

What is senescence in
physiological development of
fruits, vegetables and flowers?

۱- مقدمه

- پیری فاز انتهایی نمو یک گیاه، اندام گیاه یا بافت گیاه است.
- به عنوان مثال پیری گل در میخک پس از گرده افشانی زمانی که با اوج تنفس فرازگرایی و تولید اتیلن همراه شد، رخ می دهد.
- در گل میخک این اوج تنفس فرازگرایی و تولید اتیلن ←
- لوله شدن گلبرگ ها ← اولین علائم مورفولوژیکی پیری گلبرگ
- جمع شدن گلبرگ ← در اثر کاهش فشار تورژسانس ← نشت غشاء

۱- مقدمه

- در سلول‌های بافت در حال پیری نه تنها سنتز آنزیم‌های جدید هیدرولیتیکی آغاز شده بلکه سبب بیان ژن‌های خاصی جهت تبدیل ماکرومولکول‌ها به مواد غذایی متحرک در آوند آبکش می‌شود که از بافت پیر به خارج منتقل می‌شود.
- درواقع پیری یک فرآیند فعالی است که لازمه آن بیان ژن و سنتز پروتئین‌های جدید است.

۲- اساس مولکولی تخریب غشاء در طی پیری

- **Leakiness** اولین نشانه پیری است که به دلیل ازدست رفتن انسجام ساختاری غشاء است.
- در واقع نشت رنگیزه‌ها، قندها و الکترولیت‌ها در انواع پیری بافت و اندام‌های گل، برگ، لپه و میوه مشاهده می‌شود.
- آغاز نفوذپذیری غشاء، محور اصلی پیری است که آزمایش‌های مختلف حاکی از آن است که زمانی که یونوفورهای کلسیم به غشاء افزوده شد، مرگ برنامه‌ریزی شده پیش از موعد بافت رخ داده که باعث عدم تعادل کلسیم در عرض پلاسمولما در بین سلول‌ها می‌شود.
- در این صورت عدم تعادل یون‌ها و متابولیت‌ها موجب شروع نشت غشاء شده و باعث اختلال در وظیفه سلول و نهایتاً مرگ سلول و بافت می‌شود.

۲-۱- تغییرات مربوط به پیری در سازمان مولکولی دو لایه لیپید غشاء

- تغییرات عمده لیپیدهای غشاء مربوط به کاهش چشمگیر فسفولیپیدهای غشاء است که ناشی از دی‌استری شدن اسیدهای چرب غشاء است این در پیری گل‌های نیلوفر، رز و میخک به اثبات رسیده است.
- در طی پیری کاتابولیسم گسترده لیپیدهای غشاء وجود دارد.

- چهار آنزیم فسفولیپاز D، فسفاتیدیک اسید فسفاتاز، لیپاز و لیپوکسیژناز مربوط به غشاء در بافت‌های پیر پیدا شده است.
- فسفولیپاز D باعث شکستن سرقطبی فسفولیپیدها شده و تبدیل آن به فسفاتیدیک اسید
- فسفاتیدیک اسید فسفاتاز باعث حذف گروه فسفات از فسفاتیدیک اسید شده و تبدیل آن به دی‌اسیل گلیسرول
- لیپاز سبب جدا کردن اسیل از دی‌اسیل گلیسرول و تولید اسیدهای چرب غیر اشباع مانند اسید لینولنیک و اسید لینولئیک می‌شود.
- لیپوکسیژناز سبب پراکسیداسیون لیپید و ایجاد فرم فعال اکسیژن

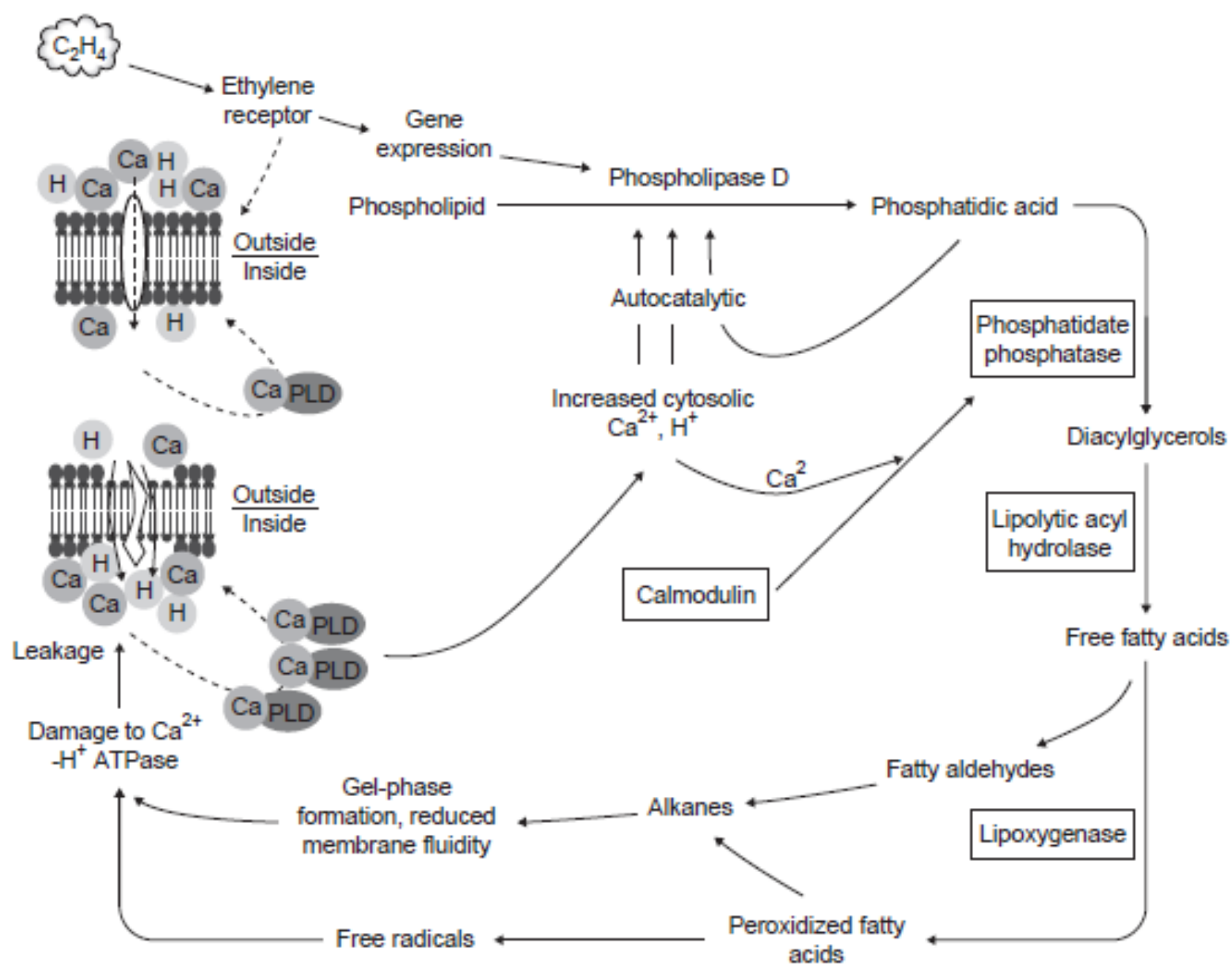
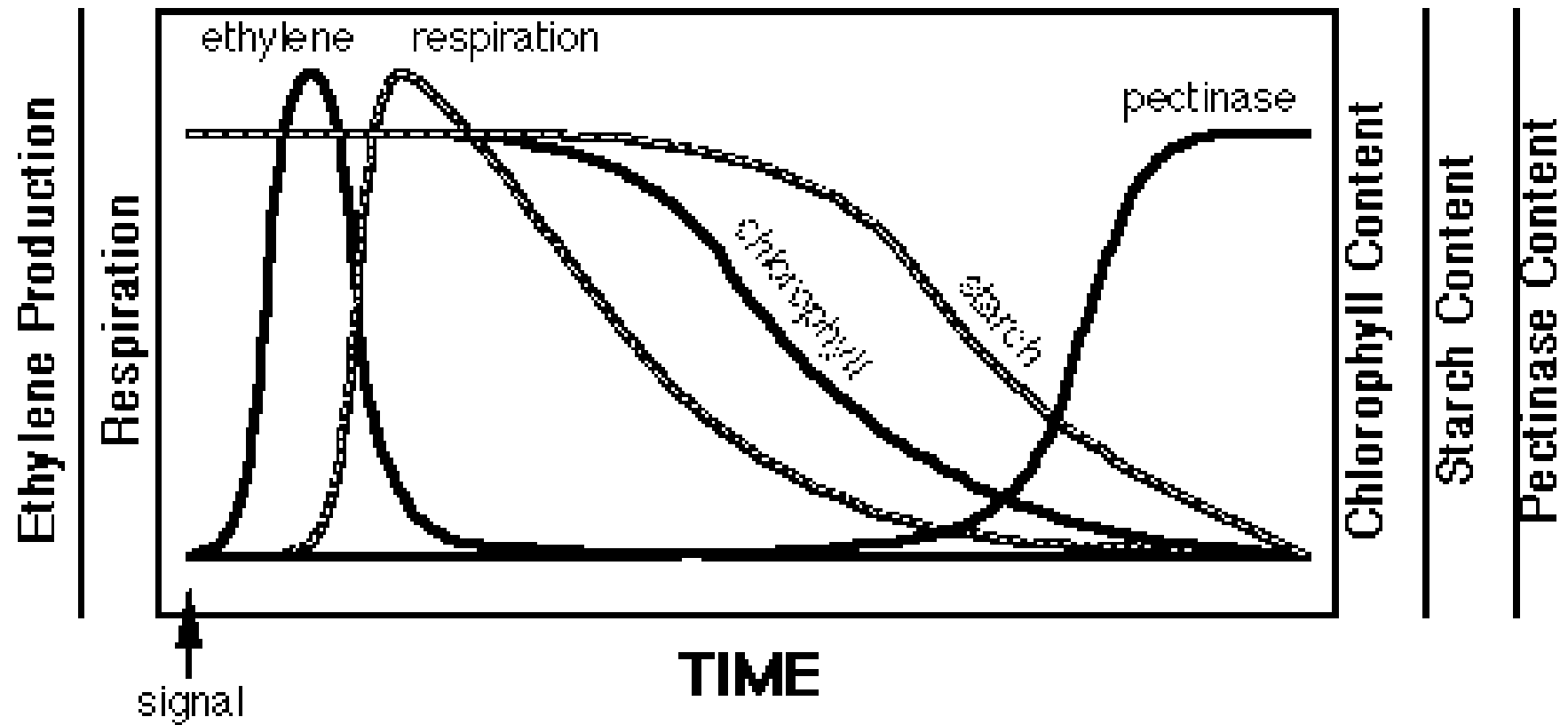


Fig. 9.4 Schematic representation of various reactions involved in membrane deterioration. The autocatalytic nature of the cycle derives from the accumulation of lipid degradation products in the membrane that causes progressively increasing membrane destabilization and loss of membrane compartmentalization. Part of this cycle is also shared with phospholipid biosynthetic pathways.

Senescence - a productive form of aging leading to organ/plant death.



۲-۱-۲- تغییرات در سازمان ملکولی غشاء مربوط به
کاتابولیسم لیپید:

۲-۱-۲-۱ - جداسازی فاز لیپید:

- در بافت‌های جوان در غشاء دو لایه لیپید به صورت کریستال مایع وجود دارد اما با آغاز پیری در لیپیدهای غشاء دی‌استری شدن اسید چرب رخ داده و به صورت فاز ژل در می‌آیند.
- جداسازی فاز لیپید در غشاء بافت‌های پیر، با انکسار اشعه X زاویه باز در اجزاء جدا شده گلبرگ‌های رز به اثبات رسیده است.
- تشکیل فاز ژل لیپید در غشاء بافت‌های پیر با میکروسکوپ الکترونی Freeze-fracture آشکار شده است.
- در گلبرگ‌های پیر میخک، فاز ژل لیپید در غشاء شبکه آندوپلاسمی در مراحل اولیه پیری قبل از اوج تنفس فرازگرایی در تولید اتیلن در زمان جمع‌شدن گلبرگ‌ها مشخص شده است.

۲-۱-۲- سیالیت توده لیپید:

- با دو تکنیک پلاریزاسیون فلورسانس و رزنانس چرخش الکترون ثابت شده است که سیالیت توده لیپید غشاء در گل‌های پیر کاهش می‌یابد.
- کاهش سیالیت لیپید غشاء در بافت‌های پیر به دلیل افزایش در نسبت استرول به اسید چرب است .
- این مربوط می‌شود به کاهش انتخابی اسیدهای چرب از دو لایه لیپید است که توسط آنزیم لیپاز در بافت‌های پیر انجام می‌شود.

۲-۱-۲-۳- اثر روی پروتئین‌های غشاء

- تغییرات در سیالیت دو لایه لیپید غشاء روی پروتئین‌ها مؤثر است.
- برای مثال افزایش در نسبت استرول به فسفولیپید مربوط است به تغییر انتقال، ترکیب پروتئین و تغییر عمل گیرنده است و تغییر در فعالیت آنزیم غشاء است.
- جابجایی عمودی پروتئین‌های غشاء به طرف سطح غشاء به کاهش سیالیت دو لایه غشاء مربوط می‌شود.
- با پیشرفت پیری گل، کاتابولیسم خالص پروتئین‌های غشاء انجام می‌شود.
- برای مثال در طی پیری گلبرگ‌های میخک سطح پروتئین‌های پلاسمالما کاهش می‌یابد.
- برای مثال کاهش سطح پروتئین‌های پلاسمالما در پیری گل در گلبرگ‌های میخک، تپال‌ها یا گلبرگ نماهای سوسن و زنبق گزارش شده است.

۳- افزایش تولید رادیکال‌های آزاد مربوط به کاتابولسیم لیپید غشاء:

- بررسی‌های متعدد ثابت کرده است که طول عمر گلجایی با جاروبگرهای رادیکال تعدیل می‌شود، درحالی‌که رادیکال‌ها آزاد می‌توانند باعث پیری گل شوند.
- غشاءهای جدا شده گل‌های میخک با پیشرفت پیری افزایش سطح تولید رادیکال سوپراکسید داشتند که به‌طور غیرمستقیم مربوط به اسید چرب دی‌استری شده است.
- بازدارنده‌های مخصوص لیپواکسیژناز منجر به تاخیر پیری گل‌های بریده میخک شده است.

۴- تحرک بخشی مواد غذایی:

- در طی پیری، نجات مواد غذایی گیاه از سلول‌های در حال تخریب قبل از مرگ بافت رخ می‌دهد.
- نیتروژن، فسفر، کربن و مواد معدنی از بافت‌های مرده به سمت بافت‌های در حال رشد حرکت می‌کنند.
- توسط پروتئازهای محرک پیری کاتابولیسم پروتئین‌ها به عناصر متحرک در آوند آبکش انجام می‌شود.
- نجات کربن لیپید به نظر می‌رسد توسط لیپاز و بتا اکسیداسیون اسیدهای چرب انجام می‌شود.
- این بعد به پروکسی زوم‌ها منتقل می‌شود.

۵- نقش اتیلن

- اثرات اتیلن : جوانه زدن بذر، رشد دانه‌ال، رشد ریشه و برگ، ریزش، رسیدن میوه، پاسخ‌های گیاهی به تنش‌ها و پیری
- شاید شناخته‌شده‌ترین اثر اتیلن توانایی آن در تشویق و تسریع رسیدن میوه باشد.
- در میوه‌های نافرازگرا از قبیل مرکبات، فعالیت تنفسی در مرحله آغازش رسیدن پایین بوده و به موازات پیشرفت فرآیند رسیدن، به‌طور فزاینده‌ای کاهش می‌یابد علاوه بر آن در این مرحله افزایش در تولید اتیلن صورت نمی‌گیرد.
- به عکس، در میوه‌های فرازگرا مانند موز افزایشی در شدت تنفس را در طی رسیدن شاهد خواهیم بود که با افزایش ناگهانی در تولید اتیلن همراه است.

• این اوج گرفتن تولید اتیلن بسته به نوع میوه ممکن است:

۱- قبل از افزایش تنفس باشد (موز)

۲- منطبق با افزایش تنفسی باشد (گلابی و آوکادو)

۳- بعد از افزایش تنفس و به دنبال آن باشد (آلوه‌ها)

- به‌طور مشابهی گل‌ها نیز بسته به اینکه آیا پیری آنها حساس به اتیلن است یا غیرحساس به اتیلن است، به دو گروه شبه فرازگرا و شبه نافرازگرا تقسیم می‌شوند.

- به‌عنوان مثال، پیری گلبرگ‌ها داودی، نرگس و آهار به‌وسیله اتیلن متأثر نمی‌شود، حال آنکه پیری گلبرگ‌های میخک، شیپوری و ختمی به‌میزان زیادی تحت تأثیر اتیلن قرار می‌گیرد.

- در این نوع اخیر (شبه فرازگرا)، تولید اتیلن در مرحله باز شدن گل‌ها اندک بوده و سپس به نقطه اوج اتیلنی رسیده و در نهایت کاهش می‌یابد.

- به علاوه این نقطه اوج تولید اتیلن اغلب از نظر زمانی با شروع پیچش گلبرگ‌ها به سمت پایین که مبین آغازش پیری می‌باشد منطبق می‌باشد.
- به علاوه اینکه تیمار گل‌ها پیش از نقطه اوج تولید اتیلن با اتیلن خارجی، شروع پیچش گلبرگ‌ها را تسریع می‌کند (با تغییر در ویسکوزیته غشاء) و برعکس بازدارنده‌های رقابتی فعالیت اتیلن (تیوسولفات نقره) یا بازدارنده‌های تولید اتیلن (AOA) ظهور نشانه‌های مورفولوژیکی پیری و نقطه اوج تولید اتیلن را به تأخیر می‌اندازد و عمر گلجایی (Vase life) گل‌ها را افزایش می‌دهند.

- در بیشتر گل‌ها طی فرآیند پیری، اتیلن به‌وسیله اندام‌های گل به‌غیر از گلبرگ‌ها تولید می‌شود. به‌خصوص مادگی گل‌ها مقادیر زیادی اتیلن تولید می‌کند.
- پیری گلبرگ‌ها به‌محض انجام گرده‌افشانی آغاز می‌شود به موازات آن تحرک‌بخشی یا حرکت سریع مواد غذایی به بیرون گلبرگ‌های در حال پیر شدن به داخل مادگی و تخمدان در حال نمو صورت می‌گیرد.
- در گل میخک فرازگرا، گرده افشانی ← تولید اولیه اتیلن به‌وسیله پرچم‌ها (در طی چند ساعت) انفجار تولید اتیلن در گل ← پیری گل
- برعکس هنگامی که فرآیند پیری در غیاب گرده‌افشانی به‌وقوع می‌پیوندد افزایش در تولید اتیلن به‌وسیله اندام‌های مختلف گل انطباق زمانی خواهد داشت (میخک).

۶- بیان ژن القاء پیری

- پیری یک فرآیند فعال نموی است که نیازمند بیان ژن و سنتز پروتئین‌های جدید است.
- پیری گل‌ها متضمن یک سلسله از وقایع بیوشیمیایی هماهنگ و بسیار سازمان یافته می‌باشد که عبارتند از: تجزیه نشاسته و کلروفیل، افزایش تنفس، پروتئولیز و تجزیه لیپیدهای غشایی.
- بسیاری از این فعالیت‌های بیوشیمیایی به وسیله آنزیم‌های تجزیه کننده جدیداً سنتز شده کاتالیز می‌شود که این خود بیانگر بیان ژن‌های خاص پیری می‌باشد.

۶-۱- لیپاز تحریک شده با پیری

- در بین بسیاری از آنزیم‌های دی‌استریفکاسیون اسیدهای چرب غشاء، لیپاز دارای نقشی کلیدی در اضمحلال و تجزیه غشایی مرتبط با پیری می‌باشد.
- یک نوع ژن لیپاز که در زمان پیری بیان شده است از گلب‌رگ‌های میخک جداسازی شده است.
- این ژن هم در گلب‌رگ‌های در حال پیر شدن میخک که به‌طور طبیعی صورت می‌گیرد و هم در گلب‌رگ‌های گل‌های جوان میخک که فرآیند پیری در آنها به‌وسیله کاربرد اتیلن خارجی تحریک شده است، بیان شده است.
- فعالیت تجزیه‌ای این آنزیم و پروتئین‌های هم‌خانواده آن در طی فرآیند طبیعی نمو گل میخک سبب تجزیه غشاء و منجر به پیری می‌شود.

- نکته قابل توجه اینکه بیان ژن لیپاز به‌طور شدیدی به‌وسیلهٔ اتیلن تحریک شده و در نتیجه ما شاهد دی-استریفیکاسیون اسیدهای چرب غشاء، نشت غشاء، پیچش گلبرگ‌ها به سمت پایین و در نهایت پیری گل‌های میخک خواهیم بود.

۶-۲- القاء یا تحریک ژن‌های بیوسنتز اتیلن

- کلون‌های cDNA تحریک‌شده با پیری که ACO و ACS را کد می‌کنند از گل‌های میخک جداسازی شده‌اند و نشان داد که ژن‌های مربوط به این دو آنزیم، طی مرحله اوج تولید اتیلن به‌میزان زیادی بیان می‌شوند.
- علاوه بر این بیان این دو ژن با اتیلن تحریک می‌شود که مبین تولید اتوکاتالیزوری اتیلن در گلبرگ‌های در حال پیری میخک است.

۷- مهندسی ژنتیک و عمر پس از برداشت گل‌ها

- افزایش عمر پس از برداشت گل‌ها یک صفت ارزشمند برای گل‌های شاخه بریده و همچنین از اهداف‌های اصلاحی برای بسیاری از گونه‌های گل‌دهنده است.
- این امر خصوصا در گل‌هایی که به‌صورت فرازگرایی اتیلن تولید می‌کنند مهم است و این امر می‌تواند با کاربرد مواد مختلف شیمیایی کنترل یا تسریع شود.
- به‌عنوان مثال در میخک AOA و AVG باعث جلوگیری از سنتز ACC می‌شود یا تیوسولفات نقره (STS) یک بازدارنده اتصال اتیلن به گیرنده است.

- اخیرا جداسازی و شناسایی ژن‌ها وابسته به پیری خصوصا آنزیم‌های کدکننده مسیر بیوسنتز اتیلن صورت می‌گیرد که با غیرفعال کردن آنها توسط مهندسی ژنتیک عمر گل‌ها را افزایش داده‌اند.
- یکی از این راهکارها جلوگیری از بیان ژن کدکننده ACC اکسیداز می‌باشد. به‌عنوان مثال گل‌های میخک تراریخته که cDNA آنتی‌سنس مربوط به ACC اکسیداز را دریافت کرده بودند، سطوح پایینی ACC را نشان داده و در ضمن عمر پس از برداشت آنها ۸-۹ روز طول کشید.
- استراتژی دیگر مهندسی ژنتیک برای افزایش عمر گلجایی گل‌های حساس به اتیلن قطع مسیر انتقال سیگنال اتیلن است.

- اتیلن در مسیر انتقال سیگنال قرار گرفته و با اتصال به گیرنده کدکننده ETR1 باعث فعال شدن آن می‌شود.
- موتانت ETR1 که به‌صورت غالب است در گیاهان تراریخته توانسته آنها را غیرحساس به اتیلن کند. برای مثال در گیاه عربیدوپسیس باعث کاهش توانایی اتصال اتیلن و کاهش واکنش‌های فیزیولوژیکی به اتیلن شده است.
- بنابراین برای گل‌های حساس به اتیلن این استراتژی (خاموش کردن ژن‌های کدکننده گیرنده ETR1) پتانسیل خوبی برای افزایش عمر پس از برداشت است.
- به‌عنوان مثال در پتونیا و میخک ETR1-1 ابزار قوی برای افزایش عمر گلجایی

۸- نتیجه‌گیری

- فرآیند پیری گل‌ها شامل دو فاز می‌باشد:
 - ۱- فاز تنظیم: فعال شدن ژن‌ها و سنتز پروتئین‌های جدید.
 - ۲- فاز اجرا: که منجر به خروج عناصر غذایی از سلول‌های اندام در حال پیری شده و مرگ سلولی را به دنبال دارد.
- شواهد رشدی موجود مبین پیچیدگی فرآیند پیری می‌باشد به‌خصوص اینکه این فرآیند می‌تواند به‌وسیله تعدادی از چرخه‌های نسخه‌برداری ظاهراً مستقل آغاز می‌شود.
- به‌عنوان مثال: علاوه بر فرآیند پیری که به‌طور طبیعی رخ می‌دهد، می‌توان این فرآیند را به‌صورت نابهنگام و در پاسخ به انواع مختلف تنش‌های محیطی از طریق مسیرهای فعال شدن ژن‌ها، القاء کرد.

- شواهد اخیر نشان می‌دهد که نوعی همپوشانی بین چرخه‌های نسخه‌برداری دخیل در پاسخ به پاتوژن‌ها و آن‌دسته که فرآیند پیری را تنظیم می‌کنند وجود دارد.
- اجرا و به مرحله عمل رسیدن واقعی فرآیند پیری به‌وسیله پروتئین‌های تازه سنتر شده (به‌ویژه آنزیم‌های تجزیه‌کننده و پلی‌پپتیدهای مورد نیاز برای تخلیه عناصر غذایی) مقدور می‌باشد.
- برعکس فاز تنظیم پیری، فاز اجرایی آن قطع نظر از نحوه آغازش آن به عناصر معمولی نیازمند است (مانند دی-استریفیکاسیون اسیدهای چرب غشا و جداسازی فاز لیپیدی منجر به نشت می‌شود).