Plant Prod., 2026, 49(1), 1-21
https://plantproduction.scu.ac.ir/
ISSN (P): 2588-543X; **ISSN (E):** 2588-5979
Doi: 10.22055/ppd.2025.50840.2298
Received: 12 October 2025
Accepted: 22 November 2025

Plant Productions

Review Article

Genomic strategies for improving zinc and iron content in wheat grain

Babak Abdollahi Mandoulakani[1*], Soraya Pirmohammadi Balanji[1], Samaneh Yari Kamelabad[1], Zeynab Mahmoodian[1], Sevda Abolfathyar[1]

1. Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Urmia University, Urmia, Iran

Citation: Abdollahi Mandoulakani, B., Pirmohammadi Balanji, S., Yari Kamelabad, S., Mahmoodian, Z., Abolfathyar, S. (2026). Genomic strategies for improving zinc and iron content in wheat grain. *Plant Productions,* 49(1), 1-21.

Abstract

Deficiencies of essential micronutrients such as zinc (Zn) and iron (Fe) are a serious public health challenge worldwide, contributing to the phenomenon of "hidden hunger" and leading to serious health consequences including anemia, weakened immunity, and growth disorders. These deficiencies currently affect about 2 billion people worldwide. These elements play a critical role in the structure of numerous enzymes and proteins and are essential in vital biological processes such as cellular respiration, photosynthesis, DNA synthesis, and electron transport, thereby influencing critical metabolic and physiological processes. Wheat, as one of the primary sources of nutrition, particularly in developing countries, makes a significant contribution to the energy and protein supply; however, its grains have low levels of Zn and Fe. Therefore, increasing the concentration of these elements in wheat grain through genetic biofortification is a sustainable and economical solution to address the global deficiency of these elements. In recent years, several studies have investigated the mechanisms of Zn and Fe uptake and transport in plants, the morphological, physiological, and molecular responses of plants to these element deficiencies, and the role of rhizosphere microorganisms. Plants employ a range of morphological, physiological, and molecular strategies to address the deficiency of these elements, thereby enhancing their absorption and sustaining optimal performance. These mechanisms encompass morphological changes and root development, secretion of organic acids and solubilizing compounds, coexistence with rhizosphere microorganisms, regulation of element storage and distribution, synthesis of antioxidant compounds, and stress responses. Key gene families, such as ZIP, YSL, NAS, and HMA, are central to the uptake, transport, and storage of these micronutrients in plants, with their expression regulated by transcription factors including WRKY, bZIP, and NAM-B1. The application of innovative genomic technologies, such as QTL mapping, genome-wide association studies (GWAS), CRISPR/Cas9 gene editing, and genomic selection, has opened up exciting new horizons for the genetic enhancement of wheat and the improvement of Zn and Fe content stability in grains. Despite these advances, significant challenges remain, including genetic-environment interactions, technical limitations of current methodologies, and various social regulatory, and legal considerations persist. This article provides a comprehensive and in-depth review of the physiological, molecular, and genomic mechanisms involved in the uptake, transport and

© 2026 The Author(s). Published by Shahid Chamran University of Ahvaz. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

homeostasis of zinc and iron in wheat, thoroughly addressing the current opportunities, challenges, and promising future possibilities for genetic biofortification.

Keywords: Biofortification, Gene editing, GWAS, Micronutrients, Transcription factors

تولیدات گیاهی، ۱۴۰۵، ۴۹(۱)، ۱-۲۱
https://plantproduction.scu.ac.ir/
ISSN (P): 2588-543X; **ISSN (E):** 2588-5979
Doi: 10.22055/ppd.2025.50840.2298
تاریخ دریافت: ۱۴۰۴/۰۷/۲۰
تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۰۹/۰۱

تولیدات گیاهی
مقاله مروری

راهکارهای ژنومی بهبود محتوای روی و آهن دانهٔ گندم

بابک عبدالهی مندولکانی[1*]، ثریا پیرمحمدی بالانجی[1]، سمانه یاری کامل آباد[1]، زینب محمودیان[1]، سودا ابولفتحیار[1]

۱- گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران

چکیده

کمبود عناصر کم‌مصرفی مانند روی (Zn) و آهن (Fe) یکی از چالش‌های جدی سلامت عمومی در جهان به‌شمار می‌رود که به بروز «گرسنگی پنهان» و پیامدهایی نظیر کم‌خونی، ضعف سیستم ایمنی و اختلال در رشد منجر می‌شود و حدود دو میلیارد نفر را در سراسر جهان تحت تأثیر قرار داده است. این عناصر در ساختار بسیاری از آنزیم‌ها و پروتئین‌ها نقش دارند و در فرایندهایی مانند تنفس سلولی، فتوسنتز، سنتز DNA و انتقال الکترون ضروری هستند. گندم، به‌عنوان یکی از منابع اصلی تغذیه‌ای، به‌ویژه در کشورهای در حال توسعه، سهم قابل‌توجهی در تأمین انرژی و پروتئین دارد؛ با این حال، محتوای روی و آهن در دانه آن نسبتاً پایین است. ازاین‌رو، افزایش غلظت این عناصر در دانهٔ گندم از طریق زیست‌غنی‌سازی ژنتیکی عنوان راهکاری پایدار و اقتصادی برای مقابله با کمبود این ریزمغذی‌ها مطرح شده است. در سال‌های اخیر، مطالعات متعددی به بررسی سازوکارهای جذب و انتقال روی و آهن در گیاهان، واکنش‌های مورفولوژیک، فیزیولوژیک و مولکولی به کمبود این عناصر، و نقش میکروارگانیسم‌های ریزوسفری در افزایش تحمل گیاه به این تنش پرداخته‌اند. گیاهان برای مقابله با کمبود این عناصر، از سازوکارهای متنوعی بهره می‌برند که به افزایش جذب و حفظ عملکرد آن‌ها کمک می‌کند. از جمله این سازوکارها می‌توان به تغییرات مورفولوژیک و توسعهٔ سیستم ریشه‌ای، ترشح اسیدهای آلی و ترکیبات حل‌کننده، همزیستی با میکروارگانیسم‌های ریزوسفری، تنظیم ذخیره و توزیع عناصر، و تولید ترکیبات آنتی‌اکسیدانی اشاره کرد. در سطح مولکولی، ژن‌ها و خانواده‌های ژنی کلیدی مانند ZIP، YSL، NAS و HMA به‌عنوان عوامل اصلی در تنظیم جذب، انتقال و ذخیرهٔ این فلزات شناخته شده‌اند که بیان آن‌ها تحت کنترل شبکه‌ای پیچیده از عوامل رونویسی، از جمله WRKY، bZIP و NAM-B1 قرار دارد. در سال‌های اخیر، توسعهٔ فناوری‌های ژنومی تحولی اساسی در اصلاح صفات پیچیده گیاهان ایجاد کرده است. استفاده از روش‌های پیشرفته ژنومی، به‌ویژه برای صفاتی مانند محتوای روی و آهن دانه که تحت تأثیر عوامل ژنتیکی و محیطی متعددی قرار دارند، ضرورت یافته است. بهره‌گیری از فناوری‌های نوین نظیر نقشه‌برداری QTL، مطالعات همبستگی در سطح ژنوم (GWAS)، ویرایش ژن با استفاده از CRISPR/Cas9 و انتخاب ژنومی، افق‌های نوینی را برای بهبود ژنتیکی گندم و افزایش پایداری محتوای روی و آهن در دانه فراهم کرده است. با وجود این پیشرفت‌ها، چالش‌هایی مانند برهم‌کنش ژنوتیپ و محیط، محدودیت‌های فنی، و ملاحظات اجتماعی و قانونی همچنان وجود دارد. در این راستا، مقاله حاضر با ارائه

نویسنده مسئول: بابک عبدالهی مندولکانی
رایانامه: b.abdollahi@urmia.ac.ir

مروری جامع بر سازوکارهای فیزیولوژیک، مولکولی و ژنومی مرتبط با جذب و انتقال روی و آهن در گندم، فرصت‌ها، چالش‌ها و چشم‌اندازهای آینده زیست‌غنی‌سازی ژنتیکی را مورد بحث قرار می‌دهد.

کلید واژه‌ها: زیست‌غنی‌سازی، عوامل رونویسی، عناصر کم مصرف، مطالعات ارتباطی در گسترهٔ ژنوم، ویرایش ژنی

مقدمه

روی (Zn) و آهن (Fe) از جمله عناصر کم مصرفی هستند که نقش مهمی در حفظ سلامت انسان و رشد گیاهان ایفا می‌کنند. این عناصر در ساختار بسیاری از آنزیم‌ها و پروتئین‌ها نقش داشته و در فرایندهایی مانند تنفس سلولی، فتوسنتز، سنتز DNA، و انتقال الکترون ضروری می‌باشند. کمبود روی و آهن در رژیم غذایی انسان، به‌ویژه در کشورهای در حال توسعه، منجر به بروز «گرسنگی پنهان» می‌شود که با عوارضی مانند کم‌خونی، ضعف ایمنی، کاهش توان یادگیری، و اختلال رشد در کودکان همراه است و حدود دو میلیارد نفر را در جهان تحت تاثیر قرار داده است (Beal *et al.*, 2017; Gupta *et al.*, 2020). گندم به عنوان یکی از منابع اصلی تغذیه‌ای، به ویژه در کشورهای در حال توسعه، سهم قابل توجهی در تأمین انرژی و پروتئین دارد اما محتوای روی و آهن دانهٔ آن پایین است. بنابراین افزایش غلظت این عناصر کم مصرف در دانهٔ گندم از طریق زیست‌غنی‌سازی ژنتیکی[1]، راه‌کاری پایدار و اقتصادی برای مقابله با کمبود این عناصر است (Cakmak, 2008; Bouis *et al.*, 2017).

زیست‌غنی‌سازی ژنتیکی گندم با استفاده از روش‌های مدرن ژنومی مانند نقشه‌برداری QTL[2]، مطالعه ارتباطی در گستره ژنوم (GWAS)[3]، ویرایش ژن با CRISPR/Cas9 و انتخاب ژنومی، بستر مناسبی برای شناسایی و اصلاح ژن‌های کلیدی مؤثر در جذب، انتقال و تجمع روی و آهن در دانهٔ گندم فراهم کرده است. این روش‌ها نه تنها امکان بهینه‌سازی محتوای عناصر کم مصرف را فراهم می‌کنند بلکه به دلیل پایداری در نسل‌های بعدی گیاه، از نظر اقتصادی نیز مقرون به‌صرفه می‌باشند (Roy *et al.*, 2022). در هرحال برای به نژادی گندم به منظور بهبود محتوای روی و آهن دانه، ابتدا بایستی نحوهٔ جذب و انتقال این عناصر در داخل گیاه به خوبی مطالعه شود.

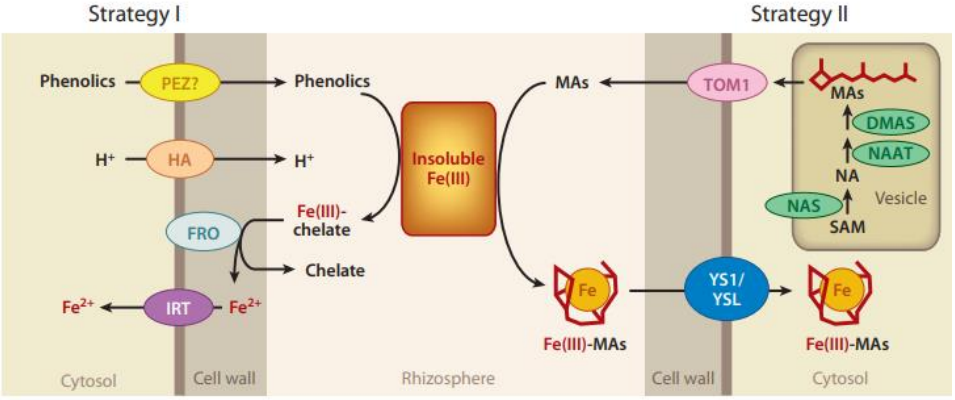
سازوکارهای جذب روی و آهن در گیاهان

جذب عناصر کم مصرف مانند روی و آهن توسط گیاهان، فرآیندی تنظیم‌شده است که تحت تأثیر نوع گیاه، شرایط خاک و دسترسی زیستی این عناصر قرار دارد. در گیاهان عالی، دو سازوکار عمده برای جذب این فلزات شناسایی شده‌اند: راهکار I و راهکار II (شکل ۱).

راهکار I

این راهکار در گیاهان علفی (دولپه‌ای‌ها مانند سویا، کلزا و گوجه‌فرنگی) دیده می‌شود. این گروه از گیاهان برای جذب روی و آهن از سازوکاری استفاده می‌کنند که شامل مراحل زیر است: ۱- اسیدی‌سازی ریزوسفر از طریق ترشح یون‌های H^+ برای کاهش pH خاک، ۲- احیای Fe^{+3} به Fe^{+2} توسط آنزیم‌هایی مانند FRO_2 و ۳- جذب Fe^{+2} و Zn^{+2} از طریق ناقل‌هایی مانند IRT1 و ZIP1/3/6. فرآیند اصلی در این راهکار عبارتند از: احیای کلات‌های آهن در سطح ریشه و جذب یون‌های آهن تولید شده از طریق غشای پلاسمایی ریشه. ژن‌های غالب مسئول این فرآیندها برای اولین بار در دهه ۱۹۹۰ در گیاه *Arabidopsis* کلون شدند؛ از جمله ژن *FRO2* که یک آهن-کلات ردوکتاز غشایی را کد می‌کند و ژن *IRT1* که یک ناقل تنظیم‌شونده توسط آهن است.

1- Genetic biofortification
2- Quantitative trait loci
3- Genome-wide association study



شکل ۱- راهکارهای جذب آهن در گیاهان عالی: راهکار I در گیاهان غیرگرامینه (چپ) و راهکار II در گیاهان گرامینه (راست)، بیضی‌ها نشان دهندهٔ ناقل‌ها و آنزیم‌هایی هستند که نقش‌های اصلی را در این راهکار ایفا می‌کنند و در واکنش به کمبود آهن القا می‌شوند. اختصارات: DMAS، دئوکسی موجینئیک اسید سنتاز؛ FRO، فریک-کلات ردوکتاز اکسیداز؛ HA، H^+-ATPase؛ IRT، ناقل تنظیم‌شده با آهن؛ MA، فیتوسیدروفورهای خانوادهٔ موجینئیک اسید؛ NA، نیکوتین‌آمین؛ NAAT، نیکوتین‌آمین آمینوترانسفراز؛ NAS، نیکوتین‌آمین سنتاز؛ PEZ، فنولیک افلاکس صفر؛ SAM، S-آدنوزیل-L-متیونین؛ TOM، ناقل فیتوسیدروفورهای خانوادهٔ موجینئیک اسید ۱؛ YS1/YSL، پروتئین‌های دخیل در انتقال عناصر کم مصرف در گیاهان (Connorton et al., 2017)

Figure 1. Fe acquisition strategies in higher plants: Strategy I in nongraminaceous plants (left) and Strategy II in graminaceous plants (right). Ovals represent the transporters and enzymes that play central roles in these strategies, all of which are induced in response to Fe deficiency. Abbreviations: DMAS, deoxymugineicacid synthase; FRO, ferric-chelate reductase oxidase; HA, H^+-ATPase; IRT, iron-regulated transporter; MAs, mugineic acid family phytosiderophores; NA, nicotianamine; NAAT, nicotianamine aminotransferase; NAS, nicotianamine synthase; PEZ, PHENOLICS EFFLUX ZERO; SAM, S-adenosyl-L -methionine; TOM1, transporter of mugineic acid family phytosiderophores 1; YS1/YSL, YELLOW STRIPE 1/YELLOW STRIPE 1–like

در سال‌های گذشته همولوگ ژن‌های *FRO* و *IRT* در گونه‌های مختلف گیاهی کلون شده‌اند. سایر فرآیندهای دخیل در راهکار I شامل دفع پروتون و ترکیبات فنولی از ریشه‌ها به ریزوسفر است که تصور می‌شود به افزایش حلالیت یون‌های آهن کمک می‌کند. در میان تعداد زیادی از ژن‌های *HA*[1]، برخی از آن‌ها در شرایط کمبود آهن القا می‌شوند و تصور می‌شود که در واکنش‌های مرتبط به راهکار I نقش دارند. این سازوکار بیشتر به جذب یون‌های آزاد Fe^{+2} و Zn^{+2} متکی است و در شرایط خاک با pH بالا کمتر مؤثر است (Palmgren *et al.*, 2008; Kobayashi and Nishizawa, 2012).

راهکار II

این راهکار در گراس‌ها (مانند گندم، برنج و ذرت) دیده می‌شود. در این گروه، گیاهان برای جذب عناصر کم مصرف مانند روی و آهن، به ترشح فیتوسیدروفورها[2] از ریشه می‌پردازند. فیتوسیدروفورها (از خانوادهٔ اسید موجینئیک[3]) از ریشهٔ این گیاهان آزاد شده و کمپلکس‌های محلول با Fe^{3+} و Zn^{2+} تشکیل می‌دهند. فیتوسیدروفورها طی فرایندی توسط ژن‌های *NAS*[4]، *NAAT*[5] و *DMAS*[6] تولید می‌شوند. ژن‌های *NAS* همچنین موجب سنتز نیکوتین آمین (NA) (پیش ساز کلات کننده DMA[7]) می‌شود. DMA برای انتقال آهن در گیاه در فواصل طولانی ضروری می‌باشد. کمپلکس $PS\text{-}Fe^{+3}$ تشکیل شده در محیط ریشه، توسط

1- H+-ATPase
2- Phytosiderophores
3- Mucineic acid
4- Nicotinic amine synthase

5- Nicotianamine aminotransferase
6- Deoxymegnic acid synthase
7-deoxymugineic acid

ژن‌های ویژه‌ای بنام‌های *YSL*[1] و *YS*[2] به سلول‌های ریشه جذب می‌شوند. همچنین ژن‌های *YSL* و *YS* در انتقال آهن در مسافت طولانی در گیاه نقش ایفا می‌کنند. ژن‌های *NRAMP*[3] نیز از خانوادهٔ ناقل‌های فلزات می‌باشند که موجب جذب کاتیون‌های دوظرفیتی می‌شوند (Kim and Guerinot, 2007). این سازوکار به‌ویژه در گندم بسیار فعال است و در شرایط کمبود روی و آهن بیان ژن‌های مرتبط با سنتز نیکوتین‌آمین و ناقل‌های YSL و ZIP[4] به شدت افزایش می‌یابد (Mori, 1999; Sharma *et al.*, 2019).

ژن‌های خانوادهٔ *ZIP*

ژن‌های *ZIP* یکی از مهم‌ترین خانواده‌های ژنی مسئول جذب و انتقال یون‌های فلزی مانند Zn^{2+} و Fe^{2+} در سلول‌های گیاهی هستند (Colangelo and Guerinot, 2006). این ژن‌ها ورود روی به سیتوزول، جذب آن از خاک و همچنین تخلیهٔ روی از آوند چوبی را تسهیل می‌کنند (Assunção *et al.*, 2001). در شرایط کمبود آهن و روی، انواع مختلفی از ژن‌های *ZIP* در ریشه و برگ گیاهان بیان و باعث افزایش تحمل گیاه به کمبود این عناصر می‌شود (Sharma *et al.*, 2019; Roy *et al.*, 2022). گزارش نیازخانی و همکاران (Niazkhani *et al.*, 2018) نشان داد در شرایط کمبود روی، میزان بیان ژن‌های *ZIP1*، *ZIP3* و *ZIP6* در ارقام روی-ناکارا گندم نان به‌طور معنی‌داری بیش از ارقام روی-کارا افزایش می‌یابد. افزایش بیان ژن *ZIP1* عمدتاً در ریشه، و افزایش بیان ژن‌های *ZIP3* و *ZIP6* در هر دو اندام ریشه و برگ مشاهده شد. این نتایج نشان می‌دهد که ژن *ZIP1* احتمالاً در جذب روی از خاک نقش دارد، در حالی که ژن‌های *ZIP3* و *ZIP6* بیشتر در انتقال و توزیع روی به اندام‌های هوایی گیاه دخیل هستند. رضایی و همکاران (Rezaei *et al.*, 2024) نیز گزارش کردند که در شرایط کمبود آهن، ژن *ZIP3* احتمالاً در جذب و انتقال اولیه آهن از ریشه به اندام‌های هوایی نقش دارد، در حالی که ژن *ZIP6* در طول کل دورهٔ رشد در ریشه و برگ فعال می‌باشد. همچنین، ژن *ZIP7* به‌ویژه در ریشهٔ ارقام آهن-کارا در مرحلهٔ رویشی بیان بالاتری داشته و احتمالاً در جذب و انتقال آهن به اندام‌های هوایی دخالت دارد.

ژن‌های خانوادهٔ *YSL*

ژن‌های خانوادهٔ *YSL* مسئول انتقال کمپلکس‌های فلزی به همراه مولکول‌های حامل مانند نیکوتین آمین بین آوند چوبی و آوند آبکش هستند. زیرشاخه‌های مختلفی از خانوادهٔ پروتئینی YSL قادر به جذب و انتقال عناصر کم مصرف از قبیل آهن در گیاه می‌باشند. بنابراین استفاده از ژن‌های کدکننده این پروتئین‌ها در برنامه‌های به نژادی زیست غنی سازی آهن به ویژه در غلات مطرح می‌باشد (Gross *et al.*, 2003; Koike *et al.*, 2004; Yordem *et al.*, 2011). زمانی که آهن وارد اندودرم می‌شود، توسط *YSL* و فروپورتین به آوند چوبی منتقل می‌شود (Didonato *et al.*, 2004). گزارش شده که انتقال آهن در مسافت‌های طولانی در گیاه از طریق آوند آبکش ساقه و برگ‌ها انجام می‌گیرد که ناقل‌های پروتئینی فلزات از طریق دوباره آزادسازی فلزات در اندام‌های ذخیره‌ای گیاه در این فرایند نقش ایفا می‌کنند (Zhai *et al.*, 2014; Connorton *et al.*, 2017). به طور کلی ژن‌های *YSL* برای انتقال ترکیب کلات-فلز در مسافت‌های طولانی در گیاه عمل کرده و نقش مهمی در هموستازی فلزات آهن، روی، مس، منگنز و نیکل دارند (Ishimaru *et al.*, 2010; Sasaki *et al.*, 2011).

ژن‌های خانوادهٔ نیکوتین آمین سنتاز

ژن‌های *NAS* آنزیم نیکوتین‌آمین سنتاز را کد می‌کنند که در کلاته‌سازی فلزات و تسهیل انتقال آن‌ها نقش دارد. واکنش‌های آنزیمی متوالی توسط آنزیم‌های نیکوتین آمین سنتاز، نیکوتین امین آمینوترانسفراز (NAAT) و داکسی موجینئیک اسید سنتاز (DMAS) باعث تولید اسید ۲-داکسی موجینئیک (DMA) می‌شود که پیش ساز انواع اسید موجینئیک می‌باشد (Higuchi *et al.*, 1999; Bashir *et al.*, 2006; Takahashi *et al.*, 2011). تحمل کمبود

1- Yellow stripe-like
2- Yellow stripe
3- Natural resistance-associated macrophage proteins
4- ZRT/IRT-like Proteins

آهن در میان گونه‌های مختلف گیاهان گرامینه متفاوت است که به طور عمده بستگی به مقدار و نوع اسید موجینئیک‌هایی دارد که ترشح می‌شوند (Kobayashi and Nishizawa, 2012). تحقیقات نشان می‌دهد که نیکوتین آمین در انتقال کوتاه و طولانی مدت آهن و سایر فلزات دو ظرفیتی مانند روی (Zn^{+2}) منگنز (Mn^{+2})، مس (Cu^{+2})، نیکل (Ni^{+2}) و آهن سه ظرفیتی (Fe^{+3}) نقش مهمی دارد (Stephan and Scholz, 1993). در گندم چندین ژن *NAS* در مراحل جوانه زنی بذر و رشد گیاهچه بیان می‌شوند که ضرورت بیوسنتز نیکوتین آمین در مراحل اولیه رشد و توسعهٔ گندم را نشان می‌دهد (Nozoye *et al.*, 2014). بنابراین نیکوتین آمین به عنوان یک عامل کلات کننده مهم فلزات دو ظرفیتی مانند Fe^{+2} و Zn^{+2} در این مراحل عمل کرده و به توزیع مجدد این فلزات در بافت و سلول و حفظ هموستازی آن‌ها کمک می‌کند. در گندم، ۲۱ ژن *NAS* شناسایی شده که بر اساس مشابهت توالی در دو گروه مجزا قرار می‌گیرند. ژن‌های گروه اول در مرحلهٔ جوانه زنی و رشد گیاهچه نقش مهمی در تولید نیکوتین آمین در ریشه ولی ژن‌های گروه دوم بیشتر در تولید نیکوتین آمین در ساقه دخالت دارند (Inoue *et al.*, 2003). همچنین بیان ژن‌های *NAS* در گل آذین گندم به ویژه بساک و در بذور در حال توسعه نشان می‌دهد که نیکوتین آمین برای تولیدمثل گندم نان ضروری است (Walker and Waters, 2011). مطالعهٔ وهبی و عبدالهی مندولکانی (Wehbi and Abdollahi Mandoulakani, 2021) نشان دادند که در شرایط کمبود روی، میزان بیان ژن‌های *NAS1*، *NAS2* و *NAS3* در ریشه و برگ ارقام روی-کارای گندم نان نسبت به ارقام روی-ناکارا به‌طور قابل توجهی افزایش می‌یابد. این افزایش بیان احتمالاً با تقویت سنتز ترکیبات کلاته‌کننده روی در ریشه و برگ، موجب تسهیل جذب و انتقال روی در ارقام روی-کارا می‌شود (Roy *et al.*, 2022).

ژن‌های *HMA*

پروتئین‌های HMA[1] از خانوادهٔ پروتئین‌های ناقل P-type ATPases هستند که با هیدرولیز ATP، یون‌های فلزی (عمدتاً Zn^{2+} و Cu^{+}) را از یک بخش سلولی به بخش دیگر پمپ می‌کنند و در گیاهان در انتقال فعال یون‌های فلزی از سیتوپلاسم به واکوئل، آوند چوبی و سایر اجزای سلولی نقش دارند (Hussain *et al.*, 2004; Roy *et al.*, 2022). ناقل‌های HMA که در غشاهای بین سلولی، به ویژه غشاهای کلروپلاست قرار دارند، با آزاد کردن روی به داخل آوند آبکش از بافت‌های ذخیره‌ای، نقش عمده‌ای در انتقال مجدد روی ایفا می‌کنند (Mikkelsen *et al.*, 2012). مرادی و عبدالهی مندولکانی (Moradi and Abdollahi Mandoulakani, 2020) نشان دادند که در شرایط کمبود روی بیان ژن‌های *HMA1*، *HMA2* و *HMA9* در ریشه و برگ رقم روی-کارای گندم نان نسبت به رقم روی-ناکارا بیشتر افزایش می‌یابد. این افزایش بیان نشان‌دهندهٔ نقش احتمالی این پروتئین‌ها در تنظیم و حفظ تعادل داخلی فلزات، به‌ویژه در فرآیند ذخیره‌سازی و انتقال درون‌سلولی آن‌ها است.

فاکتورهای رونویسی دخیل در تنظیم جذب روی و آهن

بیان ژن‌ها در گیاهان به‌ویژه در واکنش به تنش‌های محیطی، تحت کنترل عوامل رونویسی انجام می‌شود. این پروتئین‌ها با اتصال به نواحی خاصی از DNA، فرآیند رونویسی ژن‌های هدف را فعال یا سرکوب می‌کنند. در واکنش به کمبود روی و آهن، تعدادی از فاکتورهای رونویسی مهم در گندم فعال می‌شوند و نقش کلیدی در تنظیم جذب، انتقال و انباشت این عناصر دارند (Kobayashi and Nishizawa, 2012; Ricachenevsky *et al.*, 2013). مطالعات نشان داده‌اند که خانواده‌های عوامل رونویسی نظیر WRKY، bZIP، NAC و bHLH با تنظیم بیان ژن‌هایی مانند *IRT1*، *FRO_2*، *NAS* و *ZIP*، در افزایش کارایی جذب و انتقال فلزات در

1- Heavy Metal ATPases

شرایط کمبود آهن و روی نقش دارند (Chen *et al.*, 2012; Ricachenevsky and Sperotto, 2014).

ژن‌های خانوادهٔ *WRKY*

خانوادهٔ WRKY یکی از بزرگ‌ترین گروه‌های عوامل رونویسی در گیاهان (Rushton *et al.*, 2010)، توانایی تنظیم طیف گسترده‌ای از فرایندهای رونویسی را دارد. این پروتئین‌ها با اتصال به توالی‌های ویژهٔ W-box (TGACCA/TGACCT) در پروموتر ژن‌های هدف، بیان ژن‌های پایین‌دستی را فعال یا سرکوب می‌کنند. خانوادهٔ WRKY علاوه بر دخالت در رشد و نمو گیاه، در تنظیم واکنش به تنش‌های غیرزیستی از طریق کنترل مسیرهای پیام‌رسانی فیتوهورمونی و تعامل با سایر عوامل رونویسی نیز مشارکت دارند. همچنین این ژن‌ها از طریق سازوکار خودتنظیمی با اتصال به W-box در پروموتر ژن‌های خود، واکنش‌های دفاعی گیاه را در برابر تنش‌ها تعدیل می‌کنند (Chen *et al.*, 2012; Ma and Hu, 2024). در شرایط کمبود آهن، عوامل رونویسی WRKY با تعامل مستقیم با نواحی پروموتری ژن‌های مرتبط با انتقال آهن، تنظیم بیان این ژن‌ها را بر عهده دارند و در افزایش تحمل گیاه به کمبود آهن نقش مؤثری ایفا می‌کنند (Du and Chen, 2000). اشرف زاده و عبدالهی مندولکانی (Ashrafzadeh and Abdollahi Mandoulakani, 2023) نشان دادند که بیان ژن *WRKY1* در شرایط کمبود آهن در ریشه و برگ گندم نان به‌ویژه در مرحلهٔ زایشی به‌طور قابل‌توجهی افزایش می‌یابد.

ژن‌های خانوادهٔ bZIP

ژن‌های *bZIP* (basic Leucine Zipper) یکی از خانواده‌های مهم عوامل رونویسی است که در تنظیم فرآیندهای فیزیولوژیکی، از جمله واکنش به تنش عناصر کم مصرف نقش دارند. این عوامل رونویسی دارای ناحیه‌ای هستند که شامل بخش اتصال به DNA و یک موتیف Lucin zipper است که امکان دیمریزاسیون و اتصال به نواحی خاص ژن‌ها را فراهم می‌کند (Jakoby *et al.*, 2002). اعضای خانوادهٔ bZIP علاوه بر مشارکت در واکنش به تنش‌های محیطی، در مسیرهای پیام‌رسانی وابسته به هورمون آبسیزیک‌اسید (ABA) در گیاه *Arabidopsis thaliana* نیز دخالت دارند و در مسیرهای تنظیمی مرتبط با این هورمون مشارکت دارند (Alves *et al.*, 2013; Hwang *et al.*, 2014). نتایج مطالعات مختلف نشان می‌دهد که عوامل رونویسی bZIP نقش مهمی در تنظیم واکنش گندم به کمبود عناصر کم‌مصرف به‌ویژه روی و آهن دارند. بررسی‌ها نشان داده که بیان ژن‌های *bZIP4*، *bZIP79* و *bZIP97* در شرایط کمبود روی و آهن در ریشه و برگ گندم نان به‌طور معنی‌داری افزایش یافته و این افزایش در مرحلهٔ زایشی بیشتر از مرحلهٔ رویشی است که بیانگر نقش این عوامل در انتقال عناصر کم مصرف به دانه در مراحل پایانی رشد می‌باشد (Ekhtiyari and Abdollahi Mandoulakani, 2020). افزایش چشمگیر بیان ژن *bZIP4* در ریشه رقم آهن-کارای گندم در مرحلهٔ رویشی نشان‌دهندهٔ مشارکت این ژن در فعال‌سازی مسیرهای جذب آهن از خاک است، در حالی‌که افزایش بیان *bZIP79* در برگ همین رقم بیانگر نقش آن در انتقال آهن از برگ به دانه و سایر بافت‌های مصرف‌کننده است (Asadzadeh and Abdollahi Mandoulakani, 2024). علاوه بر این، بیان ژن *bZIP33* در برگ رقم روی-کارای گندم در شرایط کمبود روی به‌طور معنی‌داری بیشتر از رقم روی-ناکارا گزارش شده که نشان‌دهندهٔ نقش تنظیمی این ژن در واکنش به کمبود روی می‌باشد (Mahmoudi and Abdollahi Mandoulakani, 2019).

ژن‌های خانوادهٔ NAC

عوامل رونویسی خانوادهٔ NAC یکی از بزرگ‌ترین خانواده‌های ویژه گیاهی به‌شمار می‌روند که در تنظیم فرآیندهای رشد و نمو، پیری سلول، و واکنش به تنش‌های زیستی و غیرزیستی نقش دارند (Puranik *et al.*, 2012). این عوامل رونویسی می‌توانند از طریق تنظیم ژن‌های مرتبط با متابولیسم، مسیرهای سیگنال‌دهی هورمونی و انتقال مواد غذایی، سازگاری گیاه را در برابر تنش‌هایی مانند خشکی، شوری و کمبود عناصرکم‌مصرف افزایش دهند

(Nuruzzaman *et al.*, 2013; Shao *et al.*, 2015). یکی از شناخته‌شده‌ترین اعضای این خانواده در گندم، ژن *NAM-B1* است که روی کروموزوم 6B قرار دارد و به‌عنوان یک تنظیم‌کننده‌ی مهم در فرآیند پیری برگ و انتقال عناصرکم‌مصرف به دانه شناخته می‌شود. این ژن موجب بازتوزیع عناصر ضروری مانند آهن و روی از برگ‌ها به دانه می‌شود و در نتیجه باعث افزایش محتوای پروتئین و عناصر معدنی در دانه می‌شود (Distelfeld *et al.*, 2007). در ارقام بومی و وحشی گندم، نسخه فعال ژن *NAM-B1* وجود دارد، در حالی‌که در بسیاری از ارقام زراعی مدرن، این ژن به‌دلیل وقوع جهش یا حذف غیرفعال شده است (Hagenblad *et al.*, 2012). فعال بودن نسخهٔ طبیعی *NAM-B1* معمولاً با افزایش غلظت پروتئین، آهن و روی در دانه مرتبط است. هرچند فعال بودن این ژن ممکن است مدت پرشدن دانه را کاهش دهد، اما بهبود کیفیت دانه از نظر تغذیه‌ای غالباً بر این اثر منفی احتمالی پیشی می‌گیرد (Uauy *et al.*, 2006). بنابراین ژن *NAM-B1* یکی از اهداف کلیدی در برنامه‌های به‌نژادی برای بهبود کیفیت تغذیه‌ای دانهٔ گندم محسوب می‌شود. مطالعه تیموری‌راد و همکاران (Teymouri Rad *et al.*, 2022) نشان داد که در گندم نان، بیان ژن *NAM-B1* در ریشه رقم روی-کارا در مرحلهٔ زایشی نسبت به رقم روی-ناکارا به‌طور قابل‌توجهی افزایش می‌یابد. این افزایش بیان علاوه بر تأیید نقش این ژن در فعال‌سازی ژن‌های مرتبط با جذب و انتقال روی، بیانگر نقش آن در فرآیند پیری گیاه نیز می‌باشد.

سازوکار ترکیبی

گیاهانی نظیر برنج، ترکیبی از دو راهکار را به کار می‌برند. برنج با وجود این که یک گیاه دارای راهکار II است، دارای یک ناقل آهن به نام OsIRT1 است که به این محصول اجازه می‌دهد علاوه بر جذب Fe^{3+}-PS مبتنی بر راهکار II، توسط ناقل OsYSL15، Fe^{+2} را نیز جذب کند. با این حال، برخلاف گیاهان راهکار I، برنج فعالیت بسیار کمی در سطح ریشه دارد که نشان می‌دهد برای جذب مستقیم Fe^{+2} که در شرایط غرقابی و بی‌هوازی فراوان است، سازگار شده است (Ramesh *et al.*, 2022).

عوامل مؤثر بر جذب روی و آهن

جذب آهن و روی تحت تأثیر عواملی مانند pH خاک، ماده آلی، فسفر قابل جذب، و حضور عناصر رقابتی مانند منگنز و کادمیوم قرار دارد. به طوری‌که روی میل ترکیبی قوی با ذرات کلوئیدی در خاک نشان می‌دهد. با افزایش pH، این اتصال قوی‌تر شده در نتیجه غلظت روی محلول خاک کاهش یافته و دسترسی آن برای جذب توسط ریشه گیاه محدود می‌گردد. آهن نیز در pH بالاتر از هفت به فرم‌های اکسید و هیدروکسید نامحلول تبدیل می‌شود و در دسترس گیاه قرار ندارد. مادهٔ آلی خاک بر حلالیت این عناصر کم‌مصرف و انتقال آن‌ها به ریشه و در نتیجه بر جذب آن توسط گیاهان تأثیر می‌گذارد. فسفر و در دسترس بودن آن در خاک بسیار مهم است و بر جذب روی توسط گیاهان تأثیر می‌گذارد، زیرا هر دو عنصر رفتار آنتاگونیستی در تغذیه گیاه نشان می‌دهند. بنابراین میزان بالای فسفر ممکن است بر جذب روی توسط گیاهان، به ویژه در غلاتی مانند گندم، تأثیر منفی بگذارد. کمترین مقادیر روی در خاک‌های شنی و خیلی آهکی یافت می‌شود. روی در خاک در محلول خاک است و به کانی‌های رسی، کربنات‌ها یا مواد آلی متصل می‌شود (Kobayashi and Nishizawa, 2012; Recena *et al.*, 2021).

راهکارهای گیاهان برای مقابله با کمبود روی و آهن

گیاهان برای مقابله با کمبود عناصر کم مصرف حیاتی مانند روی و آهن دارای سازوکارهای متنوع مورفولوژیک، فیزیولوژیک و مولکولی هستند که به آن‌ها کمک می‌کند جذب این عناصر را افزایش داده و عملکرد خود را حفظ کنند.

۱. تغییرات مورفولوژیکی و توسعه ریشه

ریشه اصلی‌ترین اندام جذب مواد معدنی است و رشد آن بر جذب و انتقال عناصر کم مصرف اثر می‌گذارد. جذب عناصر کم‌مصرف عمدتاً به فعالیت‌های ریشه بستگی

دارد (Barber, 1984). معماری سیستم ریشه به در دسترس بودن عناصر کم‌مصرف و ساختار ریشه‌های جانبی به طور خاص به وضعیت تغذیه‌ای آهن گیاه یا به میزان دسترسی خارجی به آهن بستگی دارد (Giehl *et al.*, 2012). از نظر فیزیولوژیک، کاهش زیست‌توده به ویژه در ریشه نخستین واکنش گیاه به کمبود روی است (Nanda *et al.*, 2017). گیاهان در شرایط کمبود روی تغییرات مورفولوژیک متعددی در سیستم ریشه‌ای ایجاد می‌کنند. به طوری که کمبود روی در آرابیدوپسیس باعث کاهش رشد ریشه اصلی و در عین حال افزایش تراکم و طول ریشه‌های جانبی شد؛ همچنین در شرایط کمبود روی، وزن تر و خشک ریشه در رقم روی-کارای گندم بیشتر از رقم روی-ناکارا بود. این نتایج نشان می‌دهد که ژنوتیپ‌های روی-کارا با تغییر الگوی رشد و توسعهٔ ریشه، توانایی خود را برای جذب روی در شرایط کمبود این عنصر افزایش می‌دهند که بیانگر وجود سازوکارهای جبرانی در گیاه برای بهره‌برداری بیشتر از منابع خاک است (Singh *et al.*, 2005). کمبود آهن نیز باعث تغییرات مورفولوژیکی ریشه می‌شود که به صورت افزایش تعداد ریشه‌های ثانویه مرتبط با تشکیل تارهای کشنده ریشه و تورم نوک ریشه بروز می‌کند، که هر دو بخاطر پوشش مناطق بیشتری از ریزوسفر برای جستجوی آهن است (Pestana *et al.*, 2012).

۲. ترشح اسیدهای آلی و ترکیبات حل‌کننده

اسیدهای آلی بخش غالب ترشحات ریشه را تشکیل می‌دهند و واسطه‌های چرخهٔ تری‌کربوکسیلیک اسید متابولیسم سلولی هستند. بسیاری از تنش‌های محیطی، بیوستز و آزادسازی اسیدهای آلی از ریشه‌ها را تحریک می‌کنند. کمبود عناصر کم مصرف مانند روی و آهن باعث افزایش ترشح اسیدهای آلی می‌شود (Gruber *et al.*, 2013; Bandyopadhyay *et al.*, 2017). گیاهان با ترشح اسیدهای آلی مانند اگزالیک، مالیک و سیترات به خاک اطراف ریشه، pH موضعی را کاهش داده و فرم‌های نامحلول روی و آهن را به شکل محلول تبدیل می‌کنند. همچنین ترشح کمپلکس‌کننده‌ها مانند فسفاتیدیل‌اتانول‌آمین به حل شدن این عناصر کمک می‌کند (Rengel, 2015). در میان اسیدهای آلی، اسید اگزالیک عمدتاً با حل شدن روی در خاک مرتبط است، در حالی که سیترات گاهی اوقات به عنوان یک لیگاند برای توزیع مجدد این عناصر کم مصرف در بین بافت‌های گیاهی عمل می‌کند. توصیف عملکردی پروتئین‌های مختلف ناقل سیترات نشان داد که برخی از آن‌ها در انتقال عناصر کم مصرف از طریق آوندها نقش دارند. به عنوان مثال، پروتئین ناقل سیترات FRD_3 در انتقال کمپلکس‌های آهن-سیترات از ریشه به ساقه در گیاه آرابیدوپسیس نقش دارد (Bandyopadhyay *et al.*, 2017; Gaviglio *et al.*, 2019).

۳. همکاری با میکروارگانیسم‌های ریزوسفری

میکروارگانیسم‌های ریزوسفری با ترشح ترکیبات حل‌کننده فلزات به افزایش جذب روی و آهن توسط گیاه کمک می‌کنند (Richardson *et al.*, 2009). این سازگاری‌ها شامل همزیستی با باکتری‌ها و قارچ‌های حل‌کننده مواد معدنی در سطح مشترک ریشه-خاک است (Almaroai *et al.*, 2013). ریشهٔ گیاه سیدروفور[1] ترشح می‌کند تا سطح عناصر کم مصرف نظیر آهن را برای فعالیت‌های متابولیک و فیزیولوژیک خود در خاک‌های تحت تنش عناصر کم مصرف حفظ کند، اما این میزان به سطح مطلوب نمی‌رسد (Herlihy *et al.*, 2020). از طرف دیگر، میکروارگانیسم‌های تولیدکنندهٔ سیدروفور (SPM)[2] ترکیباتی ترشح می‌کنند که قادر به تشکیل کمپلکس‌های محلول با یون‌های آهن هستند بدین ترتیب می‌توانند تنش گیاه را در خاک‌های تحت تنش آهن کاهش دهند (Alam, 2014). میکروب‌های ریزوسفری با تولید سیدروفورها آهن نامحلول Fe^{3+} را کلات کرده و آن را به فرم قابل جذب برای گیاهان تبدیل می‌کنند (Singh *et al.*, 2022). باکتری‌های حل‌کنندهٔ روی[3] از طریق تولید

1- Siderophore
2- Siderophore producing microorganisms
3- Zn-solubilizing bacteria

اسیدهای آلی، تبادل پروتون، لیگاندسازی و گاهی ترشح سیدروفور، روی نامحلول را به فرم محلول قابل جذب تبدیل می‌کنند و در مزرعه باعث افزایش محتوای روی گیاه می‌شوند (Upadhayay *et al.*, 2025).

۴. تنظیم ذخیره و توزیع عناصر

گیاهان از پروتئین‌هایی مانند فریتین برای ذخیره‌سازی غیرسمی آهن استفاده می‌کنند تا در شرایط کمبود، آسیب به حداقل برسد (Rawat *et al.*, 2009). فریتین، یک پروتئین ذخیره‌کنندهٔ آهن است که هموستازی آهن و تنش اکسیداتیو را در گیاهان تنظیم می‌کند. بیان فریتین در ریشه و ساقه در اثر تیمار بیش از حد با آهن به طور قابل توجهی بالاتر بود. بنابراین ژن‌های کدکنندهٔ فریتین به عنوان بخشی از سازوکار دفاعی در برابر سمیت آهن توصیف شده است، زیرا آهن اضافی توسط پروتئین فریتین به شکل ایمن ذخیره می‌شود (Nguyen *et al.*, 2022). در دانه‌ها، فریتین به طور گسترده به عنوان شکل اصلی ذخیرهٔ آهن و آزاد کردن آن به پروتئین‌های حاوی آهن پس از جوانه‌زنی می‌باشد (Briat *et al.*, 2010).

۵. تولید ترکیبات آنتی‌اکسیدان و واکنش به تنش

تنش‌های زیستی و غیرزیستی منجر به شکل گیری گونه‌های اکسیژن واکنش گر (ROS)[1] از جمله سوپراکسید (O_2)، پراکسید هیدروژن (H_2O_2) و رادیکال هیدروکسیل ($^{\cdot}OH$) می‌شود که می‌تواند باعث آسیب اکسیداتیو به گیاهان شده و به مولکول‌های زیستی از جمله لیپیدها، پروتئین‌ها و DNA آسیب وارد کنند (Sharma *et al.*, 2012; Mittler, 2017). کمبود روی و آهن نیز به عنوان تنش غیر زیستی موجب تنش اکسیداتیو می‌شود. برای جلوگیری و اجتناب از پتانسیل آسیب گونه‌های اکسیژن واکنش گر، تعادل بین تولید و زدودن گونه‌های اکسیژن واکنش گر در سطح درون سلولی بایستی کنترل شده و یا به‌طور کارآمدی متابولیزه گردد. این تعادل عمدتاً توسط سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی که شامل سیستم آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی و غیرآنزیمی است ایجاد می‌شود (Mittler *et al.*, 2004). گیاهان با افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی مانند سوپراکسید دیسموتاز[2]، کاتالاز[3] و پراکسیداز[4]، سعی می‌کنند آسیب سلولی را کاهش دهند (Gill and Tuteja, 2010; Roy *et al.*, 2022). علاوه بر فعالیت آنزیمی، سطح بیان ژن‌های کدکنندهٔ آن‌ها نیز در گیاهان در شرایط کمبود آهن و روی افزایش می‌یابد (Chen *et al.*, 2012; Mittler, 2017; Roy *et al.*, 2022). در ادامه برخی آنزیم‌های آنتی اکسیدان مهم توضیح داده می‌شود.

کاتالاز: آنزیم کاتالاز به عنوان یک پروتئین آهن‌دار زمانی در سلول‌های گیاهی و جانوری عمل می‌کند که مقدار مادهٔ پراکسید هیدروژن (H_2O_2) در محیط زیاد باشد. این آنزیم مسئول تجزیه پراکسید هیدروژن به آب و اکسیژن است و از تجمع سمی آن در سلول جلوگیری می‌کند. مطالعه نیازخانی و همکاران (Niazkhani *et al.*, 2021) نشان داد که فعالیت آنزیم کاتالاز در ریشه و برگ رقم روی-کارای گندم نان در شرایط کمبود روی نسبت به رقم روی-ناکارا بیشتر افزایش می‌یابد. رنجبر و همکاران (Ranjbar *et al.*, 2023) گزارش کردند که کمبود آهن باعث افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز در ریشه و برگ گندم نان می‌شود و این فعالیت به‌ویژه در ارقام آهن-کارا بیشتر است. همچنین رحیمی جریحانی و عبدالهی مندولکانی (Rahimi Jarihani and Abdollahi Mandoulakani, 2021) گزارش کردند که تحت تنش کمبود روی، بیان ژن کدکنندهٔ این آنزیم در ریشه و برگ ارقام مختلف گندم نان به طور معنی‌داری افزایش می‌یابد.

آسکوربات پراکسیداز (APX)[5]: آسکوربات پراکسیداز دارای چندین نقش اساسی در فرآیندهای فیزیولوژیک گیاه مانند رشد، نمو و متابولیسم است و همچنین به‌عنوان احیاکنندهٔ بسیاری از رادیکال‌های آزاد به ویژه پراکسید هیدروژن عمل می‌کند به طوری که پراکسید هیدروژن را با

1- Reactive oxygen species
2- Superoxide dismutase (SOD)
3- Catalase (CAT)
4- Peroxidase (POD)
5- Ascorbate peroxidase (APX)

استفاده از آسکوربات به آب تبدیل می‌کند؛ بنابراین خسارت ناشی از تنش اکسیداتیو را به کمترین مقدار می‌رساند (Arora *et al.*, 2002). مطالعهٔ نیازخانی و همکاران (Niazkhani *et al.*, 2019) نشان داد که در شرایط کمبود عنصر روی، فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در ریشه و برگ ارقام روی-کارا نسبت به ارقام روی-ناکارا بیشتر افزایش می‌یابد. با این حال مطالعه سالک جلالی و عبدالهی مندولکانی (Salekjalali and Abdollahi Mandoulakani, 2025) نشان داد فعالیت این آنزیم در ریشه و برگ ارقام مختلف گندم تحت تنش کمبود آهن قابل جذب کاهش یافت. همچنین بر اساس یافته‌های رحیمی جریحانی و عبدالهی مندولکانی (Rahimi Jarihani and Abdollahi Mandoulakani, 2021) کمبود روی موجب افزایش چشمگیر بیان ژن *APX* در ریشه و برگ رقم روی-کارای گندم نسبت به رقم روی-ناکارا می‌شود.

سوپراکسید دیسموتاز: یکی از مؤثرترین آنتی‌اکسیدان‌های درون سلولی، آنزیم سوپراکسید دیسموتاز می‌باشد. بسیاری از پژوهشگران آن را قوی‌ترین آنتی‌اکسیدان شناخته شده می‌دانند که می‌تواند بسیاری از گیاهان را در مقابله حملهٔ گونه‌های فعال اکسیژن مصون نگه دارد و سبب پایداری گیاه در برابر بسیاری از تنش‌های محیطی شود (Demidchik, 2015). سوپراکسید دیسموتاز به‌عنوان کاتالیزوری که قادر به تبدیل رادیکال‌های سوپراکسید (O_2^-) به پراکسید هیدروژن و اکسیژن است شناخته می‌شود (Alscher *et al.*, 2002). براساس مطالعات، کمبود روی موجب کاهش فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در برگ و ریشهٔ ارقام مختلف گندم شد که دلیل آن حضور عنصر روی در ساختار این آنزیم می‌باشد. با این حال، شدت این کاهش در ارقام روی-کارا نسبت به ارقام روی-ناکارا کمتر بود (Niazkhani *et al.*, 2019).

پلی‌فنل اکسیداز (PPO[1]): در متابولیسم ترکیبات فنلی نقش دارد و به حذف گونه‌های اکسیژن واکنش گر کمک می‌کند. این آنزیم‌ها قادر هستند ترکیبات فنلی را به اورتوکینون‌ها اکسید کرده و باعث قهوه ای شدن بافت محصولات گیاهی شده و ظاهری نامناسب در آن ها ایجاد کنند. علاوه بر آن با تبدیل ترکیبات فنولی درونی به O-quinones که برای پاتوژن‌ها و حشرات سمی است نقش بسیار مهمی در سیستم دفاعی گیاه ایفاء می‌کند (Mayer and Harel, 1979). شکوری و همکاران (Shakouri *et al.*, 2022) گزارش کردند که کمبود روی موجب کاهش قابل‌توجه فعالیت این آنزیم در برگ و ریشه گندم نان می‌شود. با توجه به نقش روی در ساختار این آنزیم، کمبود روی فعالیت PPO را به‌طور چشمگیری کاهش می‌دهد. با این حال، ارقام روی-کارا به دلیل توانایی بالاتر در جذب روی، تحت شرایط کمبود روی، فعالیت PPO بیشتری نسبت به ارقام روی-ناکارا نشان می‌دهند. فعالیت هماهنگ این آنزیم‌ها برای حفظ تعادل اکسیداتیو و جلوگیری از آسیب به مولکول‌های زیستی مانند پروتئین‌ها، لیپیدها و DNA در شرایط کمبود روی و آهن حیاتی است (Roy *et al.*, 2022). افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در گیاهان متحمل نسبت به گیاهان حساس به عنوان یک شاخص کلیدی تحمل زیستی در نظر گرفته می‌شود که موجب حفظ تعادل اکسیداتیو، محافظت از ساختار سلولی، و حفظ عملکرد فیزیولوژیک تحت شرایط تنش می‌گردد (Niazkhani *et al.*, 2019; Salekjalali and Abdollahi Mandoulakani, 2025).

کاربرد رویکردهای ژنومی در بهبود محتوای روی و آهن در گندم

در سال‌های اخیر، توسعهٔ فناوری‌های ژنومی تحول چشمگیری در به نژادی صفات پیچیده در گیاهان ایجاد کرده است. به‌ویژه در مورد صفاتی مانند محتوای روی و آهن که تحت تأثیر عوامل ژنتیکی و محیطی متعددی قرار دارند، بهره گیری از روش‌های پیشرفته ژنومی امری ضروری به نظر می‌رسد (Huang and Han, 2014; Jaganathan *et al.*, 2018; Gupta *et al.*, 2020; Roy *et al.*, 2022).

1- Polyphenol oxidase

به نژادی گندم با هدف افزایش محتوای روی و آهن دانه، یکی از محورهای اصلی برنامه‌های زیست‌غنی‌سازی محسوب می‌شود. در این راستا، پیشرفت‌های اخیر در فناوری‌های ژنومی، امکان استفاده از ابزارهای نوینی مانند نقشه‌برداری جایگاه‌های صفات کمی (QTL)، مطالعات همبستگی در سطح ژنوم (GWAS)، ویرایش ژن با فناوری CRISPR/Cas9 و انتخاب ژنومی را برای شناسایی و بهبود این صفات پیچیده در گندم فراهم کرده است (Roy *et al.*, 2022).

۱. نقشه‌برداری QTL

نقشه‌برداری QTL روشی است که به شناسایی نواحی ژنومی مرتبط با صفات کمی مانند تجمع روی و آهن در دانه کمک می‌کند (Roy *et al.*, 2022). در گندم، QTLهای مهمی در کروموزوم‌های B۲، A۳ و B۶ گزارش شده‌اند که نقش قابل توجهی در تجمع این عناصر معدنی در دانه ایفا می‌کنند. این نواحی ژنومی با استفاده از جمعیت‌های مختلف نقشه‌برداری و روش GWAS شناسایی شده و به عنوان اهداف بالقوه در برنامه‌های به نژادی و زیست‌غنی‌سازی گندم مورد استفاده قرار می‌گیرند (Roy *et al.*, 2022). همچنین وانگ و همکاران (Wang *et al*,. 2021) نیز نواحی ژنومی مرتبط با این صفات را در گندم گزارش کرده‌اند. بهره‌گیری از این QTL ها در برنامه‌های به‌نژادی می‌تواند منجر به تولید ارقام گندم با غلظت بالاتر روی و آهن دانه شود که بهبود تغذیه‌ای قابل توجهی در جمعیت‌های مصرف‌کننده ایجاد می‌کند (Roy *et al.*, 2022).

۲. مطالعات تجزیهٔ ارتباطی در گسترهٔ ژنوم

روش GWAS بر مبنای بررسی تنوع ژنتیکی طبیعی در جمعیت‌های متنوع، ژن‌ها و آلل‌های مؤثر بر صفات را شناسایی می‌کند. از مزایای GWAS، قدرت تفکیک بالا و عدم نیاز به ایجاد جمعیت‌های خاص است. این روش در گندم برای شناسایی ژن‌ها و الل‌های مرتبط با جذب و انتقال روی و آهن به کار رفته است (Zhang *et al.*, 2020; Roy *et al.*, 2022). در سال‌های اخیر، جمعیت‌های متنوع حاصل از تلاقی‌های دو والدی برای شناسایی جایگاه‌های ژنی مرتبط با غلظت روی در دانه و غلظت آهن در دانه در گندم نان و گونه‌های مرتبط آن مورد استفاده قرار گرفته‌اند. علاوه بر این، GWAS موفق به شناسایی تعدادی از جایگاه‌های ژنتیکی این صفات در گندم شده است (Tong *et al.*, 2022). روش GWAS به‌دلیل برخورداری از قدرت تفکیک ژنتیکی بالا و قابلیت کاربرد در جمعیت‌های طبیعی، به‌عنوان یکی از رویکردهای نوین و کارآمد در برنامه‌های به‌نژادی مورد توجه قرار گرفته است.

۳. ویرایش ژن با CRISPR/Cas9

فناوری CRISPR/Cas9 به دلیل دقت و سرعت بالای ویرایش ژن، امکان به نژادی هدفمند ژن‌های مرتبط با صفت تجمع روی و آهن دانه را فراهم کرده است. برای مثال، ژن *VIT2* که در انتقال آهن به دانهٔ گندم نقش دارد، با استفاده از این روش ویرایش شده و منجر به افزایش غلظت آهن در گندم گردیده است. بااین وجود، ملاحظات قانونی و پذیرش اجتماعی این فناوری هنوز از چالش‌های مهم در مسیر تجاری‌سازی هستند (Roy *et al.*, 2022).

۴. انتخاب ژنومی (Genomic Selection)

انتخاب ژنومی بر اساس مدل‌های آماری و اطلاعات ژنوتیپی و فنوتیپی، پیش‌بینی عملکرد ژنوتیپ‌ها را بدون نیاز به بررسی مستقیم آن‌ها ممکن می‌سازد. این روش در گندم برای بهبود صفاتی مانند محتوای روی و آهن دانه به‌طور موفقیت‌آمیز به کار رفته است (Crossa *et al.*, 2017; Roy *et al.*, 2022).

چالش‌ها، محدودیت‌ها و چشم‌اندازهای آینده در به نژادی ژنتیکی محتوای روی و آهن دانهٔ گندم

با وجود پیشرفت‌های چشمگیر در حوزه ژنومیکس گیاهی و به نژادی ژنتیکی برای افزایش محتوای عناصر کم مصرف در دانهٔ گندم، موانع متعددی وجود دارند که پیش‌برد این فناوری‌ها را با چالش روبه‌رو کرده‌اند. این چالش‌ها می‌توانند فنی، زیست‌محیطی، اجتماعی یا اقتصادی باشند (Roy *et al.*, 2022; Kumar *et al.*, 2025).

۱. تعامل پیچیده ژنتیک و محیط

از چالش‌های اصلی در به نژادی صفات محتوای روی و آهن دانه، تأثیر شدید محیط بر بیان ژن‌ها و عملکرد نهایی گیاه است. صفات مرتبط با جذب عناصر کم مصرف تحت کنترل ژنتیکی چندگانه و متأثر از شرایط خاک، pH، رطوبت، درجه حرارت و حضور سایر عناصر هستند (Rengel and Marschner, 2005; Roy *et al.*, 2022). بنابراین، در فرآیند به‌نژادی گندم نمی‌توان تنها بر بهبود یک ویژگی متمرکز شد، زیرا اصلاح یک صفت ممکن است به تضعیف سایر صفات منجر شود. ازاین‌رو، رویکرد به‌نژادی باید بر ایجاد تعادل میان ویژگی‌های مختلف تمرکز داشته باشد (Zhang and Liu, 2025). به همین دلیل، به نژادی ارقام گندم با محتوای پایدار روی و آهن دانه نیازمند آزمایش در محیط‌های مختلف و استفاده از مدل‌های پیش‌بینی پیچیده است.

۲. محدودیت‌های فنی و زیرساختی

برای اجرای دقیق مطالعات QTL و GWAS، به داده‌های فنوتیپی دقیق، جمعیت‌های بزرگ، و زیرساخت‌های پیشرفته ژنوتیپ سنجی نیاز است. در بسیاری از مراکز تحقیقاتی به‌خصوص در کشورهای در حال توسعه، این زیرساخت‌ها یا به‌طور کامل موجود نیستند یا هزینه‌بر هستند (Heffner *et al.*, 2009; Poland and Rutkoski, 2016; Roy *et al.*, 2022). این محدودیت‌ها سرعت پیشرفت به نژادی ژنتیکی را کاهش می‌دهند.

۳. ملاحظات اجتماعی، قانونی و اخلاقی

فناوری‌هایی مانند ویرایش ژن، علی‌رغم دقت و کارایی بالا، هنوز در بسیاری از کشورها با قوانین سخت‌گیرانه مواجه هستند. نگرانی‌های عمومی دربارهٔ محصولات تراریخته یا ویرایش‌شده ژنتیکی، ایمنی زیستی و اثرات زیست‌محیطی بر سرعت تجاری‌سازی و پذیرش عمومی این ارقام تأثیر گذار است (Wolt *et al.*, 2016; Kuzma, 2016; Waltz, 2018; Roy *et al.*, 2022). قاضای فعلی بازار برای گندم عمدتاً بر ویژگی‌های فرآوری آن متمرکز است، به‌ویژه این که آرد حاصل تا چه حد نان با کیفیت و مطلوبی تولید می‌کند. در مقابل، ارزش تغذیه‌ای گندم کمتر مورد توجه قرار می‌گیرد. این موضوع، ترویج بسیاری از ارقام که بر «ارزش تغذیه‌ای» تمرکز دارند را با چالش مواجه ساخته است (Subedi *et al.*, 2023). علاوه بر این، به‌نژادی و ترویج گونه‌های جدید هزینهٔ زیادی دارد که مشکل بزرگی برای تحقیق در مورد ژنوتیپ‌های گندم دارای ارزش تغذیه‌ای است (Zhang and Liu, 2025). برای حل این مشکلات، از یک سو، تبلیغات بیشتری برای آگاه کردن مردم از مزایای گندم دارای ارزش تغذیه‌ای مورد نیاز است. از سوی دیگر، دولت نیز باید سیاست‌هایی را معرفی و برخی حمایت‌های مالی و فنی را ارائه دهد.

۴. ضرورت همکاری‌های چندرشته‌ای و بین‌المللی

به نژادی ژنتیکی موفق برای زیست‌غنی‌سازی ارقام گندم، نیازمند همکاری میان رشته‌هایی مانند ژنتیک، زراعت، بیوشیمی، علوم خاک، علوم تغذیه و مدل‌سازی داده‌هاست. در بسیاری از موارد، نبود تعامل کافی میان این حوزه‌ها موجب کندی پیشرفت شده است (Roy *et al.*, 2022). پروژه‌های بین‌المللی می‌توانند منابع و تخصص‌های لازم را برای پیشرفت این حوزه فراهم کنند (Bouis and Saltzman, 2017). این امر بر سرعت ترویج فناوری‌های جدید تأثیر می‌گذارد.

۵. چشم‌انداز آینده

با توسعهٔ فناوری‌های نو مانند توالی‌یابی نسل جدید (NGS[1])، یادگیری ماشین، هوش مصنوعی و ویرایش ژن، چشم‌انداز روشنی برای اصلاح صفات مرتبط با جذب و انتقال عناصر کم مصرف فراهم شده است. ایجاد پایگاه‌های دادهٔ ژنومی جهانی، استفاده از فن‌آوری سنجش از دور در ارزیابی فنوتیپی، و تلفیق داده‌های چندمنظوره می‌تواند منجر به تولید ارقام متحمل‌تر، با کیفیت تغذیه‌ای بالاتر و سازگار با تنش‌های محیطی شود. با این حال به نژادی گندم‌های دارای ارزش تغذیه‌ای مناسب و متحمل فرآیندی پیچیده است که تحقق آن فراتر از توان یک یا دو کشور بوده و مستلزم

1- Next generation sequencing

همکاری و مشارکت جهانی است. در این راستا، تبادل منابع ژنتیکی، فناوری‌های نوین به‌نژادی و دستاوردهای پژوهشی میان کشورها نقشی اساسی ایفا می‌کند. چنین همکاری‌هایی امکان توسعه و سازگاری ارقام مختلف گندم را برای شرایط اقلیمی و محیطی متنوع فراهم می‌سازد. در حال حاضر، پروژه‌های بین‌المللی متعددی در این زمینه فعالیت دارند؛ به‌عنوان نمونه، پروژه BREEDWheat با گردهم‌آوردن پژوهشگران و به‌نژادگران گیاهی، به بررسی و بهبود ویژگی‌های تغذیه‌ای و عملکردی گندم می‌پردازد (Paux *et al.*, 2022). همکاری‌های این‌چنینی موجب تسریع در به نژادی ارقام گندم با ارزش تغذیه‌ای بالا و کیفیت مطلوب می‌شود. علاوه‌براین، قابلیت گسترش این ارقام در کشورهای مختلف، سهم مهمی در ارتقای امنیت غذایی جهانی و بهبود سلامت انسان ایفا می‌کند.

نتیجه‌گیری

رویکردهای ژنومی در به نژادی و بهبود محتوای روی و آهن دانه در گندم نقش اساسی و کلیدی دارند. شناسایی ژن‌های خانوادهٔ *ZIP*، *YSL*، *NAS* و عوامل رونویسی مانند WRKY و bZIP، به همراه بررسی واکنش‌های آنزیمی و تنظیم ژنی، پایه‌های علمی محکمی برای برنامه‌های به نژادی فراهم کرده‌اند. استفاده از فناوری‌های نوین نظیر نقشه‌برداری QTL، مطالعات GWAS، ویرایش ژن با CRISPR و انتخاب ژنومی، فرآیند بهبود ژنتیکی را تسریع و امکان تولید ارقام غنی‌شده و متحمل به تنش‌های محیطی را فراهم ساخته است. با این حال، چالش‌هایی نظیر پیچیدگی برهم‌کنش ژن و محیط، محدودیت‌های زیرساختی، موانع قانونی و دغدغه‌های اجتماعی همچنان پابرجا هستند و رفع آن‌ها مستلزم رویکردی چندرشته‌ای و همکاری میان بخش‌های مختلف است. با توسعهٔ فناوری‌های نوین، تقویت زیرساخت‌های پژوهشی و افزایش آگاهی عمومی، می‌توان انتظار داشت که تولید گندم زیست‌غنی‌شده با محتوای بالای روی و آهن در آینده‌ای نزدیک به واقعیتی عملی تبدیل شود و نقش مؤثری در ارتقای سلامت عمومی و تأمین امنیت غذایی ایفا کند.

سپاس گزاری

از دانشگاه ارومیه به خاطر فراهم نمودن برخی امکانات مالی این پژوهش تشکر و قدردانی می‌نماید.

References

Alam, A. (2014). Soil degradation: a challenge to sustainable agriculture. *International Journal of Scientific Research in Agricultural Sciences*, 1(4), 50-55. https://doi.org/10.12983/ijsras-2014-p0050-0055

Almaroai, Y. A., Usman, A. R., Ahmad, M., Kim, K. R., Vithanage, M., & Sik Ok, Y. (2013). Role of chelating agents on release kinetics of metals and their uptake by maize from chromated copper arsenate-contaminated soil. *Environmental Technology*, 34(6), 747-755. https://doi.org/10.1080/09593330.2012.715757

Alscher, R. G., Erturk, N., & Heath, L. S. (2002). Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. *Journal of Experimental Botany*, 53(372), 1331–1341. https://doi.org/10.1093/jexbot/53.372.1331

Alves, M. S., Dadalto, S. P., Gonçalves, A. B., De Souza, G. B., Barros, V. A., & Fietto, L. G. (2013). Plant bZIP transcription factors responsive to pathogens: a review. *International Journal of Molecular Sciences*, 14(4), 7815-7828. https://doi.org/10.3390/ijms14047815

Arora, A., Sairam, R. K., & Srivastava, G. C. (2002). Oxidative stress and antioxidative system in plants. *Current Science*, 82(10), 1227–1238.

Asadzadeh, F., & Abdollahi Mandoulakani, B. (2024). The Effect of iron deficiency on the expression of genes encoding transcription factors bzip4, bzip79, and bzip97 in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Genetic Research*, 11(1), 1-14. http://dx.doi.org/10.22034/PGR.11.1.1 [In Persian].

Ashrafzadeh, N., & Abdollahi Mandoulakani, B. (2023). The effect of Iron deficiency on the relative expression of genes encoding transcription factors bZIP56, WRKY1 and NAM-B1 in bread wheat

(Triticum aestivum L.). *Journal of Crop Breeding*, 15(45), 194-204. https://doi.org/10.61186/jcb.15.45.194 [In Persian].

Assunção, A. G. L., Martins, P. D. C., De Folter, S., Vooijs, R., Schat, H., & Aarts, M. G. M. (2001). Elevated expression of metal transporter genes in three accessions of the metal hyperaccumulator Thlaspi caerulescens. *Plant, Cell & Environment*, 24(2), 217-226. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2001.00666.x

Bandyopadhyay, T., Mehra, P., Hairat, S., & Giri, J. (2017). Morpho-physiological and transcriptome profiling reveal novel zinc deficiency-responsive genes in rice. *Functional & Integrative Genomics*, 17(5), 565-581. https://doi.org/10.1007/s10142-017-0556-x

Barber, S. A. (1984). Soil nutrient bioavailability: *A mechanistic approach*. John Wiley & Sons

Bashir, K., Inoue, H., Nagasaka, S., Takahashi, M., & Nakanishi, H. (2006). Cloning and characterization of deoxymugineic acid synthase genes from graminaceous plant. *Journal of Biological Chemistry*, 43, 32395-402. https://doi.org/10.1074/jbc.m604133200

Beal, T., Massiot, E., Arsenault, J. E., Smith, M. R., & Hijmans, R. J. (2017). Global trends in dietary micronutrient supplies and estimated prevalence of inadequate intakes. *PloS one*, 12(4), e0175554. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175554

Bouis, H. E., & Saltzman, A. (2017). Improving nutrition through biofortification: A review of evidence from HarvestPlus, 2003 through 2016. *Global Food Security*, 12, 49-58. https://doi.org/10.1016/j.gfs.2017.01.009

Briat, J. F., Duc, C., Ravet, K., & Gaymard, F. (2010). Ferritins and iron storage in plants. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, 1800(8), 806-814. https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2009.12.003

Cakmak, I. (2008). Enrichment of cereal grains with zinc: agronomic or genetic biofortification? *Plant and Soil*, 302(1), 1-17. https://doi.org/10.1007/s11104-007-9466-3

Chen, L., Song, Y., Li, S., Zhang, L., Zou, C., & Yu, D. (2012). The role of WRKY transcription factors in plant abiotic stresses. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Gene Regulatory Mechanisms*, 1819(2), 120-128. https://doi.org/10.1016/j.bbagrm.2011.09.002

Colangelo, E. P., & Guerinot, M. L. (2006). Put the metal to the petal: metal uptake and transport throughout plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 9(3), 322-330. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2006.03.015

Connorton, J. M., Balk, J., & Rodríguez-Celma, J. (2017). Iron homeostasis in plants–a brief overview. *Plant and Soil*, 9(7), 813–823. https://doi.org/10.1039/c7mt00136c

Crossa, J., Pérez-Rodríguez, P., Cuevas, J., Montesinos-López, O. A., Jarquín, D., de Los Campos, G., Burgueño, J., González-Camacho, J. M., Pérez-Elizalde, S., Beyene, Y., Dreisigacker, S., Singh, R., Zhang, X., Gowda, M., Roorkiwal, M., Rutkoski, J., & Varshney, R. K. (2017). Genomic Selection in Plant Breeding: Methods, Models, and Perspectives. *Trends in Plant Science*, 22(11), 961-975 https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.08.011

Demidchik, V. (2015). Mechanisms of oxidative stress in plants: From classical chemistry to cell biology. *Environmental and Experimental Botany,* 109**,** 212–228. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.06.021

Didonato, R. J., Roberts, L. A., Sanderson, T., Eisley, R. B., & Walker, E. L. (2004). Arabidopsis yellow stripe-Like2 (YSL2): a metal-regulated gene encoding a plasma membrane transporter of nicotianamine-metal complexes. *The Plant Journal*, 39: 403-414. https://doi.org/10.1111/j.1365-313x.2004.02128.x

Distelfeld, A., Cakmak, I., Peleg, Z., Ozturk, L., Yazici, A. M., Budak, H., ... & Fahima, T. (2007). Multiple QTL-effects of wheat Gpc-B1 locus on grain protein and micronutrient concentrations. *Physiologia Plantarum*, 129(3), 635-643. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00841.x

Du, L., & Chen, Z. (2000). Identification of genes encoding receptor-like protein kinases as possible targets of pathogen-and salicylic acid-induced WRKY DNA-binding proteins in Arabidopsis. *The Plant Journal*, 24(6), 837-847. https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2000.00923.x

Ekhtiyari, M., & Abdollahi Mandoulakani, B. (2020). Effect of Zn deficiency stress on expression pattern of genes encoding bZIP4, bZIP79 and bZIP97 transcription factors in bread wheat (*Triticum aestivum* L.)

cultivars. *Iranian Journal of Crop Sciences*, 21(4), 344-353 . http://dx.doi.org/10.29252/abj.21.4.344 [In Persian].

Gaviglio, K., Shields, S., & Mondala, A. (2019). Synergistic run off particulate -bound phosphorus extraction by oxalate and citrate ligands in a mixed aqueous extractant system. *CLEAN–Soil, Air, Water*, 47(1), 1700499. https://doi.org/10.1002/clen.201700499

Giehl, R. F., Lima, J. E., & von Wirén, N. (2012). Localized iron supply triggers lateral root elongation in Arabidopsis by altering the AUX1-mediated auxin distribution. The Plant Cell, 24(1), 33-49. https://doi.org/10.1105/tpc.111.092973

Gill, S. S., & Tuteja, N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48(12), 909-930. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016

Gross, J., Stein, R. J., Fett-Neto, A. G., & Fett, J. P. (2003). Iron homeostasis related genes in rice. *Genetics and Molecular Biology*, 26: 477-497. https://doi.org/10.1590/S1415-47572003000400012

Gruber, B. D., Giehl, R. F., Friedel, S., & von Wirén, N. (2013). Plasticity of the Arabidopsis root system under nutrient deficiencies. *Plant Physiology*, *163*(1), 161-179. https://doi.org/10.1104/pp.113.218453

Gupta, O. P., Pandey, V., Saini, R., Narwal, S., Malik, V. K., Khandale, T., & Singh, G. P. (2020). Identifying transcripts associated with efficient transport and accumulation of Fe and Zn in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Biotechnology*, 316, 46-55. https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2020.03.015

Hagenblad, J., Asplund, L., Balfourier, F., Ravel, C., & Leino, M. W. (2012). Strong presence of the high grain protein content allele of NAM-B1 in Fennoscandian wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 125(8), 1677-1686. https://doi.org/10.1007/s00122-012-1943-2

Heffner, E. L., Sorrells, M. E., & Jannink, J.-L. (2009). Genomic selection for crop improvement. *Crop Science*, 49(1), 1–12. https://doi.org/10.2135/cropsci2008.08.0512

Herlihy, J. H., Long, T. A., & McDowell, J. M. (2020). Iron homeostasis and plant immune responses: Recent insights and translational implications. *Journal of Biological Chemistry, 295*(39), 13444–13457. https://doi.org/10.1074/jbc.REV120.010856

Higuchi, K., Suzuki, K., Nakanishi, H., Yamaguchi, H., Nishizawa, N. K., & Mori, S. (1999). Cloning of nicotianamine synthase genes, novel genes involved in the biosynthesis of phytosiderophores. *Plant Physiology*, 119: 471–480. https://doi.org/10.1104/pp.119.2.471

Huang, X., & Han, B. (2014). Natural Variations and Genome-Wide Association Studies in Crop Plants. *Annual Review of Plant Biology*, 65, 531–551. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-035715

Hussain, D., Haydon, M. J., Wang, Y., Wong, E., Sherson, S. M., Young, J., Camakaris, J., Harper, J. F., & Cobbett, C. S. (2004). P-type ATPase heavy metal transporters with roles in essential zinc homeostasis in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 16(5), 1327-1339. https://doi.org/10.1105/tpc.020487

Hwang, I., Jung, H. J., Park, J. I., Yang, T. J., & Nou, I. S. (2014). Transcriptome analysis of newly classified bZIP transcription factors of Brassica rapa in cold stress response. *Genomics*, 104(3), 194-202. https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2014.07.008

Inoue, H., Higuchi, K., Takahashi, M., Nakanishi, H., Mori, S., & Nishizawa, N. K. (2003). Three rice nicotianamine synthase genes, OsNAS1, OsNAS2, and OsNAS3 are expressed in cells involved in long-distance transport of iron and differentially regulated by iron. *The Plant Journal*, 36: 366-381. https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2003.01878.x

Ishimaru, Y., Masuda, H., Bashir, K., Inoue, H., Tsukamoto, T., Takahashi, M., Nakanishi, H., Aoki, N., Hirose, T., Ohsugi, R., & Nishizawa, N. K. (2010). Rice metal-nicotianamine transporter, OsYSL2, is required for the long-distance transport of iron and manganese. *Plant Journal*, 62: 379-390. https://doi.org/10.1111/j.1365-313x.2010.04158.x

Jaganathan, D., Ramasamy, K., Sellamuthu, G., Jayabalan, S., & Venkataraman, G. (2018). CRISPR for crop improvement: an update review. *Frontiers in Plant Science*, 9, 985. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00985

Jakoby, M., Weisshaar, B., Dröge-Laser, W., Vicente-Carbajosa, J., Tiedemann, J., Kroj, T., & Parcy, F. (2002). bZIP transcription factors in Arabidopsis. *Trends in Plant Science*, 7(3), 106-111. https://doi.org/10.1016/s1360-1385(01)02223-3

Kim, S. A., & Guerinot, M. L. (2007). Mining iron: Iron uptake and transport in plants. *FEBS Letters*, 581: 2273-2280. https://doi.org/10.1016/j.febslet.2007.04.043

Kobayashi, T., & Nishizawa, N. K. (2012). Iron uptake, translocation, and regulation in higher plants. *Annual Review of Plant Biology*, 63, 131–152. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105522

Koike, S., Inoue, H., Mizuno, D., Takahashi, M., Nakanishi, H., Mori, S., & Nishizawa, N. K. (2004). OsYSL2 is a rice metal-nicotianamine transporter that is regulated by iron and expressed in the phloem. *The Plant Journal*, 39, 415-424. https://doi.org/10.1111/j.1365-313x.2004.02146.x

Kumar, M., Narwal, E., Rakshit, S., Bishi, S. K., Bhadana, V. P., Kumar, M., Shambhu Krishan, L. Jha, M., Chand, U., Suman, R., & Layek, J. (2025). Zinc Homeostasis and Biofortification in Crop Plants: Towards Efficient Zinc Utilization. *Journal of Plant Growth Regulation*, 44(10), 5926-5945. https://doi.org/10.1007/s00344-025-11805-5

Kuzma, J. (2016). Policy: Reboot the debate on genetic engineering. *Nature*, 531(7593), 165–167. https://doi.org/10.1038/531165a

Ma, Z., & Hu, L. (2024). WRKY transcription factor responses and tolerance to abiotic stresses in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 25(13), 6845. https://doi.org/10.3390/ijms25136845

Mahmoudi Malhamlu, F., & Abdollahi Mandoulakani, B. (2019). Enhanced expression of superoxide dismutase, phenylalanine ammonia-lyase and bZIP33 transcription factor encoding genes under Zn deficiency conditions in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Cereal Research*, 9(1), 17-26. https://doi.org/10.22124/c.2019.12663.1470 [In Persian].

Marschner, P., & Rengel, Z. (2005). Nutrient Availability in the Rhizosphere: Exploiting Genotypic Differences. In P. Marschner & Z. Rengel (Eds.), Mineral Nutrition of Higher Plants (3rd ed.). Academic Press. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01558.x

Mayer, A. M., & Harel, E. (1979). Polyphenol oxidases in plants. *Phytochemistry, 18*(2), 193–215. https://doi.org/10.1016/0031-9422(79)80057-6

Mikkelsen, M. D., Pedas, P., Schiller, M., Vincze, E., Mills, R. F., Borg, S., Møller, A., Schjoerring, J. K., Williams, L. E., Baekgaard, L., Holm, P. B., & Palmgren, M. G. (2012). Barley HvHMA1 is a heavy metal pump involved in mobilizing organellar Zn and Cu and plays a role in metal loading into grains. *PLoS ONE, 7*(11), e49027. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049027

Mittler, R., Vanderauwera, S., Gollery, M., & Van Breusegem, F. (2004) Reactive oxygen gene network of plants. *Trends in Plant Science*, 9(10), 490-498. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.08.009

Mittler, R. (2017). ROS are good. *Trends in Plant Science*, 22(1), 11–19.

Moradi, K., & Abdollahi Mandoulakani, B. (2020). Expression pattern of HMA1, HMA2 and HMA9 genes under Zn deficiency conditions in bread wheat cultivars with different Zn uptake efficiency. *Cereal Research,* 9(4), 347-357. https://doi.org/10.22124/cr.2020.15322.1546 [In Persian].

Mori, S. (1999). Iron acquisition by plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 2(3), 250–253. https://doi.org/10.1016/S1369-5266(99)80043-0

Nanda, A. K., Pujol, V., & Wissuwa, M. (2017). Patterns of stress response and tolerance based on transcriptome profiling of rice crown tissue under zinc deficiency. *Journal of Experimental Botany*, 68(7), 1715-1729. https://doi.org/10.1093/jxb/erx039

Nguyen, N. K., Wang, J., Liu, D., Hwang, B. K., & Jwa, N. S. (2022). Rice iron storage protein ferritin 2 (OsFER2) positively regulates ferroptotic cell death and defense responses against Magnaporthe oryzae. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1019669. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1019669

Niazkhani, S. M., Abdollahi Mandoulakani, B., Jafari, M., & Rasouli-Sadaghiani, M. H. (2018). Studying the expression of ZIP1, ZIP3 and ZIP6 genes in bread wheat under Zn deficiency conditions. *Cereal Research,* 8 (3): 345-358. https://doi.org/10.22124/c.2018.10940.1413 [In Persian].

Niazkhani, S. M., ABDOLLAHI, M. B., Jafari, M., & Rasouli, S. M. (2019). Effect of soil zinc deficiency on antioxidant enzymes activity and some biochemical parameters in bread wheat. *Crop Physiology,* 11(41)), 5-27. https://dor.isc.ac/dor/20.1001.1.2008403.1398.11.41.1.6 [In Persian].

Niazkhani, M., Abdollahi Mandoulakani, B., Jafari, M., & Rasouli-Sadaghiani, M. H. (2021). Micronutrients concentrations in bread wheat cultivars with different Zn-efficiency under Zn deficient and Zn sufficient conditions. *Journal of Water and Soil, 35*(1), 49–6. https://doi.org/10.22067/jsw.v35i1.84269

Nozoye, T., Nagasaka, S., Bashir, K., Takahashi, M., Kobayashi, T., Nakanishi, H., & Nishizawa, N. K. (2014). Nicotianamine synthase 2 localizes to the vesicles of iron-deficient rice roots, and its mutation in the YXXφ or LL motif causes the disruption of vesicle formation or movement in rice. *The Plant Journal*, 77: 246-260. https://doi.org/10.1111/tpj.12383

Nuruzzaman, M., Sharoni, A. M., & Kikuchi, S. (2013). Roles of NAC transcription factors in the regulation of biotic and abiotic stress responses in plants. *Frontiers in Microbiology*, 4, 248. https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00248

Palmgren, M. G., Clemens, S., Williams, L. E., Krämer, U., Borg, S., Schjørring, J. K., & Sanders, D. (2008). Zinc biofortification of cereals: problems and solutions. *Trends in Plant Science*, 13(9), 464-473. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.06.005

Paux, E., Lafarge, S., Balfourier, F., Derory, J., Charmet, G., Alaux, M., Perchet, G., Bondoux , M., Baret, F., Barillot, R., Ravel, C., Sourdille, P., & Le Gouis, J. (2022). Breeding for economically and environmentally sustainable wheat varieties: an integrated approach from genomics to selection. *Biology*, 11(1), 149. https://doi.org/10.3390/biology11010149

Pestana, M., Correia, P. J., Saavedra, T., Gama, F., Abadía, A., & de Varennes, A. (2012). Development and recovery of iron deficiency by iron resupply to roots or leaves of strawberry plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 53, 1-5. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.01.001

Poland, J., & Rutkoski, J. (2016). Advances and challenges in genomic selection for disease resistance. *Annual Review of Phytopathology*, 54, 79–98. https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080615-100056

Puranik, S., Sahu, P. P., Srivastava, P. S., & Prasad, M. (2012). NAC proteins: regulation and role in stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 17(6), 369-381. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.02.004

Rahimi Jarihani, L., & Abdollahi Mandoulakani, B. (2021). Expression pattern of catalase, ascorbate peroxidase and polyphenol oxidase encoding genes under soil Zn deficiency in bread wheat. *Cellular and Molecular Research (Iranian Journal of Biology*), 34(1), 40-51. https://dor.isc.ac/dor/20.1001.1.23832738.1400.34.1.5.2 [In Persian].

Ramesh, S. A., Gilliham, M., & McDonald, G. K. (2022). Mechanisms and regulation of Zn acquisition in wheat under variable soil Zn availability. *Plant Physiology and Biochemistry*, 176, 104–115.

Ranjbar, F., Abdollahi Mandoulakani, B., & Ghasemzadeh, R. (2023). The effect of iron deficiency on the relative expression of genes encoding catalase, ascorbate peroxidase and polyphenol oxidase enzymes in bread wheat. *Plant Genetic Researches*, 10(1), 145-156. http://dx.doi.org/10.22034/pgr.10.1.9 [In Persian].

Rawat, N., Tiwari, V. K., Neelam, K., Randhawa, G. S., Chhuneja, P., Singh, K., & Dhaliwal, H. S. (2009). Development and characterization of Triticum aestivum–Aegilops kotschyi amphiploids with high grain iron and zinc contents. *Plant Genetic Resources*, 7(3), 271-280. https://doi.org/10.1017/S1479262109356592

Recena, R., García-López, A. M., & Delgado, A. (2021). Zinc uptake by plants as affected by fertilization with Zn sulfate, phosphorus availability, and soil properties. *Agronomy*, 11(2), 390. https://doi.org/10.3390/agronomy11020390

Rengel, Z. (2015). Availability of Mn, Zn and Fe in the rhizosphere. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 15(2), 397-409. https://doi.org/10.4067/S0718-95162015005000036

Rezaei Musa Dargh, S., Abdollahi Mandoulakani, B., & Ghasemzadeh, R. (2024). The Effect of iron deficiency stress on the relative expression of ZIP3, ZIP6, and ZIP7 genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Journal of Crop Breeding*, 16(3), 52-63. https://doi.org/10.61186/jcb.16.3.52 [In Persian].

Ricachenevsky, F. K., & Sperotto, R. A. (2014). Emerging strategies for iron biofortification in plants. *BioMed Research International*, 2014, Article ID 920615

Ricachenevsky, F. K., Menguer, P. K., Sperotto, R. A., Williams, L. E., & Fett, J. P. (2013). Roles of plant metal tolerance proteins (MTP) in metal storage and potential use in biofortification strategies. *Frontiers in Plant Science*, 4, 144. https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00144

Richardson, A. E., Barea, J. M., McNeill, A. M., & Prigent-Combaret, C. (2009). Acquisition of phosphorus and micronutrients by plant-associated microorganisms. *Plant and Soil,* 321(1–2), 305–339. https://doi.org/10.1007/s11104-009-9895-2

Roy, C., Kumar, S., Ranjan, R. D., Kumhar, S. R., & Govindan, V. (2022). Genomic approaches for improving grain zinc and iron content in wheat. *Frontiers in Genetics*, 13, 1045955. https://doi.org/10.3389/fgene.2022.1045955

Rushton, P. J., Somssich, I. E., Ringler, P., & Shen, Q. J. (2010). WRKY transcription factors. *Trends in Plant Science*, 15(5), 247-258. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.02.006

Salekjalali, M., Abdollahi, B., & Sepehr, E. (2025). The Effect of Different Soil Iron Concentrations on Morphological Traits, Fe Content, and Activity of Some Antioxidant Enzymes in Bread Wheat Cultivars. *Applied Soil Research*, 12(4), 110-128. https://doi.org/10.30466/asr.2025.55239.1844 [In Persian].

Sasaki, A., Yamaji, N., Xia, J., & Ma, J. F. (2011). OsYSL6 is involved in the detoxification of excess manganese in rice. *Plant Physiology*, 157: 1832-1840. https://doi.org/10.1104/pp.111.186031

Shakouri, M., Mandoulakani, B. A., & Norouzi, M. (2022). Effect of soil Zn deficiency on morphological traits, yield, and yield components and activity of zinc-containing enzymes in Zn-efficient and -inefficient bread wheat cultivars. *Communications in Soil Science and Plant Analysis,* 53(19), 2529–2542. https://doi.org/10.1080/00103624.2022.2072508

Shao, H. B., Wang, H. Y., & Tang, X. L. (2015). NAC transcription factors and their roles in biotic and abiotic stress responses in plants. *Frontiers in Plant Science*, 6, 902. https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00902

Sharma, P., Dubey, R. S., Srivastava, S., & Sharma, S. (2019). Functional characterization of ZIP family genes in wheat (Triticum aestivum L.). *Frontiers in Plant Science*, 10, 1324.

Sharma, P., Jha, A.B., Dubey, R.S., & Pessarakli, M. (2012). Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions. *Journal of Botany*, 2012, 1-26. https://doi.org/10.1155/2012/217037

Singh, B., Natesan, S. K. A., Singh, B. K., & Usha, K. (2005). Improving zinc efficiency of cereals under Zn deficiency. *Current Science*, 36-44.

Singh, P., Chauhan, P. K., Upadhyay, S. K., Singh, R. K., Dwivedi, P., Wang, J., Jain, d., & Jiang, M. (2022). Mechanistic insights and potential use of siderophores producing microbes in rhizosphere for mitigation of stress in plants grown in degraded land. *Frontiers in Microbiology*, 13, 898979. https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.898979

Stephan, U. W., & Scholz, G. (1993). Nicotianamine - mediator of transport of iron and heavy-metals in the phloem. *Physiologia Plantarum*, 88, 522-529. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1993.tb01367.x

Subedi, M., Ghimire, B., Bagwell, J. W., Buck, J. W., & Mergoum, M. (2023). Wheat end-use quality: State of art, genetics, genomics-assisted improvement, future challenges, and opportunities. *Frontiers in Genetics*, 13, 1032601. https://doi.org/10.3389/fgene.2022.1032601

Takahashi, R., Ishimaru, Y., Senoura, T., Shimo, H., Ishikawa, S., Arao, T., Nakanishi, H. and Nishizawa, N. K. (2011). The OsNRAMP1 iron transporter is involved in Cd accumulation in rice. *Journal of Experimental Botany*, 62 (14), 4843-4850. https://doi.org/10.1093/jxb/err136

Teymouri Rad, L., Fayaz Moghaddam, A., Abdollahi Mandoulakani, B., & Wehbi, E. (2022). Expression pattern of genes encoding bZIP56, WRKY1 and NAM-B1 transcription factors under Zn deficiency conditions in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Crop Breeding*, 14(42), 106-116. http://dx.doi.org/10.52547/jcb.14.42.106

Tong, J., Zhao, C., Sun, M., Fu, L., Song, J., Liu, D., ... & Hao, Y. (2022). High resolution genome wide association studies reveal rich genetic architectures of grain zinc and iron in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Frontiers in Plant Science*, 13, 840614. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.840614

Uauy, C., Distelfeld, A., Fahima, T., Blechl, A., & Dubcovsky, J. (2006). A NAC gene regulating senescence improves grain protein, zinc, and iron content in wheat. *Science*, 314(5803), 1298-1301. https://doi.org/10.1126/science.1133649

Upadhayay, V. K., Gangola, S., Taj, G., Gaurav, K., Rani, A., Kumar, S., ... & Pandey, M. (2025). Zinc-solubilizing bacterial consortia: a promising approach for zinc biofortification of crops. *Frontiers in Microbiology*, 16, 1575514. https://doi.org/10.3389/fmicb.2025.1575514

Walker, E. L., & Waters, B. M. (2011). The role of transition metal homeostasis in plant seed development. *Current Opinion in Plant Biology*, 14: 318-324. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011.03.025

Waltz, E. (2018). With a free pass, CRISPR-edited plants reach market in record time. *Nature Biotechnology,* 36(1), 6–7. https://doi.org/10.1038/nbt0118-6b

Wang, Y., Xu, X., Hao, Y., Zhang, Y., Liu, Y., Pu, Z., Tian, Y., Xu, D., Xia, X., He, Z., & Zhang, Y. (2021). QTL mapping for grain zinc and iron concentrations in bread wheat. *Frontiers in Nutrition*, 8, 680391. https://doi.org/10.3389/fnut.2021.680391

Wehbi, E., & Abdollahi Mandoulakani, B. (2021). Expression pattern of NAS1, NAS2 and NAS3 genes under Zn deficiency conditions in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Crop Breeding*, 12(36), 171-179. http://dx.doi.org/10.52547/jcb.12.36.171 [In Persian].

Wolt, J. D., Wang, K., & Yang, B. (2016). The regulatory status of genome-edited crops. *Plant Biotechnology Journal,* 14(2), 510-518. https://doi.org/10.1111/pbi.12444

Yordem, B. K., Conte, S. S., Ma, J. F., Yokosho, K., Vasques, K. A., Gopalsamy, S. N., & Walker, E. L. (2011). Brachypodium distachyon as a new model system for understanding iron homeostasis in grasses: phylogenetic and expression analysis of yellow stripe-like (YSL) transporters. *Annals of Botany*, 108: 821-833. https://doi.org/10.1093/aob/mcr200

Zhai, Z., Gayomba, S. R., Jung, H. I., Vimalakumari, N. K., Pineros, M., Craft, E., Rutzke, M. A., Danku, J., Lahner, B., & Punshon, T., Lou Guerinot, M., Salt, D. E., Kochian, L. V., & Vatamaniuk, O. K. (2014). OPT3 is a phloem-specific iron transporter that is essential for systemic iron signaling and redistribution of iron and cadmium in Arabidopsis. *Plant Cell*, 26: 2249-2264. https://doi.org/10.1105/tpc.114.123737

Zhang, H., Ahearn, T. U., Lecarpentier, J., Barnes, D., Beesley, J., Qi, G., Jiang, X., O'Mara, T. A., Zhao, N., Bolla, M. K., Dunning, A. M., Dennis, J., Wang, Q., Abu-Ful, Z., & García-Closas, M. (2020). Genome-wide association study identifies 32 novel breast cancer susceptibility loci from overall and subtype-specific analyses. *Nature Genetics,* 52, 572–581. https://doi.org/10.1038/s41588-020-0609-2

Zhang, X., & Liu, X. (2025). Cultivating high-quality wheat varieties with high nutritional value. *Triticeae Genomics and Genetics*, 16(4), 148-155. http://dx.doi.org/10.5376/tgg.2025.16.0016