Sari Agriculture Sciences and Natural Resources University

Journal of Crop Breeding Vol. 17, Issue 1, 2025 p: 63-75

OPEN ACCESS

Research Paper

The Role of miRNA in Plant Adaptation to Abiotic Stress

Mohammad Hadi Taleb[1] and Ahmad Arzani[2]

1- Ph.D, Department of Production and Plant Genetics, College of Agriculture, Isfahan University of Technology, Isfahan, Iran

2- Professor of Plant Genetics and Breeding, Department of Production and Plant Genetics, College of Agriculture, Isfahan University of Technology, Isfahan, Iran, (Corresponding author: a_arzani@iut.ac.ir)

Received: 27 April, 2024 Revised: 5 june, 2024 Accepted: 29 August, 2024

Extended Abstract

Global food security has become an urgent concern due to rapid climate change. Plants, the foundation of the food chain, are constantly under environmental pressures such as drought, salinity, and extreme and low temperatures. These stressors threaten plant growth and productivity, jeopardizing global food supplies. Plants can sense environmental stimuli and activate defense mechanisms through various regulatory networks, including small RNAs, to combat abiotic stressors. These changes trigger a cascade of defense responses, including the utilization of small RNAs, to protect themselves from damage.

MicroRNAs (miRNAs) were first identified in plants less than two decades ago and have since been recognized as crucial controllers of various developmental processes. These processes include leaf morphogenesis (the formation of leaves), vegetative phase change (the transition from vegetative growth to flowering), flowering time, and the ability to respond to environmental signals. miRNAs, recognized as one of the most crucial RNA molecules, play a pivotal role by modulating gene function through post-transcriptional and translational mechanisms. RNA interference is a group of 18-25 nucleotide sequence-specific RNAs that are found abundantly in plant genomes. These RNAs play an important role in various processes, including plant growth and development, cell behavior, biochemical and physiological activities, defense against threats to the genome, and tolerance to abiotic stresses. Despite their small size, they wield immense power in regulating gene expression networks. miRNAs negatively regulate the expression of a wide range of genes at the transcription levels (DNA methylation), post-transcription, and translation. They act as post-transcriptional regulators, binding to specific sequences on messenger RNA (mRNA) molecules. This binding cleaves the target mRNA, effectively silencing the gene it encodes, or inhibits its translation into protein. Short interfering RNAs (siRNAs) are derived from the processing of long double-stranded RNAs (dsRNAs). Then, a specific guide strand is chosen and integrated into the RNA-induced silencing complex (RISC). Once this complex is inside RISC, a member of the Argonaute (AGO) protein family binds with the guide strand, directing RISC to target RNAs with complete sequence complementarity. This interaction leads to the precise cleavage of the target RNAs by the Argonaute protein. This process, known as RNA interference (RNAi), plays a fundamental role in gene regulation and defense responses in plants.

Plants employ a sophisticated regulatory system called gene silencing, which controls gene expression by inactivating specific genes. Two key mechanisms in this system are post-transcriptional gene silencing (PTGS), which inactivates genes by targeting RNA molecules, and transcriptional gene silencing (TGS), which prevents RNA production from the DNA template. miRNAs can influence PTGS by promoting the degradation of specific mRNA transcripts and TGS by recruiting DNA methylation machinery to target genes. PTGS acts in the cytoplasm, targeting messenger RNA (mRNA) molecules. PTGS can be triggered by dsRNAs or miRNAs. These dsRNAs can originate from viral infection, transgene insertion, and inverted repeats within plant genes. Dicer, an RNase III enzyme complex, recognizes and cleaves relevant dsRNAs into small interfering RNAs (siRNAs) for RNA interference (RNAi). The siRNAs then guide a protein complex called RISC (RNA-induced silencing complex) to complementary mRNA sequences. RISC cleaves the targeted mRNAs, silencing them and preventing their translation into proteins. Similar to siRNAs, miRNAs can also regulate gene expression in PTGS by targeting mRNA molecules, although they often function through imperfect base pairing. TGS operates by modifying DNA in the nucleus, making it less accessible for transcription and thereby preventing mRNA production. TGS relies on mechanisms such as DNA methylation and histone modifications to silence gene expression in the nucleus. These modifications create a repressive

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-22]

[DOI: 10.61186/jcb.17.1.63]

Copyright ©2025 Taleb and Arzani. Published by Sari Agricultural Sciences and Natural Resources University.
This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 Unported License which allows users to read, copy, distribute and make derivative works for non-commercial purposes from the material, as long as the author of the original work is cited properly.

chromatin environment that hinders RNA polymerase from accessing and transcribing the DNA. While the primary role of miRNAs lies in PTGS, some studies suggest that they might also influence TGS. Some miRNAs could interact with proteins involved in DNA methylation or chromatin remodeling, indirectly leading to transcriptional silencing. The interplay between PTGS and TGS is intricate. While they are distinct pathways, they can be interconnected. In some instances, PTGS might influence TGS through mechanisms. Degraded mRNAs from PTGS might serve as signals that guide DNA methylation machinery to homologous DNA sequences, potentially leading to long-term transcriptional silencing. Conversely, TGS-mediated gene silencing could prevent the formation of dsRNAs or aberrant transcripts that trigger PTGS.
miRNAs act as molecular switches by strategically targeting specific mRNAs and fine-tuning the production of proteins essential for environmental stress tolerance. This precise control allows plants to adapt to a dynamic environment, tailoring their gene expression to meet the specific challenges they face. Plant miRNAs act as mediators for silencing or direct cleavage of target mRNAs. While some miRNAs perfectly match their mRNA targets, others can function with some mismatches. miRNA families are grouped into conserved and non-conserved miRNAs based on conserved spots and variation during processing. Each group of these miRNAs has its targets. Today, RNA interference (RNAi), triggered by dsRNA, is a widely used and valuable tool for researchers to specifically silence genes and understand their function in various biological processes. Despite ongoing research in genetically engineering plants to manipulate miRNAs for improved tolerance to biotic and abiotic stresses, knowledge remains limited regarding their functional and regulatory networks in this context. Understanding the regulatory function of this group of RNAs opens up new avenues for applied research in genomic fields, enhancing resistance to plant diseases, bolstering tolerance to various stresses such as drought, salinity, heat, and cold, as well as improving product quality and increasing food production. The review's objective is to assess the existing knowledge concerning plant small RNAs and elucidate their significance in enhancing resilience to abiotic stressors.

Keywords: Gene silencing, Regulatory network, RNAi, siRNA and miRNA

How to Cite This Article: Taleb, M., & Arzani, A. (2025). The Role of miRNA in Plant Adaptation to Abiotic Stress. *J Crop Breed,* 17(1), 63-75 DOI: 10.61186/jcb.17.1.63

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-22]

[DOI: 10.61186/jcb.17.1.63]

دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری

مقاله پژوهشی

نقش ریزRNAها در سازگاری به تنش‌های غیرزیستی در گیاهان

محمدهادی طالب[۱] و احمد ارزانی[۲]

۱- دانش آموخته دکتری، گروه ژنتیک و تولید گیاهی، دانشکده مهندسی کشاورزی، دانشگاه صنعتی اصفهان، اصفهان، ایران
۲- استاد ژنتیک و اصلاح نباتات، گروه ژنتیک و تولید گیاهی، دانشکده مهندسی کشاورزی، دانشگاه صنعتی اصفهان، اصفهان، ایران، (نویسنده مسوول: a_arzani@iut.ac.ir)

تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۰۲/۰۸ تاریخ ویرایش: ۱۴۰۳/۰۴/۱۶ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۰۶/۰۸
صفحه: ۶۳ تا ۷۵

چکیده مبسوط

امنیت غذایی جهانی به‌دلیل تغییرات سریع آب و هوا به یک نگرانی فوری تبدیل شده است. گیاهان پایه و اساس زنجیره غذایی هستند و دائماً تحت فشارهای محیطی مانند خشکی، شوری و دماهای زیاد و کم قرار دارند. این عوامل تنش‌زا رشد و بهره‌وری گیاهان را تهدید می‌کند و منجر به خطر افتادن منابع غذایی جهانی می‌شود. گیاهان می‌توانند محرک‌های محیطی را حس کنند و مکانیسم‌های دفاعی را از طریق شبکه‌های تنظیمی مختلف، از جمله ریزRNAها، برای مبارزه با عوامل تنش‌زای غیر زنده فعال کنند. این تغییرات باعث ایجاد تعداد زیادی از پاسخ‌های دفاعی، از جمله استفاده از ریزRNAها برای محافظت از خود در برابر آسیب‌ها می‌شود. ریزRNAها (MicroRNAs) برای اولین بار کمتر از دو دهه پیش در گیاهان شناسایی شدند و از آن زمان به‌عنوان کنترل کننده‌های حیاتی فرآیندهای مختلف رشد شناخته شده‌اند. این فرآیندها شامل مورفوژنز برگ (تشکیل برگ‌ها)، تغییر فاز رویشی (گذر از رشد رویشی به گلدهی)، زمان گلدهی و توانایی پاسخگویی به سیگنال‌های محیطی است. ریزRNAها که به‌عنوان یکی از مهم‌ترین مولکول‌های RNA شناخته می‌شوند، با تعدیل عملکرد ژن از طریق مکانیسم‌های پس از رونویسی و ترجمه نقشی محوری دارند. RNA تداخلگر (RNAi) گروهی متشکل از ۱۸ تا ۲۵ RNA توالی نوکلئوتیدی خاص است که به‌وفور در ژنوم گیاهان یافت می‌شود. این RNAها نقش مهمی در فرآیندهای مختلف از جمله رشد و نمو گیاه، رفتار سلولی، فعالیت‌های بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی، دفاع در برابر تهدیدات ژنوم و تحمل به تنش‌های غیر زنده ایفا می‌کنند. علی‌رغم اندازه کوچکشان، قدرت زیادی در تنظیم شبکه‌های بیان ژن دارند. miRNAها بیان طیف وسیعی از ژن‌ها را در سطوح رونویسی (متیلاسیون DNA)، پس از رونویسی و ترجمه به‌طور منفی تنظیم می‌کنند. آنها به‌عنوان تنظیم کننده‌های پس از رونویسی عمل می‌کنند و به توالی‌های خاصی روی مولکول‌های RNA پیام‌رسان (mRNA) متصل می‌شوند. این اتصال mRNA هدف را می‌شکند و به‌طور موثر، ژنی را که کدگذاری می‌کند خاموش می‌کند یا از ترجمه آن به پروتئین جلوگیری می‌کند. RNAهای تداخلی کوتاه (siRNA) از پردازش RNAهای بلند دو رشته‌ای (dsRNAs) به‌دست می‌آیند. سپس، یک رشته راهنمای خاص انتخاب شده و در کمپلکس خاموش‌کننده القا شده (RISC) ادغام می‌شود. هنگامی‌که این کمپلکس در داخل RISC قرار می‌گیرد، یکی از اعضای خانواده پروتئین Argonaute (AGO) با رشته راهنما متصل می‌شود و RISC را به‌سمت RNAهای هدف با مکمل توالی کامل هدایت می‌کند. این تعامل منجر به برش دقیق RNAهای هدف توسط پروتئین Argonaute می‌شود. این فرآیند که به‌عنوان تداخل RNA (RNAi) شناخته می‌شود، نقش اساسی در تنظیم ژن و پاسخ‌های دفاعی در گیاهان دارد.

گیاهان از یک سیستم تنظیمی پیچیده به‌نام خاموشی ژن استفاده می‌کنند که بیان ژن را با غیرفعال کردن ژن‌های خاص کنترل می‌کند. دو مکانیسم کلیدی در این سیستم شامل خاموش کردن ژن پس از رونویسی (PTGS) است که با هدف قرار دادن مولکول‌های RNA ژن‌ها را غیرفعال می‌کند و دیگری خاموش کردن ژن رونویسی (TGS) که از تولید RNA از الگوی DNA جلوگیری می‌کند. miRNAها می‌توانند با ترویج تخریب رونوشت‌های خاص mRNA و TGS با به‌کارگیری متیلاسیون DNA برای ژن‌های هدف، بر PTGS تأثیر بگذارند. PTGS در سیتوپلاسم عمل می‌کند و مولکول‌های RNA پیام‌رسان (mRNA) را هدف قرار می‌دهد. PTGS می‌تواند توسط dsRNAها یا miRNAها تحریک شود. این dsRNAها می‌توانند از عفونت ویروسی، درج ترانس‌ژن و تکرارهای معکوس در ژن‌های گیاهی منشاء بگیرند. Dicer، یک کمپلکس آنزیمی RNase III است که dsRNAهای مربوطه را شناسایی کرده و به RNAهای مداخله‌گر کوچک (siRNA) برای تداخل (RNAi) RNA می‌شکافد. سپس siRNAها یک کمپلکس پروتئینی به‌نام کمپلکس خاموش کننده القایی RNA (RISC) را به‌سمت توالی‌های mRNA مکمل هدایت می‌کنند. RISC، mRNAهای هدف را می‌شکافد، آنها را خاموش می‌کند و از ترجمه آنها به پروتئین‌ها جلوگیری می‌کند. TGS با اصلاح DNA در هسته عمل می‌کند، آن را برای رونویسی کمتر در دسترس قرار می‌دهد و در نتیجه از تولید mRNA جلوگیری می‌کند. TGS به مکانیسم‌هایی مانند متیلاسیون DNA و تغییرات هیستون برای خاموش کردن بیان ژن در هسته متکی است. این تغییرات یک محیط کروماتین سرکوب کننده ایجاد می‌کند که مانع از دسترسی و رونویسی RNA پلیمراز به DNA می‌شود. در حالی‌که نقش اصلی miRNAها در PTGS کاملاً شناسایی نشده است، برخی مطالعات نشان می‌دهد که ممکن است بر TGS نیز تأثیر بگذارند. برخی از miRNAها می‌توانند با پروتئین‌های دخیل در متیلاسیون DNA یا بازسازی کروماتین تعامل داشته باشند که به‌طور غیرمستقیم منجر به خاموش شدن رونویسی می‌شود. تعامل بین PTGS و TGS پیچیده است. در حالی‌که دارای مسیرهای متمایزی هستند، می‌توانند به‌هم مرتبط باشند. در برخی موارد، PTGS ممکن است از طریق مکانیسم‌هایی بر TGS تأثیر بگذارد. mRNAهای تخریب شده از PTGS ممکن است به‌عنوان سیگنال‌هایی عمل کنند که متیلاسیون DNA را به توالی‌های DNA همولوگ هدایت می‌کنند و به‌طور بالقوه منجر به خاموش شدن رونویسی طولانی‌مدت می‌شوند. برعکس، خاموش کردن ژن با واسطه TGS می‌تواند از تشکیل dsRNAها یا رونوشت‌های نابجا که باعث تحریک PTGS می‌شود، جلوگیری کند.

miRNAها با هدف قرار دادن mRNAهای خاص و تنظیم دقیق تولید پروتئین‌های ضروری برای تحمل تنش‌های محیطی، به‌عنوان سوئیچ‌های مولکولی عمل می‌کنند. این کنترل دقیق به گیاهان اجازه می‌دهد تا با یک محیط پویا سازگار شوند و بیان ژن خود را برای مقابله با چالش‌های خاصی که با آن روبرو هستند تنظیم کنند. miRNAهای گیاهی به‌عنوان واسطه‌ای برای خاموش کردن یا برش مستقیم mRNAهای هدف عمل می‌کنند. در حالی‌که برخی از miRNAها کاملاً با اهداف mRNA خود مطابقت دارند، برخی دیگر می‌توانند با برخی عدم تطابق عمل کنند. خانواده‌های miRNA بر اساس نقاط حفاظت‌شده و تغییرات در طول پردازش به miRNAهای حفاظت‌شده و غیر حفاظت‌شده گروه‌بندی شوند. هر گروه از این miRNAها اهداف خاص خود را دارند.

امروزه خاموشی RNA ناشی از مولکول‌های RNA دو رشته‌ای (dsRNA) به ابزاری استاندارد و سودمند در مطالعات فعالیت ژن‌ها تبدیل شده است. تاکنون مطالعاتی در زمینه مهندسی ژنتیک برای دست‌ورزی ریزRNA در گیاهان به‌منظور افزایش تحمل به تنش‌های زیستی و غیرزیستی انجام گرفته است، در حالی‌که در زمینه شبکه‌های عملکردی و نظارتی آنها اطلاعات اندکی موجود است. آگاهی از نقش نظارتی این گروه از RNAها، راه‌های جدیدی برای مطالعات کاربردی در زمینه‌های ژنومی، مقاومت در برابر بیماری‌های گیاهی، تحمل به تنش‌های غیرزیستی نظیر خشکی، شوری، گرما و سرما، بهبود کیفیت محصول و افزایش تولید مواد غذایی ارائه خواهد نمود. هدف از این مطالعه، تجزیه و تحلیل دانش فعلی در رابطه با ریزRNAهای گیاهی و نقش آنها در تحمل به تنش‌های غیر زیستی گیاهان زراعی است.

واژه‌های کلیدی: تنش‌های زیستی، تنش‌های غیرزیستی، خاموشی ژن، شبکه نظارتی، RNAi

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-22]

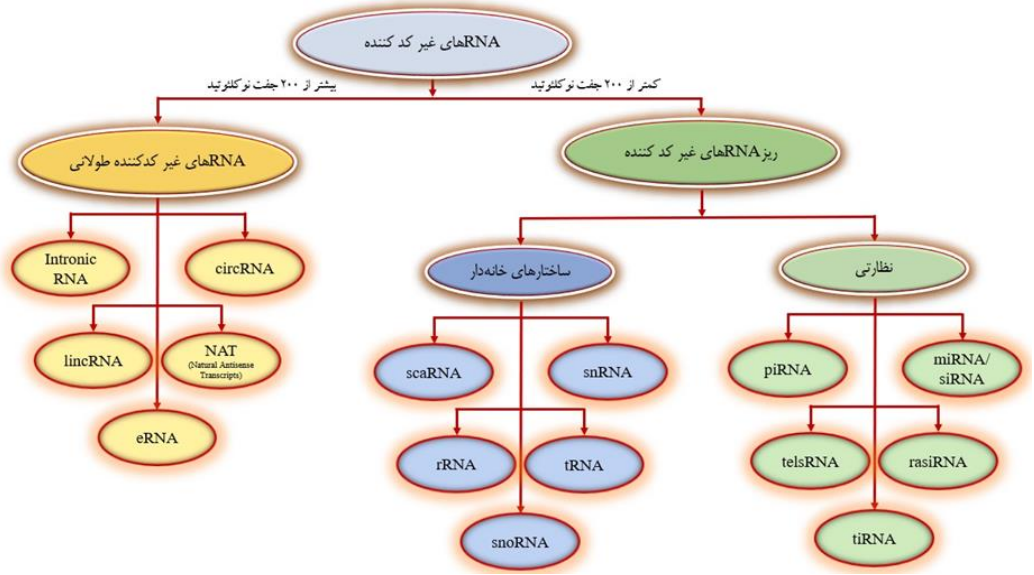
[DOI: 10.61186/jcb.17.1.63]

مقدمه

RNA[1] یکی از چهار ماکرومولکول اصلی حیات (کربوهیدرات‌ها، لیپیدها، پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک) است که در تنظیم، انتقال و ترجمه اطلاعات ژنتیکی نقش بنیادی دارد. RNA به دو دسته‌ی اصلی تقسیم می‌شود: RNA کد کننده (coding RNAs) که اطلاعات ژنتیکی را برای تولید پروتئین‌ها منتقل می‌کند و RNA غیر کدکننده (non-coding RNAs) که در تنظیم فعالیت ژنی سلول نقش دارد (Dong *et al*., 2022). برای سال‌های نسبتاً طولانی، فرض بر این بود که تنها نقش و کارکرد مولکول‌های RNA حمل اطلاعات زیستی کدگذاری شده در مولکول DNA و فرایند ترجمه به پروتئین است (Kozomara *et al*., 2019). کشف فعالیت‌های غیر کدکنندگی پروتئینی مولکول‌های RNA در سه دهه اخیر اساساً درک ما را از نقش تنظیمی RNAها و آثار آن‌ها در فرایندها و فعالیت‌های سلولی افزایش داده است (Pareek *et al*., 2015؛ Khalid *et al*., 2017). یافته‌های جدید، ارتباط انواع RNA با فعالیت‌های مختلف بیولوژی سلولی را روشن‌تر کرده و به درک بهتر از فعالیت این مولکول‌ها در تنظیم فعالیت‌های سلولی و ایجاد تغییرات متنوع در سلول‌ها کمک شایانی کرده است.

RNA تداخلگر (RNAi[2]) یا خاموشی ژن با واسطه RNA غیر کد کننده پس از رونویسی (PTGS)[3] فرایندی بیولوژیکی است که در آن مولکول‌های دو رشته‌ای RNA (dsRNA[4]) با تشکیل کمپلکسی خاص با پروتئین‌های دیگر به توالی خاصی از مولکول‌های mRNA هدف حمله کرده و آن‌ها را قبل از ترجمه، تخریب یا غیر فعال می‌سازند (Tan *et al*., 2020). این فرایند تنظیمی در سلول‌ها بسیار مهم است و نقشی اساسی در برقراری تعادل ژنی دارد. در دهه اخیر با شناخت آثار تداخل RNA، اطلاعات کلی در مورد تعیین نقش یک ژن در موجودات زنده متحول شده است (Hung & Slotkin, 2021). خاموشی RNA(یا خاموشی ژن) اصطلاح گسترده‌ای برای توصیف مکانیسمی حیاتی و مهم در تمام موجودات به استثنای باکتری‌ها و مخمر *Sacchromyces cerevisiae* است. این فرایندهای پیچیده شامل تعاملات متعدد RNA-RNA، DNA-RNA، RNA پروتئین و پروتئین‌پروتئین است که در تنظیم بیان ژن‌ها و فعالیت‌های سلولی مؤثر می‌باشد (Catalanotto *et al*., 2016). بسیاری از اکتشافات کلیدی مربوط به خاموشی RNA در گیاه گلدار مدل آربیدوپسیس[5] به‌دست آمده است و این گونه گیاهی نقش مهمی در پیش‌برد تحقیقات مرتبط با خاموشی RNA داشته است. همچنین فن‌آوری خاموشی RNA به همان اندازه در تک لپه‌های مانند برنج قابل اجرا هستند (Curtin *et al*., 2014). این اکتشافات اساسی برای پیشرفت در تحقیقات کشاورزی و افزایش عملکرد و تحمل گیاهان در برابر عوامل محیطی مختلف بسیار ارزشمند می‌باشند.

ریزRNAها[6] مولکول‌های کوچکی هستند که در بیان ژن‌ها و تنظیم فعالیت‌های سلولی نقش دارند و اغلب مولکول‌های با ساختار پروتئینی خاصی را کد نمی‌کنند (Qiao *et al*., 2021). تنها حدود ۲ درصد از تمام RNAها به عنوان RNA-کدکننده شناخته می‌شوند که در ساخت پروتئین‌ها مشارکت دارند، در حالی که حدود ۹۸ درصد بقیه RNAها به عنوان RNA غیر کدکننده (ریزRNAها) شناخته می‌شوند. این ریزRNAها نقش مهمی در تنظیم بیان ژن‌ها و تعادل و واکنش‌های سلولی دارند و از اهمیت بالایی برخوردارند (Salemi *et al*., 2022). در شکل ۱ انواع RNAهای تاکنون شناسایی شده و گروه‌بندی آن‌ها نشان داده شده است.



شکل ۱- انواع RNAهای غیر کدکننده شناسایی شده و طبقه‌بندی آن‌ها

Figure 1. Types of identified non-coding RNAs and their classification

ریزRNAها، مولکول‌های کوچکی با طول حدود ۱۸ تا ۲۵ نوکلئوتید هستند که به‌صورت تک رشته و غیر کدکننده عمل می‌کنند. این ریزRNAها در کنترل بیان ژن‌ها در طی فرایندهای رشد و سازگاری گیاه با محیط اطراف و تنش‌های

1-Ribonucleic acid
2- RNA interference
3- Post-Transcriptional Gene Silencing
4- double strand RNA
5- Arabidopsis thaliana
6- Small RNAs or microRNAs (miRNAs)

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-22]

[DOI: 10.61186/jcb.17.1.63]

مختلف نقش‌های اساسی ایفا می‌کنند (Deng *et al*., 2018). تخمین زده می‌شود ریزRNAها تقریباً ۱ تا ۲٪ از کل ژن‌های یک گیاه را تشکیل می‌دهند (Dong *et al*., 2022). ریزRNAها برای اولین‌بار در نماتد *Caenorhabditis elegans* شناسایی شدند (Lee *et al*., 1993). شناسایی اولین ریزRNA گیاهی در اربیدوپسیس گزارش شده است. به‌دلیل پیشرفت سریع روش‌های شناسایی ریزRNAهای گیاهی، تاکنون تعداد ۴۸۸۶۰ microRNA از طریق روش‌های تجربی یا محاسباتی از ۲۷۱ گونه مختلف از موجودات زنده، از جمله بیش از ۷۰ گونه گیاهی کشف و شناسایی شده‌اند (Zhang *et al*., 2022). تاکنون در گونه‌های مختلف گیاهی، ۱۶ خانواده miRNA با عملکرد مختلف در پاسخ به شرایط تنش گزارش شده است (Chen *et al*., 2016). همچنین فاکتورهای رونویسی پروتئین دامنه MYB (TFs)، که یک خانواده اصلی از فاکتورهای تنظیمی در گیاهان هستند، نقش مهمی در کنترل برخی از جنبه‌های تنظیم شده توسط ریزRNAها برای رشد، متابولیسم و پاسخ به تنش‌ها در گیاهان دارند (Ma *et al*., 2023). تعداد زیادی از مطالعات مربوط به کارکرد ریزRNAها نشان داده‌اند که تنظیم بیان ژن هدایت شده توسط ریزRNAها برای سازگاری بیشتر گیاهان با محرک‌های محیطی اطراف امری حیاتی و ضروری است (Sun *et al*., 2019; Das & Singh, 2024 و Zhang *et al*., 2022). گیاهان در معرض تنش‌های غیرزیستی می‌توانند با تنظیم بیان برخی از ریزRNAها یا تولید ریزRNAهای جدید، توانایی تحمل خود را نسبت به شرایط محیطی مختلف بهبود بخشند و حتی رشد بهتری داشته باشند. افزایش یا کاهش بیان ریزRNAها به نوع تنشی که گیاه در معرض آن قرار دارد بستگی دارد (Samynathan *et al*., 2023). القا برخی از ریزRNAها توسط چندین تنش محیطی مختلف از جمله دمای بالا، سرما، خشکی، شوری بالا، اکسیداسیون و حضور فلزات سنگین در محیط، در گیاهان رخ می‌دهد (Millar, 2020). ریزRNAها نه‌تنها نقش مهمی در تنظیم فلاونوئیدها، آلکالوئیدها و مسیرهای بیوسنتزی ترکیبات حاوی نیتروژن دارند، بلکه به‌عنوان عوامل تنظیمی اساسی در متابولیسم ثانویه گیاهان عمل می‌کنند (Samad *et al*., 2020). همانطور که ریزRNAها در پاسخ به محرک‌های محیطی فردی یا چندگانه متفاوت هستند، پاسخ‌های آن‌ها به رشد و نمو در گیاهان نیز متفاوت است (Siddiqui *et al*., 2019). علاوه‌بر این، ریزRNAها در تنظیم رشد و توسعه گیاه مانند رشد اندام‌های گل و گلدهی، رشد برگ، رسیدن میوه، رشد ریشه و جنین‌زایی، اندازه دانه، کیفیت میوه و عملکرد محصول نقش دارند (Yang *et al*., 2019). ریزRNAها با تأثیرگذاری بر اکسپرسیون ژن‌ها و تنظیم فعالیت‌های ژنتیکی می‌توانند فرایندهای فیزیولوژیکی و توسعه‌ای گیاهان را کنترل نموده و به تنظیم دقیق رشد و توسعه آن‌ها کمک کنند. مطالعات مبتنی بر پاسخ گیاهان به تنش‌های مختلف توسط ریزRNAها می‌تواند بینش جدیدی در رابطه با شناخت مکانیسم‌های سازگاری در گیاهان در رابطه با تحمل و مقاومت به انواع تنش‌ها را ارائه دهد.

پیدایش، تکامل و مکانیسم‌های عملکردی ریزRNAها

پیدایش ریزRNAها یک فرایند پیچیده است که شامل سه مرحله اصلی است: ۱) فرایند رونویسی از ژن‌های پیش‌ساز که منجر به تولید pre-miRNA می‌شود، ۲) مراحل بالغ شدن، پردازش، اصلاح و انتقال درون سلولی که pre-miRNA به miRNA نهایی تبدیل می‌شود و ۳) مرحله الحاق miRNA به کمپلکس خاموش کننده القایی RNA (RISC[1]) که منجر به تنظیم اکسپرسیون ژن‌ها و فعالیت‌های ژنتیکی مختلف می‌شود (Ergin & Cetinkaya, 2022). این فرایندها با همکاری عناصر مختلف و آنزیم‌های مختلف درون سلولی صورت می‌گیرد و در تنظیم فعالیت‌های ژنتیکی و بالانس miRNAها در سلول‌ها نقش به‌سزایی دارند. ریزRNAها، در مکانی داخل هسته به‌نام D-bodies تکامل می‌یابند. miRNAها معمولا از ssRNAs[2] یا RNAهای تک‌رشته رونویسی شده تشکیل شده‌اند که حاوی یک ساختار ساقه–حلقه یا ساختار پیچ تند با جفت شدن‌های ناقص بازها از مکان‌های ژنی miRNA نشأت می‌گیرند (Ding, 2023). ژنوم یوکاریوتی شامل مناطق کدکننده miRNAها به‌نام جایگاه MIRNA است که توسط RNA پلیمراز II وابسته به DNA (Pol II)، در مسیر ژن‌های کدکننده پروتئین رونویسی می‌شود. این فرایند منجر به تولید miRNAهای اولیه (miRNAهای پیش‌ساز)[3] می‌شود که همانند پروتئین‌های کدکننده mRNA در پایانه ۵ پریم کلاهک‌گذاری و در پایانه ۳ پریم پلی آدنیله می‌شوند، با این تفاوت که miRNAهای اولیه دارای یک توالی تکراری وارونه‌ی ناقص هستند که سبب تشکیل ساختار ساقه–حلقه می‌شود. همچنین ممکن است پردازش پیش‌سازهای miRNAها به‌طور مستقیم توسط سیگنال‌های درون سلولی یا برون سلولی و یا به‌طور کامل توسط Pol II صورت گیرد (Taylor *et al*., 2017). فرایند تبدیل miRNA اولیه به miRNA کاربردی یا miRNA دو رشته‌ای (که دارای ساختار سنجاق سر منفرد هستند) توسط یک تعداد از خانواده‌های پروتئینی انجام می‌شود. این پروتئین‌ها شامل RNAse III و Dicer-like (DCL) می‌شوند که نقش اساسی در فرایند پردازش miRNA دارند (Ergin & Cetinkaya, 2022). در گیاهان، فرایند تولید ساختار ساقه‌حلقه از طریق فعالیت شبه دایسر یک (DCL1)، که یک آندونوکلئاز از خانواده RNase III است، صورت می‌گیرد. رشته miRNA راهنما با تشکیل جفت بازها با mRNAها، آن‌ها را علامت‌گذاری کرده، در حالی‌که رشته دیگر miRNA از بین می‌رود. عوامل مختلفی در ایجاد و پردازش miRNAها نقش دارند که این عوامل می‌توانند در مراحل مختلف تولید و بلوغ miRNAها هم تأثیرگذار باشند. miRNAهای پیش‌ساز گیاهی با طول ۹۰ تا ۱۴۰ جفت باز، نسبت به miRNAهای جانوری با طول ۶۰ تا ۷۰ جفت باز، به تکه‌های کوچکتری تبدیل می‌شوند. پس از فرایند پردازش، miRNAهای بالغ درون هسته تولید می‌شوند و توسط پروتئین EXPORTIN-5 به سیتوپلاسم منتقل می‌شوند. برای شناسایی mRNAهای هدف، miRNA ابتدا توسط پروتئین HASTY (HST) به سیتوزوم منتقل می‌شود. سپس miRNA به کمپلکس خاموش‌کننده القا شده

1- RNA-induced silencing complex
2- single-stranded RNAs
3- premiRNAs

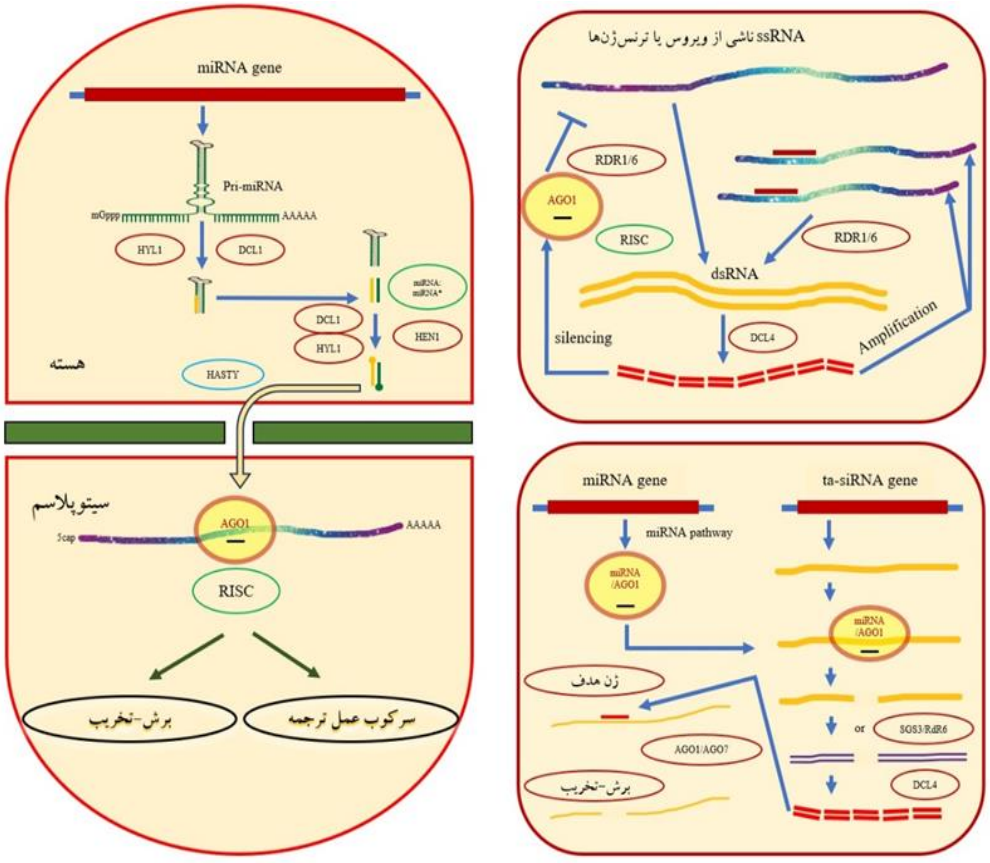
[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-22]
[DOI: 10.61186/jcb.17.1.63]

(RISC) RNA متصل می‌شود. این اتصال باعث شکسته شدن توالی mRNA هدف می‌شود و در نهایت می‌تواند به برش یا سرکوب فعالیت ترجمه mRNA هدف منجر شود (Samynathan *et al*., 2023). miRNAهای گیاهی با اهداف mRNA خود کاملاً مطابقت دارند و به‌عنوان واسطه‌هایی برای خاموش‌سازی یا برش مستقیم mRNAهای هدف عمل می‌کنند. خانواده‌های miRNA بر اساس نقاط حفاظت شده و تنوع در طی فرایند پردازش به miRNAهای حفاظت‌شده و غیرحفاظت‌شده گروه‌بندی می‌شوند. هر گروه از این miRNAها دارای اهداف خاص خود می‌باشند (Samynathan *et al*., 2023).

به‌طور کلی ریزRNAها با ایجاد اختلال در فرایند خاموشی ژن در سطح رونویسی (TGS)[1] و هم در عمل خاموشی ژن پس از رونویسی (PTGS) نقش مهمی را در تنظیم بیان ژن ایفا می‌کنند (Achkar *et al*., 2016). این RNAها در فرایند خاموشی ژن در سطح رونویسی (TGS) با متیله کردن ناحیه‌ی خاصی از توالی پروموتور از رونویسی ژن جلوگیری می‌کنند. همچنین در فرایند خاموشی ژن پس از رونویسی (PTGS) توالی‌های خاصی را هدف قرار داده و با تجزیه آن‌ها از ترجمه ژن ممانعت می‌نمایند (Tiwari *et al*., 2014).

تداخل RNA یک رویکرد تنظیم کننده ژن اضطراری است که برای اصلاح بیان ژن‌ها در گیاهان به‌منظور افزایش تحمل آنها به تنش‌های مختلف مورد استفاده قرار می‌گیرد. amiRNAها یا miRNAهای مصنوعی، مولکول‌های تولید شده به‌صورت مصنوعی هستند که عملکرد ریزRNAهای طبیعی را تقلید می‌کنند. این مولکول‌ها می‌توانند به‌طور مؤثر بیان ژن‌های mRNA هدف را کنترل کنند و حتی برای هدف قرار دادن و خاموش کردن miRNAها نیز استفاده شوند. amiRNAها به‌طور گسترده در مهندسی ژنتیک برای کنترل بیان ژن‌ها یا تنظیم مسیرهای سیگنالینگ مورد استفاده قرار می‌گیرند. این مولکول‌ها قابلیت تنظیم و کارایی بالا را در خاموش کردن ژن‌ها دارند و به‌عنوان ابزارهای ارزشمندی برای مطالعه عملکرد ژن و توسعه ارگانیسم‌های اصلاح شده ژنتیکی مورد استفاده قرار می‌گیرند (Kotowska-Zimmer *et al*., 2021).

شناخت دقیق‌تر از مکانیسم‌های عملکرد RNAهای کوچک در تنظیم بیان ژن و فرایندهای خاموشی ژن، می‌تواند به فهم عمیق‌تر از فرایندهای ژنتیکی و تنظیمات مولکولی در سلول‌ها کمک کرده و در توسعه روش‌های جدید برای کنترل بیان ژن‌ها و در نتیجه تنظیم عملکردهای سلولی مؤثر باشد. فرایند ساخته شدن microRNA و مکانیسم‌های عملکردی آن در شکل ۲ نشان داده شده است.



شکل ۲- فرایند ساخته شدن و مکانیسم‌های عملکردی microRNA در گیاهان
Figure 2. The biogenesis process and functional mechanisms of microRNA in plants

1- Transcriptional Gene Silencing

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-22]
[DOI: 10.61186/jcb.17.1.63]

مهمترین ریزRNAهای گیاهی

MiRNAهای گیاهی دسته‌ای از RNAهای کوچک غیر کدکننده درون‌زا هستند که نقش مهمی در رشد، نمو و بقای گیاهان ایفا می‌کنند. بر اساس منشأ و بیوژنز ریزRNAهای غیر کدکننده گیاهی به دو دسته اصلی تقسیم می‌شوند: ۱) siRNA[1] یا RNAهای کوچک مداخله‌گر (۲۴ نوکلئوتیدی) که نقش مهمی در مقابله با ویروس‌ها و تنظیم اکسپرسیون ژنی دارند و ۲) miRNAs/miRs یا ریزRNAها (۲۱ نوکلئوتیدی) که وظیفه تنظیم اکسپرسیون ژنی، تنظیم توالی‌های mRNA و تأثیر بر فعالیت سلولی را بر عهده دارند (Pareek *et al*., 2015). siRNAها ابتدا در گیاهان کشف شدند و کارایی آن‌ها در مسیرهای خاموشی ژن پس از رونویسی (PTGS) در گیاهان می‌باشد. siRNAها از مولکول‌های RNA دو رشته‌ای (dsRNA) تشکیل شده‌اند که نقش مهمی در تنظیم اکسپرسیون ژنی و مقابله با عوامل خارجی نظیر ویروس‌ها دارند. در مقابل، miRNAها از RNAهای تک رشته رونویسی شده از جایگاه MIRNA بر روی DNA نشأت گرفته‌اند. این miRNAها نیز نقش بسیار مهمی در تنظیم اکسپرسیون ژنی، تنظیم ترجمه mRNA و ارتباط با مسیرهای سیگنالینگ داخلی در سلول‌های گیاهی دارند (Ding, 2023).

مکانیسم تبدیل اگزوژن‌های dsRNA (RNAهای دو رشته بلند) به siRNAها از طریق پروتئین‌های دایسر که جزئی از خانواده RNase III (ریبونوکلئاز) هستند، صورت می‌گیرد. این پروتئین‌ها نقش اساسی در فرایند شکستن dsRNA به اشکال کوچکتر siRNAها را ایفا می‌کنند. siRNAها از RNAهای دو رشته جفت شده تشکیل می‌شوند و به دو گروه اصلی hc-siRNAs و ta-siRNAs[2] تقسیم می‌شوند (Sanan-Mishra *et al*., 2021). این دو گروه siRNAها نقش‌های مختلفی در تنظیم بیان ژنی و پاسخ به تنش‌های محیطی ایفا می‌کنند. siRNAهای هتروکروماتینی (hc-siRNAs) به‌عنوان siRNAهای درون‌سلولی شناخته می‌شوند که از ترانسپوزون‌ها و تکرارهای متیله شده سیتوزین در سلول ایجاد می‌شوند. این siRNAها می‌توانند به‌طور خاص موجب وضعیت هتروکروماتینی و خاموشی ژن‌های رونویسی شده هدف شوند (Castel & Martienssen, 2013). ta-siRNA، به‌عنوان siRNAهای درون سلولی شناخته می‌شوند که از یک نوع خاص از miRNAها تکامل یافته‌اند. این گروه از siRNAها، مشابه miRNAها، در سرکوب اهداف خود در سطوح پس از رونویسی فعال هستند و برای رشد و توسعه گیاهان اهمیت بسیاری دارند (Sanan-Mishra *et al*., 2021). علاوه بر RNAهای کوچک تولید شده در درون سلول، نوع دیگری از siRNAها وجود دارد که منشأ خارج سلولی دارند و قابلیت جابجایی از سلولی به سلول دیگر را به‌صورت dsRNA دارند. این نوع siRNAها بیشتر در گیاهان آلوده به ویروس تولید می‌شوند (Burgyan & Havelda, 2011). عموماً این نوع از RNAiها برخلاف miRNAها که درون سلول تولیدی خود فعالیت می‌کنند (هرچند گزارش‌هایی در زمینه متحرک بودن برخی از miRNAها در گیاهان نیز موجود است) می‌توانند از طریق آوندهای آبکش گیاهی به سلول‌های دیگر منتقل شوند. سیستم RNAi خارج سلولی در گیاهان عمدتاً به‌عنوان مکانیسمی دفاعی علیه ویروس‌ها عمل می‌کند. این siRNAها که از منشأ خارج سلولی تولید می‌شوند، قادر به مقابله با عوامل پاتوژنی مانند ویروس‌ها هستند و در فرایند نقل و انتقال اطلاعات ژنتیکی بین سلول‌ها نقش مهمی دارند (Ding, 2023). در جدول ۱ برخی از ویژگی‌های miRNA و siRNA که تاکنون شناسایی شده است نشان داده شده است.

جدول ۱- مقایسه خصوصیات مهم بین miRNA و siRNA

Table 1. Comparison of important attributes of the miRNA and siRNA

miRNA	siRNA
پیش‌سازهای miRNA (pre-miRNA) با حدود 70 تا 100 نوکلئوتید دارای ساختارهای سنجاق سری miRNA precursors (pre-miRNA) with about 70 to 100 nucleotides have hairpin structures	RNA دو رشته‌ای شامل 30 یا بیش از 100 نوکلئوتید Double-stranded RNA containing 30 or more than 100 nucleotides
19 تا 25 نوکلئوتید RNA دوبلکس با دم 2 نوکلئوتیدی '3 19 to 25 nucleotides duplex RNA with 2 nucleotides trailing 3'	21 تا 25 نوکلئوتید RNA دوبلکس با دم 2 نوکلئوتیدی '3 21 to 25 nucleotides duplex RNA with 2 nucleotides tail 3'
توالی‌های miRNA قابل تشخیص می‌باشند miRNA sequences are detectable	توالی‌های siRNA دقیقا قابل تشخیص نیست siRNA sequences are not fully known
طول pre-miRNA در حدود 160 تا 200 جفت باز می‌باشد The length of pre-miRNA is around 160 to 200 bp	طول ساختار اولیه حدود 200 تا 3000 جفت باز می‌باشد The length of the primary structure in siRNA is around 200 to 3000 bp
به‌عنوان ژن واسطه برای خاموش کردن اینترون نیست An intron silencing gene is not mediated	بعنوان ژن یواسطه برای خاموش کردن اینترون است An intron-mediated silencing gene
در ناحیه سنجاقی تعداد نوکلئوتید GC در حدود 30 تا 50٪ می‌باشد In the pin region, the number of GC nucleotides is around 30 to 50%	در ناحیه سنجاقی تعداد نوکلئوتید GC در siRNAهای مختلف متفاوت می‌باشد In the hairpin region, the number of GC nucleotides is different in various siRNAs
جایگاه‌های اتصال miRNA به هدف شناسایی شده است The binding sites of miRNA to the target have been identified	جایگاه‌های اتصال siRNA به هدف دقیقا معلوم نیست The binding sites of siRNA to the target have not been fully identified
هر مولکول miRNA می‌تواند تا 10 هدف را خاموش کند Each miRNA molecule can silence up to 10 targets	نامشخص Unknown

بررسی توالی‌های ژنی مرتبط با RNAi در گیاهان و جانوران نشان می‌دهد که این توالی‌های ژنی در هر دو گروه گیاهان و جانوران به‌شدت حفاظت شده می‌باشند. این توالی‌های ژنی که در فرایندهای RNAi نقش دارند، احتمالاً به دلایل تکاملی و اهمیت برای تنظیم اکسپرسیون ژنی و مقاومت در برابر عوامل خارجی مانند ویروس‌ها و پاتوژن‌ها مورد حفاظت قرار گرفته‌اند. توالی‌های ژنی مرتبط با RNAi یکی از مؤلفه‌های مهم و حیاتی در سیستم‌های دفاعی گیاهی و جانوری می‌باشند و ارزش بالایی از نظر اصول تکاملی و عملکردی دارند. این درک عمیق‌تر از توالی‌های ژنی ممکن است به بهبود فناوری‌های مبتنی بر RNAi و توسعه روش‌های مقاومت در

1- Small interfering RNA
2- Trans-acting siRNAs

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-22]
[DOI: 10.61186/jcb.17.1.63]

برابر بیماری‌ها و آفات در گیاهان و جانوران منجر شود (Chen & Rechavi, 2022).

انواع فعالیت‌هایی که توسط ریزRNAها در تنظیم بیان ژن در سطح رونویسی و پس از رونویسی رخ می‌دهد و تاکنون شناخته شده است، می‌تواند به ابزار مفیدی برای تحقیقات زیست‌شناسی مولکولی مبدل گردد (Zhan & Meyers, 2023). برخی از ریزRNAها از جمله miRNA و siRNA نقش مهمی در پاسخ به تنش‌های زیست محیطی مانند خشکی و شوری دارند. این RNAها به‌نحوی عمل می‌کنند که منجر به فعال‌سازی پاسخ‌های بیولوژیکی مانند افزایش سیگنال‌های ABA، علامت‌دهی اکسین، اسموپروتکتین و دفاع آنتی‌اکسیدانی گیاهی می‌شوند. علاوه بر این، این RNAها می‌توانند منجر به کاهش یا توقف بیان ژن‌های هدف گردند (Singroha *et al*., 2021؛ Wang *et al*., 2016). همچنین گزارشات زیادی مبنی بر نقش RNAهای غیر کدکننده در پاسخ به تنش‌های کمبود مواد مغذی وجود دارد (Zhu *et al*., 2021؛ Sharma *et al*., 2015).

miRNAهای مرتبط با رشد و نمو در گیاهان

تنظیم فرایند رشد و نمو در گیاهان در طی چرخه حیات آن‌ها بسیار پیچیده و منظم است و تحت تأثیر ژنتیک گیاه و محیط خارجی پیرامون آن قرار دارد. مطالعات انجام شده نشان داده‌اند که ریزRNAها به‌طور گسترده‌ای در تنظیم فرایند رشد و نمو گیاهان نقش داشته و برای انجام صحیح این فرایند ضروری هستند (Dong *et al*., 2022). بر خلاف حیوانات، گیاهان می‌توانند به‌طور مداوم در طول چرخه زندگی خود اندام‌های جدیدی تولید کنند. مریستم آپیکال که نواحی تخصصی رشد در گیاهان هستند و در نوک شاخه‌ها و ریشه‌ها یافت می‌شوند در جنین شکل می‌گیرند و دارای گروهی از سلول‌های بنیادی با پتانسیل تمایز چند جهته و توانایی خودتکثیری هستند (Somssich *et al*., 2016). ریزRNAها نقش اساسی در تنظیم شبکه‌های بیان ژن‌های مریستم آپیکال دارند. این ریزRNAها به‌منظور تنظیم چندین ژن در مسیر سیگنالینگ مریستم آپیکال، به‌ویژه پروتئین گیرنده کلاواتا (CLV1) و پروتئین تعادلی وشچل (WUS)، مشغول به فعالیت هستند. این تنظیمات باعث استقرار، حفظ و تولید مریستم‌های آپیکال می‌شوند. این فرآیند تنظیمی توسط ریزRNAها در مریستم‌های آپیکال، تأثیر زیادی بر رشد و توسعه گیاهان دارد (Dong *et al*., 2022). عوامل تنظیمی مختلفی در فرایند شروع رشد برگ‌ها دخیل هستند که شامل تمایز پریموردیوم برگ از کناره‌های مریستم آپیکال ساقه می‌شوند. اندام‌زایی در مریستم آپیکال ساقه با توزیع و انتقال اکسین ایجاد می‌شود. ژن‌های هدف miR160 که شامل ARF10، ARF16 و ARF17 هستند، زیرمجموعه‌ای از فاکتورهای پاسخ اکسین هستند و تأثیرات تنظیمی بر رشد برگ‌ها از طریق پاسخ به اکسین دارند (Veit, 2009). همچنین در مطالعه‌ای گزارش شد که شکل برگ‌ها در ذرت نیز تحت تاثیر بیان ژن‌های miRNA (miR396) می‌باشد (Wang *et al*., 2011). ریزRNAها نه‌تنها اندازه، ساختار و تعداد برگ را تنظیم می‌کنند بلکه تعادل بین miR396 و عوامل تنظیم کننده رشد در نهایت تعداد سلول‌ها در برگ‌ها را کنترل و اندازه مریستم‌ها را تنظیم می‌کند (Dong *et al*., 2022). به‌علاوه، miR319-TCP4 نیز پیری برگ را کنترل می‌کند (Sun *et al*., 2017). روزنه‌ها ساختارهای حیاتی در اپیدرم گیاه هستند. miR824 و ژن هدف آن Agamous Like 16 (AGL16) در رشد و توسعه روزنه‌ها نقش اساسی دارند. افزایش بیان miR824 باعث کاهش تراکم روزنه‌ها می‌شود. از سوی دیگر، در صورت کاهش تنظیم miR824 بر روی AGL16، تراکم روزنه‌ها افزایش می‌یابد (Kutter *et al*., 2007).

گزارش شده است که برخی از ریزRNAها با سنتز دیواره سلولی و توسعه فیبر در گیاهان مرتبط هستند (Dong *et al*., 2022). رشد گل در گیاهان به سه مرحله القای گل، شروع گلدهی و رشد اندام گل تقسیم می‌شود. فرایند گلدهی بسیار پیچیده است که شامل بیان چندین ژن می‌شود و یکی از رویدادهای حیاتی در توسعه گیاهان محسوب می‌شود. تحقیقات بسیاری نشان داده‌اند که ریزRNAها نقش اساسی در فرآیند گلدهی در گیاهان دارند (He *et al*., 2018). در گیاه *Arabidopsis thaliana*، انتقال از فاز رویشی به فاز زایشی توسط گروهی از فاکتورهای رونویسی به نام پروتئین‌های SBP/SPL کنترل می‌شود که بیان آن‌ها توسط miR156 و miR157 در مرحله رشد رویشی مهار می‌شود. کاهش سطوح miR156/miR157 منجر به افزایش فراوانی پروتئین‌های SBP/SPL می‌شود و این تغییر در نهایت باعث ورود گیاه به فاز زایشی می‌شود (Fouracre *et al*., 2021). همچنین بیان بیش از حد miR156 و کاهش متعاقب فاکتورهای رونویسی SPL3/5 منجر به تأخیر در دوره گلدهی در این گیاه می‌شود. شناخت بهتر از این مکانیسم‌ها می‌تواند به ما کمک کند تا نحوه کنترل فرآیند رشد و گلدهی در گیاهان را بهبود بخشیم و درک عمیق‌تری از تنظیمات مولکولی در این فرآیندها داشته باشیم. ریزRNAها نقش مهمی در کنترل زمان گلدهی و تشکیل اندام‌های گل با تخریب و مهار mRNA هدف دارند. علاوه بر این، دو miRNA به‌نام miR164 و miR390 تا حد زیادی بر رشد اندام‌های ریشه گیاه شامل تشکیل کلاهک ریشه، توسعه ریشه جانبی و تشکیل ریشه تصادفی اثرگذار هستند (Dong *et al*., 2022). گزارش شده است که ریزRNAها در تنظیم ساختار مورفولوژیکی و عملکرد گیاهان نقش مهمی دارند. در گیاه سویا ژن miR156-SPL نقش کلیدی در تنظیم ساختار مورفولوژیکی و عملکرد سویا دارد. ریزRNAها به‌عنوان عوامل تنظیمی مهم، نقش بسیار حیاتی و مهمی در تنظیم رشد، نمو و توسعه گیاهان ایفا می‌کنند و مطالعات بیشتر در این زمینه می‌تواند به بهبود درک این فرایندها کمک کند.

نقش ریزRNAها در ایمنی گیاهان

خاموشی ژن در گیاهان یکی از اصلی‌ترین مکانیزم‌های مقاومت در برابر ویروس‌ها است. سیستم خاموشی ژن پس از رونویسی (PTGS) در گیاهان به‌عنوان یک سیستم دفاعی ضد ویروسی عمل می‌کند. ویروس‌های گیاهی به‌عنوان تحریک‌کنندگان قدرتمند و همچنین اهداف PTGS شناخته شده‌اند. احتمالاً در گیاهان آلوده به ویروس، تجمع RNAiها و به‌ویژه siRNAها بیشتر از گیاهان سالم می‌باشد (Kong *et*

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-22]
[DOI: 10.61186/jcb.17.1.63]

al., 2022). در گیاهان آلوده به ویروس، مشاهده شده است که تجمع RNAiها و siRNAها بیشتر از گیاهان سالم است. این نکته نشان می‌دهد که بسیاری از ویروس‌های گیاهی برای موفقیت در آلوده کردن گیاهان، مکانیسم‌هایی را برای انحراف و غلبه بر این سیستم دفاعی تدارک دیده‌اند. تعداد زیادی ژن ویروسی شناسایی شده‌اند که پروتئین‌های حاصل از آن‌ها می‌توانند به بازدارندگی خاموشی RNA در گیاهان منجر شوند. به‌نظر می‌رسد پروتئین‌هایی مانند p19 مربوط به توباموویروس‌ها (Voinnet *et al*., 2003)، p20 مربوط به کلوستروویروس‌ها (Badar *et al*., 2021) و HC-Pro مربوط به پوتی ویروس‌ها (Hong *et al*., 2023) از طریق رقابت در اتصال به miRNA و siRNA دو رشته‌ای و پیش از تشکیل کمپلکس RISC، مرحله واسط خاموشی ژن را سرکوب می‌کنند. بر اساس برخی شواهد، پروتئین‌های سرکوب‌کننده مانند پروتئین بازدارنده 2b در ویروس موزاییک خیار که با پروتئین AGO در ارتباط است، ممکن است باعث اختلال در فعالیت برشی سیستم RISC شود (Watt *et al*., 2020). ویروئیدهای گیاهی حاوی مولکول RNA حلقوی تک رشته هستند و قادر به کد کردن هیچ‌گونه پروتئینی نیستند. با این‌حال می‌توانند بدون تولید پروتئین، این سیستم خاموشی ژن را سرکوب کنند. به بیان دیگر ساختار ثانویه ویروئیدها توانایی سرکوب این سیستم را به آن‌ها داده است. با این وجود مطالعات انجام شده بر روی hpRNA برای کنترل ویروئیدها نتایج مثبتی را به‌همراه داشته است و این نشان می‌دهد که قابلیت کنترل ویروئیدها از طریق این سیستم وجود دارد (Carbonell, 2022). تصور می‌شود بعضی از ویروس‌ها در مکانی از سلول که دسترسی این سیستم دفاعی به آن غیرممکن است، برای مثال در وزیکول‌ها، تکثیر می‌شوند. البته تکثیر و بیان سریع ژنوم و سپس تشکیل سریع پیکره‌ی ویروس نیز می‌تواند در غلبه بر این مکانیسم دفاعی مؤثر باشد.

از معایب تولید گیاهان ترانسژنیک دارای RNAi در گیاهان می‌توان به عدم تجمع مطلوب siRNA حاصل شده در برابر ژنوم ویروس در سیتوپلاسم اشاره نمود (Kalantidis *et al*., 2008). همچنین در این گیاهان عدم پایداری مقاومت و یا در بعضی موارد مقاومت با تأخیر را می‌توان به تجمع بسیار پایین siRNA و مکانیسم‌های سرکوب‌کنندگی ویروس و عدم کارایی مناسب RNA Silencing در فازهای مختلف رشد گیاه به بیماری برشمرد (Baulcombe, 2022). از جمله موارد دیگر، وجود سیستم‌های سرکوبگر RNA Silencing در برخی از نژادهای پاتوژن‌های ویروسی می‌باشد (Hedil & Kormelink, 2016). می‌توان از این سیستم دفاعی علیه طیف وسیعی از آفات و بیماری‌ها استفاده کرد. مطالعات آینده بر روی این نوع مکانیسم خاموشی ژن می‌تواند به‌روشی کم هزینه و کارآمد در کنترل آفات منجر شود. کارهای اصلاحی بر روی گیاهان می‌تواند منجر به ایجاد گیاهان مقاوم به بیماری‌های قارچی، باکتریایی و ویروسی شود، با این‌حال، توجه به ایجاد نژادهای جدید پاتوژن نیز ضروری است. این روش مقاوم‌سازی نیازمند زمان برای شناسایی جوانب مختلف آن است. این نکته حائز اهمیت است که این پژوهش‌ها می‌توانند سرآغاز تحقیقات بعدی در زمینه‌های به‌نژادی، پزشکی، دارویی و زیست فناوری را فراهم کنند.

نقش ریزRNAها در واکنش به تنش‌های غیرزیستی

تنش‌های غیرزیستی از جمله عوامل اصلی کاهش عملکرد گیاهان در سراسر جهان محسوب می‌شوند (Asadi *et al*., 2024). این تنش‌ها مانند دمای شدید، خشکی، شوری و فلزات سنگین منجر به تنش اکسیداتیو در گیاهان می‌شوند. این تنش‌ها، مشترکاً منجر به تنش اکسیداتیو در گیاهان می‌شوند. تنش‌های غیرزیستی و آثار اکسیداتیو آن‌ها، رشد گیاه را کاهش می‌دهد و به‌طور بارزی عملکرد گیاهان زراعی را می‌کاهد (Kerchev *et al*., 2020). گونه‌های گیاهی مختلف تحت تنش‌های غیرزیستی برخی از miRNAها را سنتز می‌کنند (Pagano *et al*., 2021). گیاهان قادر به تشخیص محرک‌های محیطی اطراف خود و تنظیم مسیرهای دفاعی از طریق شبکه‌های تنظیمی متنوع از جمله ریزRNAها می‌باشند (Arzani *et al*., 2023). miRNAها روی فاکتورهای رونویسی مرتبط با تحمل یا مقاومت به تنش، ژن‌های تنظیم‌کننده رشد گیاه و سایر ژن‌های واکنش به تنش‌ها تأثیر می‌گذارند و این تغییرات گیاهان را قادر می‌سازد تا به تغییرات محیطی واکنش بهینه داشته باشند. همان‌طور که آثار ریزRNAها در واکنش به رشد و نمو در گیاهان متنوع هستند، پاسخ آنها به محرک‌های مختلف محیطی نیز متفاوت است. ریزRNAها در پاسخ به شرایط نامطلوب از طریق تنظیم بیان ژن‌های هدف مرتبط در گیاهان نقش کلیدی ایفا می‌کنند (Klesen *et al*., 2020). ریزRNAها می‌توانند به‌عنوان عوامل تنظیمی در چندین مسیر هورمونی گیاهی عمل کنند. این miRNAها ممکن است به‌صورت مستقیم یا غیرمستقیم بر روی هورمون‌های گیاهی تأثیر بگذارند و باعث تنظیم بیان ریزRNAها یا ژن‌های هدف آن‌ها شوند. این تعاملات پیچیده بین ریزRNAها و هورمون‌های گیاهی نقش مهمی در تنظیم فرایندهای بیولوژیکی گیاهان از جمله واکنش به تنش‌های محیطی، رشد و تنظیم رویه‌های فیزیولوژیکی دارند. همچنین احتمالاً هورمون‌های گیاهی نیز بیان ریزRNAها یا ژن‌های هدف آن‌ها را به‌صورت معکوس تنظیم می‌کنند (Ahmad *et al*., 2022).

در طی چرخه زندگی گیاه، بیان ژن‌ها به‌طور دقیق تنظیم می‌شود تا تغییرات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی را امکان‌پذیر کند و گیاه قادر باشد با تنش‌های غیرزیستی سازگاری برقرار کند. ژن‌های مربوط به miRNA در نقاط مختلف ژنوم گیاه پراکنده بوده و مجموعه‌ای از miRNAها در عناصر جابجا شونده[1] نیز مشاهده شده است (Hou *et al*., 2019). مکانیسم‌های مولکولی با واسطه ریزRNAها نقش مهمی در تنظیم پاسخ‌های گیاهان به تنش‌های مختلف شامل سرما، شوری، گرما، خشکی و تنش‌های اکسیداتیو از طریق فعال‌سازی و سرکوب دارند (Islam *et al*., 2024؛ Li *et al*., 2023؛ Samynathan *et al*., 2023). miRNAها شبکه‌های تنظیمی و علائم دهی پیچیده‌ای را کنترل می‌کنند و در بسیاری از فرایندهای بیولوژیکی در سلول‌های یوکاریوتی که بر رشد

1-Transposonable element

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-22]
[DOI: 10.61186/jcb.17.1.63]

گیاه و پاسخ به تنش‌های زیستی و غیرزیستی تأثیر گذارند نقش اساسی دارند (Secic *et al*., 2021).

شوری آب یا خاک یکی از عوامل مهم کاهش محصول در بسیاری از نقاط دنیا می‌باشد. به‌طوری که حدود یک میلیارد زمین قابل زرع تحت تاثیر شوری قرار دارد (Khabiri *et al*., 2023؛ Arzani *et al*., 2023). مطالعات متعدد حاکی از این است که ریزRNAها به‌عنوان عوامل تنظیم کننده‌های حیاتی پس از رونویسی در تحمل به تنش شوری نقش دارند و آثار قابل‌توجهی بر پاسخ گیاه به تنش شوری دارند (Sun *et al*., 2019؛ Zhang *et al*., 2022). ریزRNAهای مسئول تنظیم تنش شوری یک مکانیسم سازگاری برای گیاهان در مواجه با آن شرایط محیطی خاص ایجاد می‌کنند. در مطالعه‌ای ۹۸ miRNA مختلف متعلق به ۲۷ خانواده در گیاه ذرت شناسایی شد که در ریشه‌های ذرت تحت تنش شوری، بیان متفاوتی ایجاد می‌کنند. در این مطالعه برخی از ریزRNAها شامل miR156، miR164، miR167 و miR396 تنظیم کاهشی و برخی دیگر شامل miR162، miR168 و miR395 تنظیم مثبت را بیان کردند (Ding *et al*., 2009).

تنش خشکی باعث تغییراتی در خصوصیات مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی گیاهان می‌شود. بنابراین درک پاسخ به تنش خشکی برای به‌نژادی گیاهان ضروری است. اجتناب، تحمل، فرار و برگشت‌پذیری پس از خشکی از مکانیسم‌های پاسخ به خشکی در گیاهان است. پاسخ به تنش خشکی به‌صورت ژنتیکی برنامه‌ریزی شده و به‌شیوه‌ای بسیار پیچیده و در عین‌حال هماهنگ تنظیم می‌شود (Gelaw & Sanan-Mishra, 2021). تغییرات در بیان ژن‌ها نقش مهمی در پاسخ گیاهان به تنش خشکی دارد. ریزRNAهای گیاهی به‌عنوان عوامل کلیدی در شرایط تنش خشکی با ژن‌های هدف خود تعامل می‌کنند و شبکه‌های نظارتی پیچیده‌ای را برای کنترل ژن‌ها و ایجاد مسیرهای متابولیکی به‌منظور تعیین پاسخ کلی گیاه به تنش خشکی شکل می‌دهند. ریزRNAها برای بسیاری از ژن‌های مرتبط با خشکی، نقش تعدیل کننده‌های حیاتی پس از رونویسی را دارند و بیان آن‌ها را کنترل می‌کنند. اخیراً، با استفاده از روش‌های توالی‌یابی با توان بالا[1] و ریزآرایه‌های miRNA[2]، تعداد زیادی از miRNAهای پاسخ دهنده به تنش خشکی شناسایی شده‌اند (Gelaw & Sanan-Mishra, 2021). miRNAهای مرتبط با تنش خشکی در بسیاری از گونه‌های گیاهی شناسایی شده‌اند. هورمون‌های گیاهی به‌همراه تنظیم بیان ژن‌ها توسط ریزRNAها، دو عامل تنظیم کننده حیاتی بیان ژن در شرایط عادی و تنش خشکی هستند (Ahmad *et al*., 2022). ریزRNAهای بیان شده تحت شرایط خشکی ممکن است باعث تداخل در مکانیسم‌های مولکولی و سیگنالینگ بین اکسین و اسید آبسزیک شوند (Ahmad *et al*., 2022).

miRNAهای بیان شده تحت شرایط تنش خشکی، mRNAهای هدف خود را که ممکن است پروتئین‌های عملکردی منفی دخیل در خشکی باشند، کاهش می‌دهند و همچنین باعث افزایش بیان و تجمع mRNAهای سازگاری با تنش خشکی می‌شوند. این امکان وجود دارد که بیان متفاوت miRNA در یک گونه گیاهی تحت شرایط خشکی به‌دلیل شرایط مختلف مکانی و دوره رشد گیاه باشد (Ferdous *et al*., 2015). همچنین ریزRNAها بین بافت‌های مختلف تحت شرایط تنش خشکی متفاوت بیان می‌شوند مانند miR169 که در برنج بیان آن در ریشه‌ها بیشتر از شاخه‌ها مشاهده می‌شود (Reinhart *et al*., 2002). همچنین تحقیقات نشان داده‌اند که پاسخ miRNAها به تنش خشکی به گونه گیاهی بستگی دارد. به‌عنوان مثال، miR1510 در گونه *Medicago truncatula* تحت شرایط تنش خشکی کاهش می‌یابد در حالی‌که در گونه *Glycine max* روند افزایشی نشان می‌دهد (Shah & Ullah, 2021).

نتیجه‌گیری کلی

اصلاح ارقام گیاهی برای افزایش تحمل به تنش‌های غیرزیستی با توجه به تغییر اقلیم، فرسایش ژنتیکی و افزایش جمعیت الزامی است. بدین‌ترتیب آگاهی از واکنش گیاهان به این تنش‌ها امری حیاتی برای به‌نژادی در راستای افزایش عملکرد و کیفیت گیاهان زراعی است. در دهه‌های اخیر، نقش بارز ریزRNAها در تنظیم رشد و نمو گیاهان و اهمیت آنها در تعدیل واکنش‌های گیاه به تنش‌های غیرزیستی و تنظیم مسیرهای تحمل به تنش‌ها توسط مطالعات بسیاری تأیید شده است. با پیشرفت فناوری توالی‌یابی و استفاده از منابع محاسباتی نظیر ابزارها و پایگاه‌های داده درون سیلیکونی و یادگیری ماشینی، اکنون شناسایی ژنومی ریزRNAهای دخیل در رشد و نمو و پاسخگو به تنش‌های مختلف تسهیل یافته است. اطلاعات به‌دست‌آمده در مورد ریزRNAهای پاسخ‌دهنده به تنش، پتانسیل زیادی در استفاده برای ایجاد گیاهان تراریخته دارند که می‌توانند تحمل به تنش‌های غیرزیستی را بهبود بخشد.

References

Achkar, N. P., Cambiagno, D. A., & Manavella, P. A. (2016). miRNA biogenesis: a dynamic pathway. *Trends in Plant Science, 21*, 1034-1044. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.09.003.

Ahmad, H. M., Wang, X., Ijaz, M., Oranab, S., Ali, M. A., & Fiaz, S. (2022). Molecular aspects of microRNAs and phytohormonal signaling in response to drought stress: a review. *Current Issues in Molecular Biology, 44*(8), 3695-3710. https://doi.org/10.3390/cimb44080253.

Arzani, A., Kumar, S., & Mansour M. M. F. (2023). Editorial: Salt tolerance in plants: molecular and functional adaptations. *Frontiers in Plant Science, 14*, 1280788. https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1280788.

Asadi, A. A., Amini, A., Babaie, T., Eivazi, A. R., & Qudsi, M. (2024). Identification of genotypes tolerant to drought stress in wheat using quantitative indices in different regions of Iran's cold climate. *Journal of Crop Breeding, 16(*49), 17-31. [In Persian]

1- high-throughput sequencing
2- miRNA microarray

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-22]
[DOI: 10.61186/jcb.17.1.63]

Badar, U., Venkataraman, S., AbouHaidar, M., & Hefferon, K. (2021). Molecular interactions of plant viral satellites. *Virus Genes, 57*, 1-22. https://doi.org/10.1007/s11262-020-01806-9.
Baulcombe, D.C. (2022). The role of viruses in identifying and analyzing RNA silencing. *Annual Review of Virology*, 9, 353-373. https://doi.org/10.1146/annurev-virology-091919-064218.
Burgyán, J., & Havelda, Z. (2011). Viral suppressors of RNA silencing. *Trends in Plant Science, 16*(5), 265-272. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.02.010.
Carbonell, A. (2022). RNAi tools for controlling viroid diseases. *Virus Research, 313*, 198729. https://doi.org/10.1016/j.virusres.2022.198729.
Castel, S. E., & Martienssen, R. A. (2013). RNA interference in the nucleus: roles for small RNAs in transcription, epigenetics and beyond. *Nature Reviews Genetics, 14*(2), 100-112. https://doi.org/10.1038/nrg3355.
Catalanotto, C., Cogoni, C., & Zardo, G. (2016). microRNA in control of gene expression: an overview of nuclear functions. *International Journal of Molecular Sciences, 17*, 1712-1729. https://doi.org/10.3390/ijms17101712.
Chen, J., Zheng, Y., Qin, L., Wang, Y., Chen, L., He, Y., Fei, Z., & Lu, G. (2016). Identification of miRNAs and their targets through high-throughput sequencing and degradome analysis in male and female Asparagus officinalis. *BMC Plant Biology, 16*, 1-19. https://doi.org/10.1186/s12870-016-0770-z.
Chen, X., & Rechavi, O. (2022). Plant and animal small RNA communications between cells and organisms. *Nature Reviews Molecular Cell Biology, 23*, 185-203. https://doi.org/10.1038/s41580-021-00425-y.
Curtin, S. J., Wang, M., Watson, J. M., Roffey, P., Blanchard, C. L., & Waterhouse, P. M. (2014). RNA silencing and its application in functional genomics. *Rice Functional Genomics, 1*, 291-332. https://doi.org/10.1007/0-387-48914-2-12.
Das, S., & Singh, S. (2024). Small RNAs in plants: Are these magic bullets for imparting climate resilience in crops?. In non-coding RNAs (pp. 1-40). CRC Press.
Deng, P., Muhammad, S., Cao, M., & Wu, L. (2018). Biogenesis and regulatory hierarchy of phased small interfering RNAs in plants. *Plant Biotechnology Journal, 16*, 965-975. https://doi.org/10.1111/pbi.12882.
Ding, D., Zhang, L., Wang, H., Liu, Z., Zhang, Z., & Zheng, Y. (2009). Differential expression of miRNAs in response to salt stress in maize roots. *Annals of Botany, 103*, 29-38. https://doi.org/10.1093/aob/mcn205.
Ding, S. W. (2023). Transgene silencing, RNA interference, and the antiviral defense mechanism directed by small interfering RNAs. *Phytopathology, 113*, 616-625. https://doi.org/10.1094/PHYTO-10-22-0358-IA.
Dong, Q., Hu, B., & Zhang, C. (2022). MicroRNAs and their roles in plant development. *Frontiers in Plant Science, 13*, 824240. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.824240.
Ergin, K., & Cetinkaya, R. (2022). Regulation of microRNAs. *MiRNomics: MicroRNA Biology and Computational Analysis, 1*, 1-32. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-1170-8-1.
Ferdous, J., Hussain, S. S., & Shi, B. J. (2015). Role of micro-RNA s in plant drought tolerance. *Plant Biotechnology Journal, 13*, 293-305. https://doi.org/10.1111/pbi.12318.
Fouracre, J. P., He, J., Chen, V. J., Sidoli, S., & Poethig, R. S. (2021). VAL genes regulate vegetative phase change via miR156-dependent and independent mechanisms. *PLoS Genetics, 17*, 1009626. https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1009626.
Gelaw, T. A., & Sanan-Mishra, N. (2021). Non-coding RNAs in response to drought stress. *International Journal of Molecular Sciences, 22*, 12519. https://doi.org/10.3390/ijms222212519.
He, J., Xu, M., Willmann, M. R., McCormick, K., Hu, T., Yang, L., Starker, C. G., Voytas, D. F., Meyers, B. C., & Poethig, R. S. (2018). Threshold-dependent repression of SPL gene expression by miR156/miR157 controls vegetative phase change in Arabidopsis thaliana. *PLoS Genetics, 14*, 1007337. https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1007337.
Hedil, M., & Kormelink, R. (2016). Viral RNA Silencing Suppression: The Enigma of Bunyavirus NSs Proteins. *Viruses, 208*, 1-24. https://doi.org/10.3390/v8070208.
Hong, S. F., Fang, R. Y., Wei, W. L., Jirawitchalert, S., Pan, Z. J., Hung, Y. L., Pham, T. H., Chiu, Y. H., Shen, T. L., Huang, C. K., & Lin, S. S. (2023). Development of an assay system for the analysis of host RISC activity in the presence of a potyvirus RNA silencing suppressor, HC-Pro. *Virology Journal, 20*, 1-13. https://doi.org/10.1186/s12985-022-01956-2.
Hou, J., Lu, D., Mason, A. S., Li, B., Xiao, M., An, S., & Fu, D. (2019). Non-coding RNAs and transposable elements in plant genomes: emergence, regulatory mechanisms and roles in plant development and stress responses. *Planta, 250*, 23-40. https://doi.org/10.1007/s00425-019-03166-7.
Hung, Y. H., & Slotkin, R. K. (2021). The initiation of RNA interference (RNAi) in plants. *Current Opinion in Plant Biology, 61*, 102014. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2021.102014.
Kalantidis, K., Schumacher, H. T., Alexiadis, T., & Helm, J. M. (2008). RNA silencing movement in plants. *Biology of the Cell, 100*, 13-26. https://doi.org/10.1042/BC20070079.

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-22]
[DOI: 10.61186/jcb.17.1.63]

Islam, W., Adnan, M., Alomran, M. M., Qasim, M., Waheed, A., Alshaharni, M. O., & Zeng, F. (2024). Plant responses to temperature stress modulated by microRNAs. *Physiologia Plantarum*, *176*(1), e14126.

Kerchev, P., van der Meer, T., Sujeeth, N., Verlee, A., Stevens, C.V., Van Breusegem, F., & Gechev, T. (2020). Molecular priming as an approach to induce tolerance against abiotic and oxidative stresses in crop plants. *Biotechnology Advances, 40*, 107503. https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2019.107503.

Kotowska-Zimmer, A., Pewinska, M., & Olejniczak, M. (2021). Artificial miRNAs as therapeutic tools: challenges and opportunities. *Wiley Interdisciplinary Reviews: RNA, 12*, 1640-1652. https://doi.org/10.1002/wrna.1640.

Kozomara, A., Birgaoanu, M., & Griffiths-Jones, S. (2019). miRBase: from microRNA sequences to function. *Nucleic Acids Research, 47*, 155-162. https://doi.org/10.1093/nar/gky1141

Khabiri, E., Asghari, A., Mohammadi, S., Rasolzadeh, A., & Nouraein, M. (2023). QTL mapping for some morphological traits under salt stress condition in recombinant inbred lines of bread wheat. *Journal of Crop Breeding*, *15*(46), 104-114. https://doi.org/10.61186/jcb.15.46.104 [In Persian]

Khalid, A., Zhang, Q., Yasir, M., & Li, F. (2017). Small RNA based genetic engineering for plant viral resistance: application in crop protection. *Frontiers in Microbiology, 8*, 43-54. https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00043.

Kong, X., Yang, M., Le, B. H., He, W., & Hou, Y. (2022). The master role of siRNAs in plant immunity. *Molecular Plant Pathology*, *23*, 1565-1574. https://doi.org/10.1111/mpp.13250.

Klesen, S., Hill, K., & Timmermans, M. C. (2020). Small RNAs as plant morphogens. *Current Topics in Developmental Biology*, *137*, 455-480. https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2019.11.001.

Kutter, C., Schob, H., Stadler, M., Meins Jr, F., & Si-Ammour, A. (2007). microRNA-mediated regulation of stomatal development in Arabidopsis. *The Plant Cell, 19*, 2417-2429. https://doi.org/10.1105/tpc.107.050377.

Lee, R. C., Feinbaum, R. L., & Ambros, V. (1993). The *C. elegans* heterochronic gene lin-4 encodes small RNAs with antisense complementarity to lin-14. *Cell, 75*, 843–854.

Li, Q., Shen, H., Yuan, S., Dai, X., & Yang, C. (2023). miRNAs and lncRNAs in tomato: Roles in biotic and abiotic stress responses. *Frontiers in Plant Science, 13*, 1094459.

Ma, R., Liu, B., Geng, X., Ding, X., Yan, N., Sun, X., Wang, W., Sun, X., & Zheng, C. (2023). Biological function and stress response mechanism of MYB transcription factor family genes. *Journal of Plant Growth Regulation, 42*, 83-95. https://doi.org/10.1007/s00344-021-10557-2.

Millar, A. A. (2020). The function of miRNAs in plants. *Plants, 9*(2), 198-202. https://doi.org/10.3390/plants9020198.

Pagano, L., Rossi, R., Paesano, L., Marmiroli, N., & Marmiroli, M. (2021). miRNA regulation and stress adaptation in plants. *Environmental and Experimental Botany, 184*, 104369-104382. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104369.

Pareek, M., Yogindran, S., Mukherjee, S. K., & Rajam, M. V. (2015). Plant MicroRNAs: biogenesis, functions, and applications. *Plant Biology and Biotechnology: Volume II: Plant Genomics and Biotechnology*, *32*, 639-661. https://doi.org/10.1007/978-81-322-2283-5-32.

Qiao, Y., Xia, R., Zhai, J., Hou, Y., Feng, L., Zhai, Y., & Ma, W. (2021). Small RNAs in plant immunity and virulence of filamentous pathogens. *Annual Review of Phytopathology, 59*, 265-288. https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-121520-023514.

Reinhart, B. J., Weinstein, E. G., Rhoades, M. W., Bartel, B., & Bartel, D. P. (2002). MicroRNAs in plants. *Genes and Development, 16*, 1616-1626. https://doi.org/10.1101/gad.1004402.

Salemi, M., Mogavero, M. P., Lanza, G., Mongioi, L. M., Calogero, A. E., & Ferri, R. (2022). Examples of inverse comorbidity between cancer and neurodegenerative diseases: a possible role for noncoding RNA. *Cells*, *11*, 1930-1954. https://doi.org/10.3390/cells11121930.

Samad, A. F. A., Sajad, M., & Ismail, I. (2020). Emerging of microRNAs as key regulators in plant secondary metabolism. *Plant microRNAs: Shaping Development and Environmental Responses*, *1*, 121-142. https://doi.org/10.1007/978-3-030-35772-6-7.

Samynathan, R., Venkidasamy, B., Shanmugam, A., Ramalingam, S., & Thiruvengadam, M. (2023). Functional role of microRNA in the regulation of biotic and abiotic stress in agronomic plants. *Frontiers in Genetics, 14*, 1272446. https://doi.org/10.3389/fgene.2023.1272446.

Sanan-Mishra, N., Abdul Kader Jailani, A., Mandal, B., & Mukherjee, S. K. (2021). Secondary siRNAs in plants: biosynthesis, various functions, and applications in virology. *Frontiers in Plant Science, 12*, 610283. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.610283.

Secic, E., Kogel, K. H., & Ladera-Carmona, M. J. (2021). Biotic stress-associated microRNA families in plants. *Journal of Plant Physiology, 263*, 153451. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2021.153451.

Sharma, D., Tiwari, M., Lakhwani, D., Tripathi, R. D., & Trivedi. P. K. (2015). Differential expression of microRNAs by arsenate and arsenite stress in natural accessions of rice. *Metallomics, 7*, 174–187. https://doi.org/10.1039/c4mt00264d.

Siddiqui, Z. H., Abbas, Z. K., Ansari, M. W., & Khan, M. N. (2019). The role of miRNA in somatic embryogenesis. *Genomics, 111*, 1026-1033. https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2018.11.022.

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-22]

[DOI: 10.61186/jcb.17.1.63]

Singroha, G., Sharma, P., & Sunkur, R. (2021). Current status of microRNA-mediated regulation of drought stress responses in cereals. *Physiologia Plantarum*, *172*, 1808-1821. https://doi.org/10.1111/ppl.13451.

Shah, S. M. S., & Ullah, F. (2021). A comprehensive overview of miRNA targeting drought stress resistance in plants. *Brazilian Journal of Biology*, *83*, 242708. https://doi.org/10.1590/1519-6984.242708.

Somssich, M., Je, B. I., Simon, R., & Jackson, D. (2016). CLAVATA-WUSCHEL signaling in the shoot meristem. *Development*, *143*, 3238-3248. https://doi.org/10.1242/dev.133645.

Sun, X., Lin, L., & Sui, N. (2019). Regulation mechanism of microRNA in plant response to abiotic stress and breeding. *Molecular Biology Reports*, *46*, 1447-1457. https://doi.org/10.1007/s11033-018-4511-2.

Sun, X., Wang, C., Xiang, N., Li, X., Yang, S., Du, J., Yang, Y. & Yang, Y. (2017). Activation of secondary cell wall biosynthesis by miR319-targeted TCP 4 transcription factor. *Plant Biotechnology Journal*, *15*, 1284-1294. https://doi.org/10.1111/pbi.12715.

Tan, H., Li, B., & Guo, H. (2020). The diversity of post-transcriptional gene silencing mediated by small silencing RNAs in plants. *Essays in Biochemistry*, *64*, 919-930. https://doi.org/10.1042/EBC20200006.

Taylor, R. S., Tarver, J. E., Foroozani, A., & Donoghue, P. C. (2017). MicroRNA annotation of plant genomes− Do it right or not at all. *BioEssays*, *39*, 1600113. https://doi.org/10.1002/bies.201600113.

Tiwari, M., Sharma, D., & Trivedi, P. K. (2014). Artificial microRNA mediated gene silencing in plants: progress and perspectives. *Plant Molecular Biology*, *86*, 1–18. https://doi.org/10.1007/s11103-014-0224-7.

Veit, B. (2009). Hormone mediated regulation of the shoot apical meristem. *Plant Molecular Biology*, *69*, 397-408. https://doi.org/10.1007/s11103-008-9396-3.

Voinnet, O., Rivas, S., Mestre, P., & Baulcombe, D. (2003). Retracted: An enhanced transient expression system in plants based on suppression of gene silencing by the p19 protein of tomato bushy stunt virus. *The Plant Journal*, *33*, 949–956. https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01676.x.

Wang, L., Gu, X., Xu, D., Wang, W., Wang, H., Zeng, M., Chang, Z., Huang, H., & Cui, X. (2011). miR396-targeted AtGRF transcription factors are required for coordination of cell division and differentiation during leaf development in Arabidopsis. *Journal of Experimental Botany*, *62*, 761-773. https://doi.org/10.1093/jxb/erq307.

Wang, X., Li, X., Zhang, S., Korpelainen, H., & Li, C. (2016). Physiological and transcriptional responses of two contrasting Populus clones to nitrogen stress. *Tree Physiology*, *36*, 628–642. https://doi.org/10.1093/treephys/tpw019.

Watt, L. G., Crawshaw, S., Rhee, S. J., Murphy, A. M., Canto, T., & Carr, J. P. (2020). The cucumber mosaic virus 1a protein regulates interactions between the 2b protein and ARGONAUTE 1 while maintaining the silencing suppressor activity of the 2b protein. *PLoS Pathogens*, *16*, 1009125. https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1009125.

Yang, T., Wang, Y., Teotia, S., Wang, Z., Shi, C., Sun, H., Gu, Y., Zhang, Z., & Tang, G. (2019). The interaction between miR160 and miR165/166 in the control of leaf development and drought tolerance in Arabidopsis. *Scientific Reports*, *9*, 2832-2845. https://doi.org/10.1038/s41598-019-39397-7.

Zhan, J. & Meyers, B. C. (2023). Plant Small RNAs: Their Biogenesis, Regulatory Roles, and Functions. *Annual Review of Plant Biology*, *74*, 21-51. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-070122-035226.

Zhang, F., Yang, J., Zhang, N., Wu, J., & Si, H. (2022). Roles of microRNAs in abiotic stress response and characteristics regulation of plant. *Frontiers in Plant Science*, *13*, 919243-919264. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.919243.

Zhu, Z., Li, D., Cong, L., & Lu, X. (2021). Identification of microRNAs involved in crosstalk between nitrogen, phosphorus and potassium under multiple nutrient deficiency in sorghum. *The Crop Journal*, *9*, 465-475. https://doi.org/10.1016/j.cj.2020.07.005.

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-22]

[DOI: 10.61186/jcb.17.1.63]