

DOR: 20.1001.1.23223243.2021.19.1.29.0

حافظه تنش خشکی و ارتباط آن با تغییرات مورفو-فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و مولکولی در گیاهان زراعی

Drought stress memory and its relationship with morpho-physiological, biochemical and molecular changes in crop plants

فاطمه سعیدنیا^۱ و رسمیه حمید^۲

چکیده

سعیدنیا، ف. و ر. حمید. ۱۴۰۳. حافظه تنش خشکی و ارتباط آن با تغییرات مورفو-فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و مولکولی در گیاهان زراعی. نشریه علوم زراعی ایران. ۲۶ (۱): ۹۳-۷۱.

توزیع غیریکنواخت بارندگی ناشی از گرم شدن کره زمین، باعث وقوع تنش‌های غیرزیستی نامنظم و متعددی مانند تنش گرما، کم‌آبی، سرما یا ترکیبی از آنها در گیاهان خواهد شد. اصلاح گیاهان متحمل به تنش به دلیل عملکردهای واقعی و پایدار آنها، هدف اصلی به‌نژادگران گیاهی است. پاسخ‌های گیاهان به تنش خشکی در بسیاری از گونه‌های گیاهی مورد مطالعه قرار گرفته است، اما وقوع حافظه تنش و همچنین سازوکارهای بالقوه برای تنظیم حافظه تنش هنوز به‌خوبی شرح داده نشده است. مشاهده شده است که گیاهان به نحوی به رویدادهای گذشته پای‌بند هستند که این موضوع بدون تغییر ساختار ژنتیکی‌شان، آنها را با چالش‌های جدید سازگار می‌کند. این توانایی به گیاهان این امکان را می‌دهد تا با چالش‌های جدیدی که تعداد و شدت آنها افزایش می‌یابد، مقابله کنند. درک بهتر سازوکارهای مرتبط با حافظه تنش که باعث تغییر در بیان ژن‌ها می‌شوند و چگونگی ارتباط آنها با تغییرات فیزیولوژیک، بیوشیمیایی، متابولیک و مورفولوژیک، فرصت‌های جدیدی را برای اصلاح ژنوتیپ‌های متحمل به تنش از طریق رویکردهای به‌نژادی مولکولی و زیست‌فناوری فراهم خواهد آورد. در این مقاله انواع مختلف حافظه تنش گیاهان مورد بررسی قرار گرفته و با ارائه مثال‌هایی، نمایی کلی از حافظه تنش مرور شده است. در این نوشتار با تمرکز بر تنش خشکی و سازوکارهای مولکولی کنترل بیان ژن، پاسخ‌های حافظه رونویسی در سطح ژنوم و تغییرات هماهنگ اپی‌ژنتیکی و مولکولی در بیان شبکه‌های ژنی مرتبط با پاسخ‌های بیوشیمیایی و فیزیولوژیک گیاه پس از قرار گرفتن در معرض تنش خشکی مداوم، شرح داده شده است.

واژه‌های کلیدی: اپی‌ژنتیک، تغییر اقلیم، تنش خشکی، حافظه بین نسلی و حافظه فرانسلی

تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۱۲/۱۲ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۰۳/۳۰

۱- 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

(مکاتبه کننده) (پست الکترونیک: f.saeidnia@areeo.ac.ir)

۲- استادیار بخش تحقیقات به‌نژادی، مؤسسه تحقیقات پنبه کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، گرگان، ایران

Drought stress memory and its relationship with morpho-physiological, biochemical and molecular changes in crop plants

Saeidnia, F.¹ and Hamid, R.²

ABSTRACT

Saeidnia, F. and 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).

The uneven distribution of rainfall caused by global warming will lead to more irregular and multiple abiotic stresses such as heat, drought, cold stresses or the combination of them. Developing stress-tolerant plants is the purpose of most plant breeders to develop cultivars that are high yielding with yield stability. Plant responses to drought stress have been evaluated in many different species, but the occurrence of stress memory as well as the potential mechanisms for memory regulation have not yet been well described. It has been observed that plants are able to memorize past events in a way that adjusts their response to new challenges without changing their genetic constitution. This ability could enable the plants to face upcoming challenges. A better understanding of the mechanisms associated with the stress memory leading to change in gene expression and how they link to physiological, biochemical, metabolic and morphological changes would initiate diverse opportunities to plant breeders to develop stress-tolerant genotypes through molecular breeding or biotechnological methods. In this perspective, this review discusses different types of stress memory in crop plants and gives an overall view using general examples. Moreover, with focusing on drought stress, we demonstrate coordinated changes in epigenetic and molecular gene expression control mechanisms, the associated transcription memory responses at the genome level and integrated biochemical and physiological responses at cellular level following recurrent drought stress exposures. Indeed, coordinated epigenetic and molecular changes of expression of gene networks link to biochemical and physiological responses that facilitate acclimation and survival of crop plants during repeated drought stress.

Key words: Drought stress, Epigenetic, Climate change, Intergenerational memory and Transgenerational memory

Received: March, 2024 Accepted: June, 2024

1. Assistant Prof., Agricultural and Horticultural Science Research Department, Khorasan-e-Razavi Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Mashhad, Iran (Corresponding author) (Email: f.saeidnia@areeo.ac.ir)

2. Assistant Prof., Plant Breeding Department, Cotton Research Institute of Iran, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Gorgan, Iran

مقدمه

گرم شدن کره زمین یکی از مهم‌ترین آثار تغییر اقلیم است و بزرگ‌ترین چالش محیطی را که بشر در حال حاضر با آن مواجه است، محسوب 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 باعث بروز دوره‌های خشکسالی مکرر در آینده می‌شود (Saeidnia et al., 2023a, 2020b). تنش خشکی یکی از مخرب‌ترین تنش‌های غیرزیستی در سطح جهان است و بر بقاء و بهره‌وری گیاهان تأثیر می‌گذارد (Saeidnia et al., 2019, 2021b). آبکشیدگی (دهیدراسیون) بافت‌ها، باعث کاهش دسترسی گیاه به آب شده و این موضوع باعث کاهش تولید محصول و در نتیجه اثر منفی بر امنیت غذایی می‌شود (Mahmood et al., 2020; Saeidnia et al., 2023b). در شرایط تنش خشکی، در گیاهان مقدار آب از دست رفته در اثر تعرق از مقدار آب جذب شده توسط ریشه‌ها بیشتر است و همین موضوع باعث بروز تنش کم‌آبی می‌شود. کمبود آب باعث خشکی سلول، تجمع گونه‌های اکسیژن فعال (ROS) و مرگ سلولی شده و متابولیسم و رشد سلول را مختل می‌کند. برای غلبه بر این وضعیت نامطلوب، گیاهان متحمل به کم‌آبی از طریق برنامه‌های به‌نژادی یا فناوری‌های تراریخته یا رویکردهای اصلاح ژنوم توسعه یافته‌اند (Mahmood et al., 2020). در سال‌های اخیر روش‌های مبتنی بر سیستم‌های ایمنی گیاه شامل حافظه تنش گیاهی، سازگاری و پرایمینگ بذر به منظور افزایش تحمل گیاهان به تنش خشکی، بدون استفاده از فناوری‌های مهندسی ژنتیک، ابداع شده‌اند (Wojtyla et al., 2020).

به دلیل تغییرات شدید اقلیمی پی در پی، این احتمال وجود دارد که گیاهان در طی دوره زندگی خود به جای یک نوع تنش، در معرض تنش‌های غیرزیستی

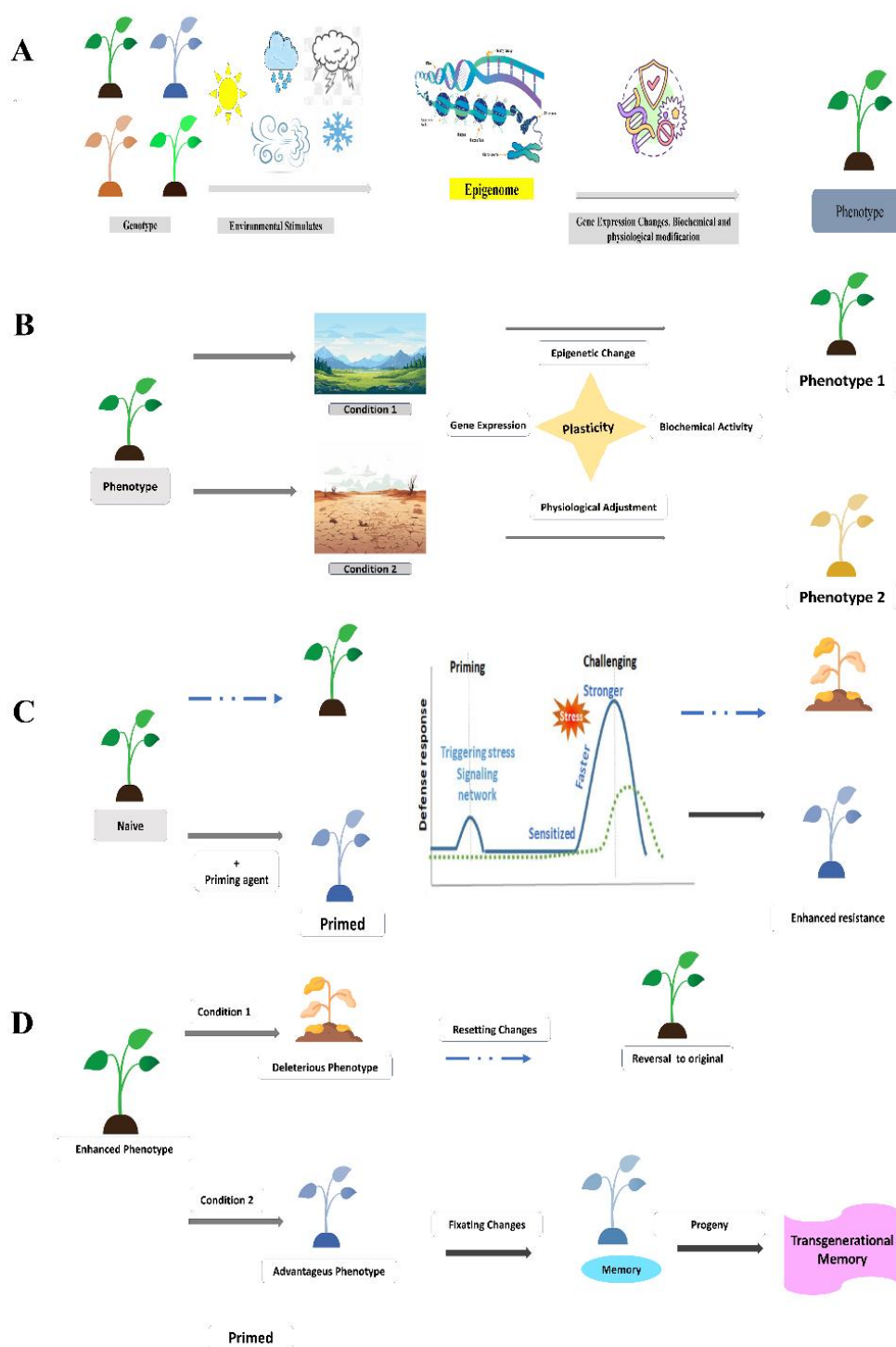
متعددی قرار گیرند (Li and Liu, 2016; Saeidnia et al., 2021a). این شرایط با شرایط آزمایشگاه که در آن گیاهان در معرض یک نوع تنش و با شدت یکسان قرار می‌گیرند، کاملاً متفاوت است. تنش گرما، تنش یخ‌زدگی و تنش خشکی، باعث خشک شدن سلول شده و فعال شدن سازوکارهای سازگاری به تنش‌ها تا حدودی شبیه به یکدیگر هستند. این احتمال وجود دارد که فعال شدن سازوکارهای سازگاری در اثر یک نوع تنش، از آسیب دیدگی حاصل از سایر تنش‌ها که ممکن است بعدها رخ دهد، جلوگیری کنند. این پدیده به تحمل تنش متقاطع معروف است (Walter et al., 2013) و برای رشد و توسعه گیاهان مهم است. تحمل تنش متقاطع ممکن است با ایجاد سازوکارهای سازگاری مانند تغییرات مورفولوژیک، تجمع عوامل رونویسی خاص، متابولیت‌های محافظ و تغییرات اپی‌ژنتیک ایجاد شود (Munné-Bosch and Alegre, 2013; Walter et al., 2013). همه فرآیندهای مرتبط با تحمل متقاطع به تنش، توسط یک شبکه پیچیده کنترل می‌شوند که حاصل برهمکنش عوامل خارجی و داخلی هستند و به گیاهان این امکان را می‌دهند تا به محیط‌های متغیر سازگار شوند (Munné-Bosch and Alegre, 2013). گیاهان برای بقاء در زمان تنش و سازگاری با شرایط سخت، از روش‌های مناسبی برای پاسخ به تنش‌های مکرر استفاده می‌کنند. 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 با عنوان "پرایمینگ گیاهی" شناخته می‌شود که یک روش بالقوه مناسب برای بهبود تحمل تنش در گیاه محسوب شده و با "حافظه تنش گیاهی" مرتبط است. اصطلاح "پرایمینگ گیاهی" عموماً در زمینه تنش‌های زیستی و مصرف مواد شیمیایی برای اولین مواجهه با تنش استفاده می‌شود، در حالی که فرآیند مشابه در شرایط تنش‌های غیرزیستی "سخت شدن" یا

Fleta- Soriano and Munné-Bosch, 2016; Saeidnia et al., 2020a). گزارش شده است که حافظه تنش در تغییرات سطوح مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی، رونویسی، ترجمه و اپی ژنتیک گیاه نقش دارد (Kinoshita and Seki, 2014). ژین و بروس (Xin and Browse, 2000) این پدیده را به عنوان یک راهبرد ذخیره منابع برای بهبود تحمل گیاه نسبت به تنش توصیف کردند. حفاظت از یک حالت اولیه در طی زمان اساس حافظه تنش را تشکیل می دهد (Haider et al., 2021). صرف نظر از اینکه آینده گیاه چه خواهد بود، اولین مرحله قرار گرفتن گیاه در معرض تنش، اثری را در گیاه باقی خواهد گذاشت که پاسخ آن به تنش های بعدی را تحت تأثیر قرار می دهد (Liu et al., 2021). بر این اساس حافظه تنش در گیاهان، قابلیت یک گیاه پس از قرار گرفتن در معرض عوامل تنش زا برای ذخیره اطلاعات تنش است، به طوری که در صورت مواجهه شدن مجدد گیاه با تنش، به شیوه متفاوتی نسبت به آن عکس العمل نشان می دهد (Crisp et al., 2016; Fleta-Soriano and Munne-Bosch, 2016). این قابلیت بخش جدایی ناپذیر انعطاف پذیری گیاه در شرایط متنوع آب و هوایی است.

مطالعات حافظه تنش در گیاهان جزئیات پرایمینگ را که با تغییرات جزئی اپی ژنتیک، رونویسی، پروتئومیک و فیزیولوژیک باعث ایجاد حافظه تنش در گیاهان می شوند، آشکار ساخته است (Liu et al., 2022a; Saeidnia et al., 2020a; Singh and Prasad, 2022). گرچه این مطالعات تنوع بین علائم اپی ژنتیک و آثار آنها بر پاسخ به تنش را نشان داده اند، تلفیق بیان ژن ها بر اثر این تغییرات و پاسخ های فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و مورفولوژیک گیاهان در طول تنش های مکرر هنوز به خوبی بررسی نشده است. در این مقاله مروری حافظه تنش در گیاهان با تمرکز بر تنش خشکی و تغییرات اپی ژنتیک مرتبط با بیان ژن در طی دوره های

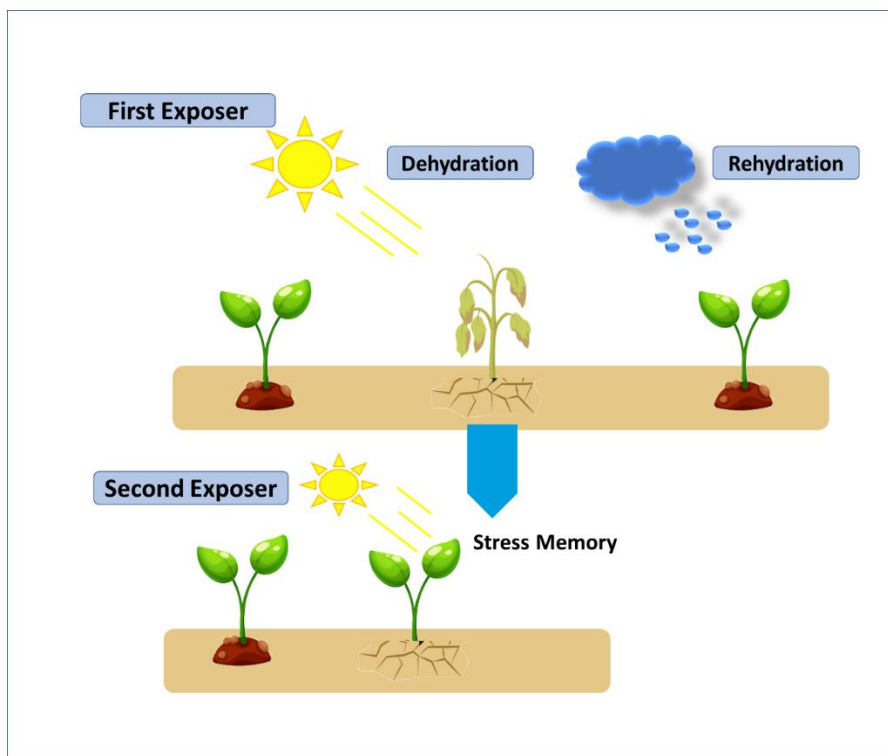
"سازگاری" نامیده می شود (Savvides et al., 2016). علاوه بر پرایمینگ در سطح گیاه کامل، حافظه تنش و سازگاری، پرایمینگ بذر نیز در مدیریت شرایط تنش زا مؤثر است. پرایمینگ بذر یک فناوری بسیار مهم برای یکنواختی جوانه زنی و استقرار گیاهچه در شرایط نامطلوب محیطی است که به عنوان یک روش کم هزینه و کارآمد برای افزایش تحمل گیاهان زراعی به تنش های محیطی محسوب می شود (Sher et al., 2019). پرایمینگ بذر بر اساس نوع عامل پرایمینگ، به انواع مختلفی طبقه بندی شده و علاوه بر تقویت جوانه زنی بذر، باعث بهبود رشد و عملکرد گیاه و افزایش تحمل به تنش های غیرزیستی (Sher et al., 2019) و در نهایت باعث تقویت حافظه تنش می شود (شکل ۱). گیاهان برای زنده ماندن در شرایط تنش که مدام در حال تکرار هستند، به تنش پاسخ می دهند که ممکن است این واکنش، با پاسخ به تنش پیشین تفاوت داشته باشد. پاسخ های متفاوت گیاه به تنش های مشابه، با عنوان "حافظه تنش" شناخته می شوند. مفهوم حافظه تنش یک پاسخ ذاتی به وقوع مکرر تنش است. در طول این فرآیند، پاسخ هماهنگ در سطوح سلولی، ژنومی و سازمانی گیاه، باعث تحمل شرایط تنش توسط گیاه می شود (Walter et al., 2011). واژه "حافظه تنش" اولین بار توسط تریویوز (Trewavas, 2003) به کار برده شد. او اظهار کرد که حافظه، نوعی توانایی برای دستیابی به تجربیات گذشته برای پاسخ بهتر به تنش های بعدی است (Trewavas, 2003). مواجهه شدن گیاهان با یک تنش، باعث ایجاد نوعی حافظه تنش می شود که در صورت مواجهه شدن مجدد با همان تنش، در مقایسه با گیاهانی که با دچار آن تنش نشده اند، متحمل تر هستند (Kinoshita and Seki, 2014) (شکل ۲).

تا کنون تلاش های زیادی برای شناسایی سازوکارهای حافظه تنش در انواع گونه های گیاهی که با تنش های مختلف مواجه شده اند، انجام شده است (Ramírez et al., 2015; Wang et al., 2015; Wang et al., 2015).



شکل ۱- ارتباط بین پرایمینگ، سازگاری و حافظه تنش در گیاهان
A: تعیین فنوتیپ، B: انعطاف پذیری، C: پرایمینگ، D: حافظه گیاهی

Fig. 1. Relationship between priming, adaptation and stress memory in plants
A; Phenotyping, B; Plasticity, C; Priming; D; Plant memory



شکل ۲- نمایش وضعیت کلی حافظه تنش در گیاهان

Fig. 2. Overview of stress memory in plants

گیاه با تنش در مراحل اولیه رشد و نمو، باعث القای حافظه تنش کوتاه مدت در گیاه شده و این امکان وجود دارد که گیاهان در صورت وقوع تنش مشابه در مراحل بعدی رشد، نسبت به آن متحمل تر باشند (Li and Liu, 2016). بر این اساس حافظه تنش سوماتیک دوام کوتاهی داشته و آثار آن طی فرایند میتوز به ارث می‌رسند.

حافظه تنش بین نسلی و حافظه تنش فرانسلی

قرار گرفتن گیاهان (والدینی) در معرض تنش خشکی در طی مرحله زایشی، باعث قرار گرفتن سلول‌های زایشی و بذرهاى آنها در معرض همان تنش می‌شود. از این رو، حافظه تنش در نتاج ممکن است به‌وسیله علائمی که به‌وسیله گیاهان والدینی به بذر یا جنین وارد می‌شوند، دیده شود. این نوع حافظه، حافظه تنش بین نسلی (Intergenerational) نامیده می‌شود و مستلزم این است که در نسل والدینی و نتاج آنها،

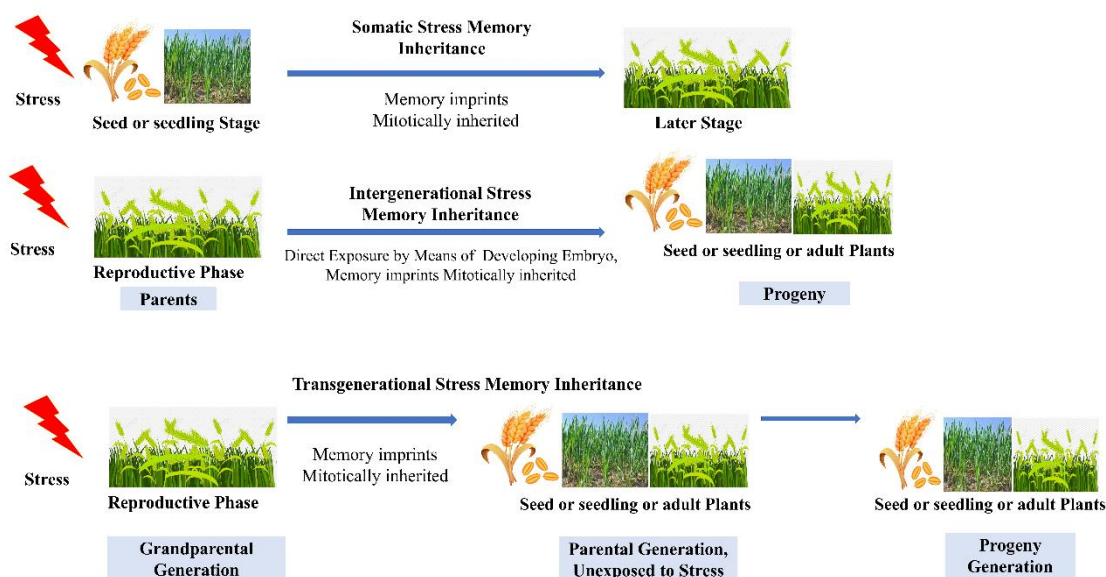
مکرر تنش خشکی و ارتباط بین حافظه رونویسی و حافظه پس از رونویسی با علائم حافظه تنش با استفاده از مثال‌هایی مورد بررسی قرار گرفته است.

دسته‌بندی حافظه تنش براساس زمان وقوع تنش و نحوه توارث آن

اصطلاحات متفاوتی برای توصیف انواع مختلف حافظه تنش، بر اساس مرحله رشدی گیاه که در آن پرایمینگ صورت گرفته و نحوه توارث آن، ابداع شده‌اند (شکل ۳).

حافظه تنش سوماتیکی

حافظه تنشی که از لحاظ طول مدت وقوع به یک نسل محدود شود، با عنوان حافظه تنش سوماتیکی نامیده می‌شود (Lamke and Baurle, 2017). گرچه وقوع تنش‌های غیرزیستی در مراحل مختلف رشد گیاه باعث افزایش خطر آسیب به گیاه می‌شوند، مواجهه



شکل ۳- نحوه توارث انواع حافظه تنش شامل حافظه تنش سوماتیکی، بین نسلی و فرانسلی در گیاهان

Fig. 3. The inheritance mode of different stress memory including somatic, intergenerational and transgenerational stress memory in plants

سلول‌های زایا، مسئول آثار فرانسلی حافظه تنش هستند. بعلاوه، مشخص شده است که در پایه مادری ممکن است سازوکاری را برای توارث فرانسلی سازگاری به تنش ایجاد شود که از نشانه‌های محیطی اجدادی ناشی می‌شود. با این حال، اینکه چگونه پیام پاسخ به تنش القاء شده به صورت محیطی از سلول‌های سوماتیک به سلول‌های زایا منتقل می‌شوند، همچنان نامعلوم است. RNAهای کوچک می‌توانند به عنوان مولکول‌های پیام‌رسان بین بافت‌ها و حتی بین نسل‌ها عمل کنند.

حافظه تنش پاسخ به عوامل تنش‌زا در گیاهان

سؤال مهمی است که اخیراً ذهن دانشمندان را به خود مشغول کرده این است که آیا گیاهان می‌توانند تنش را به خاطر بسپارند؟ مطالعات فشرده‌ای برای بررسی پیش مواجهه گیاهان با تنش‌های زیستی و غیرزیستی که پاسخ حافظه تنش را برمی‌انگیزانند، انجام شده است. این آثار حافظه گیاهان را قادر می‌سازند تا برای پاسخ دادن به رویدادهای تنش‌زای بعدی آماده

سلول‌های زایای در حال رشد به طور مستقیم در معرض عامل تنش‌زا قرار گیرند (Lamke and Baurle, 2017). حافظه تنش فرانسلی (Transgenerational) زمانی صورت می‌گیرد که اجداد یک گیاه در مرحله زایشی در معرض تنش قرار گیرند و آثار آن در نتاجی که تحت تنش قرار نگرفته‌اند، مشاهده شود (Klengel et al., 2016). از این رو، چنانچه نسل پدر بزرگ و مادر بزرگ در مرحله زایشی در معرض تنش قرار گیرند، ولی والدین در معرض آن تنش قرار نگرفته باشند، توارث فرانسلی حقیقی فقط در نتاج آن‌ها دیده می‌شود (شکل ۳).

شواهد زیادی وجود دارد که عوامل تنش‌زای محیطی ممکن است انواع مختلفی از فنوتیپ‌ها را از طریق توارث اپی‌ژنتیک در نتاج ایجاد کنند. مطالعه روی موجودات زنده مدل که در معرض تنش‌های محیطی قرار گرفته‌اند، نشان داده است که متیلاسیون DNA، تغییرات هیستونی، یا RNAهای غیرکدکننده در

نامبردگان گزارش کردند که این گیاه زمانی که به مدت یک ماه در محیط مساعد بدون اختلالات فیزیکی قرار داده شد نیز همان پاسخ آموخته شده را داشت. آنها نتیجه گیری کردند که گیاه گل قهر و آشتی قادر به یادگیری و به خاطر آوردن وقایعی می باشد که آنها را یاد گرفته است.

حافظه تنش خشکی به عنوان یک سازوکار سازگاری در گیاه

عکس العمل های گیاهان به تنش خشکی به طور گسترده ای مورد بررسی قرار گرفته است، زیرا امکان وقوع تنش خشکی در هر مرحله ای از رشد گیاه، از رویشی تا پرشدن دانه، وجود داشته و بر عملکرد گیاه اثر منفی می گذارد. نتایج تحقیقات درباره حافظه تنش خشکی در گیاهانی مانند گندم (Amini et al., 2023)، برنج (Zheng et al., 2013)، آرابیدوپسیس (van Dooren et al., 2020)، علف باغ (Saeidnia et al., 2020a; Nourbakhsh et al., 2023) و علف پشمکی (Ghasemi et al., 2024) نشان داده است که قرار گرفتن در معرض تنش خشکی در گذشته، آثاری را در گیاه به جای می گذارد که برای القای بهبود در مواجهه بعدی با تنش ذخیره می شوند.

حافظه تنش خشکی در عین اینکه از دیدگاه تکاملی یک راهبرد مؤثر جهت افزایش پتانسیل گیاه برای سازگاری موضعی با محیط های در حال تغییر محسوب می شود، در نتایج برخی از تحقیقات، حافظه تنش دارای آثار منفی مانند تأخیر در رشد و کاهش عملکرد گیاه اعلام شده است (Crisp et al., 2016). بنابراین، اگر چه سازوکارهای حافظه تنش به عنوان رویکردهای سازگاری برای افزایش تحمل تنش در گیاهان تکامل یافته اند، این احتمال وجود دارد که عملکرد گیاه در توازن بین عملکرد و بقاء در برابر تنش، دچار کاهش شود (Godwin and Farrona, 2020).

جنبه های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی حافظه تنش

باشند (Leuendorf et al., 2020). به عنوان مثال لاو و همکاران (Lau et al., 2008) در یک آزمایش که روی سه گونه گیاهی که تحت دو غلظت دی اکسید کربن رشد کرده بودند، مشاهده کردند که دی اکسید کربن محیط مادری در مرحله پر شدن دانه باعث تغییر مقدار زیست توده نتاج در هر سه گونه شد. ویتل و همکاران (Whittle et al., 2009) با مطالعه پاسخ تطبیقی نتاج گیاه آرابیدوپسیس به شرایط محیطی که توسط نسل قبلی تجربه شده است، به بررسی حافظه تنش پرداختند. آنها گیاهانی را که در نسل والدی و نتاج F₁ آنها در معرض تنش گرما یا سرمای خفیف قرار گرفته بودند، مورد بررسی قرار داده و گزارش کردند که افزایش دما در نسل والدینی و F₁، باعث افزایش بیش از پنج برابری سازگاری در نسل F₃ شد. آنها با بررسی تداوم حافظه تنش قبلی، گزارش کردند که حافظه تنش گرما در گیاهان نسل F₃، حتی در شرایطی که گیاهان والدی و F₁ که در معرض تنش گرما قرار گرفته و نسل F₂ آنها در شرایط بدون تنش رشد کردند، باقی ماند. در گیاه آرابیدوپسیس، به خاطر آوردن وقوع تنش شوری تا چهار نسل پیش اثبات شده و آثار فرانسلی و سوماتیک در کلیه صفات مورد ارزیابی مشاهده شده است (Groot et al., 2016).

در آزمایشی که توسط گاکلیانو و همکاران (Gagliano et al., 2014) روی گیاه حساس گل قهر و آشتی (*Mimosa pudica* L.) که برگ های آن در اثر اختلالات مکانیکی به سرعت تا می شوند، انجام شد، گزارش شد که زمانی که گیاه برای نخستین بار با یک تنش مکانیکی مواجه شد، برگ ها با محکم بسته شدن به آن عکس العمل نشان داد. با این وجود، زمانی که گیاه چندین بار در معرض همان تنش قرار گرفت، پاسخ آن تغییر کرد و آن طور که انتظار می رفت، عکس العمل نشان نداده و برگ ها باز باقی ماندند. این موضوع یک نشانه واضح از یادگیری و سازگاری است که به یادگیری و سازوکارهای حافظه اشاره دارد.

خشکی

این احتمال وجود دارد که فیزیولوژی گیاه برای بهینه‌سازی رشد و تولید مثل در محیط‌های در حال تغییر، به نحوی تنظیم شود که باعث ایجاد سازگاری‌های ساختاری و فیزیولوژیک در آنها شود (Fleta-Soriano and Munne-Bosch, 2016). در بسیاری از گونه‌های گیاهی برای به حداقل رساندن اتلاف آب، تغییر میزان فتوسنتز، تغییر محتوای فیتوهورمون‌ها و تغییر در مقدار زیست توده، از حافظه تنش استفاده می‌شود (Ramírez et al., 2015; Wang et al., 2015; Li et al., 2016). میزان اتلاف آب از برگ‌ها به‌عنوان یک شاخص مهم برای ارزیابی شرایط رشدی گیاه است (Saeidnia et al., 2018). در بوته‌های گیاه آراییدوپسیس که در معرض تنش خشکی قرار داده شده بودند، پس از رفع تنش در طی دوره بازیابی که بوته‌ها به‌خوبی آبیاری شدند، روزنه‌ها هنوز تاحدودی بسته بودند. این واکنش برای حفظ آب در بوته‌هایی که در معرض تنش خشکی بعدی قرار گیرند، مفید است (Virilouvet and Fromm, 2015). دینگ و همکاران (Ding et al., 2012) برای پی بردن به اینکه آیا گیاهان آراییدوپسیس حافظه تنش خشکی را حفظ می‌کنند یا خیر، یک سیستم کم‌آبیاری / آب‌رسانی مجدد طراحی کردند. نتایج نشان داد که طی دوره‌های دوم، سوم و چهارم تنش خشکی، مقدار اتلاف آب در مقایسه با تنش آبی اول کمتر بود. در بوته‌های ذرت و گیاه متحمل به خشکی *Cratogeomys plantagineum* که قبلاً در معرض کم‌آبی قرار داده شده بودند، محتوای آب نسبی برگ (RWC) نسبت به بوته‌هایی که برای مواجهه با دوره‌های بعدی تنش خشکی آماده نشده بودند، بالاتر بود (Liu et al., 2019). نوربخش و همکاران (Nourbakhsh et al., 2023) جنبه‌های فیزیولوژیک حافظه تنش خشکی را در چهار جمعیت ساختگی حاصل از پلی کراس علف باغ مورد بررسی قرار داده و گزارش کردند که پیش‌تیمار گیاهان با تنش

خشکی، باعث افزایش معنی‌دار میانگین محتوای آب برگ، کلروفیل، پرولین و آسکوربات پراکسیداز در مقایسه با شرایط تنش شدید شد که این موضوع نشان‌دهنده پاسخ حافظه تنش در گیاهان پیش‌تیمار شده است.

یکی از پیامدهای معمول تنش خشکی تولید گونه‌های اکسیژن فعال (ROS) در بخش‌های مختلف سلول است که شامل اکسیژن منفرد ($O_2^{\cdot-}$)، رادیکال سوپراکسید ($O_2^{\cdot-}$)، رادیکال هیدروکسیل ($OH^{\cdot}$) و پراکسید هیدروژن (H_2O_2) هستند. گونه‌های اکسیژن فعال در اندامک‌هایی که فعالیت اکسیداسیونی بالایی دارند (مانند پراکسی‌زوم‌ها، کلروپلاست‌ها و میتوکندری‌ها) تولید و انباشته می‌شوند. تولید بیش از حد گونه‌های اکسیژن فعال باعث پراکسیداسیون لیپیدهای غشای سلولی و تخریب پروتئین‌های آنزیمی و اسیدهای نوکلئیک می‌شود (Li and Liu, 2016). امینی و همکاران (Amini et al., 2023) طی آزمایش روی ژرم پلاسما ساختگی و معمولی گندم هگزاپلوئید گزارش کردند که بهبود سیستم آنتی‌اکسیدانی باعث جلوگیری از کاهش عملکرد گیاهان دو بار تنش دیده ($D1D2$) شد و آثار مثبت پیش‌تیمار تنش خشکی در گیاهان دو بار تنش دیده در مقایسه با سایر گیاهان بیشتر بود. در گیاهان برای کاهش آثار منفی گونه‌های اکسیژن فعال، فعالیت‌های آنزیم آنتی‌اکسیدانی و بیان ژن‌های مرتبط با این آنزیم‌ها افزایش یافته و در نتیجه تحمل و سازگاری گیاه به تنش خشکی ایجاد می‌شود (Hou et al., 2021). بر اساس نظر لویکیک و همکاران (Lukić et al., 2023)، سیستم آنتی‌اکسیدانی از طریق تغییر در الگوی فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیداتیو مانند سوپراکسید دیسموتاز (SOD) و پراکسیداز (POD) و دفاع غیر آنزیمی آنتی‌اکسیدانی نقش مهمی در شکل‌گیری حافظه تنش خشکی ایفا می‌کند. آنها گزارش کردند که در گیاه دم‌روباهی (*Alopecurus pratensis* L.) در صورتی که

والدین دچار تنش شده باشند، هر دو آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز و پراکسیداز در نتاج حاصل از والدین افزایش بیان نشان می دهند. لیو و همکاران (Liu et al., 2022b) نیز گزارش کردند که افزایش تنظیم سیستم آنتی اکسیدانی یکی از سازوکارهای اصلی موثر در حافظه تنش خشکی فرانسلی است.

لوکیک و همکاران (Lukić et al., 2023) گزارش کردند که در نتاج حاصل از والدین تنش دیده، در اثر افزایش فعالیت آنزیم های کاتالاز (CAT) و آسکوربات پراکسیداز (APX)، پراکسید هیدورژن به اکسیژن و آب تبدیل می شود. تنظیم بالای فعالیت سوپراکسید دیسموتاز و حذف رادیکال های آنیون سوپراکسید نتاج حاصل از والدین تحت تنش خشکی، باعث کاهش سطح تنش اکسیداتیو در نتاج شد. علاوه بر این، محتوای مالون دی آلدئید در شرایط پرایمینگ فرانسلی تنش خشکی، می تواند به دلیل افزایش کلاته شدن یون های سمی آهن باشد که باعث شروع سنتز لیپیدها و تشکیل مالون دی آلدئید می شود. سرعت فتوسنتز نسبت به تنش های غیرزیستی، به ویژه تنش کم آبی، حساس است. کاهش میزان فتوسنتز در تنش کم آبی عمدتاً به دلیل پایین بودن میزان انتشار دی اکسید کربن از اتمسفر به محل های کربوکسیلاسیون است (Wang et al., 2015). گزارش شده است که پیش تیمار بوته های جو با تنش ملایم خشکی، باعث حفظ تداوم زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی در طی تنش های بعدی شد (Li et al., 2016). حافظه تنش خشکی در گیاه ناز یخی (*Aptenia cordifolia*) که با تنش های مکرر مواجه شده بودند نیز گزارش شده است. در بوته های *A. cordifolia* که دو بار در معرض تنش قرار گرفته بودند، در مقایسه با گیاهانی که در معرض تنش قرار نگرفته بودند، افزایش نسبت کلروفیل *a* به *b* افزایش داشت (Fleta-Soriano et al., 2015). میزان آبسزیک اسید (ABA) در گیاهان در پاسخ به کم آبی از طریق یک تعادل پیچیده سنتز، تخریب

یا ترکیب آنها افزایش می یابد. نتایج آزمایش روی گیاه *A. cordifolia* نشان داد که میزان آبسزیک اسید در برگ هایی که با دو دوره تنش خشکی مواجه شده بودند، در مقایسه با گیاهانی که فقط یک بار در معرض تنش قرار گرفته بودند، بیشتر بود (Fleta-Soriano et al., 2015). نتایج مطالعه روی گندم بهاره (*Triticum aestivum* L. cv. Vinjett) نشان داد که بوته هایی که از نسل قبل در معرض تنش کم آبی ملایم قرار گرفته بودند، در مقایسه با بوته هایی که در معرض تنش قرار نگرفته بودند، محتوای آبسزیک اسید بیشتری داشتند و پیش تیمار با تنش کم آبی تدریجی باعث افزایش عملکرد دانه شد (Wang et al., 2015).

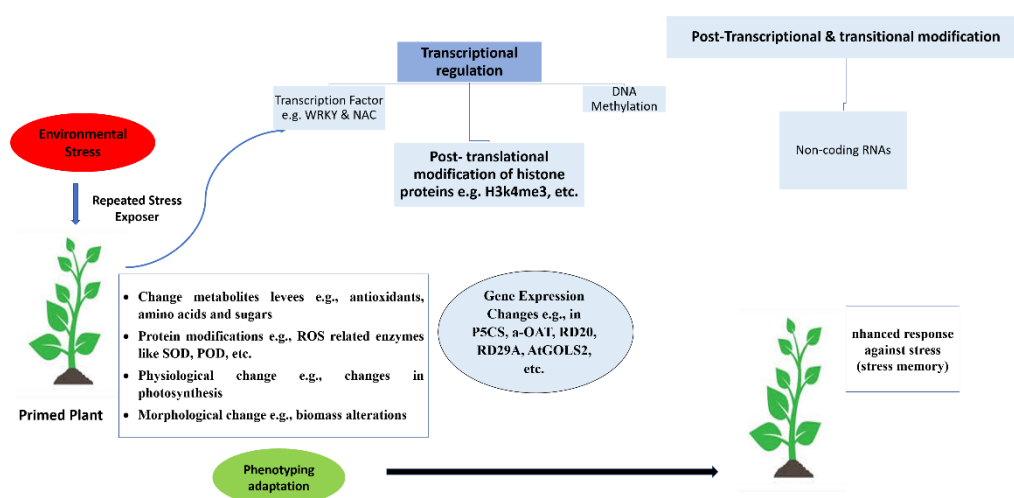
در گیاهان، حافظه تنش خشکی می تواند از طریق تنظیم اتلاف آب، گونه های اکسیژن فعال (ROS) و فتوسنتز، باعث تأثیر مثبت بر زیست توده و یا عملکرد دانه داشته باشد. در یک آزمایش درباره اثر طولانی مدت حافظه تنش، عملکرد غده سیب زمینی با استفاده از غده های تیمار شده و تیمار نشده مورد بررسی قرار گرفت. نتایج نشان داد که در غده هایی که با کم آبی ملایم پیش تیمار شده بودند، در شرایط رشدی مشابه نسبت به غده هایی که در شرایط رطوبتی مناسب تولید شده بودند، عملکرد بالاتری داشتند (Ramírez et al., 2015).

سازوکارهای مولکولی و تغییرات اپی ژنتیک کنترل کننده حافظه تنش در گیاهان

لیو و همکاران (Liu et al., 2022a) در تلاش برای درک مبانی مکانیکی حافظه تنش گزارش کردند که سازوکارهای تنظیمی در سطح رونویسی از لحاظ پاسخ به یک محرک تنش زای منفرد و محرک های تنش زای متعدد، متفاوت هستند. تغییرات الگوهای بیان ژن های مرتبط با حافظه تنش اغلب با تغییرات در وضعیت کروماتین مرتبط هستند. پاسخ های مولکولی حافظه تنش در دو سطح سازوکارهای سیس و ترانس عمل می کنند. به این ترتیب که حافظه روی علائم کروماتینی

دهند (Li and Liu, 2016). شواهد زیادی حاکی از وجود حافظه تنش است که شامل حفظ پاسخ به تنش به وسیله تغییرات رونویسی، ترجمه‌ای یا اپی ژنتیکی (متیلاسیون DNA و تغییرات هیستونی) باشد که در شکل ۴ به طور خلاصه نمایش داده شده است (Sousa et al., 2022).

(شامل متیلاسیون DNA و تغییرات هیستونی) ایجاد شده و توسط حلقه‌های بازخورد و تقسیم سیتوزول حفظ می‌شود (de Freitas Guedes et al., 2019). مواجهه چندباره گیاهان با تنش خشکی آنها را قادر می‌سازد تا در مواجهه با یک تنش جدید با تغییرات سازشی سریع‌تری در مقایسه با گیاهانی که قبلاً در معرض تنش خشکی نبوده‌اند، عکس‌العمل نشان



شکل ۴- برهمکنش کنترل بیان ژن در طی قرار گرفتن مداوم گیاه در معرض تنش‌های محیطی
توارث اپی ژنتیک تنظیم‌کننده‌هایی مانند تغییرات هیستونی و متیلاسیون DNA و تغییر RNAهای تنظیم‌کننده و عوامل رونویسی، بیان ژن را تحت تأثیر قرار داده و باعث تغییر در فنوتیپ گیاه می‌شود

Fig. 4. Interactions between the control of gene expression during repeated exposure and stress responses of plants

Inheritance of epigenetic regulators like histone modifications and DNA methylation and the alteration of regulatory RNAs and transcription factors affect the expression of genes, thereby causing changes in phenotypes of the plant

(Godwin and Farrona, 2020)، متیلاسیون DNA و تغییرات هیستونی علائم اپی ژنتیکی را در کروموزوم‌ها بوجود می‌آورند که باعث پایداری بیان ژن و سایر ویژگی‌های کروموزومی می‌شوند. به علاوه، RNAهای غیر کدکننده با تأثیر روی توزیع علائم اپی ژنتیک، بیان ژن را در سطوح رونویسی و پس از رونویسی تنظیم کرده و نقش مهمی در کنترل اپی ژنتیک حافظه تنش

سازوکارهای اپی ژنتیک مانند متیلاسیون DNA، تغییرات هیستونی و تغییرات ساختار کروماتین نقش مهمی در تنظیم بیان ژن‌های دخیل در توارث اپی ژنتیک گیاهان دارند (Friedrich et al., 2019). تغییرات اپی ژنتیکی اغلب از طریق تقسیمات میتوزی سلول به ارث رسیده و به نسل بعد منتقل می‌شوند (Kinoshita and Seki, 2014). طبق نظر گادوین و فارونا

دارند (Thiebaut *et al.*, 2019). تنظیم رونویسی نتیجه آثار ترکیبی ویژگی‌های ساختاری کروماتین و برهمکنش عوامل رونویسی نیز می‌باشد. تنظیم رونویسی توسط عوامل رونویسی (TFs) شرط اصلی برای استقرار شبکه بیان ژن بوده و در کنترل حافظه تنش موثر است

داریان (Crisp *et al.*, 2016). فهرست ژن‌های شناسایی شده دخیل در حافظه تنش در جدول ۱ ارائه شده است. در این بخش، خلاصه یافته‌های فعلی در مورد سازوکارهای تنظیم بیان ژن مرتبط با حافظه تنش خشکی ارائه شده است.

جدول ۱- ژن‌های شناسایی شده دخیل در حافظه تنش گیاهان

Table 1. The identified genes involved in stress memory in plants

منبع	Reference	نوع تنش	Stress type	گیاه	Plant	اسامی ژن‌ها	Genes
	Ding <i>et al.</i> , 2013; Ding <i>et al.</i> , 2014	Dehydration stress		<i>Arabidopsis thaliana</i>		AP2/ERF	
	Ding <i>et al.</i> , 2013; Ding <i>et al.</i> , 2014	Dehydration stress		<i>Arabidopsis thaliana</i>		bHLH	
	Ding <i>et al.</i> , 2013; Ding <i>et al.</i> , 2014	Dehydration stress		<i>Arabidopsis thaliana</i>		homeo_ZIP	
	Ding <i>et al.</i> , 2013; Ding <i>et al.</i> , 2014	Dehydration stress		<i>Arabidopsis thaliana</i>		MYB	
	Ding <i>et al.</i> , 2013; Ding <i>et al.</i> , 2014	Dehydration stress		<i>Arabidopsis thaliana</i>		ZF	
	Ding <i>et al.</i> , 2013; Ding <i>et al.</i> , 2014	Dehydration stress		<i>Arabidopsis thaliana</i>		CCAAT	
	Ding <i>et al.</i> , 2013; Ding <i>et al.</i> , 2014	Dehydration stress		<i>Arabidopsis thaliana</i>		b_ZIP	
	Ding <i>et al.</i> , 2013; Ding <i>et al.</i> , 2014	Dehydration stress		<i>Arabidopsis thaliana</i>		WRK	
	Kim <i>et al.</i> , 2020	Drought stress		<i>Glycine max</i> L.		AP2	
	Kim <i>et al.</i> , 2020	Drought stress		<i>Glycine max</i> L.		NAM	
	Kim <i>et al.</i> , 2020	Drought stress		<i>Glycine max</i> L.		MYB	
	Kim <i>et al.</i> , 2020	Drought stress		<i>Glycine max</i> L.		bZIP_1	
	Kim <i>et al.</i> , 2020	Drought stress		<i>Glycine max</i> L.		WRKY	
	Liu <i>et al.</i> , 2014	Drought stress		<i>Arabidopsis thaliana</i>		RD29B	
	Liu <i>et al.</i> , 2014	Drought stress		<i>Arabidopsis thaliana</i>		RAB18	
	Liu <i>et al.</i> , 2014;	Drought stress		<i>Arabidopsis thaliana</i>		H3K4me3	
	Borg <i>et al.</i> , 2020	Drought stress		<i>Arabidopsis thaliana</i>		PRC2	

تنظیم اپی ژنتیک در سطح رونویسی

تغییرات هیستونی و حافظه تنش خشکی

DNA یوکاریوت‌ها در ساختارهای هشت وجهی به نام نوکلئوزوم متشکل از هشت پروتئین هیستونی با بار مثبت (H2A، H2B، H3 و H4) قرار دارد. هیستون‌های H2A، H2B، H3 و H4 معمولاً در اثر متیلاسیون، استیلاسیون، یوبی کوئیتیناسیون، فسفوریلاسیون، بیوتینیل‌اسیون ADP-ریبوزیلاسیون در جایگاه‌های لیزین و آرژنین، دچار تغییرات کووالانسی می‌شوند (Zentner and Henikoff, 2013). متیلاسیون هیستون شامل تک، دی و تری متیلاسیون عمدتاً روی بقایای لیزین و آرژنین انجام می‌شود (Zentner and Henikoff, 2013). علائم هیستونی نوعی تغییرات کروماتینی هستند که با ژن‌های مسئول حافظه

تنش خشکی و متعاقب آن، افزایش رونویسی در پاسخ به تنش‌های خشکی مکرر، مرتبط هستند. در یک آزمایش پروفایل تری متیلاسیون لیزین ۴ و لیزین ۲۷ هیستون H3 (H3K27me3 و H3K4me3) برای پنج ژن حافظه تنش کم آبی در گیاه آراییدوپسیس مورد مطالعه قرار گرفت. نتایج نشان داد که پاسخ‌های حافظه متمایز بوده و رونویسی‌های متفاوتی در طی آبیاری مجدد مشاهده شدند. H3K27me3 (تری متیلاسیون لیزین ۲۷ هیستون H3) که به عنوان یک مهارکننده کروماتین برای ژن‌های تنظیم شده شناخته شده است، باعث توقف رونویسی ژن‌های مرتبط با تنش کم آبی نمی‌شود (Liu *et al.*, 2014).

متیلاسیون DNA یک فرآیند بیوشیمیایی مهم در رشد و نمو جانداران عالی است. در این فرآیند، یک

گروه متیل به موقعیت ۵ حلقه پیریمیدین سیتوزین یا به نیتروژن شماره ۶ حلقه پورین آدنین اضافه می‌شود. این تغییر از طریق تقسیمات سلولی به نسل بعد منتقل شده و نقش تعیین‌کننده‌ای در رشد و نمو و تمایز سلولی جانداران عالی دارد و باعث تغییر الگوی بیان ژن‌ها در سلول‌ها می‌شود.

استیل‌اسیون پروتئین‌های هیستونی یکی از مهم‌ترین فرآیندهای اپی‌ژنتیکی است که برای تنظیم بیان ژن‌ها انجام می‌شود. کروماتین در اثر اتصال گروه استیل به دنباله هیستونی نوکلئوزوم‌ها، باعث می‌شود رشته DNA را در دسترس عوامل رونویسی و سایر پروتئین‌های تنظیم‌کننده بیان ژن قرار گیرد.

یوبی کوئتین (Ubiquitin) یک پروتئین کوچک است که در کلیه سلول‌های یوکاریوتی وجود دارد. توالی آمینواسیدی این پروتئین در موجودات مختلف در طول تکامل ثابت باقی‌مانده است که نشان دهنده نقش مهم این پروتئین در متابولیسم سلولی است. فرآیند نشانه‌گذاری پروتئین با یوبی کوئتین (Ubiquitination) شامل مراحل زیر است: ۱- فعال کردن یوبی کوئتین که خود شامل دو مرحله است که توسط آنزیم فعال‌کننده Ubiquitin یا E1 انجام می‌شود. در مرحله اول ترکیب واسطه یوبی کوئتین آدنیلات تولید می‌شود. مرحله دوم شامل انتقال یوبی کوئتین به جایگاه فعال E1 با مصرف ATP و تولید AMP است. این مرحله در اثر پیوند تیواستری بین انتهای C ترمینال گروه کربوکسیل یوبی کوئتین و گروه سولفیدریل سیستئین E1 انجام می‌شود. ۲- انتقال یوبی کوئتین از E1 به سیستئین جایگاه فعال آنزیم کونژوگه‌کننده یوبی کوئتین به نام E2 که از طریق واکنش ترانس استریفیکاسیون انجام می‌شود. ۳- مرحله سوم معمولاً نیازمند فعالیت یکی از ۱۰۰ لیگاز پروتئین - یوبی کوئتین به‌عنوان E3 است که اغلب با عنوان لیگاز یوبی کوئتین نامیده می‌شود. این آنزیم به‌عنوان محل تشخیص دهنده سوسترای این سیستم عمل کرده و قابلیت واکنش همزمان با سوسترای E2 را

دارد.

فسفریلاسیون به اضافه شدن یک گروه فسفات (PO_4) به پروتئین یا سایر مولکول‌های آلی اطلاق می‌شود. فسفریلاسیون یک فرآیند بیوشیمیایی تنظیم‌کننده فعالیت پروتئین‌ها است که توسط آنزیم‌های کیناز انجام می‌شود و آنزیم‌های فسفاتاز در جهت عکس کینازها، برای زدودن گروه فسفات عمل می‌کنند. انرژی مورد نیاز از ATP که نتیجه نهایی تنفس سلولی است، تامین می‌شود.

بیوتینیلاسیون به تغییراتی که با استفاده از مولکول‌های بیوتین در مولکول‌های مختلف ایجاد می‌شود، اطلاق می‌شود. در اثر بیوتینیلاسیون مشتقات حاصل به‌صورت کووالانسی به یک یا دو مولکول دو حلقه‌ای بیوتین متصل می‌شوند.

ADP-ریبوزیلاسیون پروتئین افزوده شدن یک یا چند بخش ADP-ریبوز به یک پروتئین است که به‌عنوان یک اصلاح مهم پس از ترجمه، نقش‌های مهمی در چندین فرآیند بیولوژیکی و سلولی از جمله پیام‌رسانی سلولی، ترمیم DNA، تنظیم ژن و آپوپتوز ایفا می‌کند. ADP-ریبوزیلاسیون توسط گروهی از آنزیم‌ها به نام ADP-ribosyltransferases (ARTs) کاتالیز می‌شود. ARTها با استفاده از NAD^+ به‌عنوان دهنده، به‌صورت کووالانسی، بخش‌های ADP-ریبوز منفرد یا چندگانه را از NAD^+ به سوسترای پیوند می‌دهند و مونو ADP-ریبوزیلاسیون یا پلی ADP-ریبوزیلاسیون (PARylation) را بوجود می‌آورند. کیم و همکاران (Kim et al., 2012) افزایش در H3K4me3 را در نواحی کدکننده ژن‌های پاسخ‌گو به تنش خشکی یعنی RD20، RD29A و AtGOLS2 گزارش کردند. افزایش در پاسخ به تنش خشکی پس از غیرفعال شدن ژن در اثر آبرسانی مجدد نیز حفظ شد. در مقابل، اگرچه H3K9ac در طی تنش خشکی افزایش داشت، به‌سرعت به غیرفعال شدن ژن پس از آبرسانی مجدد پاسخ داده و پس از آبرسانی فعالیت آن به شدت کاهش یافت.

در شرایط نامساعد محیطی، برخی از سازوکارها در سلول‌های گیاهی شکل می‌گیرند که بدون ایجاد تغییر در توالی‌های نوکلئوتیدی، باعث سازگاری به تنش‌های محیطی شده یا تسریع نموده و به نسل بعد منتقل می‌شود که به آن تغییرات اپی‌ژنتیکی اطلاق می‌شود (Smulders and Klerk, 2011). بروس و همکاران (Bruce et al., 2007) گزارش کردند که تغییرات اپی‌ژنتیک در سازگاری گیاه با شرایط تنش، از جمله عوامل مهم در فعال شدن حافظه تنش در گیاهان محسوب می‌شود. واژه "اپی" ریشه یونانی به معنای "فراگرفته شده" داشته و علم اپی‌ژنتیک شامل حوادث سلولی قابل توارث است که مبتنی بر تغییر در توالی مولکول DNA نبوده و با اصول ژنتیکی قابل تفسیر نیست (Smulders and Klerk, 2011). واژه اپی‌ژنتیک تعیین‌کننده همه تغییرات میتوزی و میوزی قابل توارث است که توسط DNA رمزگذاری نمی‌شوند. تغییرات اپی‌ژنتیکی در واقع یک لایه به تغییرات پیچیده فنوتیپی گیاهان می‌افزاید، زیرا برخلاف تغییرات ژنتیکی، این تغییرات برگشت‌پذیر بوده و به وسیله محرک‌های محیطی القاء شده و با انتقال به نسل بعد، باعث طراحی برنامه‌های متنوع سلولی می‌شوند. در موجودات زنده، تکامل اپی‌ژنتیکی ممکن است به پیام‌های محیطی پاسخ داده و باعث سازگاری به شرایط مختلف محیطی شود. چنین تغییراتی باعث انعطاف‌پذیری فنوتیپی در یک نسل (بین فرزندان) و یا تغییر توارثی در بین نسل‌ها (یعنی والدین به نتاج) خواهد شد (Gratovol et al., 2012). علم اپی‌ژنتیک، فراتر از علم ژنتیک بوده و چند ویژگی مهم دارد: ۱- در اپی‌ژنتیک توالی DNA تغییر نمی‌کند، بلکه الگوی بیان ژن و در نتیجه عملکرد آن تغییر خواهد کرد. این عمل از طریق افزودن گروه‌های شیمیایی مختلف به DNA یا پروتئین‌های محاصره شده با رشته‌های DNA (هیستون)، رخ می‌دهد. ۲- این تغییرات در تنش‌های کوتاه مدت، منعطف (الاستیک) و برگشت‌پذیر هستند، اما در

این موضوع نشان می‌دهد که احتمالاً H3K4me3 به عنوان یک نشانه اپی‌ژنتیک حافظه تنش عمل می‌کند. با قرار گرفتن بوته‌های آراییدوپسیس در معرض تنش‌های خشکی مکرر، گرچه ژن‌های RD29B و RAB18 به سطح رونویسی اولیه و به زمانی که گیاهان مجدداً آبیاری شدند، برگشتند، اما به طور غیرمعمولی با سطوح بالای H3K4me3 و Ser5P پلیمراز II همراه بودند که این موضوع نشان می‌دهد RNA پلیمراز II به تعویق افتاده و یا از فعالیت آن ممانعت شده است (Ding et al., 2012). این مشاهدات نتایج آزمایش کیم و همکاران (Kim et al., 2012) را در خصوص اینکه H3K4me3 یک نشانه اپی‌ژنتیک از حافظه تنش خشکی است، تأیید می‌کند. مفهوم حافظه رونویسی در اثر بازگشت مشاهده شده سطوح رونوشت به سطح اولیه، در طی خودبازیابی و القای بالاتر سطح رونوشت، پس از قرار گرفتن مجدد در معرض تنش، اثبات شد. تیان و همکاران (Tian et al., 2022) در گیاه پنبه (*Gossypium hirsutum* L.) نشان دادند که H3K4me3 برای افزایش تنظیم ژن‌های حافظه تنش GhNCED9، GhPYL9-11A، GhP5CS1 و GhSnRK2 در طوسی تنش‌های مکرر ضروری است و سطح آن در روز پنجم پس از خودبازیابی به طور قابل توجهی کاهش یافت. استیلاسیون هیستونی با انتقال گروه استیل به زنجیره‌های جانبی لیزین برگشت‌پذیر بوده و قادر است بار مثبت باقی‌مانده لیزین را خنثی کند (Vyse et al., 2020). سطح استیلاسیون لیزین ۹ مربوط به H3K9ac با وضعیت فعال بیان ژن ناشی از کم‌آبی مرتبط است (Kim et al., 2012). تجزیه و تحلیل ژنومی تغییرات هیستونی در گیاه ذرت نشان داد که تغییرات هیستونی القاء شده به وسیله تنش خشکی ممکن است پس از رفع تنش نیز باقی بماند. در شرایط تنش خشکی H3K4me3 نسبت به H3K27me3 و H3K9ac پیوستگی بیشتری با تغییرات بیان ژن دارد (Forestan et al., 2020).

متیلاسیون DNA و حافظه تنش

صورتی که تنش ادامه‌دار باشد، به دلیل فرآیند سازگاری، تغییرات فنوتیپی قابلیت توارث پیدا می‌کنند و ۳- اپی ژنتیک باعث می‌شود تنش، به صورت یک تجربه در حافظه گیاه باقی مانده و در صورتی که مجدداً همین شرایط بوجود بیاید، گیاه تجربه پیشین را به خاطر آورده و باعث تحمل آن به تنش شده و در نتیجه کمترین افت عملکرد را خواهد داشت (Bossdorf *et al.*, 2008).

متیلاسیون DNA یک تغییر اپی ژنتیک قابل توارث است که با مهار رونویسی مرتبط بوده و برخلاف متیلاسیون هیستونی، بدون تغییر در موقعیت کربن پنجم بقایای سیتوزین رخ می‌دهد (Ueda and Seki, 2020). این فرآیند توسط متیل ترانسفرازهای DNA روی کربن پنجم بازهای سیتوزینی به صورت متقارن (CG و CHG، C یا H=A, T) و نامتقارن (CHH) کاتالیز می‌شود (Vyse *et al.*, 2020). متیلاسیون DNA یک فرآیند برگشت پذیر بوده و با رشد و نمو گیاه و پاسخ‌های آن مرتبط است. در اثر عمل متیلاز، توالی DNA ژن‌ها تغییر نمی‌کند، ولی عمل ژن در پاسخ به محرک‌های محیطی خارجی تغییر می‌کند. رویدادهای دمتیلاسیون (حذف گروه متیل از DNA) معمولاً باعث فعال‌سازی ژن‌ها می‌شود، در حالی که متیلاسیون در نواحی تنظیم کننده یا کد کننده، مانع بیان ژن‌های هدف می‌شود (Sousa *et al.*, 2022). این تغییر معمولاً در نسل‌های آینده به ارث می‌رسد تا حافظه اپی ژنتیکی شکل گرفته و به اصلاح ارقام جدید زراعی متحمل به تنش کمک می‌کند. اضافه شدن گروه‌های متیل به DNA و اضافه شدن گروه‌های استیل، متیل و فسفات به هیستون‌ها، تغییرات اپی ژنتیکی هستند که بدون ایجاد تغییر توالی یا نوع نوکلئوتیدهای DNA، باعث تغییر بیان ژن‌ها و در نتیجه صفات موجود زنده می‌شوند. این گروه‌ها پیوندهای غیر کووالانسی پروتئین‌ها با DNA را تغییر داده و در نتیجه DNA فشرده‌تر یا بازتر می‌شود. آنزیم‌های DNA متیل ترانسفراز (Dnmts) گروه متیل-S-آدنیل

متیونین (SAM) را به سیتوزین اضافه می‌کند. Dnmt1 در طول همانندسازی DNA گروه‌های متیل با الگوی رشته‌های والدی را به رشته‌های در حال سنتز اضافه می‌کند. Dnmt3a و Dnmt3b با ایجاد الگوهای جدید متیلاسیون DNA، به تنظیم بیان ژن‌ها کمک می‌کنند. متیلاسیون DNA با استفاده از پروتئین‌های درگیر در بیان ژن یا ممانعت از اتصال عوامل نسخه‌برداری به DNA، باعث تنظیم بیان ژن می‌شوند. متیلاسیون DNA با کاهش پایداری ترمودینامیکی، ساختار سه‌بعدی DNA و اتصال آن به پروتئین‌ها را تغییر می‌دهد. تغییر اتصال DNA به پروتئین بیان ژن‌ها را تغییر می‌دهد (Akbari, 2015).

در گیاه برنج نتایج خودگشن ارقام حساس به تنش، در شرایط تنش بعدی نسبت به بوته‌های شاهد، افزایش دی‌متیلاسیون DNA را در ژن‌های *P5CS* و *δ-OAT* داشتند. این موضوع نشان می‌دهد که تجمع پرولین طی تنش‌های خشکی مکرر در اثر متیلاسیون DNA تسهیل شده و در نتیجه بیان این ژن‌ها افزایش می‌یابد. ثبات 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 در شرایط بدون تنش، مشاهده شد (Zhang *et al.*, 2013). در یک آزمایش نقش الگوهای متیلاسیون DNA در سطح کل ژنوم در حافظه تنش، در گیاهچه‌های آراییدوپسیس در شرایط تنش خشکی شبیه‌سازی شده مورد ارزیابی قرار گرفت. نتایج نشان داد که هیچ‌گونه همبستگی بین سطوح متیلاسیون DNA و الگوهای بیان ژن وجود نداشت (Colaneri and Jones, 2013). ارزیابی الگوهای متمایز متیلاسیون DNA در گیاه برنج با استفاده از لاین‌های حساس به خشکی، لاین‌های متحمل به تنش و هیبریدهای F₁ آنها نشان داد که متیلاسیون DNA با تحمل تنش همبستگی داشت و هیپومتیلاسیون DNA شاخصی از تحمل تنش بود. الگوهای متیلاسیون DNA

(Godwin and Farrona, 2020).

نتیجه‌گیری و چشم‌اندازهای آینده

تغییرات اقلیم و توزیع غیریکنواخت نزولات آسمانی به تهدید جدی برای تولیدات کشاورزی و امنیت غذایی تبدیل شده و به حداقل رساندن آثار نامطلوب تغییر اقلیم و تأمین نیاز غذایی جمعیت رو به رشد جهان، یک مسئله ضروری است. روش‌های متداول (گزینش و دورگ‌گیری) و اخیراً مهندسی ژنتیک (فناوری تراریخته، جهش ژنی و اصلاح پلی‌پلوئیدی) دارای محدودیت‌هایی مانند زمان‌بر بودن، نیاز به نیروی انسانی زیاد و محدودیت‌های مربوط به مسائل ایمنی زیستی و محیط زیست می‌باشند. از این رو، فناوری‌های جایگزین به‌عنوان راه‌حل‌های امیدوارکننده ظهور یافته‌اند. تغییرات در اپی‌ژنوم، ترانسکریپتوم، پروتئوم و متابولوم، پس از مواجهه با تنش، باعث ایجاد حافظه تنش شده و باعث می‌شود گیاهانی که بعدها با تنش مواجه می‌شوند، پاسخ‌های قوی‌تر و مناسب‌تری به تنش داشته باشند. کشف پتانسیل این پدیده‌ها در گیاهان زراعی و چگونگی استفاده از آن در برنامه‌های به‌نژادی نیازمند رویکردهای تلفیقی است. پی بردن به این موضوع که گیاهان می‌توانند رویدادهای تنش‌زای گذشته را به‌خاطر بسپارند و آن را به نتاج خود منتقل کنند، فرصتی برای تنظیم ساختار اپی‌ژنتیکی گیاهان و درک اینکه چگونه و کدام ژن‌ها برای تنظیم رشد گیاه و سازگاری با محیط بیان می‌شوند، فراهم می‌کند. البته سطح به‌خاطر سپاری تنش در بین ژنوتیپ‌های مختلف گیاهی و همچنین از تنشی به تنش دیگر، بسیار متفاوت است. این موضوع اهمیت تنوع ژنتیکی گیاهان را در مواجهه با تنش‌های محیطی اثبات می‌نماید. همان‌طور که در این مقاله شرح داده شد، شناسایی فرایندهای دخیل در حافظه تنش گیاه، به روش‌های مؤثر و مناسبی برای کشاورزی سازگار با محیط زیست و پایدار تبدیل شده‌اند. در حال

شناسایی شده به‌وسیله تجزیه و تحلیل DNA شواهدی را برای متیلاسیون DNA القاء شده به‌وسیله تنش خشکی پیوسته با پاسخ‌های سازگاری در برنج را فراهم آورده است (Sapna et al., 2020). نتایج تحقیق روی توت فرنگی وحشی (*Fragaria vesca*) نشان داد که تنش مکرر باعث کسب حافظه اپی‌ژنتیکی پایدار در سطح متیلاسیون DNA می‌شود (De Kort et al., 2020). ارزیابی‌های انجام شده در سطح کل ژنوم گیاه *Boea hygrometrica* نشان داد که متیلاسیون DNA کاربردهای بالقوه‌ای در حافظه تنش کم‌آبی دارد (Sun et al., 2021). بررسی رابطه بین بیان ژن‌های حافظه تنش با نواحی DNA متیله شده نشان داد که ۵۳۷۳ رونوشت حافظه تنش به‌وسیله متیلاسیون DNA تنظیم می‌شوند (Li et al., 2019). کو و همکاران (Kou et al., 2021) نقش متیلاسیون DNA در حافظه تنش خشکی ارقام برنج در شرایط تنش‌های مکرر خشکی و تیمارهای خودبازایی را مورد بررسی قرار دادند. نتایج آزمایش آنان نشان داد که نواحی متیله شده (DMRها) شناسایی شده، در اثر بیان ژن و تنظیم عناصر جابجا شونده، باعث تحمل تنش می‌شوند. DMRهای حافظه تنش در ناحیه پرموتور *LOC_Os05g38150* و در بدنه ژن *LOC_Os08g33720* مشاهده شدند و باعث تنظیم مستقیم بیان ژن‌های حافظه تنش خشکی در برنج شدند (Kou et al., 2021). تنش خشکی در مرحله رشد رویشی باعث تغییر سطوح کلی متیلاسیون DNA در سلول‌های محافظ روزه در برنج شد و این تغییرات زمانی که تنش خشکی در مرحله رشد زایشی به‌طور مکرر رخ داد نیز به‌دلیل ثبات ژنومی بیشتر در این مرحله، همچنان باقی ماندند (Auler et al., 2021). تجزیه و تحلیل بیان ژن نشان داد که فراوانی پروتئین‌ها همبستگی مثبتی با بیان ژن‌های کدکننده آنها دارد. در مجموع، شواهد زیادی مبنی بر نقش سازوکارهای مبتنی بر کروماتین را در پاسخ‌های رونویسی حافظه تنش مرتبط با تنش خشکی وجود دارد

حاضر، با اینکه شواهد فزاینده‌ای از کارآمدی کاهش آثار منفی تنش کم‌آبی براساس سیستم ایمنی گیاه وجود دارد، شناسایی سازوکارهای بیوشیمیایی و مولکولی حافظه گیاهی و پرایمینگ بذر برای کاربردهای دقیق و قابل اعتماد این رویکرد، نیاز به تحقیقات بیشتری دارد. به‌علاوه لازم است تحقیق درباره مدت دوام حافظه تنش و چگونگی افزایش آثار مثبت حافظه گیاهی و حفظ آن، ادامه داده شود.

References

منابع مورد استفاده

- Akbari, F. 2015. DNA methylation mechanism, its position and function in genetic activities. International Conference on Applied Research in Agriculture, Tehran, Iran. <https://civilica.com/doc/414841>.
- Amini, A., Majidi, M.M., Mokhtari, N. and Ghanavati, M. 2023. Drought stress memory in a germplasm of synthetic and common wheat: antioxidant system, physiological and morphological consequences. *Scientific Reports*, 13(1), 8569. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-35642-2>
- Auler, P.A., do Amaral, M.N., Braga, E.J.B. and Maserti, B. 2021. Drought stress memory in rice guard cells: Proteome changes and genomic stability of DNA. *Plant Physiology and Biochemistry*, 169, pp.49–62. <https://doi.org/10.1016/J.PLAPHY.2021.10.028>
- Borg, M., Jacob, Y., Susaki, D., LeBlanc, C., Buendía, D., Axelsson, E., Kawashima, T., Voigt, P., Boavida, L., Becker, J., Higashiyama, T., Robert Martienssen R. and Berger, F. 2020. Targeted reprogramming of H3K27me3 resets epigenetic memory in plant paternal chromatin. *Nature Cell Biology*, 22(6), pp. 621-629. <https://doi.org/10.1038/s41556-020-0515-y>.
- Bossdorf, O., Richards, C.L. and Pigliucci, M. 2008. Epigenetics for ecologists. *Ecology Letters*, 11, pp.106-115. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01130.x
- Bruce, T.J., Matthes, M.C., Napier, J.A. and Pickett, J.A. 2007. Stressful “memories” of plants: Evidence and possible mechanisms. *Plant Science*, 173, pp.603-608. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2007.09.002>
- Colaneri, A.C. and Jones, A.M. 2013. Genome-wide quantitative identification of DNA differentially methylated sites in Arabidopsis seedlings growing at different water potential. *PLoS ONE*, 8(4), 8:e59878. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059878>
- Crisp, P.A., Ganguly, D., Eichten, S.R., Borevitz, J.O. and Pogson, B.J. 2016. Reconsidering plant memory: Intersections between stress recovery, RNA turnover, and epigenetics. *Science Advances*, 2(2), e1501340. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501340>
- de Freitas Guedes, F.A., Menezes-Silva, P.E., DaMatta, F.M. and Alves- Ferreira, M. 2019. Using transcriptomics to assess plant stress memory. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 31, pp.47–58. <https://doi.org/10.1007/s40626-018-0135-0>
- Dekker, J. and Misteli, T. 2015. Long-range chromatin interactions. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 7(10), a019356. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a019356>.
- De Kort, H., Panis, B., Deforce, D., Van Nieuwerburgh, F. and Honnay, O. 2020. Ecological divergence of wild

- strawberry DNA methylation patterns at distinct spatial scales. *Molecular Ecology*, 29, pp.4871–4881. <https://doi.org/10.1111/mec.15689>
- de Oliveira Sousa, A.R., Ribas, R.F., Coelho Filho, M.A., Freschi, L., Ferreira, C.F., dos Santos Soares Filho, W., Perez-Molina, J.P. and da Silva Gesteira, A. 2022.** Drought tolerance memory transmission by citrus buds. *Plant Science*, 320, 111292. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2022.111292>
- Ding, Y., Fromm, M. and Avramova, Z. 2012.** Multiple exposures to drought ‘train’ transcriptional responses in *Arabidopsis*. *Nature Communications*, 3, 740. <https://doi.org/10.1038/ncomms1732>
- Ding, Y., Liu, N., Virlouvet, L., Riethoven, J.J., Michael Fromm, M. and Avramova, Z. 2013.** Four distinct types of dehydration stress memory genes in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biology*, 13, pp.1-11. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-229>
- Ding, Y., Virlouvet, L., Liu, N., Riethoven, J.J., Fromm, M. and Avramova, Z. 2014.** Dehydration stress memory genes of *Zea mays*; comparison with *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biology*, 14, pp.1-15. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-14-141>.
- Fleta-Soriano, E. and Munné-Bosch, S. 2016.** Stress memory and the inevitable effects of drought: A physiological perspective. *Frontiers in Plant Science*, 7, 143. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00143>
- Fleta-Soriano, E., Pinto-Marijuan, M. and Munné-Bosch, S. 2015.** Evidence of drought stress memory in the facultative CAM, *Aptenia cordifolia*: Possible role of phytohormones. *PLoS ONE*, 10, e0135391. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135391>
- Forestan, C., Farinati, S., Zambelli, F., Pavesi, G., Rossi, V. and 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, pp.55–75. <https://doi.org/10.1111/pce.13660>
- Friedrich, T., Faivre, L., Bäurle, I. and Schubert, D. 2019.** Chromatin-based mechanisms of temperature memory in plants. *Plant Cell & Environment*, 42, pp.762–770. <https://doi.org/10.1111/pce.13373>
- Gagliano, M., Renton, M., Depczynski, M. and Mancuso, S. 2014.** Experience teaches plants to learn faster and forget slower in environments where it matters. *Oecologia*, 175(1), pp.63–72. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2873-7>
- Ghasemi, M., Majidi, M.M., Ehsanzadeh, P., Mosaddeghi, M.R. and Etemadi, M. 2024.** Improving drought tolerance in smooth brome grass by mild drought stress induction in vegetative growth stage. *Journal of Soil and Plant Interactions*, 14(4), pp.85-102. [In Persian]. <https://doi.org/10.47176/jspi.14.4.03602>
- Godwin, J. and Farrona, S. 2020.** Plant epigenetic stress memory induced by drought: A physiological and molecular perspective. In: Farrona, S. (Ed.) *Plant Epigenetics and Epigenetics (Second Edition)*. Springer, New York. USA.
- Grativol, C., Hemerly, A.S. and Gomes Ferreira, P.C. 2012.** Genetic and epigenetic regulation of stress responses in natural plant populations. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1819, pp.176-185.

<https://doi.org/10.1016/j.bbagr.2011.08.010>

- Groot, M.P., Kooke, R., Knoben, N., Vergeer, P., Keurentjes, J.J.B., Ouborg, N.J. and Verhoeven, K.J.F. 2016.** Effects of multi-generational stress exposure and offspring environment on the expression and persistence of transgenerational effects in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS ONE*, 11(3), e0151566. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151566>
- Haider, S., Iqbal, J., Shaukat, M., Naseer, S. and Mahmood, T. 2021.** The epigenetic chromatin-based regulation of somatic heat stress memory in plants. *Plant Gene*, 27, 100318. <https://doi.org/10.1016/j.plgene.2021.100318>
- Hou, P., Wang, F., Luo, B., Li, A., Wang, C., Shabala, L., Ahmed, H.A.I., Deng, S., Zhang, H., Song, P., Zhang, Y., Shabala, S. and Chen, L. 2021.** Antioxidant enzymatic activity and osmotic adjustment as components of the drought tolerance mechanism in *Carex duriuscula*. *Plants*, 10(3), 436. doi:10.3390/plants10030436.
- Kim, J.M., To, T.K., Ishida, J., Matsui, A., Kimura, H. and Seki, M. 2012.** Transition of chromatin status during the process of recovery from drought stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, 53(5), pp.847–856. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcs053>
- Kim, Y.K., Chae, S., Oh, N.I., Nguyen, N.H. and Cheong, J.J. 2020.** Recurrent drought conditions enhance the induction of drought stress memory genes in *Glycine max* L. *Frontiers in Genetics*, 11, 576086. <https://doi.org/10.3389/fgene.2020.576086>.
- Kinoshita, T. and Seki, M. 2014.** Epigenetic memory for stress response and adaptation in plants. *Plant and Cell Physiology*, 55, pp.1859–1863. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcu125>
- Klengel, T., Dias, B.G. and Ressler, K.J. 2016.** Models of intergenerational and transgenerational transmission of risk for psychopathology in mice. *Neuropsychopharmacology*, 41(1), pp.219–231. <https://doi.org/10.1038/npp.2015.249>
- Kou, S., Gu, Q., Duan, L., Liu, G., Yuan, P., Li, H., Wu, Z., Liu, W., Huang, P. and Liu, L. 2021.** Genome-wide bisulphite sequencing uncovered the contribution of DNA methylation to rice short-term drought memory formation. *Journal of Plant Growth Regulation*, 41, pp.2903–2917. <https://doi.org/10.1007/s00344-021-10483-3>
- Lamke, J. and Baurle, I. 2017.** Epigenetic and chromatin-based mechanisms in environmental stress adaptation and stress memory in plants. *Genome Biology*, 18(1), 124. <https://doi.org/10.1186/s13059-017-1263-6>
- Lau, J.A., Peiffer, J., Reich, P.B. and Tiffin, P. 2008.** Transgenerational effects of global environmental change: Long-term CO₂ and nitrogen treatments influence offspring growth response to elevated CO₂. *Oecologia*, 158(1), pp.141–150. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1127-6>
- Leuendorf, J.E., Frank, M. and Schmullig, T. 2020.** Acclimation, priming and memory in the response of *Arabidopsis thaliana* seedlings to cold stress. *Scientific Reports*, 10, 689. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56797-x>
- Li, X. and Liu, F. 2016.** Drought Stress Memory and Drought Stress Tolerance in Plants: Biochemical and

- Molecular Basis. p. 17-44. In: Hossain, M.A. (Ed.) Drought Stress Tolerance in Plants 1. Springer, Cambridge. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28899-4_2
- Li, X., Tan, D.X., Jiang, D. Liu, F. 2016.** Melatonin enhances cold tolerance in drought-primed wild-type and abscisic acid-deficient mutant barley. *Journal of Pineal Research*, 61, pp.328–339. <https://doi.org/10.1111/jpi.12350>
- Li, P., Yang, H., Wang, L., Liu, H., Huo, H., Zhang, C., Liu, A., Zhu, A., Hu, J., Lin, Y. and 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, X., Challabathula, D., Quan, W. and Bartels, D. 2019.** Transcriptional and metabolic changes in the desiccation tolerant plant *Craterostigma plantagineum* during recurrent exposures to dehydration. *Planta*, 249, pp.1017–1035. <https://doi.org/10.1007/s00425-018-3058-8>
- Liu, N., Ding, Y., Fromm, M. and 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, pp.5556–5566. <https://doi.org/10.1093/nar/gku220>
- Liu, H., Able, A.J. and Able, J.A. 2021.** Priming crops for the future: rewiring stress memory. *Trends in Plant Science*, 27(7), pp.699–716. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021a.11.015>
- Liu, L., Cao, X., Zhai, Z., Ma, S., Tian, Y. and Cheng, J. 2022a.** Direct evidence of drought stress memory in mulberry from a physiological perspective: antioxidative, osmotic and phytohormonal regulations. *Plant Physiology and Biochemistry*, 186, pp.76–87. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.07.001>
- Liu, X., Quan, W. and Bartels, D. 2022b.** Stress memory responses and seed priming correlate with drought tolerance in plants: an overview. *Planta*, 255, 45. <https://doi.org/10.1007/s00425-022-03828-z>
- Lukić, N., Schurr, F.M., Trifković, T., Kukavica, B. and Walter, J. 2023.** Transgenerational stress memory in plants is mediated by upregulation of the antioxidative system. *Environmental and Experimental Botany*, 205, 105129. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.105129>
- Mahmood, T., Khalid, S., Abdullah, M., Ahmed, Z., Shah, M.K.N., Ghafoor, A. and Du, X. 2020.** Insights into drought stress signaling in plants and the molecular genetic basis of cotton drought tolerance. *Cells*, 9, 105. <https://doi.org/10.3390/cells9010105>
- Munné-Bosch, S. and Alegre, L. 2013.** Cross-stress tolerance and stress “memory” in plants. *Environmental and Experimental Botany*, 94, pp.1–88. doi: 10.1016/j.envexpbot.2013.02.002
- Nourbakhsh, V., Majidi, M.M. and Abtahi, M. 2023.** Drought stress memory in orchardgrass and the role of marker-based parental selection for physiological and antioxidant responses. *Plant Physiology and Biochemistry*, 204, 108061. doi: 10.1016/j.plaphy.2023.108061
- 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, pp.11–14.

- Ramirez, D.A., Rolando, J.L., Yactayo, W., Monneveux, P., Mares, V. and Quiroz, R. 2015.** Improving potato drought tolerance through the induction of long-term water stress memory. *Plant Science*, 238, pp.26–32. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.05.016>
- Saeidnia, F., Majidi, M.M., Dehghani, M.R., Mirlohi, A. and Araghi, B. 2021a.** Multi environment evaluation of persistence and drought tolerance in smooth brome grass (*Bromus inermis*): Genetic analysis for stability in combining ability. *Crop and Pasture Science*, 72, pp.565-574. <https://doi.org/10.1071/CP21018>
- Saeidnia, F., Majidi, M.M. and 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. and Mirlohi, A. 2021b.** Marker-trait association analysis for drought tolerance in smooth brome grass. *BMC Plant Biology*, 21, 116. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-02891-0>
- Saeidnia, F., Majidi, M.M., Mirlohi, A. and Ahmadi, B. 2018.** Physiological responses of drought tolerance in orchardgrass (*Dactylis glomerata*) in association with persistence and summer dormancy. *Crop and Pasture Science*, 69, pp.515-526. <https://doi.org/10.1071/CP17314>
- Saeidnia, F., Majidi, M.M., Mirlohi, A. and Bahrami, S. 2019.** Inheritance and combining ability of persistence and drought recovery in smooth brome grass (*Bromus inermis* L.). *Euphytica*, 215, 177. <https://doi.org/10.1007/s10681-019-2500-8>
- Saeidnia, F., Majidi, M.M., Mirlohi, A., Spanani, S., Karami, Z. and 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 <https://doi.org/10.1007/s10681-020-02624-8>
- Saeidnia, F., Majidi, M.M., Spanani, S., Abdollahi Bakhtiari, M., Karami, Z. and Hughes, N. 2020b.** Genotypic-specific responses caused by prolonged drought stress in smooth brome grass (*Bromus inermis*): Interactions with mating systems. *Plant Breeding*, 139, pp.1029-1041. <https://doi.org/10.1111/pbr.12846>
- Saeidnia, F., Shoormij, F., Mirlohi, A., Soleimani Kartalaei, E., Mohammadi, M. and 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. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0275412>
- Sapna, H., Ashwini, N., Ramesh, S. and Nataraja, K. 2020.** Assessment of DNA methylation pattern under drought stress using methylation-sensitive randomly amplified polymorphism analysis in rice. *Plant Genetic Resources*, 18, pp.222–230. <https://doi.org/10.1017/S1479262120000234>
- Savvides, A., Ali, S., Tester, M. and Fotopoulos, V. 2016.** Chemical priming of plants against multiple abiotic stresses: mission possible? *Trends in Plant Science*, 21, pp.329–340. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.11.003>

- Sher, A., Sarwar, T., Nawaz, A., Ijaz, M., Sattar, A. and Ahmad, S. 2019.** Methods of Seed Priming. p. 1-10. *In:* Hasanuzzaman, M. Fotopoulos, V. (Eds.) Priming and Pretreatment of Seeds and Seedlings. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-13-8625-1_1
- Singh, R.K. and Prasad, M. 2022.** Delineating the epigenetic regulation of heat and drought response in plants. *Critical Reviews in Biotechnology*, 42(4), pp.548-561. <https://doi.org/10.1080/07388551.2021.1946004>
- Smulders, M. and De Klerk, J. 2011.** Epigenetics in plant tissue culture. *Plant Growth Regulation*, 63, pp.137-146. <https://doi.org/10.1007/s10725-010-9531-4>
- Sun, R.Z., Liu, J., Wang, Y.Y. and Deng, X. 2021.** DNA methylation-mediated modulation of rapid desiccation tolerance acquisition and dehydration stress memory in the resurrection plant *Boea hygrometrica*. *PLoS Genetics*, 17(4), e1009549. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1009549>
- Thiebaut, F., Hemerly, A.S. and Ferreira, P.C.G. 2019.** A role for epigenetic regulation in the adaptation and stress responses of non-model plants. *Frontiers in Plant Science*, 10, 246. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00246>
- Tian, Z., Li, K., Sun, Y., Zhang, S., Chen, B., Pan, Z., Pang, B., Miao, Y., Du, X. and He, S. 2022.** Physiological and transcriptional analyses reveal formation of memory under recurring drought stresses in *Gossypium hirsutum*. *Plant Science*, 338, 111920. <https://doi.org/10.22541/au.165389768.89159040/v1>
- Trewavas, A. 2003.** Aspects of plant intelligence. *Annals of Botany*, 92, pp.1-20. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg101>
- Ueda, M. and Seki, M. 2020.** Histone modifications form epigenetic regulatory networks to regulate abiotic stress response. *Plant Physiology*, 182, pp.15–26. <https://doi.org/10.1104/pp.19.00988>
- van Dooren, T.J.M., Silveira, A.B., Gilbault, E., Jimenez-Gomez, J.M., Martin, A., Bach, L., Tisne, S., Quadrana, L., Loudet, O. and Colot, V. 2020.** Mild drought in the vegetative stage induces phenotypic, gene expression, and DNA methylation plasticity in *Arabidopsis* but no transgenerational effects. *Journal of Experimental Botany*, 71(12), pp.3588–3602. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa132>
- Virlouvet, L. and Fromm, M. 2015.** Physiological and transcriptional memory in guard cells during repetitive dehydration stress. *New Phytology*, 205, pp.596–607. <https://doi.org/10.1111/nph.13080>
- Vyse, K., Faivre, L., Romich, M., Pagter, M., Schubert, D., Hinch, D.K. and 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>
- Walter, J., Jentsch, A., Beierkuhnlein, C. and Kreyling, J. 2013.** Ecological stress memory and cross stress tolerance in plants in the face of climate extremes. *Environmental and Experimental Botany*, 94, pp.3–8. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.02.009>
- Walter, J., Nagy, L., Hein, R., Rascher, U., Beierkuhnlein, C., Willner, E. and Jentsch, A. 2011.** Do plants remember drought? Hints towards a drought-memory in grasses. *Environmental and Experimental Botany*, 71,

pp.34-40. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.10.020>

- Wang, X., Vignjevic, M., Liu, F., Jacobsen, S., Jiang, D. and Wollenweber, B. 2015.** Drought priming at vegetative growth stages improves tolerance to drought and heat stresses occurring during grain filling in spring wheat. *Plant Growth Regulation*, 75(3), pp.677–687. <https://doi.org/10.1007/s10725-014-9969-x>
- Whittle, C.A., Otto, S.P., Johnston, M.O. and Krochko, J.E. 2009.** Adaptive epigenetic memory of ancestral temperature regime in *Arabidopsis thaliana*. *Botany*, 87(6), pp.650–657. <https://doi.org/10.1139/B09-030>
- Wojtyła, L., Paluch-Lubawa, E., Sobieszczuk-Nowicka, E. and Garnczarska, M. 2020.** Drought stress memory and subsequent drought stress tolerance in plants. p. 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>
- Xin, Z. and Browse, J. 2000.** Cold comfort farm: the acclimation of plants to freezing temperatures. *Plant Cell and Environment*, 23(9), pp.893–902. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00611.x>
- Zentner, G.E. and Henikoff, S. 2013.** Regulation of nucleosome dynamics by histone modifications. *Nature Structural and Molecular Biology*, 20, pp.259–266. <https://doi.org/10.1038/nsmb.2470>
- Zhang, C.Y., Wang, N.N., Zhang, Y.H., Feng, Q.Z., Yang, C.W. and Liu, B. 2013.** DNA methylation involved in proline accumulation in response to osmotic stress in rice (*Oryza sativa*). *Genetics and Molecular Research*, 12(2), pp.1269–1277. <https://doi.org/10.4238/2013.april.17.5>
- Zheng, X., Chen, L., Li, M., Lou, Q., Xia, H., Wang, P., Li, T., Liu, H. and 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>