مقاله علمی پژوهشی
مجله دوفصل نامه
مهندسی ژنتیک و ایمنی زیستی
ISSN 2588-5073 چاپی
ISSN 2588-5081 الکترونیکی online
دوره ۱۳، شماره ۱، بهار و تابستان ۱۴۰۳
صفحه ۱۴۰-۱۲۸

Research Article
Genetic Engineering and Biosafety Journal 2024
Volume 13, Number 1, Pages: 128-140

http://gebsj.ir/

https://ecc.isc.ac/showJournal/23064

10.61186/gebsj.13.1.5

نقش حافظه تنش در تطبیق گیاهان به شرایط تنش خشکی: رویکردها و چشم اندازهای مولکولی

The role of Stress Memory in the Adaptation of Plants to Drought Stress Conditions: Molecular Approaches and Perspectives

رسمیه حمید[1*]، فاطمه سعیدنیا[2]

Rasmieh Hamid[1*], Fatemeh Saeidnia[2]

۱- استادیار بخش تحقیقات به نژادی، مؤسسه تحقیقات پنبه کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی،گرگان، ایران.

۲- استادیار بخش تحقیقات علوم زراعی و باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی خراسان رضوی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، مشهد، ایران.

1. Assistant Professor of Plant Breeding Department, Cotton Research Institute of Iran, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Gorgan, Iran.
2. Assistant Professor of Agricultural and Horticultural Science Research Department, Khorasan Razavi Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Mashhad, Iran.

*Corresponding Author, Email: rasmiehhamid@gmail.com
* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی:

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۱/۲۸ - تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۶/۲۳- تاریخ انتشار: ۱۴۰۳/۶/۲۹)
Received: 2024/04/16 | Accepted: 2024/09/13 | Published: 2024/09/19

چکیده

Abstract

Environmental stresses, resulting from climatic anomalies and environmental changes, often have detrimental effects on plant growth, performance, and survival. These effects include reduced growth, decreased productivity, irreversible damage, and even plant death. However, under specific conditions, stresses may enhance certain plant traits, particularly in response to drought stress. Plants respond to stress through a series of morphological, biochemical, physiological, and metabolic changes that enable adaptation and survival in challenging conditions. One of the most significant mechanisms is "stress memory," which equips plants to respond more rapidly and effectively to recurrent exposure to similar stresses. Stress memory arises from intricate molecular and epigenetic regulations, encompassing alterations in the expression of coding and non-coding RNAs, DNA methylation, histone modifications, chromatin remodeling, and adjustments in phytohormone levels. Stress memory manifests in two primary forms: (1) sustained activation or repression of genes even after the stressor is removed, and (2) enhanced and modified transcriptional responses to repeated stress events compared to unprimed plants. This study explores the role of genetic and epigenetic factors in establishing drought stress memory and somatic priming. It examines the epigenetic regulations, transcriptional adjustments, and metabolic adaptations in plants subjected to repeated drought stress. The objective of this research is to provide a deeper understanding of the molecular mechanisms underlying drought stress memory and to evaluate the potential applications of these insights in crop improvement programs for enhanced drought tolerance. This knowledge can facilitate the development of genetic tools and effective breeding techniques to improve plant resilience to environmental fluctuations.

Keywords: Priming, stress memory, drought, chromatin, DNA methylation.

رفرانس دهی این مقاله Citation

Hamid R, Saeidnia F. The role of stress memory in the adaptation of plants to drought stress conditions: molecular approaches and perspectives. Genetic Engineering and Biosafety Journal 2024; 13 (1) : 128-140
URL: http://gebsj.ir/article-1-489-en.html

حمید رسمیه، سعیدنیا فاطمه. (۱۴۰۳). نقش حافظه تنش در تطبیق گیاهان به شرایط تنش خشکی: رویکردها و چشم اندازهای مولکولی. مهندسی ژنتیک و ایمنی زیستی. ۱۳ (۱): ۱۲۸- ۱۴۰

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.5]

Genetic Engineering and Biosafety Journal
Volume 13, Number 1, 2024

خلاصه

تنش‌های محیطی که در نتیجه ناهنجاری‌های اقلیمی و تغییرات زیست‌محیطی رخ می‌دهند، اغلب اثرات منفی بر رشد، عملکرد و بقای گیاهان دارند. این اثرات شامل کاهش رشد، کاهش بهره‌وری، آسیب‌های جبران‌ناپذیر و حتی مرگ گیاهان است. با این‌حال، در برخی شرایط خاص، تنش‌ها می‌توانند موجب تقویت برخی ویژگی‌های گیاه شوند، به‌ویژه هنگام مواجهه با تنش خشکی. واکنش گیاهان به تنش شامل مجموعه‌ای از تغییرات مورفولوژیکی، بیوشیمیایی، فیزیولوژیکی و متابولیکی است که به آن‌ها امکان سازگاری و بقا در شرایط تنش‌زا را می‌دهد. یکی از مهم‌ترین این سازوکارها، "حافظه تنش" است که گیاهان را برای پاسخ‌های سریع‌تر و مؤثرتر به مواجهه‌های مکرر با تنش‌های مشابه آماده می‌سازد. حافظه تنش، نتیجه تنظیمات پیچیده در سطوح مولکولی و اپی‌ژنتیکی است. این تنظیمات شامل تغییرات در بیان RNAهای کدکننده و غیرکدکننده، متیلاسیونDNA، تغییرات هیستون، بازسازی کروماتین و تعدیل سطح فیتوهورمون‌ها می‌باشد. این حافظه به دو شکل اصلی بروز می‌کند: (۱) فعال‌سازی یا سرکوب پایدار ژن‌ها حتی پس از حذف عامل تنش، و (۲) پاسخ اصلاح‌شده و تقویت‌شده به تنش‌های مکرر در مقایسه با گیاهانی که پرایم نشده‌اند. در این مطالعه، نقش عوامل ژنتیکی و اپی‌ژنتیکی در ایجاد حافظه تنش خشکی و پرایمینگ سوماتیکی مورد بحث قرار گرفته است. همچنین، مکانیسم‌های مرتبط با تنظیم اپی‌ژنتیکی، رونویسی و سازگاری متابولیکی در گیاهانی که با تنش خشکی مکرر مواجه شده‌اند، بررسی شده است. هدف این مطالعه، ارائه درک عمیق‌تر از سازوکارهای حافظه تنش خشکی و بررسی قابلیت بهره‌برداری از آن‌ها در اصلاح نباتات به‌منظور افزایش تحمل خشکی است. این دانش می‌تواند به توسعه ابزارهای ژنتیکی و تکنیک‌های اصلاحی مؤثر برای بهبود توانایی گیاهان در مواجهه با تغییرات محیطی منجر شود.

واژه‌های کلیدی: پرایمینگ، حافظه تنش، خشکی، کروماتین، متیلاسیون DNA

مقدمه، نتایج و بحث Introduction, Results and Discussion

گرم شدن کره زمین یکی از مهمترین آثار تغییر اقلیم است؛ زیرا منجر به بزرگترین چالش محیطی یعنی تنش خشکی می‌شود (Rajak 2021). این چالش نه تنها دمای هوا را تحت تأثیر قرار می‌دهد، بلکه بر میزان و توزیع بارندگی نیز تأثیر می‌گذارد و در نتیجه منجر به دوره‌های خشکسالی مکرر می‌شود (Saeidnia et al. 2023a, 2020b). تنش خشکی یکی از مخرب‌ترین تنش‌های غیرزیستی در سطح جهان است که بر میزان بقاء و بهره‌وری گیاهان تأثیر می‌گذارد (Saeidnia et al. 2021b, 2019). دهیدراسیون منجر به دسترسی کم به آب می‌شود و بر امنیت غذایی تأثیر معکوس دارد (Saeidnia et al. 2023b; Oberkofler et al. 2021; Mahmood et al. 2020). تحت شرایط تنش خشکی، در گیاهان مقدار آب از دست رفته به‌وسیله تعرق از مقدار آب جذب شده توسط ریشه‌ها بیشتر است، و همین امر منجر به تنش خشکی می‌شود و در نتیجه بر متابولیسم و رشد سلولی تأثیر می‌گذارد. برای غلبه بر این وضعیت نامطلوب، گیاهان متحمل به خشکی از طریق برنامه‌های به‌نژادی یا رویکردهای اصلاح ژنوم توسعه یافته‌اند (Mahmood et al. 2020). بعلاوه اخیراً راه‌حل‌های بالقوه مبتنی بر سیستم‌های ایمنی گیاه شامل حافظه تنش گیاهی، سازگاری، و پرایمینگ بذر به‌عنوان روش‌های کارآمد و مطلوب برای افزایش تحمل گیاهان و تولید محصول بدون استفاده از فناوری‌های مهندسی ژنتیک پدید آمده‌اند (Wojtyla et al. 2020).

برای بقاء در زمان تنش و سازگاری با محیط‌های سخت و خشن، گیاهان باید راه‌های مناسبی را برای پاسخ به تنش‌های مکرر پیدا کنند. مشاهده شده است که پیش تیمار گیاهان با یک تنش غیرزیستی یا زیستی خفیف می‌تواند گیاهان را برای مقابله با تنش شدید بعدی آماده کند (Ramírez et al. 2015). این پدیده تحت عنوان «پرایمینگ گیاهی» شناخته می‌شود، که به‌عنوان روشی بالقوه برای بهبود تحمل تنش گیاه در

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.5]

نظر گرفته می‌شود، و با «حافظه تنش گیاهی» مرتبط است. اصطلاح «پرایمینگ گیاهی» عموماً در زمینه تنش‌های زیستی و کاربرد مواد شیمیایی برای اولین مواجهه در برابر تنش استفاده می‌شود، در حالی که فرآیند مشابه در زمینه تنش غیرزیستی "سخت شدن" یا "سازگاری" نامیده می‌شود (Savvides et al. 2016). پرایمینگ فرآیندی است که در آن یک تنش محیطی گذرا باعث ایجاد تغییرات تطبیقی پایدار در گیاه می‌شود و این تغییرات به هنگام مواجهه‌های آتی، به واکنش‌های سریع‌تر یا قوی‌تر منجر می‌شوند (Galviz et al. 2020; Conrath 2011) . این فرآیند شامل تغییراتی در بیان ژنی، متابولیسم، و سطوح فیتوهورمون‌ها است، بدون آنکه تغییرات دائمی در توالی DNA ایجاد شود (Hilker et al. 2016). علاوه بر این، گیاهانی که قبلاً در معرض یک عامل تنش‌زا قرار گرفته‌اند، در برابر تنش‌های بعدی مشابه، تحمل بیشتری نشان می‌دهند. این ویژگی، پرایمینگ را به رویکردی امیدبخش برای بهبود تحمل گیاهان به تنش‌های محیطی، به‌ویژه در شرایط تغییرات آب و هوایی جهانی، تبدیل کرده است (Hilker et al. 2016).

رویدادهای پاسخ اولیه گیاه به تنش معمولاً توسط حافظه تنش دنبال می‌شوند (Stief et al. 2014). به‌طور کلی، حافظه تنش به پدیده‌ای اشاره دارد که در آن فرآیندهای فعال‌شده در پاسخ به تنش اولیه، در گیاه باقی می‌مانند و باعث می‌شوند گیاه در مواجهه با تنش‌های آتی عملکرد بهتری داشته باشد (Saeidnia et al. 2020a, b). چندین نوع حافظه تنش در گیاهان شناسایی شده‌اند، از جمله حافظه تنش سوماتیک، حافظه تنش درون‌نسلی، و حافظه تنش بین‌نسلی (Saeidnia and Hamid 2024). این مکانیسم‌ها نقش مهمی در سازگاری گیاهان به شرایط متغیر و سخت محیطی ایفا می‌کنند (Galviz et al. 2020; Crisp et al. 2016).

مطالعات اخیر نشان داده‌اند که تنظیمات ژنتیکی، شبکه‌های زیستی متعدد، و مکانیسم‌های پیام‌رسانی در شکل‌گیری حافظه تنش گیاهان نقش دارند. با این حال، ابهامات زیادی در زمینه پایداری این حافظه، مدت‌زمان اثرگذاری آن، و مکانیسم‌های مرتبط با "فراموشی"حافظه تنش وجود دارد (Zheng et al. 2017; Berry and Dean 2015). بنابراین، درک عمیق مکانیسم‌های مولکولی حافظه تنش، از جمله تغییرات اپی‌ژنتیک نظیر متیلاسیونDNA، تغییرات هیستون، و بازسازی کروماتین، برای توسعه راهکارهای جدید اصلاح گیاهان بسیار ضروری است (Li et al. 2019; Crisp et al. 2016).

در این مقاله، به بررسی نقش مطالعات ژنومیکس، ترانسکریپتومیکس، پروتئومیکس، و متابولومیکس در تنظیم حافظه تنش در گیاهان می‌پردازیم. هدف از این بررسی، شناسایی مکانیسم‌های کلیدی حافظه تنش و ارائه رویکردهای نوین برای بهره‌برداری از این حافظه در اصلاح گیاهان به‌منظور افزایش تحمل آن‌ها در برابر تنش‌های محیطی است. این مطالعه نوآوری‌هایی در زمینه ادغام داده‌های اپی‌ژنتیکی و تنظیمات ژنتیکی برای توسعه ارقام متحمل به تنش ارائه می‌دهد.

مکانیسم‌های مولکولی دخیل در حافظه تنش در گیاهان

تا به امروز، چندین مکانیسم مولکولی در ایجاد حافظه تنش شناسایی شده است. یکی از این مکانیسم‌ها ادغام چندین پروتئین کلیدی با متابولیت‌های سیگنال‌دهنده است که منجر به تغییرات پایدار در عوامل رونویسی مختلف می‌شود. این تغییرات به نوبه خود به تغییرات بلندمدت در متابولیسم گیاه در پاسخ به انواع مختلف تنش‌ها منتهی می‌گردند (de Freitas Guedes et al. 2019; Crisp et al. 2016; Conrath 2011). مطالعات اخیر نشان می‌دهند که تغییرات اپی‌ژنتیکی نظیر متیلاسیون DNA و تغییرات هیستونی نقش کلیدی در تنظیم حافظه تنش ایفا می‌کنند (Zhao et al. 2019; Banerjee and Roychoudhury 2017).

پرایمینگ می‌تواند به وسیله محرک‌های محیطی مانند تنش‌های زیستی و غیرزیستی، یا محرک‌های شیمیایی نظیر دوزهای پایین هورمون‌های دفاعی اسید سالیسیلیک و اسید جاسمونیک، یا ترکیبات سنتزی مانند اسید بتا-آمینو بوتیریک (BABA) ایجاد شود (Singh and Roberts 2015). این فرآیند به تغییرات در سطح رونویسی و تجمع متابولیت‌های پیام‌رسان یا پروتئین‌های دفاعی منجر می‌شود که در یک وضعیت غیرفعال به‌عنوان "حافظه" ذخیره می‌شوند و در هنگام مواجهه با تنش یا مواد شیمیایی فعال می‌شوند (Koc et al. 2020; Chakrabortee et

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.5]

al. 2016). برای مثال، زمانی که گیاه آرابیدوپسیس با اسید سالیسیلیک یا آنالوگ آن بنزو (۱،۲،۳) تیادیازول-۷-کربوتیوئیک اسید اس متیل استر (بنام بنزوتیادیازول) پرایم می‌شود، این تحریک باعث تجمع پروتئین‌ها و رونوشت‌های غیرفعال پروتئین کینازهای *MPK3* و *MPK6* می‌گردد. سپس، در مواجهه باpv *Pseudomonas syringae* ، پروتئین‌های *MPK3* و *MPK6* فعال می‌شوند (Beckers et al. 2009). علاوه بر این، پرایمینگ دفاعی وابسته به سالیسیلات که توسط BABA انجام می‌شود، نیازمند فعال‌سازی اجزای سیگنالینگ ثانویه است. برای نمونه، جهش در کینازهای وابسته به سیکلین، پلی فسفواینوزیتید فسفاتاز *SAC1b* و آنزیم بیوسنتزی *ABA DEFICIENT 1* باعث اختلال در فرآیند پرایمینگ می‌شود (Ton et al. 2005).

پایدارسازی بیانmicroRNA ها (miRNAs) نیز برای تنظیم فاکتورهای رونویسی پروتئین‌های متصل‌شونده به پروموتر *SQUAMOSA* در حافظه شوک حرارتی ضروری است (Stief et al. 2014). در مطالعه‌ای جدید، miRNAs به‌عنوان یک مکانیسم مؤثر در تنظیم حافظه تنش در شرایط خشکی شناسایی شده‌اند (Li et al. 2019). یکی دیگر از مکانیسم‌های دخیل در ایجاد حافظه تنش، بازسازی کروماتین است که شامل متیلاسیون DNA، اصلاحات هیستونی و تغییرات در محل اتصال RNA پلیمراز II می‌شود. این تغییرات به تغییر در الگوی بیان ژن‌ها می‌انجامد که اساس حافظه تنش را تشکیل می‌دهند (Koc et al. 2020; Crisp et al. 2016). به‌عنوان مثال، تغییرات کروماتین در گیاهان زراعی تحت تأثیر شوری می‌تواند حافظه تنش را تقویت کند (Rashid et al. 2022). این مکانیسم‌ها برخلاف مکانیسم تجمع متابولیت‌ها که اثرات گذرا یا کوتاه‌مدت ایجاد می‌کند، اثرات طولانی‌مدت در حافظه تنش گیاهان به همراه دارند.

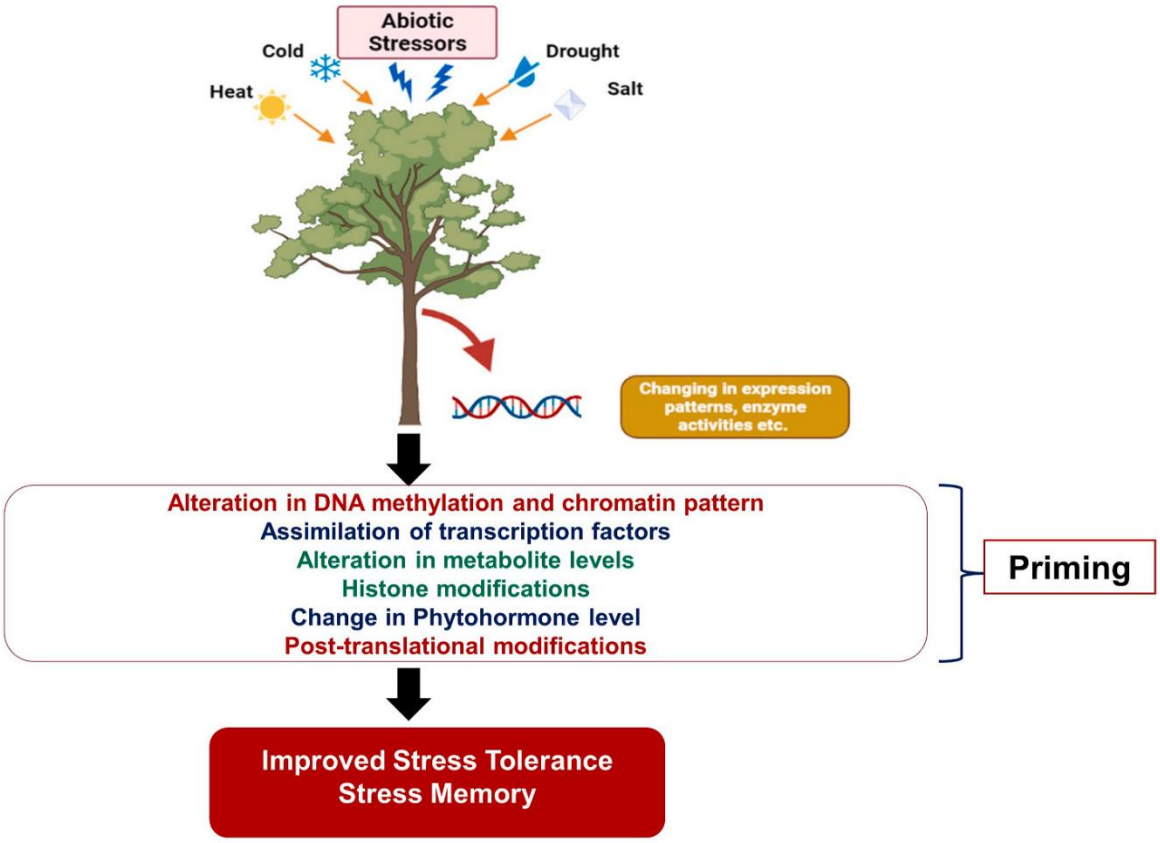
یک نمونه شناخته‌شده از تغییر شکل کروماتین، فرآیند بهاره‌سازی است که در آرابیدوپسیس در پاسخ به تغییرات محیطی در مکان ژن گلدهی (*FLC*)رخ می‌دهد(Berry and Dean 2015; Sung and Amasino 2004) . قرار گرفتن طولانی‌مدت گیاه در معرض دماهای سرد در زمستان موجب "به یاد سپردن" این تغییرات توسط گیاه و توانایی گلدهی در بهار آینده می‌شود. این "حافظه" بر اساس تغییر ساختار کروماتین ژن *FLC*از یک حالت فعال به حالت هتروکروماتین سرکوب‌کننده پایدار است که از کروماتین غنی از *H3K36me3* به کروماتین غنی از *H3K27me3*تبدیل می‌شود(Berry and Dean 2015) . با قرارگیری در معرض سرما، رونویسی ژن *FLC* سرکوب می‌شود و این سرکوب به‌طور اپی‌ژنتیکی تثبیت شده و در مراحل بعدی در دماهای گرم‌تر به‌عنوان حافظه تنش باقی می‌ماند (Berry and Dean 2015). مطالعات روی مکان‌های *FLC* نشان داده‌اند که این حافظه از نظر میتوزی پایدار است و میزان سرکوب *FLC* به مدت زمان قرارگیری گیاه در معرض سرما بستگی دارد (Crisp et al. 2016; Song et al. 2012).

حالت کروماتین از طریق مکانیسم حافظه سیس، که به علائم فیزیکی ایجاد شده روی کروماتین مانند متیلاسیون DNA یا تغییرات هیستون بستگی دارد، به ارث می‌رسد. در مقابل، حافظه ترانس از طریق غلظت سیگنال‌های قابل انتشار حفظ می‌شود، از طریق تقسیم‌بندی سیتوزول منتقل می‌شود و با حلقه‌های بازخورد تثبیت می‌گردد(de Freitas Guedes et al. 2019; Berry et al. 2015) . یک مطالعه جدید نشان داده است که حافظه ترانس در گیاهان در پاسخ به تنش‌های گرمایی و خشکی نقش مهمی ایفا می‌کند (Nguyen et al. 2022). تغییر شکل کروماتین و پروفایل‌های بیان ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش، این امکان را فراهم می‌کند که بیان ژن‌ها در زمان وقوع تنش فعال شده و پس از حذف عامل تنش خاموش شوند. این رفتار پویا، به‌عنوان یادآوری فعالیت‌های ژنی، یک رکورد از "حافظه" فعالیت‌های آینده یا پتانسیل فعالیت‌ها ایجاد می‌کند(Berger 2007; Bruce et al. 2007). در ساکارومایسس سرویزیه (مخمر)، دی‌متیلاسیون *H3-K4* به‌عنوان علامت فعال شدن ژن‌ها و تری‌متیلاسیون *H3-K4* با رونویسی در حال انجام همبستگی دارد (Bruce et al. 2007; Santos-Rosa et al. 2002).

در یک مطالعه موردی در برنج، مشابه این تغییرات در *H3-K4* باعث حفظ حافظه تنش خشکی شده است (Tsuji et al. 2006). همچنین، هایپرمتیلاسیون *H3-K4* در نواحی کدکننده mRNA تا پنج ساعت پس از غیرفعال‌سازی رونویسی ادامه می‌یابد، به این معنی که این هایپرمتیلاسیون می‌تواند به‌عنوان بخشی از فرآیند پرایمینگ مفید باشد. به‌این‌ترتیب، قرارگیری گیاه در معرض یک عامل پرایمینگ ممکن است باعث فعال شدن ژن یا مجموعه‌ای از ژن‌ها شود، به‌طوری که به‌جای بازگشت به حالت خاموش پس از حذف محرک، یک علامت

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.5]

اپی‌ژنتیکی باقی بماند که ممکن است به پاسخ سریع‌تر و قوی‌تر در مواجهه‌های بعدی با تنش منجر شود. به‌طور کلی، تغییرات هیستونی، متیلاسیون DNA، RNAهای کوچک تنظیمی و عوامل رونویسی به‌عنوان مکانیسم‌های کلیدی در حافظه تنش گیاهان عمل می‌کنند.



شکل ۱- شمای کلی پاسخ‌های مختلف گیاه به عوامل تنش‌زای غیرزیستی مختلف در بهبود مدیریت تنش که نشان دهنده حافظه اولیه و حافظه تنش است (شکل برگرفته از Sharma et al. 2022).

Figure 1. The overview of different plant responses to different abiotic stress factors in improving stress management, which shows primary memory and stress memory (Figure taken from Sharma et al. 2022).

به‌طور کلی تغییرات هیستونی، متیلاسیون DNA، RNA های کوچک تنظیمی، و عوامل رونویسی از مهمترین عوامل دخیل در وقوع حافظه تنش می‌باشند. کلیه این تغییرات ممکن است در سطح رونویسی و یا ترجمه رخ دهند. بعلاوه این تغییرات ممکن است در سطح تقسیمات میتوزی (درون نسلی و یا غیر قابل توارث) و یا در سطح تقسیم میوزی رخ داده و قابل توارث به نسل بعد باشند. این تغییرات ممکن است به تنهایی یا در تعامل با هم یک پاسخ حافظه ایجاد کنند. به‌عنوان مثال، ممکن است RNAهای غیرکدکننده با تأثیرگذاری مکرر بر روی توزیع علایم اپی‌ژنتیک، بیان ژن‌ها را در سطح رونویسی و یا پس از رونویسی کنترل کنند و بنابراین نقش مهمی در ایجاد حافظه تنش ایفا نمایند (Sharma *et al.* 2022). از سوی دیگر، تنظیم رونویسی نتیجه اثرات ترکیبی ویژگی‌های ساختاری کروماتین و برهمکنش عوامل رونویسی است. تنظیم رونویسی توسط فاکتورهای رونویسی (*TFs*) گام اصلی برای استقرار شبکه بیان ژن است و در کنترل حافظه تنش دخیل بوده است (Crisp *et al.* 2016). بنابراین، در مقاله حاضر به‌طور خلاصه یافته‌های فعلی در مورد مکانیسم‌های تنظیم بیان ژن مرتبط با حافظه تنش خشکی را بیان می‌کنیم.

تغییرات هیستون: تغییرات هیستونی شامل فرآیندهایی مانند متیلاسیون، استیلاسیون، فسفوریلاسیون، ADP-ریبوزیلاسیون و سومیلاسیون است که از طریق اصلاحات کووالانسی روی انتهای N هیستون‌ها رخ می‌دهند (Khan and Zinta 2016; Zentner and Henikoff 2013). متیلاسیون هیستون می‌تواند به صورت تک‌متیلاسیون، دی‌متیلاسیون یا تری‌متیلاسیون باشد و عمدتاً روی بقایای لیزین و آرژنین انجام می‌شود

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.5]

(Zentner and Henikoff 2013; Bannister and Kouzarides 2011). مطالعات روی پروفایل‌های تری‌متیلاسیون لیزین ٤ و لیزین ۲۷ در هیستون H3 (*H3K4me3* و *H3K27me3*) برای پنج ژن حافظه تنش خشکی در گیاه آرابیدوپسیس نشان داده‌اند که این تغییرات به پاسخ‌های حافظه‌ای متفاوتی منجر می‌شوند و فعالیت‌های متنوع رونویسی در طی دوره‌های آبیاری مجدد ایجاد می‌کنند (Liu et al. 2014). برای مثال، *H3K27me3* که به‌عنوان یک نشانگر کروماتینی مهارکننده شناخته می‌شود، جلوی بیان ژن‌های مرتبط با رشد را می‌گیرد، اما رونویسی ژن‌های مرتبط با تنش خشکی را متوقف نمی‌کند (Liu et al. 2014). در تحقیق دیگری، پروفایل تغییرات هیستونی و نوکلئوزومی ژن‌های دخیل در پاسخ به تنش خشکی (مانند *RD20*، *RD29A* و گالاکتینول سنتاز یا *GOLS2*) در آرابیدوپسیس بررسی شد. نتایج نشان داد که این تغییرات در طی انتقال از تنش خشکی به آبیاری مجدد دستخوش تغییر می‌شوند (Kim et al. 2012). همچنین، حضور RNA پلیمراز II که با رونویسی فعال مرتبط است، در تنش خشکی افزایش یافت ولی در مرحله آبیاری مجدد کاهش پیدا کرد. این یافته‌ها نشان می‌دهند که تغییرات *H3K4me3* می‌توانند در حافظه رونویسی این ژن‌ها نقش داشته باشند (Kim et al. 2012). همچنین، دینگ و همکاران (Ding et al. 2012) گزارش کردند که فسفوریلاسیون سرین ۵ (*Ser5P*) و H3K4me3 در طی آبیاری مجدد ثابت باقی مانده‌اند، در حالی که سطح بیان ژن‌های وابسته به حافظه تنش به حالت پایه بازگشته است. این مسئله نشان‌دهنده نقش کلیدی این تغییرات در حفظ حافظه تنش خشکی است.

استیلاسیون هیستون نیز با افزودن گروه‌های استیل به بقایای لیزین انجام می‌شود که بار مثبت این اسیدآمینه را خنثی کرده و بیان ژن را فعال می‌سازد (Vyse et al. 2020; Khan and Zinta 2016). به‌عنوان نمونه، استیلاسیون لیزین ۹ در H3 (*H3K9ac*) با فعال‌سازی بیان ژن در شرایط خشکی ارتباط مستقیم دارد (Kim et al. 2012). تحقیقات روی ذرت نشان داده است که تغییرات هیستونی القاء شده توسط تنش خشکی می‌توانند حتی پس از رفع تنش نیز پایدار بمانند. از بین این تغییرات، H3K4me3 بیشترین ارتباط را با تغییرات بیان ژن نسبت به *H3K27me3* و *H3K9ac* دارد (Forestan et al. 2020). در گیاه خزه *Physcomitrella patens*، بررسی نشانگرهای هیستونی در کل ژنوم به منظور مطالعه پویایی آنها طی رشد و تنش خشکی انجام شده است (Widiez et al. 2014). در این مطالعه، نشانگرهای فعال‌کننده‌ای مانند *H3K4me3*، *H3K27Ac* و *H3K9Ac* تغییرات قابل توجهی را در پاسخ به رشد و تنش خشکی نشان دادند (Widiez et al. 2014). در گیاه کلزا، مشخص شد که تنش خشکی می‌تواند حافظه‌ای را ایجاد کند که از پایه شلغم به پیوندک کلزا منتقل شود (Luo et al. 2020). این انتقال از طریق تغییرات هیستونی مانند *H3K4me3* در ژن *P5CS1-2* صورت می‌گیرد. همچنین، یک مطالعه روی گندم نشان داد که تغییرات هیستونی ناشی از تنش خشکی، به‌ویژه در نواحی پروموتوری ژن‌ها، می‌توانند عملکرد این ژن‌ها را در نسل‌های بعدی تثبیت کنند. این یافته‌ها نشان می‌دهند که تغییرات هیستونی مانند *H3K27me3* و *H3K4me3* نقش مهمی در تنظیم پاسخ‌های گیاهی به تنش خشکی دارند، به‌ویژه در شرایط تنش‌های مکرر. این تغییرات می‌توانند پاسخ‌های ژنی طولانی‌مدت را تنظیم کنند و در نهایت موجب افزایش تحمل خشکی در نسل‌های بعدی شوند. علاوه بر این، هورمون‌های گیاهی مانند اسید آبسیزیک و سالیسیلیک اسید نیز به‌عنوان تنظیم‌کننده‌های اصلی حافظه تنش خشکی شناخته شده‌اند و از طریق تغییرات هیستونی و تنظیم بیان ژن به یادآوری حافظه تنش خشکی کمک می‌کنند.

متیلاسیون DNA و حافظه تنش

متیلاسیون DNA یک تغییر اپی‌ژنتیک است که با افزوده شدن گروه متیل به کربن پنجم سیتوزین رخ می‌دهد(Feng and Jacobsen 2011). در اثر عمل متیلاسیون، توالی DNA ژن‌ها تغییر نمی‌کند، ولی عمل ژن در پاسخ به محرک‌های محیطی خارجی تغییر می‌کند. عموماً، رویدادهای دی‌متیلاسیون با فعال‌سازی ژن‌ها مرتبط است، در حالی که متیلاسیون در نواحی تنظیم‌کننده یا کدکننده مانع بیان ژن‌های هدف می‌شود (Sharma et al. 2022). این تغییرات معمولاً توسط نسل‌های آینده به ارث می‌رسند تا حافظه اپی‌ژنتیکی شکل بگیرد، که احتمالاً منجر به اصلاح ارقام زراعی مقاوم به تنش می‌شود.

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.5]

جدول ۱- ژن‌های مرتبط با حافظه تنش در گیاهان و نقش‌های آن‌ها در پاسخ به تنش‌های محیطی

نام ژن	عملکرد ژن	تغییرات هیستونی مرتبط	گیاه مورد مطالعه	منبع
RD29A	تنظیم پاسخ‌های گیاه به تنش خشکی	*H3K4me3* ، *H3K27me3*	*Arabidopsis thaliana*	Kim et al. 2012
RD20	دخیل در تنظیم پاسخ‌های اکسیداتیو به تنش	*H3K4me3*	*Arabidopsis thaliana*	Kim et al. 2012
GOLS2	سنتز گالاکتینول برای حفاظت سلولی در برابر تنش	*H3K4me3*	*Arabidopsis thaliana*	Kim et al. 2012
P5CS1-2	سنتز پرولین برای تحمل تنش	*H3K4me3*	*Brassica rapa*	Luo et al. 2020
WRKY	تنظیم شبکه‌های سیگنال‌دهی تحت تنش	*H3K27me3*	*Triticum aestivum* (گندم)	Kong et al. (2020)
ABI1	تنظیم سیگنال‌دهی ABA در تنش‌های محیطی	*H3K4me3* ، *H3K27me3*	*Zea mays* (ذرت)	Forestan et al. 2020
DREB2A	تنظیم پاسخ‌های مرتبط با خشکی و دما	*H3K9ac* ،*H3K4me3*	*Arabidopsis thaliana*	Chung et al. (2022)
LTP3	دخیل در تشکیل لایه‌های حفاظتی در سلول	*H3K27me3*	*Oryza sativa* (برنج)	Vyse et al. 2020
HSFA2	تنظیم پاسخ‌های مرتبط با شوک گرمایی و خشکی	*H3K9ac* ،*H3K4me3*	*Arabidopsis thaliana*	Zentner and Henikoff 2013

نتاج خودگشن گیاهان حساس به تنش، تحت تنش خشکی بعدی نسبت به محیط شاهد افزایش سطوح دی‌متیلاسیون DNA را در ژن‌های *P5CS* و *OAT-δ* نشان دادند. این امر به‌وضوح نشان داد که تجمع پرولین طی تنش خشکی مکرر به‌وسیله متیلاسیون DNA تسهیل شده است، و بدین وسیله بیان این ژن‌ها افزایش یافته است. پایداری دی‌متیلاسیون DNA این ژن‌ها از طریق افزایش تجمع پرولین و متعاقباً سطوح بالاتر بیان ژن‌ها هم در گیاهان یک بار تنش دیده و هم در گیاهان دو بار تنش دیده رشد یافته تحت شرایط بدون تنش، مشاهده شد (Zhang et al. 2013). مطالعات اخیر نشان داده‌اند که تغییرات متیلاسیون DNA می‌تواند موجب تثبیت پاسخ‌های ژنی در برابر تنش خشکی شده و به گیاهان کمک کند تا تحمل بیشتری نسبت به تنش‌های مکرر نشان دهند (Shi et al. 2022). بررسی نقش تغییرات متیلاسیون DNA در سازگاری برنج به تنش خشکی مداوم، ظهور غیرتصادفی موتاسیون‌های اپی‌ژنتیکی القاء شده در اثر تنش خشکی را نشان داد (Zheng et al. 2017)، که با یافته‌های پیشین که القای موتاسیون DNA مکان اختصاصی را نشان دادند، مطابقت دارد (Zheng et al. 2013). نویسندگان خاطر نشان کردند که تغییرات متیلاسیون DNA القاء شده به‌وسیله تنش خشکی در نسل‌های بعدی به ارث رسیدند. ژن‌های مرتبط با تغییرات فرانسلی متیلاسیون DNA مستقیماً در مسیرهای پاسخ‌گویی به تنش خشکی دخیل بودند. براساس تجزیه هستی‌شناسی (ontology) ژن‌های مرتبط با تغییرات فرانسلی و مداوم متیلاسیون ژن، محصولات این ژن‌ها در فرآیند نقل و انتقال سیگنال، توسعه گل‌ها و دگرگرده‌افشانی دخیل هستند. رابطه بین بیان ژن‌های حافظه تنش با نواحی DNA به‌طور متمایزی متیله شده نشان داد که ۵۳۷۳ رونوشت حافظه تنش می‌تواند به‌وسیله متیلاسیون DNA تنظیم شود (Li et al. 2019). کو و همکاران (Kou et al. 2021) فراتر از تنظیم بیان ژن، بررسی کردند که چگونه متیلاسیون DNA در حافظه تنش خشکی ارقام برنج تحت تنش‌های خشکی مکرر و تیمارهای ریکاوری دخیل است. این مطالعه تأیید کرد که نواحی به‌طور متمایزی متیله شده شناسایی شده (DMRها) تحمل تنش را با بیان ژن و تنظیم عناصر جابجا شونده وساطت می‌کنند. DMRهای حافظه تنش در ناحیه پروموتور *LOC_Os05g38150* و در بدنه ژن *LOC_Os08g33720* یافت شدند و مستقیماً بیان ژن‌های حافظه تنش خشکی در برنج را تنظیم کردند (Kou et al. 2021). تنش خشکی در مرحله رشد رویشی سطوح کلی متیلاسیون DNA را در سلول‌های نگهبان برنج تغییر داد، و این تغییرات زمانی که تنش خشکی در مرحله رشد زایشی به‌طور مکرر رخ می‌داد نیز، به‌دلیل ثبات ژنومی بیشتر در این مرحله، همچنان باقی ماندند (Auler et al. 2021). تجزیه و تحلیل بیان ژن در این مطالعه نشان داد که فراوانی پروتئین همبستگی

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.5]

مثبتی با بیان ژن‌های کدکننده آنها دارد. در یک مطالعه جدید در گیاه پنبه، نشان داده شد که تغییرات متیلاسیون DNA می‌تواند موجب افزایش عملکرد گیاهان در شرایط خشکی شود (Godwin and Farrona 2020). نوس و همکاران (Neves et al. 2017) تغییراتی را در الگوهای عمومی متیلاسیون DNA آشکار ساختند که با افزایش در سطوح ABA در مرکباتی که در معرض سه دوره خشکسالی قرار گرفتند، در مقایسه با گیاهانی که برای اولین بار تنش را تجربه کرده بودند، مطابقت داشت. با این وجود، مطالعه دیگری که تغییرات متیلاسیون گیاهان آرابیدوپسیسی را که پنج نسل متوالی در معرض تنش خشکی قرار گرفته بودند بررسی کرد، نتوانست حافظه فرانسلی را با متیلاسیون اپی‌ژنتیکی مرتبط سازد (Ganguly et al. 2017). در مجموع، شواهد زیادی نقش بارز مکانیسم‌های مبتنی بر کروماتین را در پاسخ‌های رونویسی حافظه تنش مرتبط با تنش خشکی نشان می‌دهند (Godwin and Farrona 2020). در یک مطالعه در هند، محققان نشان دادند که تغییرات متیلاسیون DNA تحت تأثیر خشکی متوالی در گیاهان برنج منجر به بهبود مقاومت به خشکی در نسل‌های بعدی شد. در این مطالعه، گیاهان برنج که در معرض خشکی قرار گرفتند، تغییرات قابل توجهی در متیلاسیون DNA در نواحی پروموتور ژن‌های مرتبط با پاسخ به خشکی نشان دادند. این تغییرات موجب تقویت پاسخ‌های دفاعی و افزایش تولید دانه در شرایط خشکی شد (Yin et al. 2024). در گیاه گندم، محققان توانستند نشان دهند که تغییرات متیلاسیون DNA در ژن‌های کدکننده پروتئین‌های مرتبط با تحمل خشکی موجب افزایش کارایی سیستم‌های آبیاری کم مصرف در کشاورزی می‌شود. این مطالعه نشان داد که تغییرات اپی‌ژنتیکی در نسل‌های متوالی گیاهان گندم باعث افزایش تحمل تنش خشکی و در نتیجه بهبود عملکرد محصول در مناطق کم آب شد (Harrington 2019). در یک مطالعه دیگر بر روی گیاهان پنبه، متیلاسیون DNA در بخش‌های خاصی از ژنوم تحت تأثیر تنش خشکی مکرر قرار گرفت و این تغییرات باعث بهبود توانایی گیاهان در مقابله با خشکی‌های شدید و طولانی شد. این تغییرات به نسل‌های بعدی منتقل شده و کیفیت الیاف پنبه را در شرایط خشک بهبود بخشید (Sharif et al. 2024).

مولکول‌های RNA و تغییرات ساختار کروماتین

تغییرات کروماتین می‌توانند از طریق تبادل هیستون‌ها و گونه‌های خاص هیستون، که به آن تغییر ساختار یا بازسازی کروماتین گفته می‌شود، به وجود آیند (Vyse et al. 2020). جایگزینی هیستون‌ها با انواع مختلفی که ویژگی‌های فیزیکی متفاوتی دارند، منجر به تغییرات اپی‌ژنتیک می‌شود. تالبرت و هنیکوف(Talbert and Henikoff 2014) پیشنهاد کردند که تبادل گونه‌های مختلف هیستون در کروماتین ممکن است مکانیسمی واسطه‌ای باشد که در مواجهه گیاهان با تغییرات محیطی اتفاق می‌افتد. ساختار کروماتین همچنین می‌تواند توسط مولکول‌های RNA(مانند SiRNAها، miRNAها وRNA های طویل غیرکدکننده) از طریق تغییرات DNA و استفاده از هیستون متیل ترانسفرازها تعدیل شود (Holoch and Moazed 2015). مطالعات اخیر نشان داده‌اند که RNAهای غیرکدکننده در تنظیم ساختار کروماتین و حافظه تنش خشکی نقش اساسی دارند، به‌ویژه در واکنش به تنش‌های مکرر و تأثیرات بلندمدت آن‌ها بر گیاهان (Gelaw and Sanan-Mishra 2021) متیلاسیون DNA هدایت شده توسط RNA ، سیتوزین را برای توالی‌های H=A, T (CHH یا C) به‌طور اختصاصی متیله می‌کند (Singroha and Sharma 2019). تحقیقات نشان داده‌اند که متیلاسیون هدایت شده توسط RNA در پاسخ به تنش‌های محیطی مانند خشکی در گیاهان باعث ایجاد تغییرات پایدار در کروماتین و تقویت حافظه تنش می‌شود (Akhter et al. 2021). موزگوا و همکاران (Mozgova et al. 2019) گزارش کردند کهRNA های غیرکدکننده نیز فاکتورهای مهمی در تنش و پاسخ‌های حافظه تنش هستند.

در نتیجه، تغییرات کروماتین و بیان ژن طی مراحل مختلف خشکی و آب‌رسانی مجدد در سطوح مختلف تنظیم می‌شوند. شواهد نشان می‌دهند که تنظیمات اپی‌ژنتیک مرتبط با RNAها و هیستون‌ها، به‌ویژه در تنش خشکی، می‌تواند به بهبود سازگاری گیاهان کمک کرده و تحمل خشکی را در نسل‌های بعدی افزایش دهد (Saeed et al. 2022). شواهد برای مکانیسم‌های اپی‌ژنتیک پاسخ‌های تنش و حافظه تنش در گیاهان افزایش یافته است، اما مطالعات بیشتری برای درک نقش حافظه تنش خشکی در سازگاری گیاهان به خشکی مورد نیاز است. به‌ویژه

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.5]

نیاز به بررسی بیشتر تعاملات بینRNA های غیرکدکننده و تغییرات کروماتین برای بهبود برنامه‌های اصلاح نباتی در مواجهه با تنش خشکی احساس می‌شود (Gallusci et al. 2023).

RNAهای تنظیمی و حافظه خشکی

مولکول‌های کوچک RNA یا microRNAها (miRNAs) از نواحی بین ژنی، توالی‌های تکراری، عناصر قابل انتقال (Transposable Elements) و شبه ژن‌ها (Pseudogenes) ایجاد می‌شوند و بیش از ۹۰ درصد از تمام رونوشت‌های RNA را تشکیل می‌دهند (Nguyen *et al.* 2022). این عناصر تنظیمی بیان ژن‌ها را در آبشارهای پیام‌رسانی و سایر مسیرهای رشدی تنظیم می‌کنند. ملنیک و همکاران Melnyk *et al.* (2011) گزارش کردند که حرکت سیستماتیک خشکی باعث حرکت RNAهای کوچک از طریق سمپلاست و بافت‌های آوندی به مریستم می شود که منجر به متیلاسیون DNA از طریق مسیر متیلاسیون هدایت شده با RNA (RNA-Directed DNA Methylation) می‌گردد. گزارش شده است که تنش خشکی بیان miRNAها را القاء می‌کند، این یافته این مولکول‌ها را تبدیل به کاندیدی مناسب برای توسعه تحمل خشکی می‌کند. دی گوئدس و همکاران (de Guedes *et al.* 2018) پروفایل بیانی miRNAها را در طول چرخه‌های مختلف تنش خشکی در *Coffea canephora* L.بررسی کردند و ۱۹۸ مولکول miRNA، ۲۱نوکلئوتیدی را شناسایی کردند، اغلب این miRNAها فاکتورهای رونویسی (*TFs*) را هدف قرار می‌دهند. براساس مقایسه پروفایل بیانی، *miR408* و *miR398* در چرخه‌های مختلف تنش خشکی افزایش بیان بالایی نشان دادند. چن و همکاران (Chen et al. 2023)نیز ارتباط RNAهای کوچک و هدف‌های آنها را با اثرات فرانسلی تنش خشکی گزارش کرده‌اند.

گزارش شده است که LncRNAها (Long Non Coding RNA) در حافظه کوتاه مدت خشکی در برنج نقش دارند. این RNAها به عنوان فاکتورهای حافظه در فعال کردن ژن‌های پیام‌رسان فیتوهورمون‌ها که در پاسخ حافظه خشکی نقش دارند، عمل می‌کنند. تجزیه و تحلیل ارتباط lncRNAها و mRNAهای مرتبط، سه رونوشت mRNA مربوط به حافظه تنش (*TCONS_00028567*، *OS02T0626200-01* و *OS04T0412225-00*) را شناسایی کرد که در مسیرهای مختلف پاسخ به تنش نقش دارند. در *Panicum virgatum*، سطوح بیان lncRNA هایی که بیوسنتز ABA و تری‌هالوز را هدف قرار می‌دهند در هر دو چرخه خشکی اول و دوم افزایش یافت، اما lncRNAهایی که آبشارهای پیام‌رسان اتیلن را تنظیم می‌کنند در چرخه دوم سرکوب شدند و در نتیجه مانع از پیری برگ‌ها شدند و رشد گیاه تضمین را کردند (Zhang *et al.* 2018).

عوامل رونویسی و عوامل تنظیم کننده رونویسی در طول دوره‌های مکرر خشکی

تجمع فاکتورهای رونویسی (*TFs*) یکی دیگر از مکانیسم‌های احتمالی دخیل در حافظه خشکی در گیاهان است (Ding et al.2012) . به‌عنوان مثال، سطح رونوشت و پروتئین عوامل رونویسی *ABF* نشان داد که *ABF3* و *ABF4* رفتار حافظه رونویسی از خود نشان می‌دهند، اگرچه سطح پروتئین در پاسخ به تنش خشکی مکرر به‌طور جزئی افزایش یافته است (Virlouvet et al. 2018). مطالعات جدیدتر نیز نشان داده‌اند که افزایش تجمع *ABF3* و *ABF4* پس از مواجهه با تنش خشکی مکرر، نقش مهمی در تثبیت پاسخ‌های رونویسی در نسل‌های بعدی دارد، که به‌طور قابل توجهی بر سازگاری گیاه به خشکی تأثیر می‌گذارد (Juneja et al. 2023).

در مطالعه‌ای به‌منظور بررسی علائم اپی‌ژنتیک سازگاری با تنش در گیاه ذرت، Forestan et al. (2020) هفت روز پس از بهبود خشکی، افزایش بیان عوامل رونویسی شناخته شده‌ای همچون *AP2/EREBP*، *NAC* و *WRKY* را گزارش کردند. این عوامل رونویسی در تنظیم پاسخ به خشکی و یادآوری حافظه تنش نقش اساسی دارند و در نسل‌های بعدی گیاهان تأثیرات پایداری از خود به جا می‌گذارند، به‌ویژه در گیاهانی که تحت شرایط تنش خشکی متوالی قرار گرفته‌اند (Kambona et al. 2023).

عوامل رونویسی علاوه بر تنظیم بیان ژن، ممکن است با تنظیم ویژگی‌های اپی‌ژنتیکی از جمله متیلاسیون DNA و تغییرات هیستونی، حافظه تنش خشکی را تقویت کنند. مطالعات جدید نیز نشان داده‌اند که این عوامل رونویسی می‌توانند با تغییرات اپی‌ژنتیکی مرتبط با حافظه تنش،

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]
[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.5]

پاسخ‌های گیاه را در برابر خشکی‌های مکرر به‌طور طولانی‌مدت تنظیم کنند (Gallusci et al. 2023). پاسخ‌های رونویسی می‌توانند در گذر از شرایط تنش به محیط‌های نرمال تحت تأثیر تغییرات طولانی‌مدت در بیان عوامل رونویسی قرار گیرند. در گیاهان برنج نیز، تعاملات میان عوامل رونویسی مختلف مانند *WRKY* و *AP2/EREBP* با مسیرهای سیگنالی همچون ABA و JA شواهدی از سازگاری طولانی‌مدت در برابر خشکی فراهم کرده‌اند (Leng and Zhao 2020). عوامل رونویسی و نقش آن‌ها در تثبیت حافظه تنش خشکی نه‌تنها در پاسخ اولیه به تنش خشکی نقش دارند، بلکه می‌توانند حافظه تنش خشکی را در گیاهان تثبیت کنند. مطالعه‌ای در گیاهان گندم نشان داد که پس از مواجهه با خشکی‌های متوالی، تجمع پروتئین‌های *NAC* و *WRKY* در گیاهان موجب تقویت تحمل خشکی در نسل‌های بعدی می‌شود (Sharma et al. 2022). این تحقیق نشان داد که عوامل رونویسی در این گیاهان می‌توانند به‌عنوان حافظه اپی‌ژنتیکی عمل کرده و موجب بهبود واکنش‌های گیاهان در برابر خشکی‌های آینده شوند. علاوه بر آن، برخی از عوامل رونویسی مانند *AP2/EREBP* و *WRKY* در کنترل مسیرهای سیگنالینگ مرتبط با هورمون‌های گیاهی مانند اسید آبسیزیک (ABA) و اتیلن دخیل هستند که در پاسخ به تنش خشکی و تنظیم رفتار گیاهان بسیار مؤثرند (Margay et al. 2024). این هورمون‌ها، در تعامل با عوامل رونویسی، می‌توانند بیان ژن‌هایی که برای پاسخ به تنش خشکی ضروری هستند، تنظیم کنند و این پروسه به‌ویژه در گیاهان متحمل به خشکی مشاهده شده است.

بررسی‌های اخیر همچنین نشان داده‌اند که عوامل رونویسی می‌توانند با تنظیم تغییرات اپی‌ژنتیکی در ژن‌های خاص، به‌ویژه در نواحی پروموتور، موجب بهبود تحمل گیاهان در برابر خشکی‌های طولانی‌مدت شوند (Manna et al. 2021). این تغییرات ژنتیکی و اپی‌ژنتیکی که در اثر تنش خشکی ایجاد می‌شوند، می‌توانند به گیاهان کمک کنند که در نسل‌های بعدی، حافظه‌ای از شرایط خشکی داشته باشند و پاسخ‌های بهینه‌تری نسبت به تنش نشان دهند.

نتیجه‌گیری کلی و چشم اندازهای آینده

تغییرات در اپی‌ژنوم، ترانسکریپتوم، پروتئوم و متابولوم پس از مواجهه با تنش، باعث ایجاد حافظه تنش در گیاهان می‌شود. این حافظه به گیاهان این امکان را می‌دهد که در مواجهات بعدی با تنش، واکنش‌های سریع‌تر و مؤثرتری نشان دهند. تحقیقات اخیر نشان داده‌اند که پدیده حافظه تنش می‌تواند برای بهبود تحمل گیاهان به تنش‌های مختلف مورد بهره‌برداری قرار گیرد، اما برای این منظور به یک رویکرد جامع و یکپارچه نیاز است. این رویکرد باید شامل شناسایی ژن‌های مرتبط با حافظه تنش، تغییرات اپی‌ژنتیکی، و تنظیم سیگنال‌دهی‌های هورمونی باشد که پاسخ‌های گیاه را در برابر تنش‌ها بهبود می‌دهند. مطالعات نشان داده‌اند که تغییرات اپی‌ژنتیکی نظیر هیدروکسیل‌سازی هیستونی (مانند *H3K4me3* و *H3K27me3*) و سیگنال‌دهی هورمون‌هایی مانند اسید آبسیزیک و اسید جیبرلیک، به همراه متابولیت‌هایی همچون پرولین و آنتی‌اکسیدان‌ها (اسکوربات پراکسیداز)، نقش‌های کلیدی در تقویت حافظه تنش ایفا می‌کنند. این تغییرات اپی‌ژنتیکی می‌توانند مناطق خاصی از ژنوم گیاه را در حالت «مجاز» نگه دارند و باعث شوند که گیاه برای مواجهات بعدی با تنش‌ها پاسخ‌های قوی‌تر و مؤثرتری ارائه دهد. این پدیده می‌تواند فرصت‌های جدیدی را برای به‌نژادگران و محققان فراهم کند تا ژن‌های حافظه را شناسایی کرده و آنها را به‌گونه‌ای تنظیم کنند که گیاه به‌طور فعال مکانیسم‌های تحمل تنش را در صورت مواجهه با تنش‌های بعدی فعال کند. به‌ویژه، این امکان وجود دارد که با اصلاح اپی‌ژنتیکی، گیاهانی تولید شوند که در شرایط مختلف آب و هوایی با تحمل بالاتری روبه‌رو شوند. به‌طور کلی، با توجه به اینکه چگونگی ایجاد و تقویت حافظه تنش در گیاهان هنوز به‌طور کامل درک نشده است، تحقیقات بیشتری برای بررسی تأثیر پرایمینگ بر جمعیت گیاه و ساختارهای آن ضروری است. همچنین، بررسی چگونگی تقویت و طولانی‌تر کردن اثرات مثبت حافظه تنش می‌تواند به ما کمک کند تا روش‌های مؤثری برای بهبود تحمل تنش در گیاهان تحت شرایط متغیر محیطی و تغییرات اقلیمی پیدا کنیم. این تحقیقات می‌توانند به توسعه استراتژی‌های جدید در اصلاح و بهبود محصولات زراعی متحمل به تنش‌ها، به‌ویژه در شرایط تغییرات اقلیمی، کمک کنند.

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.5]

References

منابع

Akhter, Z., Bi, Z., Ali, K., Sun, C., Fiaz, S., Haider, F. U., & Bai, J. (2021). In response to abiotic stress, DNA methylation confers epigenetic changes in plants. Plants, 10 (6), 1096.

Auler, P. A., do Amaral, M. N., Braga, E. J. B., & Maserti, B. (2021). Drought stress memory in rice guard cells: Proteome changes and genomic stability of DNA. Plant Physiology and Biochemistry, 169, 49-62. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.10.028

Banerjee, A., & Roychoudhury, A. (2017). Epigenetic regulation during salinity and drought stress in plants: Histone modifications and DNA methylation. Plant Gene, 11, 199-204.

Bannister, A. J., & Kouzarides, T. (2011). Regulation of chromatin by histone modifications. Cell Research, 21, 381-395. https://doi.org/10.1038/cr.2011.22

Beckers, G. J. M., Jaskiewicz, M., Liu, Y., Underwood, W. R., He, S. Y., Zhang, S., & Conrath, U. (2009). Mitogen-activated protein kinases 3 and 6 are required for full priming of stress responses in Arabidopsis thaliana. Plant Cell, 21, 944-953.

Berger, S. L. (2007). The complex language of chromatin regulation during transcription. Nature, 447, 407-412.

Berry, S., & Dean, C. (2015). Environmental perception and epigenetic memory: mechanistic insight through FLC. Plant Journal, 83, 133-148.

Berry, S., Hartley, M., Olsson, T. S., Dean, C., & Howard, M. (2015). Local chromatin environment of a Polycomb target gene instructs its own epigenetic inheritance. Elife, 4, e07205.

Bruce, T. J., Matthes, M. C., Napier, J. A., & Pickett, J. A. (2007). Stressful "memories" of plants: evidence and possible mechanisms. Plant Science, 173, 603-608.

Chakrabortee, S., Byers, J. S., Jones, S., Garcia, D. M., Bhullar, B., Chang, A., She, R., Lee, L., Fremin, B., Lindquist, S., & Jarosz, D. F. (2016). Intrinsically disordered proteins drive emergence and inheritance of biological traits. Cell, 167, 369-381. https://doi. org/10.1016/j.cell.2016.09.017

Chen, S., Dang, D., Liu, Y., Ji, S., Zheng, H., Zhao, C., Dong, X., Li, C., Guan, Y., & Zhang, A. (2023). Genome-wide association study presents insights into the genetic architecture of drought tolerance in maize seedlings under field water-deficit conditions. Frontiers in Plant Science, 14, 1165582.

Chung, S., Kwon, C., & Lee, J.-H. (2022). Epigenetic control of abiotic stress signaling in plants. Genes & Genomics, 44, 267-278.

Conrath, U. (2011). Molecular aspects of defence priming. Trends in Plant Science, 16, 524-531.

Crisp, P. A., Ganguly, D., Eichten, S. R., Borevitz, J. O., & Pogson, B. J. (2016). Reconsidering plant memory: intersections between stress recovery, RNA turnover, and epigenetics. Science Advances, 2 (2), e1501340.

de Freitas Guedes, F. A., Menezes-Silva, P. E., DaMatta, F. M., & Alves-Ferreira, M. (2019) Using transcriptomics to assess plant stress memory. Theoretical and Experimental Plant Physiology, 31, 47-58.

de Guedes, F. A. F., Nobres, P., Ferreira, D. C. R., Menezes-Silva, P. E., Ribeiro- Alves, M., Correa, R. L., DaMatta, F. M., & Alves-Ferreira, M. (2018). Transcriptional memory contributes to drought tolerance in coffee (Coffea canephora) plants. Environmental and Experimental Botany, 147, 220-233.

Ding, Y., Fromm, M., & Avramova, Z. (2012). Multiple exposures to drought 'train' transcriptional responses in Arabidopsis. Nature Communications, 3, 740.

Feng, S., & Jacobsen, S. E. (2011). Epigenetic modifications in plants: An evolutionary perspective. Current Opinion in Plant Biology, 14(2), 179-186.

Forestan, C., Farinati, S., Zambelli, F., Pavesi, G., Rossi, V., Varotto, S. (2020). Epigenetic signatures of stress adaptation and flowering regulation in response to extended drought and recovery in Zea mays. Plant, Cell & Environment, 43(1), 55-75. https://doi.org/10.1111/pce.13660

Gallusci, P., Agius, D. R., Moschou, P. N., Dobránszki, J., Kaiserli, E., & Martinelli, F. (2023). Deep inside the epigenetic memories of stressed plants. Trends in Plant Science, 28 (2), 142-153.

Galviz, Y. C., Ribeiro, R. V., & Souza, G. M. (2020). Yes, plants do have memory. Theoretical and Exerimental. Plant Physiology, 32, 195-202.

Ganguly, D. R., Crisp, P. A., Eichten, S. R., & Pogson, B. J. (2017). The arabidopsis DNA methylome is stable under transgenerational drought stress. Plant Physiology, 175(4), 1893-1912. https://doi.org/10.1104/pp.17.00744

Gelaw, T. A., & Sanan-Mishra, N. (2021). Non-coding RNAs in response to drought stress. International journal of molecular sciences, 22 (22), 12519.

Godwin, J., & Farrona, S. (2020). Plant epigenetic stress memory induced by drought: a physiological and molecular perspective. In: Farrona, S. (Ed), Plant epigenetics and epigenomics (Second edition). Springer, Newyork.

Harrington, S. (2019). Understanding the molecular and genetic mechanisms regulating senescence in wheat, University of East Anglia. https://ueaeprints.uea.ac.uk/id/eprint/74201

Hilker, M., Schwachtje, J., Baier, M., et al. (2016). Priming and memory of stress responses in organisms lacking a nervous system. Biological Reviews, 91, 1118-1133. https:// doi. org/ 10. 1111/ brv. 12215

Holoch, D., & Moazed, D. (2015). RNA-mediated epigenetic regulation of gene expression. Nature Reviews Genetics, 16, 71-84. https://doi.org/10.1038/nrg3863

Juneja, S., Saini, R., Mukit, A., & Kumar, S. (2023). Drought priming modulates ABF, GRFs, related microRNAs and induce metabolic adjustment during heat stress in chickpea. Plant Physiology and Biochemistry, 203, 108007.

Kambona, C. M., Koua, P. A., Léon, J. & Ballvora, A. (2023). Stress memory and its regulation in plants experiencing recurrent drought conditions. Theoretical and Applied Genetics, 136(2), 26.

Khan, A., & Zinta, G. (2016). Drought stress and chromatin: an epigenetic perspective. In: Hossain, M. A., Wani, S. H., Bhattacharjee, S., Burritt, D. J., Tran, L. P. (Eds), Drought stress tolerance in plants, vol 2. (pp. 571-586). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-32423-4_21

Kim, J. M., To, T. K., Ishida, J., Matsui, A., Kimura, H., & Seki, M. (2012). Transition of chromatin status during the process of recovery from drought stress in Arabidopsis thaliana. Plant and Cell Physiology, 53, 847-856.

Koc, A., Markovic, D., Ninkovic, V., & Martinez, G. (2020). Molecular mechanisms regulating priming and stress memory. In: Priming-mediated Stress and Cross-Stress Tolerance in Crop Plants. (pp. 247-265). Academic Press.

Kong, L., Liu, Y., Wang, X., & Chang, C. (2020). Insight into the role of epigenetic processes in abiotic and biotic stress response in wheat and barley. International journal of molecular sciences, 21 (4), 1480.

Kou, S., Gu, Q., Duan, L., Liu, G., Yuan, P., Li, H., Wu, Z., Liu, W., Huang, P., & Liu, L. (2021). Genome-wide bisulphite sequencing uncovered the contribution of DNA methylation to rice short-term

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.5]

drought memory formation. Journal of Plant Growth Regulation, 41, 2903-2917. https://doi.org/10.1007/s00344-021-10483-3

Leng, P., & Zhao, J. (2020). Transcription factors as molecular switches to regulate drought adaptation in maize. Theoretical and Applied Genetics, 133, 1455-1465.

Li, P., Yang, H., Wang, L., Liu, H., Huo, H., Zhang, C., Liu, A., Zhu, A., Hu, J., Lin, Y., & Liu, L. (2019). Physiological and transcriptome analyses reveal short-term responses and formation of memory under drought stress in rice. Frontiers in Genetics, 10, 55. https://doi.org/10.3389/fgene.2019.00055

Liu, H., Able, A. J., & Able, J. A. (2021a). Priming crops for the future: rewiring stress memory. Trends in Plant Sciebnce, 27(7), 699-716. doi: 10.1016/j.tplants.2021.11.015

Liu, H., Able, A. J., & Able, J. A. (2021b). Small RNAs and their targets are associated with the transgenerational effects of water-deficit stress in durum wheat. Scientific Reports, 11, 3613. https://doi.org/10.1038/s41598-021-83074-7

Liu, N., Ding, Y., Fromm, M., & Avramova, Z. (2014). Different gene-specific mechanisms determine the 'revised-response' memory transcription patterns of a subset of A. thaliana dehydration stress responding genes. Nucleic Acids Research, 42, 5556-5566.

Luo, L., Zheng, Y., Gao, Z., Chen, Q., Kong, X., & Yang, Y. (2020). Grafting improves drought stress memory by increasing the P5CS1 gene expression in Brassica rapa. Plant and Soil, 452, 61-72. https://doi. org/10.1007/s11104-020-04547-8

Mahmood, T., Khalid, S., Abdullah, M., Ahmed, Z., Shah, M. K. N., Ghafoor, A., & Du, X. (2020). Insights into drought stress signaling in plants and the molecular genetic basis of cotton drought tolerance. Cells, 9, 105.

Manna, M., Thakur, T., Chirom, O., Mandlik, R., Deshmukh, R., & Salvi, P. (2021). Transcription factors as key molecular target to strengthen the drought stress tolerance in plants. Physiologia Plantarum, 172 (2), 847-868.

Margay, A. R., Mehmood, A., & Bashir, L. (2024). Review on Hormonal Regulation of Drought Stress Response in Plants. International Journal of Plant & Soil Science, 36(8), 902-916. https://www.sdiarticle5.com/review-history/119983

Melnyk, C. W., Molnar, A., & Baulcombe, D. C. (2011). Intercellular and systemic movement of RNA silencing signals. EMBO Journal, 30(17), 3553-3563.

Mozgova, I., Mikulski, P., Pecinka, A., & Farrona, S. (2019). Epigenetic mechanisms of abiotic stress response and memory in plants. In: Alvarez-Venegas, R., De-la-Peña, C., Casas-Mollano, J. A. (Eds), Epigenetics in plants of agronomic importance: fundamentals and applications. (pp. 1-64). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-14760-0_1

Neves, D. M., Almeida, L. A. D. H., Santana-Vieira, D. D. S., Freschi, L., Ferreira, C. F., Soares Filho, W. D. S., Costa, M. G. C., Micheli, F., Coelho Filho, M. A., & Gesteira, A. D. S. (2017). Recurrent water deficit causes epigenetic and hormonal changes in citrus plants. Scientific Reports, 7, 13684. https://doi. org/10.1038/s41598-017-14161-x

Nguyen, N. H., Vu, N. T., & Cheong, J. J. (2022). Transcriptional stress memory and transgenerational inheritance of drought tolerance in plants. International Journal of Molecular Science, 23(21), 12918. https://doi.org/10.3390/ijms232112918

Oberkofler, V., Pratx, L., & B¨ aurle, I. (2021). Epigenetic regulation of abiotic stress memory: maintaining the good things while they last. Current Opinion in Plant Biology, 61, 102007.

Rajak, J. (2021). A preliminary review on impact of climate change and our environment with reference to global warming. International Journal of Environmental Science, 10, 11-14.

Ramirez, D. A., Rolando, J. L., Yactayo, W., Monneveux, P., Mares, V., & Quiroz, R. (2015). Improving potato drought tolerance through the induction of long-term water stress memory. Plant Science, 238, 26-32.

Rashid, M. M., Vaishnav, A., Verma, R. K., Sharma, P., Suprasanna, P., & Gaur, R. (2022). Epigenetic regulation of salinity stress responses in cereals. Molecular Biology Reports, 49 (1): 761-772.

Saeed, F., Chaudhry, U. K., Bakhsh, A., Raza, A., Saeed, Y., Bohra, A., & Varshney, R. K. (2022). Moving beyond DNA sequence to improve plant stress responses. Frontiers in Genetics, 13, 874648.

Saeidnia, F., & Hamid, R. 2024. Drought stress memory and its relationship with morpho-physiological, biochemical and molecular changes in crop plants. Iranian Journal of Crop Sciences, 26(1), 71-93. (In Persian).

Saeidnia, F., Majidi, M. M., & Hosseini, E. (2023a). Simultaneous effect of water deficit and mating systems in fennel (Foeniculum vulgare mill.): Genetics of phytochemical compositions and drought tolerance. Agricultural Water Management, 277, 108122. https://doi.org/ 10.1016/j.agwat.2022.108122

Saeidnia, F., Majidi, M. M., & Mirlohi, A. (2021). Marker-trait association analysis for drought tolerance in smooth bromegrass. BMC Plant Biology, 21, 116. https:// doi. org/ 10. 1186/s12870- 021- 02891-0

Saeidnia, F., Majidi, M. M., Mirlohi, A., & Bahrami, S. (2019). Inheritance and combining ability of persistence and drought recovery in smooth bromegrass (Bromus inermis L.). Euphytica, 215, 177. https://doi.org/ s10681-019-2500-8

Saeidnia, F., Majidi, M. M., Mirlohi, A., Spanani, S., Karami, Z., & Abdollahi Bakhtiari, M. (2020a). A genetic view on the role of prolonged drought stress and mating systems on post-drought recovery, persistence and drought memory of orchardgrass (Dactylis glomerata L.). Euphytica, 216, 91.

Saeidnia, F., Majidi, M. M., Spanani, S., Abdollahi Bakhtiari, M., Karami, Z., & Hughes, N. (2020b). Genotypic-specific responses caused by prolonged drought stress in smooth bromegrass (Bromus inermis): Interactions with mating systems. Plant Breeding, 139, 1029-1041. doi:10.1111/pbr.12846

Saeidnia, F., Shoormij, F., Mirlohi, A., Soleimani Kartalaei, E., Mohammadi, M., & Sabzalian, M. R. (2023b). Drought adaptability of different subspecies of tetraploid wheat (Triticum turgidum) under contrasting moisture conditions: Association with solvent retention capacity and quality-related traits. PLoS ONE, 18(2), e0275412.

Santos-Rosa, H., Schneider, R., Bannister, A. J., Sherriff, J., Bernstein, B. E., Emre, N. T., Schreiber, S. L., Mellor, J., & Kouzarides, T. (2002). Active genes are tri-methylated at K4 of histone H3. Nature, 419, 407-411.

Savvides, A., Ali, S., Tester, M., & Fotopoulos, V. (2016). Chemical priming of plants against multiple abiotic stresses: mission possible? Trends in Plant Science, 21, 329-340.

Sharif, I., Aleem, S., Junaid, J. A., Ali, Z., Aleem, M., Shahzad, R., Farooq, J., Khan, M. I., Arshad, W., & Ellahi, F. (2024). Multiomics approaches to explore drought tolerance in cotton. Journal of Cotton Research, 7(1), 32.

Sharma, M., Kumar, P., Verma, V., Sharma, R., Bhargava, B., & Irfan, M. (2022). Understanding plant stress memory response for abiotic stress resilience: Molecular insights and prospects. Plant Physiology and Biochemistry, 179, 10-24.

Shi, M., Wang, C., Wang, P., Zhang, M., & Liao, W. (2022). Methylation in DNA, histone, and RNA during flowering under stress condition: A review. Plant Science, 324, 111431.

Singh, P., & Roberts, M. R. (2015). Keeping it in the family: transgenerational memories of plant defense. In: CAB Reviews: Perspectives in Agriculture. Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources, 10, 26. https://eprints.lancs.ac.uk/id/eprint/75338

Singroha, G., & Sharma, P. (2019). Epigenetic modifications in plants under abiotic stress. In: Meccariello, R. (Ed), Epigenetics. (pp. 1-14). IntechOpen, London.

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.5]

Song, J., Angel, A., Howard, M., & Dean, C. (2012). Vernalization-a cold-induced epigenetic switch. Journal of Cell Science, 125, 3723-3731.

Stief, A., Brzezinka, K., L¨ make, J., & B¨ aurle, I. (2014). Epigenetic responses to heat stress at different time scales and the involvement of small RNAs. Plant Signaling & Behavior, 9, e970430.

Sung, S., & Amasino, R. M. (2004). Vernalization in Arabidopsis thaliana is mediated by the PHD finger protein VIN3. Nature, 427, 159-164.

Talbert, P. B., & Henikoff, S. (2014). Environmental responses mediated by histone variants. Trends in Cell Biology, 24, 642-650. https://doi.org/ 10.1016/j.tcb.2014.07.006

Ton, J., Jakab, G., Toquin, V., Flors, V., Iavicoli, A., Maeder, M. N., M'etraux, J. P., & Mauch Mani, B. (2005). Dissecting the β-aminobutyric acid-induced priming phenomenon in Arabidopsis. Plant Cell, 17, 987-999.

Tsuji, H., Saika, H., Tsutsumi, N., Hirai, A., & Nakazono, M. (2006). Dynamic and reversible changes in histone H3-Lys4 methylation and H3 acetylation occurring at submergence-inducible genes in rice. Plant and cell physiology, 47 (7), 995-1003.

Virlouvet, L., Avenson, T. J., Du, Q., Zhang, C., Liu, N., Fromm, M., Avramova, Z., & Russo, S. E. (2018). Dehydration stress memory: gene networks linked to physiological responses during repeated stresses of Zea mays. Frontiers in Plant Science, 9, 1058.

Vyse, K., Faivre, L., Romich, M., Pagter, M., Schubert, D., Hincha, D. K., & Zuther, E. (2020). Transcriptional and post-transcriptional regulation and transcriptional memory of chromatin regulators in response to low temperature. Frontiers in Plant Science, 11, 39. https://doi. org/10.3389/fpls.2020.00039

Widiez, T., Symeonidi, A., Luo, C., Lam, E., Lawton, M., & Rensing, S. A. (2014). The chromatin landscape of the moss Physcomitrella patens and its dynamics during development and drought stress. Plant Journal, 79, 67-81.

Wojtyla, Ł., Paluch-Lubawa, E., Sobieszczuk-Nowicka, E., & Garnczarska, M. (2020). Drought stress memory and subsequent drought stress tolerance in plants. (pp. 115-131). In: Hossain, M. A et al. (Eds), Priming-mediated stress and cross-stress tolerance in crop plants. Elsevier, Amsterdam. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-817892-8.00007-6

Yin, M., Wang, S., Wang, Y., Wei, R., Liang, Y., Zuo, L., Huo, M., Huang, Z., Lang, J., & Zhao, X. (2024). Impact of Abiotic Stress on Rice and the Role of DNA Methylation in Stress Response Mechanisms. Plants, 13 (19), 2700.

Zentner, G. E., & Henikoff, S. (2013). Regulation of nucleosome dynamics by histone modifications. Nature Structural & Molecular Biology, 20, 259-266. https:// doi.org/10.1038/nsmb.2470

Zhang, C., Tang, G., Peng, X., Sun, F., Liu, S., & Xi, Y. (2018). Long noncoding RNAs of switchgrass (Panicum virgatum L.) in multiple dehydration stresses. BMC Plant Biology, 18, 79. https://doi.org/10.1186/s12870-018-1288-3

Zhang, C. Y., Wang, N. N., Zhang, Y. H., Feng, Q. Z., Yang, C. W., & Liu, B. (2013). DNA methylation involved in proline accumulation in response to osmotic stress in rice (Oryza sativa). Genetics and Molecular Research, 12(2), 1269-1277. https://doi.org/10.4238/2013.April.17.5

Zhang, C., Tang, G., Peng, X., Sun, F., Liu, S., & Xi, Y. (2018). Long noncoding RNAs of switchgrass (Panicum virgatum L.) in multiple dehydration stresses. BMC Plant Biology, 18, 79. https://doi.org/10.1186/s12870-018-1288-3

Zhao, T., Zhan, Z., & Jiang, D. (2019). Histone modifications and their regulatory roles in plant development and environmental memory. Journal of genetics and genomics, 46 (10), 467-476.

Zheng, X., Chen, L., Li, M., Lou, Q., Xia, H., Wang, P., Li, T., Liu, H., & Luo, L. (2013). Transgenerational variations in DNA methylation induced by drought stress in two rice varieties with distinguished difference to drought resistance. PLoS ONE, 8(11), e80253. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080253

Zheng, X., Chen, L., Xia, H., Wei, H., Lou, Q., Li, M., Li, T., & Luo, L. (2017). Transgenerational epimutations induced by multi-generation drought imposition mediate rice plant's adaptation to drought condition. Scientific Reports, 7, 39843.

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-29]

[DOI: 10.61882/gebsj.13.1.5]