر زیستی معنادار، بلکه از نظر اصلاحی نیز پایدار و قابل‌اعتماد باشند. در همین راستا، طراحی آزمایش‌های مرحله‌محور و چندمحیطی برای آشکار ساختن پروتئین‌های وابسته به مرحله رشد و نیز اعتبارسنجی عملکردی اهداف منتخب از طریق رویکردهایی مانند VIGS و CRISPR/Cas، گامی ضروری برای عبور از سطح همبستگی و دستیابی به روابط علّی است. هم‌زمان، هم‌افزایی میان تنوع ژنتیکی، مطالعات GWAS، انتخاب ژنومی و داده‌های چنداُمیکی می‌تواند فرایند شناسایی و انباشت آلل‌های مؤثر بر تحمل به خشکی را تسریع کند، مشروط بر آنکه ارزیابی این صفات همواره همراه با پایش افت احتمالی عملکرد در شرایط بدون تنش باشد تا بهبود تحمل به قیمت کاهش پتانسیل تولید حاصل نشود.

در مقیاس کلان‌تر، اهمیت این دستاوردها فراتر از تبیین یک پاسخ فیزیولوژیک یا مولکولی است و به‌طور مستقیم با پایداری نظام‌های کشاورزی و امنیت غذایی پیوند می‌خورد. با تشدید تغییرات اقلیمی و افزایش فراوانی خشکسالی‌ها، توسعه ارقام گندم متحمل به خشکی به یکی از پیش‌نیازهای اساسی برای تثبیت تولید در مناطق خشک و نیمه‌خشک تبدیل شده است. در چنین شرایطی، شناسایی شبکه‌های مولکولی مؤثر بر حفظ عملکرد و کارایی مصرف آب می‌تواند مبنای اصلاح ارقامی باشد که افزون بر تاب‌آوری بالاتر، بهره‌وری بیشتری در استفاده از منابع محدود آبی داشته باشند. با این حال، بهره‌گیری از فناوری‌های نوین، به‌ویژه ویرایش ژنوم و سایر مداخلات ژنتیکی پیشرفته، باید هم‌زمان با ملاحظات ایمنی زیستی، پایداری بوم‌شناختی و ارزیابی پیامدهای ناخواسته بر رشد، کیفیت دانه و برهم‌کنش‌های گیاه با محیط انجام گیرد. در نتیجه، مسیر آینده پژوهش و اصلاح در این حوزه باید بر توسعه راهبردهایی استوار باشد که در آن‌ها داده‌های چنداُمیکی، اعتبارسنجی عملکردی، ارزیابی‌های مزرعه‌ای و الزامات ایمنی زیستی در یک چارچوب منسجم تلفیق شوند. تنها در این صورت می‌توان از ظرفیت واقعی پروتئومیکس برای توسعه ارقام متحمل به خشکی بهره گرفت و آن را به ابزاری مؤثر برای ارتقای پایداری تولید و تقویت امنیت غذایی در شرایط اقلیمی ناپایدار تبدیل کرد.

## منابع

**Abdelhakim LOA, Palma CFF, Zhou R, Wollenweber B, Ottosen CO, Rosenqvist E. (2021)** The effect of individual and combined drought and heat stress under elevated $CO_2$ on physiological responses in spring wheat genotypes. ***Plant Physiology and Biochemistry***. *162*: 301-314. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.02.015.

**Ahmed K, Shabbir G, Ahmed M, Noor S, Mohi Ud Din A, Qamar M, Rehman N. (2022)** Expression profiling of *TaARGOS* homoeologous drought responsive genes in bread wheat. ***Scientific Reports***. *12*(1): 3595. https://doi.org/10.1038/s41598-022-07637-y.

**Alemzadeh A. (2024)** A Survey of global adoption of transgenic plants: Past, present, and future.



[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]

[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]

***Journal of Biosafety***. *17*(2): 50-72 http://journalofbiosafety.ir/article-1-618-fa.html. [In Persian]

**Bernardo L, Morcia C, Carletti P, Ghizzoni R, Badeck FW, Rizza F, Lucini L, Terzi V. (2017)** Proteomic insight into the mitigation of wheat root drought stress by arbuscular mycorrhizae. ***Journal of Proteomics***. *169*: 21–32. https://doi.org/10.1016/j.jprot.2017.03.024.

**Chen GX, Zhen SM, Liu YL, Yan X, Zhang M, Yan YM. (2017)** *In vivo* phosphoproteome characterization reveals key starch granule-binding phosphoproteins involved in wheat water-deficit response. ***BMC Plant Biology***. *17*(1): 168. https://doi.org/10.1186/s12870-017-1118-z.

**Cheng L, Wang Y, He Q, Li H, Zhang X, Zhang F. (2016)** Comparative proteomics illustrates the complexity of drought resistance mechanisms in two wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars under dehydration and rehydration. ***BMC Plant Biology***. *16*(1): 188. https://doi.org/10.1186/s12870-016-0871-8.

**Cui G, Zhao Y, Zhang J, Chao M, Xie K, Zhang C, Sun F, Liu S, Xi Y. (2019)** Proteomic analysis of the similarities and differences of soil drought and polyethylene glycol stress responses in wheat (*Triticum aestivum* L.). ***Plant Molecular Biology***. *100*(4-5): 391–410. https://doi.org/10.1007/s11103-019-00866-2.

E**lnajar M, Aldesuquy H, Abdelmoteleb M, Eltanahy E. (2024)** Mitigating drought stress in wheat plants (*Triticum aestivum* L.) through grain priming in aqueous extract of *spirulina platensis*. ***BMC Plant Biology***. *24*(1): 233. https://doi.org/10.1186/s12870-024-04905-z.

**Faghani E, Gharechahi J, Komatsu S, Mirzaei M, Khavarinejad RA, Najafi F, Farsad LK, Salekdeh GH. (2015)** Comparative physiology and proteomic analysis of two wheat genotypes contrasting in drought tolerance. ***Journal of Proteomics***. *114*: 1–15. https://doi.org/10.1016/j.jprot.2014.10.018.

**Gahlaut V, Jaiswal V, Kumar A, Gupta PK. (2016)** Transcription factors involved in drought tolerance and their possible role in developing drought tolerant cultivars with emphasis on wheat (*Triticum aestivum* L.). ***Theoretical and Applied Genetics***. *129*: 2019–2042. https://doi.org/10.1007/s00122-016-2794-z.

**Halder T, Choudhary M, Liu H, Chen Y, Yan G, Siddique KHM. (2022)** Wheat proteomics for abiotic stress tolerance and root system architecture: Current status and future prospects. ***Proteomes***. *10*(2): 17. https://doi.org/10.3390/proteomes10020017.

**Hao P, Zhu J, Gu A, Lv D, Ge P, Chen G, Li X, Yan Y. (2015)** An integrative proteome analysis of different seedling organs in tolerant and sensitive wheat cultivars under drought stress and recovery. ***Proteomics***. *15*(9): 1544– 1563. https://doi.org/10.1002/pmic.201400179.

**Huang Q, Wang Y, Li B, Chang J, Chen M, Li K, Yang G, He G. (2015)** TaNAC29, a NAC transcription factor from wheat, enhances salt and drought tolerance in transgenic *Arabidopsis*. ***BMC Plant Biology***. *15*: 268. https://doi.org/10.1186/s12870-015-0644-9.

**Jamalirad S, Azimi MR, Ghaffari MR. (2024)** Correlation network analysis of genes responding to salinity stress in *Suaeda salsa*. ***Journal of Biosafety***. *17*(1): 78-92 http://journalofbiosafety.ir/article-1-571-fa.html. [In Persian]

**Kocheva K, Vassileva V, Georgiev G. (2014)** Changes in water status, membrane stability and antioxidant capacity of wheat seedlings carrying different Rht-B1 dwarfing alleles under drought stress. ***Journal of Agronomy and Crop Science***. *200*(6): 461–470. https://doi.org/10.1111/jac.12047.

**Kosová K, Vítámvás P, Urban MO, Prášil IT, Renaut J. (2018)** Plant abiotic stress proteomics: The major factors determining alterations in cellular proteome. ***Frontiers in Plant Science***. *9*: 122. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00122.

**Lakhneko O, Stasik O, Škultéty Ľ, Kiriziy D, Sokolovska-Sergiienko O, Kovalenko M, Danchenko M. (2023)** Transient drought during flowering modifies the grain proteome of bread winter wheat. ***Frontiers in Plant Science***. *14*: 1181834. https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1181834.

**Li X, Tang Y, Zhou C, Zhang L, Lv J. (2020)** A wheat WRKY transcription factor TaWRKY46 enhances tolerance to osmotic stress in transgenic *Arabidopsis* Plants. ***International Journal of***

[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]

[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]

***Molecular Sciences***. *21*(4): 1321. https://doi.org/10.3390/ijms21041321.

**Lin T, Wang B, Wang S, Haider FU, Zhang P, Li X. (2026)** Integrated physiological, hormonal, and metabolic mechanisms regulating wheat yield quality under combined drought and heat stress. ***Plant Stress***. *20*: 101257. https://doi.org/10.1016/j.stress.2026.101257.

**Liu H, Sultan MA, Liu XL, Zhang J, Yu F, Zhao HX. (2015)** Physiological and comparative proteomic analysis reveals different drought responses in roots and leaves of drought-tolerant wild wheat (*Triticum boeoticum*). ***PloS ONE***. *10*(4): e0121852. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121852.

**Liu H, Song S, Liu M, Mu Y, Li Y, Xuan Y, Niu L, Zhang H, Wang W. (2023)** Transcription factor ZmNAC20 improves drought resistance by promoting stomatal closure and activating expression of stress responsive genes in maize. ***International Journal of Molecular Sciences***. *24*(5): 4712. https://doi.org/10.3390/ijms24054712.

**Liu W, Huang R, Feng T, Liu L, Sun W, Huang J, Zhang X. (2025)** Mapping winter wheat yield using light use efficiency model with a novel water stress factor depicting the impact of excessive water. ***Geo-Spatial Information Science***. *29*(2): 1380-1396. https://doi.org/10.1080/10095020.2025.2534105.

**Lu F, Duan W, Cui Y, Zhang J, Zhu D, Zhang M, Yan Y. (2022)** 2D-DIGE based proteome analysis of wheat *Thinopyrum intermedium* 7XL/7DS translocation line under drought stress. ***BMC Genomics***. *23*(1): 369. https://doi.org/10.1186/s12864-022-08599-1.

**Mao H, Li S, Wang Z, Cheng X, Li F, Mei F, Chen N, Kang Z. (2020)** Regulatory changes in TaSNAC8- 6A are associated with drought tolerance in wheat seedlings. ***Plant Biotechnology Journal***. *18*(4): 1078–1092. https://doi.org/10.1111/pbi.13277.

**Marček T, Hamow KÁ, Végh B, Janda T, Darko E. (2019)** Metabolic response to drought in six winter wheat genotypes. ***PLOS ONE***. *14*(2): e0212411. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0212411.

**Mei F, Chen B, Du L, Li S, Zhu D, Chen N, Zhang Y, Li F, Wang Z, Cheng X, Ding L, Kang Z, Mao H. (2022)** A gain-of-function allele of a DREB transcription factor gene ameliorates drought tolerance in wheat. ***The Plant Cell***. *34*(11): 4472–4494. https://doi.org/10.1093/plcell/koac248.

**Michaletti A, Naghavi MR, Toorchi M, Zolla L, Rinalducci S. (2018)** Metabolomics and proteomics reveal drought-stress responses of leaf tissues from spring-wheat. ***Scientific Reports***. *8*(1): 5710. https://doi.org/10.1038/s41598-018-24012-y.

**Moosavi SS, Abdi F, Abdollahi MR, Tahmasebi-Enferadi S, Maleki M. (2020)** Phenological, morphophysiological and proteomic responses of *Triticum boeoticum* to drought stress. **Plant Physiology and Biochemistry**. *156*: 95–104. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.08.016.

**Mousavimadani N, Sadeghi A, Sharafi R. (2025)** Integration of machine learning algorithms in identifying genes and molecular pathways related to stresse resistance in transgenic plants. ***Journal of Biosafety***. *18*(1): 15-33 http://journalofbiosafety.ir/article-1-631-fa.html. [In Persian]

**Naz R, Batool S, Shahid M, Keyani R, Yasmin H, Nosheen A, Hassan MN, Mumtaz S, Siddiqui MH. (2021)** Exogenous silicon and hydrogen sulfide alleviates the simultaneously occurring drought stress and leaf rust infection in wheat. ***Plant Physiology and Biochemistry***. *166*: 558–571. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.06.034.

**Nouraei S, Mia MS, Liu H, Turner NC, Khan JM, Yan G. (2024)** Proteomic analysis of near-isogenic lines reveals key biomarkers on wheat chromosome 4B conferring drought tolerance. ***The Plant Genome***. *17*(1): e20343. https://doi.org/10.1002/tpg2.20343.

**Peremarti A, Marè C, Aprile A, Roncaglia E, Cattivelli L, Villegas D, Royo C. (2014)** Transcriptomic and proteomic analyses of a pale-green durum wheat mutant shows variations in photosystem components and metabolic deficiencies under drought stress. ***BMC Genomics***. *15*: 125. https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-125.

**Rebetzke GJ, Rattey AR, Farquhar GD, Richards RA, Condon AG. (2013)** Genomic regions for canopy temperature and their genetic association with stomatal conductance and grain yield in wheat. ***Functional Plant Biology***. 40(1): 14–33. https://doi.org/10.1071/FP12184.

[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]

[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]

**Sadeghi M, Ghaffari MR, Banaei Moghaddam AM. (2025)** Micropeptides: Molecular tools for enhancing food security in sustainable agriculture. ***Journal of Biosafety***. *17*(4): 95-126 http://journalofbiosafety.ir/article-1-627-fa.html. [In Persian]

**Sharma M, Gupta SK, Majumder B, Maurya VK, Deeba F, Alam A, Pandey V. (2017)** Salicylic acid mediated growth, physiological and proteomic responses in two wheat varieties under drought stress. ***Journal of Proteomics***. *163*: 28–51. https://doi.org/10.1016/j.jprot.2017.05.011.

**Sharma R, Kumar S, Mishra CN, Ahlawat OP, Tiwari R (2025)** Harnessing multi-omics approaches to combat Karnal bunt of wheat: a review of advances and future prospects. ***Frontiers in Genetics***. *16*: 1687301. https://doi.org/10.3389/fgene.2025.1687301.

**Shenoda JE, Sanad MNME, Rizkalla AA, Hussein MH, El-Assal S. (2026)** Crosstalk of heat shock proteins and antioxidants with peroxisome biogenesis supports wheat thermotolerance. ***Scientific Reports***. *16*: 14700. https://doi.org/10.1038/s41598-026-48451-0.

**Wang X, Xu Y, Li J, Ren Y, Wang Z, Xin Z, Lin T. (2018)** Identification of two novel wheat drought tolerance-related proteins by comparative proteomic analysis combined with virus-induced gene silencing. ***International Journal of Molecular Sciences***. *19*(12): 4020. https://doi.org/10.3390/ijms19124020.

**Wang Y, Zhang X, Huang G, Feng F, Liu X, Guo R, Gu F, Zhong X, Mei X. (2019)** iTRAQ-based quantitative analysis of responsive proteins under PEG-induced drought stress in wheat leaves. ***International Journal of Molecular Sciences***. *20*(11): 2621. https://doi.org/10.3390/ijms20112621.

**Wang D, Cao Z, Wang W, Zhu W, Hao X, Fang Z, Liu S, Wang X, Zhao C, Tang Y. (2020)** Genome wide characterization of OFP family genes in wheat (*Triticum aestivum* L.) reveals that TaOPF29a-A promotes drought tolerance. ***BioMed Research International***. *2020*: 9708324. https://doi.org/10.1155/2020/9708324.

**Wang Y, Li X, Liu N, Wei S, Wang J, Qin F, Suo B. (2020)** The iTRAQ-based chloroplast proteomic analysis of *Triticum aestivum* L. leaves subjected to drought stress and 5-aminolevulinic acid alleviation reveals several proteins involved in the protection of photosynthesis. ***BMC Plant Biology***. *20*(1): 96. https://doi.org/10.1186/s12870-020-2297-6.

**Wang D, Wu X, Gao S, Zhang S, Wang W, Fang Z, Liu S, Wang X, Zhao C, Tang Y. (2022)** Systematic analysis and identification of drought-responsive genes of the CAMTA gene family in wheat (*Triticum aestivum* L.). ***International Journal of Molecular Sciences***. *23*(9): 4542. https://doi.org/10.3390/ijms23094542.

**Wang Y, Zhang M, Li X, Zhou R, Xue X, Zhang J, Liu N, Xue R, Qi X. (2023)** Overexpression of the wheat *TaPsb28* gene enhances drought tolerance in transgenic *Arabidopsis*. ***International Journal of Molecular Sciences***. *24*(6): 5226. https://doi.org/10.3390/ijms24065226.

**Xi W, Hao C, Li T, Wang H, Zhang X. (2023)** Transcriptome analysis of roots from wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties in response to drought stress. ***International Journal of Molecular Sciences***. *24*(8): 7245. https://doi.org/10.3390/ijms24087245.

**Xu Z, Wang C, Xue F, Zhang H, Ji W. (2015)** Wheat NAC transcription factor TaNAC29 is involved in response to salt stress. ***Plant Physiology and Biochemistry***. *96*: 356–363. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2015.08.013.

**Yan M, Xue C, Xiong Y, Meng X, Li B, Shen R, Lan P. (2020)** Proteomic dissection of the similar and different responses of wheat to drought, salinity and submergence during seed germination. ***Journal of Proteomics***. *220*: 103756. https://doi.org/10.1016/j.jprot.2020.103756.

**Yan M, Zheng L, Li B, Shen R, Lan P. (2021)** Comparative proteomics reveals new insights into the endosperm responses to drought, salinity and submergence in germinating wheat seeds. ***Plant Molecular Biology***. *105*(3): 287–302. https://doi.org/10.1007/s11103-020-01087-8.

**Yan S, Bhawal R, Yin Z, Thannhauser TW, Zhang S. (2022)** Recent advances in proteomics and metabolomics in plants. ***Molecular Horticulture***. *2*(1): 17. https://doi.org/10.1186/s43897-022-00038-9.

**Zhang M, Lv D, Ge P, Bian Y, Chen G, Zhu G, Li X, Yan Y. (2014)** Phosphoproteome analysis

[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]

[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]

reveals new drought response and defense mechanisms of seedling leaves in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). ***Journal of Proteomics***. *109*: 290–308. https://doi.org/10.1016/j.jprot.2014.07.010.

**Zhang X, Wang Z, Li Y, Guo R, Liu E, Liu X, Gu F, Yang Z, Li S, Zhong X, Mei X. (2022)** Wheat genotypes with higher yield sensitivity to drought overproduced proline and lost minor biomass under severer water stress. ***Frontiers in Plant Science***. *13*: 1035038. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1035038.

**Zhang F, Ma J, Liu Y, Fang J, Wei S, Xie R, Han P, Zhao X, Bo S, Lu Z. (2024)** A Multi-omics analysis revealed the diversity of the MYB transcription factor family's evolution and drought resistance pathways. ***Life***. *14*(1): 141. https://doi.org/10.3390/life14010141.

**Zhao Y, He J, Liu M, Miao J, Ma C, Feng Y, Qian J, Li H, Bi H, Liu W. (2024)** The SPL transcription factor TaSPL6 negatively regulates drought stress response in wheat. ***Plant Physiology and Biochemistry***. *206*: 108264. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.108264.

**Zheng Y, Cai Z, Wang Z, Maruza TM, Zhang G. (2024)** The genetics and breeding of heat stress tolerance in wheat: ***Advances and Prospects. Plants***. *14*(2): 148. https://doi.org/10.3390/plants14020148.

**Zhou J, Ma C, Zhen S, Cao M, Zeller FJ, Hsam SLK, Yan Y. (2016)** Identification of drought stress related proteins from 1Sl(1B) chromosome substitution line of wheat variety Chinese Spring. ***Botanical Studies***. *57*(1): 20. https://doi.org/10.1186/s40529-016-0134-x.

**Zhou Y, Liu J, Guo J, Wang Y, Ji H, Chu X, Xiao K, Qi X, Hu L, Li H, Hu M, Tang W, Yan J, Yan H, Bai X, Ge L, Lyu M, Chen J, Xu Z, Chen M, Ma Y. (2022)** GmTDN1 improves wheat yields by inducing dual tolerance to both drought and low-N stress. ***Plant Biotechnology Journal***. *20*(8): 1606–1621. https://doi.org/10.1111/pbi.13836.

[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]

[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]

# Wheat Proteomics under Drought Stress: From Signaling Networks to Metabolic and Proteostatic Reprogramming for Sustainable Production

**Zahra Moghadasian[1], Narjessadat Mousavimadani[2,3], Mohammad Ali Ebrahimi[4], Akram Sadeghi[2*]**

1. Faculty of Converging Sciences and Technologies, SR.C., Islamic Azad University, Tehran, Iran
2. Department of Microbial Biotechnology, Agricultural Biotechnology Research Institute of Iran (ABRII), Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran
3. Department of Biology, CT.C, Islamic Azad University, Tehran, Iran
4. Department of Tissue and Cell Culture, Agricultural Biotechnology Research Institute of Iran (ABRII), Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran

aksadeghi@abrii.ac.ir

**Abstract**

Drought stress can be considered one of the key environmental factors impeding the efficiency of world wheat production by affecting its productivity through the disruption of photosynthetic process, energy balance, and redox homeostasis perturbations. Given that proteins can be seen as ultimate gene expression products and the key regulators of biological processes, proteomic approaches in combination with transcriptomic and metabolomic studies provide a detailed picture of adaptation mechanisms in response to the adverse effect of drought in wheat. The present review considers modern knowledge about the role of proteomics in studying drought response in wheat from a comprehensive standpoint and provides the classification of results obtained in accordance with regulatory axes, such as advanced signaling networks, redox homeostasis regulation, antioxidant systems, proteostasis, and alteration of metabolic reprogramming. There is ample evidence about the involvement of ABA-, calcium-, and MAPK-dependent pathways, which result in the activation of defensive chaperones (HSPs) and enhanced ubiquitin-proteasome system to facilitate the destruction of damaged proteins. Importantly, changes in the expression of ROS scavengers SOD, CAT, and APX contribute to energy balance and oxidation resistance. Overall, the combination of multiple omics approaches along with high throughput precision phenotyping, particularly in field-based experiments, acts as an excellent approach that can be employed to discover reliable biomarkers. Such an interdisciplinary approach becomes crucial in order to promote the development of durable drought tolerant cultivars, thus contributing to sustainable wheat production.

**Keywords**: Food sequrity, Proteomics, Oxidative stress, Transcription factors, Wheat

[ Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-10-21 ]

[ DOR: 20.1001.1.27170632.1404.18.4.2.3 ]