دانش بیماری‌شناسی گیاهی (شاپای ا:۶۲۹۰-۲۵۸۸، شاپای چ: ۹۲۷۰-۲۲۵۱)
سال ۱۲، جلد ۲، بهار و تابستان ۱۴۰۲
Plant Pathology Science (eISSN:2588-6290, pISSN:2251-9270)
Vol. 12(2), 2023

Defense responses by nitric oxide in plant-pathogen interaction

Saeedeh Dehghanpour Farashah✉
Department of Agriculture, Payame Noor University, Tehran, Iran
Received: 2023.03.12 Accepted:2023.07.26

Dehghanpour Farashah S (2023) Defense responses by nitric oxide in plant-pathogen interaction. Plant Pathology Science 12(2):130-142. DOI: https://doi.org/10.2982/PPS.12.2.130

Abstract

The control of diseases in agriculture often relies on pesticides and chemical fertilizers, which negatively affect the rhizosphere natural microflora and ecosystem balance. Today, researchers are looking to replace these chemicals with other environment friendly agents to improve agricultural production and control plant pathogens. Research on the interaction of nitric oxide (NO) with plant pathogens has shown that NO is a key messenger in the response of plants to biotic and abiotic stresses. Due to the role of NO in the regulation of plant defense genes, especially through programmed cell death, it has attracted the attention of many plant pathologists. Although NO plays an important role in the hypersensitive reaction in response to various biotic and abiotic stresses, it has been found that NO also plays a role in regulating the expression of genes related to non-specific resistance. In this review, the role of nitric oxide in plant-pathogens interaction has been investigated.

Keywords: Biotic stresses, Defense genes, Pathogens, Hypersensitive reaction

---

مقاله ترویجی

پاسخ‌های دفاعی به‌واسطه اکسید نیتریک در برهمکنش گیاه- بیمارگر

سعیده دهقانپورفراشاه✉
گروه کشاورزی دانشگاه پیام نور، تهران
دریافت: ۱۴۰۱/۱۲/۲۱ پذیرش:۱۴۰۲/۰۵/۰۴

دهقانپورفراشاه س (۱۴۰۲) پاسخ‌های دفاعی به‌واسطه اکسید نیتریک در برهمکنش گیاه- بیمارگر. دانش بیماری‌شناسی گیاهی ۱۲(۲): ۱۴۲-۱۳۰.

چکیده

مبارزه با بیماری‌ها در کشاورزی اغلب به آفت‌کش‌ها و کودهای شیمیایی متکی است که بر میکروفلور طبیعی محیط اطراف ریشه گیاهان و تعادل اکوسیستم تأثیر منفی می‌گذارند. امروزه، محققان به‌دنبال جایگزین کردن این مواد شیمیایی با سایر عوامل سازگار با محیط زیست برای بهبود تولید محصولات

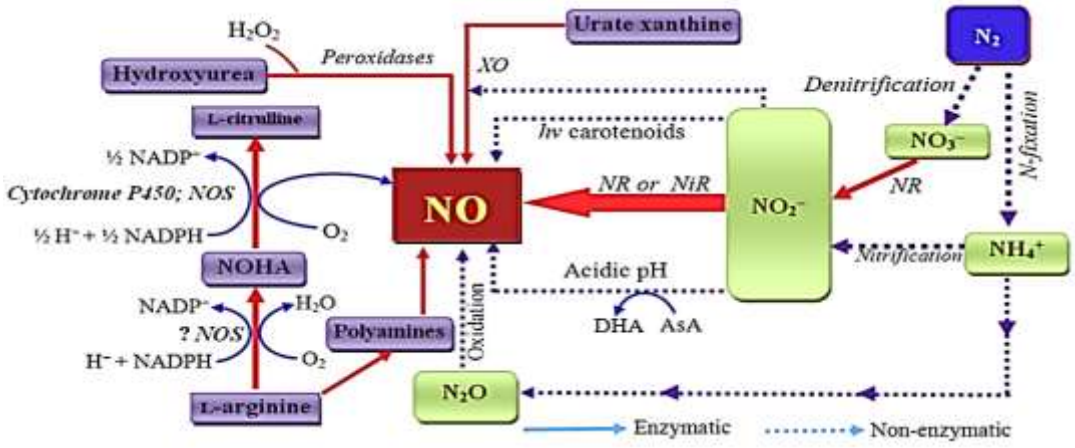
✉sdfarashah@pnu.ac.ir

کشاورزی و کنترل عوامل بیماری‌زای گیاهی هستند. تحقیقات در مورد برهمکنش اکسید نیتریک (NO) با عوامل بیماری‌زای گیاهی نشان داده است که NO یک پیام‌رسان کلیدی در پاسخ گیاهان به تنش‌های زیستی و غیرزیستی است. به‌دلیل نقش NO در تنظیم ژن‌های دفاعی گیاهان، به‌ویژه از طریق مرگ برنامه‌ریزی‌شده سلولی، توجه بسیاری از بیماری‌شناسان گیاهی را به خود جلب کرده است. اگرچه NO نقش مهمی در واکنش فوق‌حساسیت در پاسخ به انواع تنش‌های زیستی و غیرزیستی ایفا می‌کند ولی مشخص شده است که NO در تنظیم بیان ژن‌های مرتبطبا مقاومت غیراختصاصی نیز نقش دارد. در این مقاله‌ی مروری به پژوهش نقش اکسید نیتریک در برهمکنش گیاه با عوامل بیماری‌زا پرداخته شده است.

واژگان کلیدی: تنش‌های زیستی، ژن‌های دفاعی، بیمارگرها، واکنش فوق‌حساسیت.

مقدمه

اکسید نیتریک، رادیکال آزاد گازی است که به سه شکل رادیکال اکسید نیتریک (NO)، کاتیون نیتروزونیوم (NO^+) و آنیون نیتروکسیل (NO^-) دیده می‌شود (Hayat et al. 2009). مولکول دو اتمی NO، دارای قابلیت انتشار بالایی بوده و آب‌دوست می‌باشد. بنابراین، این مولکول نه‌تنها در قسمت‌های آب‌دوست سلول، نظیر سیتوپلاسم انتشار می‌یابد، بلکه می‌تواند از بخش لیپیدی غشاء سلولی به‌صورت آزاد نیز نفوذ کند. آنزیم‌های اکسید نیتریک‌سنتاز، آرژیناز و آرژینین‌دکربوکسلاز سه مسیر اصلی متابولیسم آرژینین را کاتالیز می‌کنند (شکل ۱). آنزیم اکسید نیتریک‌سنتاز، آرژینین را به اکسید نیتریک و سیترولین



شکل ۱. مسیرهای بیوسنتز اکسید نیتریک در گیاهان (Gill et al. 2013) .

Figure 1. Nitric oxide biosynthesis pathways in plants; AsA: ascorbic acid; DHA: de hydroxy ascorbate; H2O2: hydrogen peroxide; NOHA: NO-hydroxy-L-arginine; NOS: nitric oxide synthase; NADPH: nicotinamide adenine dinucleotide phosphate; NR: nitrate reductase; NiR: nitrite reductase; N2O: nitrous oxide; NO2: nitrogen dioxide ion; NO3: nitrate ion; $NH4^+$: ammonium ion; XO: xanthine oxidase (Gill et al. 2013).

هیدرولیز می‌نماید درحالی‌که محصولات اصلی مسیرهای وابسته‌به آرژیناز و آرژینین‌دکربوکسیلاز ،ترکیبات پلی‌آمین و پرولین هستند. این مولکول در بخش‌ها و اندامک‌های مختلف سلول‌های گیاهی نظیر سیتوزول، کلروپلاست، پراکسی‌زوم، میتوکندری، غشای سیتوپلاسمی و هسته تولید می‌شود (Stohr et al. 2001, Gupta et al. 2009, Mur et al. 2013, Gill et al. 2013).

اکسید نیتریک از انواع رادیکال‌های فعال می‌باشد که به‌سرعت با رادیکال‌های دیگر ازجمله گونه‌های اکسیژن فعال واکنش نشان می‌دهد و بلافاصله به فرم‌های دیگر نظیر دی‌اکسیدنیتروژن (NO_2)، دی‌نیتروژن‌تری‌اکسید (N_2O_3) و دی‌نیتروژن‌تتروکسید (N_2O_4) تبدیل می‌شود و سپس احتمال داردکه اکسیدهای بوجود آمده با آمین‌های سلولی و تیول‌ها واکنش نشان دهند و یا به یون‌های دی‌اکسیدنیتروژن (NO_2^-) و یون نیترات (NO_3^-) هیدرولیز گردند (Van den Brink & deVries 2011). اکسید نیتریک یک مولکول فعال زیستی است که دارای نقش تنظیمی در رشد و توسعه گیاه و پاسخ‌های دفاعی به تنش‌های ناشی‌از عوامل زنده و غیرزنده می‌باشد. شواهد زیادی وجود دارد که NO در چندین فرایند سلولی مثل رشد، نمو، متابولیسم، افزایش جذب مواد غذایی، تنفس، مرگ، بلوغ و پاسخ به تنش-های زیستی و غیرزیستی دخالت دارد و نقش تنظیمی آن به‌عنوان یک علامت دفاعی در گیاه دربرابر بیمارگرها اثبات شده است (Delledonne et al. 1998, Meng et al. 2022, Calabrese & Agathokleous 2023). یکی از مهمترین ویژگی‌های NO این است که هم به‌عنوان اکسیدکننده قوی و هم آنتی‌اکسیدانی موثر عمل می‌کند. این نقش دوگانه NO وابسته‌به غلظت آن در سلول‌ها می‌باشد (Mittler 2002). ویژگی‌های شیمیایی NO ازجمله نیمه‌عمر کم و قابلیت انتشار بالا سبب شده به‌عنوان یک مولکول علامتی در مسیرهای دفاعی گیاه نقش مهمی ایفا کند (Wang & Wu 2005, Sun et al. 2021).

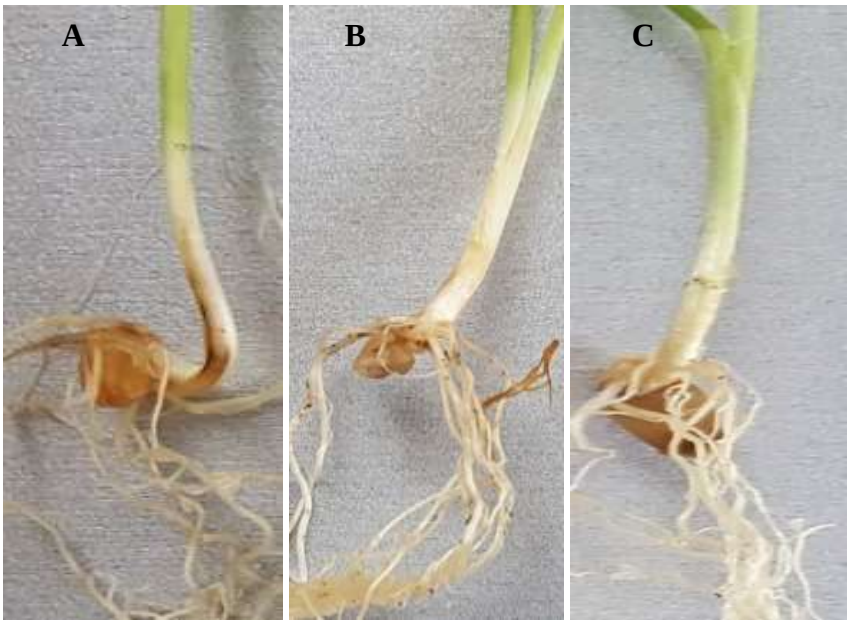
NO سبب افزایش رشد گیاه در شرایط تنش شوری می‌شود. این پدیده ناشی‌از حفظ فعالیت فتوسیستم II و همچنین افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیداتیو توسط NO است. NO بیان ژن‌های مرتبط‌با مقاومت به تنش شوری نظیر HSPs (Heat shock proteins) و LEA (Late embryogenesis abundant) را تحریک می‌کند. ازسوی‌دیگر NO در غلظت‌های نسبتا زیاد، متابولسیم عادی گیاهان را مختل و باعث آسیب به غشاها، پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک سلول‌های گیاهی می‌شود (Yamasaki 2000, Athar et al. 2022, Liao et al. 2023). گزارش شده است که NO به‌سرعت توسط انواع تنش‌های محیطی، شیمیایی و مکانیکی در گونه‌های گیاهی مختلف تولید می‌شود. در همه تنش‌ها، رادیکال‌های آزاد اکسیژن و اکسیدکننده‌های دیگر در اندامک‌هایی مانند کلروپلاست، میتوکندری و پراکسی‌زوم تولیدشده که منجربه تنش اکسیداتیو و یا به‌عبارتی باعث افزایش سطوح انواع گونه‌های اکسیژن فعال در سلول‌های گیاهی می‌شوند (Qiao & Fan 2008). سدیم‌نیتروپروساید یک ترکیب رها-

کننده NO است که در حالت محلول به‌شدت به نور حساس است و تجزیه آن توسط اکسیژن و دمای زیاد تسریع می‌شود (Wang et al. 2013). براساس نتایج یک پژوهش، کاربرد سدیم‌نیتروپروساید روی برگ-های گیاه نخود در شرایط تنش شوری، باعث افزایش میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی مانند سوپراکسیددیسموتاز، کاتالاز، آسکوربات‌پراکسیداز و گلوتاتیون‌ردوکتاز می‌شود (Sheokand et al. 2010). در پژوهشی دیگر، با کاربرد سدیم‌نیتروپروساید در دو رقم از گوجه‌فرنگی تحت تنش شوری، شاخص‌های رشدی بهبود و میزان قندهای محلول و فعالیت آنزیم‌های سوپراکسیددیسموتاز، گایاکول‌پراکسیداز، کاتالاز و آسکوربات‌پراکسیداز افزایش یافت (Wu et al. 2011). همچنین در پژوهش‌های دیگری ثابت شده است که استفاده از NO در درختان مرکبات تحت تنش شوری باعث افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و درنتیجه حذف رادیکال‌های آزاد اکسیژن گردیده است (Tanou et al. 2009). بسیاری از پژوهشهای نیز نشان داده‌اند که NO در پاسخ گیاه به تنش کادمیوم نقش دارد. NO قادر به کاهش پراکسیداسیون غشایی ناشی‌از کادمیوم و افزایش مقاومت گیاهان است. نقش محافظتی NO روی انواع گیاهان تحت تنش کادمیوم عمدتاً با تعدیل فعالیت سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی صورت می‌گیرد (Verma et al. 2013, Meng et al. 2022).

نقش اکسید نیتریک در برهمکنش‌های گیاه- بیمارگر

در سال‌های اخیر پژوهشهای زیادی دررابطه‌با نقش NO در سیستم دفاعی گیاه انجام شده است (Kim et al. 2013). دخالت NO در پاسخ ایمنی گیاه برای اولین‌بار در سیب‌زمینی شناسایی شد که یک دهنده NO باعث تجمع فیتوالکسین ریشیتین سیب‌زمینی، یک ترکیب آنتی بیوتیک درون زا، شد (Noritake et al. 1996). یافته‌ها نشان داد که اس- نیتروزوگلوتاتیون (GSNO) یک مرکز ذخیره‌سازی فعال درون‌سلولی NO است و در گیاهان توسط اس- نیتروزوگلوتاتیون ردوکتاز (GSNOR) تنظیم می-شود. آن‌ها گزارش کردند که کاربرد خارجی NO با اس- نیتروزیلاسیون پروتئین GSNOR و مهار فعالیت GSNOR به افزایش مقاومت میوه‌های هلو در مقابل *Monilinia fructicola* کمک می‌کند (Yu et al. 2020). در پژوهشهای دیگری نیز مشخص شد که کاربرد خارجی NO روی میوه‌ها پس از برداشت، اثرات بازدارندگی آشکاری بر عوامل بیمارگری نظیر *Botrytis cinerea*، *Penicillium expansum* و *Colletotrichum gloeosporioides* داشت (Zheng et al. 2011, Lai et al. 2014, Hu et al. 2019). پژوهش دیگری نشان داد که کاربرد خارجی NO سبب حفظ سطوح کلروفیل در برگ‌های سیب‌زمینی آلوده به *Phytophthora infestans* می‌شود (Lazalt et al. 1997). اکسید نیتریک ممکن است در برخی پاسخ‌های مقاومتی مانند فعال‌سازی ژن‌های دفاعی، واکنش فوق‌حساسیت، تولید فیتوالکسین‌ها، فلاونوئیدها و تغییرات دیواره سلولی ازجمله رسوب کالوز، لیگنین و ترکیبات فنلی به‌واسطه ROS نقش

خود را ایفا کند. همچنین مشخص شده است که NO در بیان ژن‌های کدکننده پروتئین‌های مرتبطبا بیماری‌زایی نقش مهمی دارد (Durner et al. 1998, Paris et al. 2007, Ganjewala et al. 2008). نتایج یک مطالعه نشان داد که گونه‌های فعال نیتروژن در القای بیان ژن‌های پروتئین‌های مرتبطبا بیماری‌زایی (PR-1) نقش دارند (Shi et al. 2012). NO توانایی واکنش با رادیکال‌های آزاد اکسیژن و همچنین فلزات موجود در ترکیبات داخل سلول گیاهی را دارد و باعث افزایش و یا کاهش برخی از فعالیت‌های فیزیولوژیک می‌گردد. این مولکول می‌تواند در عملکرد، میزان فعالیت، پایداری و حتی جایگاه فعال بسیاری از پروتئین‌ها اثرگذار باشد. اکسید نیتریک با اس - نیتروزیلاسیون (ترکیب با قسمت تیول) در آمینواسیدسیستئین، نیتریت‌کردن آمینواسیدتیروزین و دخالت در فسفریلاسیون اسیدآمینه‌های سرین، ترئونین و تیروزین باعث تغییر در ساختار و عملکرد پروتئین‌ها می‌شود. یکی از مهمترین اثرهای سیگنالی مربوطبه گونه‌های فعال نیتروژن، اثر بر گونه‌های فعال اکسیژن ازطریق ترکیب مستقیم با گونه‌های فعال اکسیژن و یا اثر روی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان است (Khan et al. 2023). نتایج برخی از پژوهش‌ها نشان داده است که استفاده از دهنده اکسید نیتریک (SNP)، فعالیت آنتی‌اکسیدانی کاتالاز و آسکوربات-پراکسیداز را کاهش داده و این کاهش فعالیت منجربه افزایش میزان رادیکال‌های آزاد اکسیژن شده است. افزایش میزان رادیکال‌های آزاد اکسیژن میزان مرگ برنامه‌ریزی‌شده سلولی را افزایش می‌دهد. NO و ROS هردو مولکول‌های چندمنظوره هستند که در انواع مختلفی از پاسخ‌های داخل سلول نقش دارند. ترکیب ROS با NO می‌تواند اثر افزایشی در فعال‌سازی پاسخ‌های مقاومتی گیاه داشته باشد (Wang & Wu 2005, Sun et al. 2021). NO در تعامل با H_2O_2 در بستن روزنه‌ها و دفاع درمقابل بیمارگرها نقش دارد. همچنین پژوهش‌ها نشان داده است که افزایش NO با کاربرد دهنده اکسید نیتریک، سدیم-نیتروپرساید (SNP)، باعث افزایش مرگ برنامه‌ریزی‌شده سلولی و واکنش فوق‌حساسیت در گیاه می‌گردد. در این پژوهش‌ها مشخص شده است که NO بر نقش هیدروژن‌پراکسید در مرگ برنامه‌ریزی‌شده سلولی اثر افزایشی دارد (Delledonne et al. 1998). گونه‌های نیتروژن فعال (RNS) مولکول‌های مهمی در انتقال سیگنال‌های دفاعی گندم علیه تنش‌های زنده و غیرزنده هستند (Qiao & Fan 2008). برهمکنش میکروارگانیسم و گیاه منجربه افزایش NO در بافت‌های گیاهی می‌شود (Shi et al. 2012). تجمع NO در سیستم‌های مختلف بیمارگر-میزبان نظیر برهمکنش *Pseudomonas syringae* با گیاه سویا (Zeidler et al. 2004) و آرابیدوپسیس (Delledonne et al. 1998) به اثبات رسیده است. در پژوهش‌های دیگر تاثیر دهنده‌های NO نظیر SNP در کاهش شدت بیماری‌های *Fusarium pseudograminearum* (Dehghanpour Farashah et al. 2019b) (شکل ۲)، *Rhizoctonia solani* (Noorbakhsh & Taheri 2016, Keshavarz- Tohid et al. 2016)، *B. cinerea* (Yang et al. 2011)، *Sclerotinia sclerotiorum* (Perchepied et al. 2010) و *Macrophomina phaseolina* (Sarkar et al. 2014)، با انواع گیاهان



شکل ۲. تاثیر تیمار سدیم نیترو پروساید (SNP) روی پیشرفت بیماری پوسیدگی فوزاریومی طوقه و ریشه گندم: A. گیاهچه بیمار، B. گیاهچه تیمار شده با SNP ، C. شاهد سالم (اصلی).

Figure 2. Effect of sodium nitroprusside (SNP) treatment on progress of Fusarium crown and root rot disease of wheat: A. infected seedling, B. Treated infected seedling with SNP, C. Healthy seedling (Original).

میزبان مانند گندم، گوجه‌فرنگی، آرابیدوپسیس، کنف و توتون، *Golovinomyces orontii* و *Erysiphe pisi* در نخودفرنگی و صیفی‌جات (Schlicht & Kombrink 2013) تایید شده است. همچنین مشخص شده است که پیش‌تیمار گیاهچه‌های گوجه‌فرنگی با SNP شدت بیماری ناشی‌از *R. solani* را ازطریق تحریک تولید گونه‌های اکسیژن فعال و رسوب کالوز در گیاهان میزبان کاهش می‌دهد (Perchepied et al. 2010).

یافته‌های پژوهش دیگری نشان داده است که NO می‌تواند بر شدت بیماری‌زایی بیمارگرهای قارچی از طریق تنظیم مسیر بیوسنتز میکوتوکسین‌ها تاثیر داشته باشد (Arasimowicz-Jelonek & Floryszak-Wieczorek 2016). بطور مثال در پژوهش *Aspergillus nidulans* گزارش شده است که ژن‌های همولوگ اکسید نیتریک و فلاووهموگلوبین در رشد جنسی و تولید استریگماتوسیستین توسط این قارچ موثر هستند (Baidya et al. 2011). یافته‌های دیگر تایید کرد که NO در فعالیت‌های دفاعی پایه و مقاومت القاشده توسط *Pseudomonas fluorescent* در گیاهان لوبیا علیه *R. solani* ازطریق تولید H_2O_2 نقش دارد (Keshavarz- Tohid et al. 2016). اکسید نیتریک یک مولکول سیگنال‌دهنده گازی

است که به‌دلیل توانایی آن در واکنش با چندین هدف سلولی در سیستم‌های بیولوژیکی بسیار سمی می‌شود. سلول‌های باکتریایی از طریق بیان آنزیم‌هایی با اکسیدکردن این مولکول آنرا به نیترات، اکسید-نیتروژن یا به‌صورت آمونیاک سم‌زدایی می‌کنند. این آنزیم‌ها شامل اکسید نیتریک‌ردوکتاز نوع C، فلوروبردوکسین‌ها و نیتریت‌ردوکتاز تنفسی سیتوکروم C هستند. بیان ژن‌های کدکننده این آنزیم‌ها توسط پروتئین‌های تنظیمی حساس‌به NO کنترل می‌شود. اخیراً تولید NO در همزیستی باکتری‌های ریزوبیوم - حبوب نشان داده شده است (Cohen et al. 2010). پژوهش دیگری مشخص کرده که در آرابیدوپسیس آلوده به*P. syringae* pv. *tomato* DC3000 جریان Ca^{2+} به سیتوزول و فعالیت کالمودولین افزایش یافت و سپس با القای سنتز NO در پایین‌دست، واکنش فوق‌حساسیت رخ داد (Ma et al. 2008). همچنین در پژوهش دیگر مشخص شد که NO در آرابیدوپسیس آلوده به *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 باعث رشد و القای مقاومت پایه در گیاه گردید (Khan et al. 2021). نتایج پژوهش‌های دیگر مشخص کرده است که اکسید نیتریک و پلی‌آمین‌ها دارای عملکرد تداخلی و اثرات مشابه بر فیزیولوژی گیاه هستند و در مسیرهای سیگنالی نظیر افزایش آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و تنظیم غیرسمی‌شدن گونه‌های فعال اکسیژن در گیاهان تحت شرایط تنش تاثیر می‌گذارند (Alcazar et al. 2010, Li et al. 2014). یافته‌های پژوهش‌های دیگر نشان داد که اکسید نیتریک و پلی‌آمین‌ها به‌صورت هم‌افزا در گندم افزایش سطح مقاومت پایه و مقاومت القایی ناشی از *Piriformospora indica* در برابر *F. pseudograminearum*، عامل پوسیدگی طوقه و ریشه را ازطریق افزایش سطوح پراکسیدهیدروژن، فعالیت گایاکول‌پراکسیداز و کاتالاز، رسوب کالوز، محتوای نسبی آب برگ و شاخص پایداری غشا اعمال می‌کنند (Dehghanpour Farashah et al. 2019a, b, Dehghanpour Farashah et al. 2020, Dehghanpour Farashah & Salehzadeh 2021).

یافته‌های پژوهشی نشان داده‌اند که RNA پلیمراز ۱ وابسته‌به RNA گیاه (RDRP1) یک مولکول مهم در مسیر خاموشی RNA در گیاهان دربرابر ویروس‌ها است. بیان RDRP1 می‌تواند توسط آلودگی ویروسی و اسیدسالیسیلیک ایجاد شود اما مکانیسم‌های سیگنال‌دهی درطول این فرآیند به‌طورکامل شناخته نشده است. دخالت پراکسیدهیدروژن و NO در القای تولید RDRP1 در تعامل سازگار بین توباموویروس موزاییک تنباکو (TMV) در *Nicotiana tabacum*، *N. benthamiana* و *Arabidopsis thaliana* مورد پژوهش قرار گرفته است. تلقیح TMV روی برگ‌های پایینی *N. tabacum* باعث تجمع سریع H_2O_2 و NO و به‌دنبال آن افزایش تجمع رونوشت‌های RDRP1 در برگ‌های فوقانی تلقیح‌نشده، گردید.پیش‌تیمار خارجی H_2O_2 و NO در برگ‌های بالایی منجربه افزایش بیان RDRP1 و مقاومت سیستمیک در برابر TMV شد (Liao et al. 2013). در پژوهش دیگر مشخص شده است آلودگی گیاه کنف با بگموویروس‌های موزائیک زرد رگبرگ مستا (MeYVMV) و بتاستلایت همراه با ویروس

پیچیدگی مولتان برگ پنبه (CLCuMB)، منجربه افزایش تولید NO نه‌تنها در برگ آلوده بلکه در ریشه و اندام‌های هوایی گیاه می‌شود. تجزیه و تحلیل داده‌ها نشان داد که بیان ژن‌های مرتبط‌با براسینواستروئیدها (BRs)پس‌از آلودگی ذرت با ویروس لکه کلروتیک ذرت (MCMV) افزایش یافت. تیمارهای خارجی ۲،۴-اپی‌براسینولید (BL) و براسینازول (BRZ) باعث تجمع NO شد و تغییرات محتوای NO نقش مثبتی در کاهش بروز بیماری MCMV داشت (Sarkar et al. 2010). علاوه‌براین، آلودگی ذرت با MCMVزمانی‌که گیاهان با NO تیمار شدند، به‌تعویق افتاد که نشان می‌دهد BR حساسیت ذرت را به آلودگی MCMV به‌شیوه‌ای وابسته‌به NO کاهش می‌دهد. علاوه‌براین، تحقیقات اخیر نشان داده است که گیاهان آرابیدوپسیس حساس که در آن‌ها تکثیر CMV زیاد بود، پس‌از تیمار با جاذب NO یا مهارکننده مصنوعی NO صدمات کمتری را متحمل شدند (Cao et al. 2019). آلودگی برنج با ویروس کوتولگی رگه‌سیاه برنج (RBSDV) به‌طور قابل‌توجهی باعث تولید NO می‌شود. پژوهشهای نشان داد که کاربرد ترکیبات آزادکننده NO به‌عنوان مثال، سدیم‌نیتروپروساید (SNP) و نیتروزگلوتاتیون (GSNO) در گیاهان برنج، بروز بیماری RBSDV را کاهش می‌دهد. پس‌از آلودگیRBSDV، سطح رونوشت‌های OsICS1، OsPR1b، OsWRKY 45، اسیدسالیسیلیک و پروتئین S-nitrosylation به‌طور قابل‌توجهی در گیاهان برنج افزایش و حساسیت آن به RBSDV کاهش یافت. اخیراً پژوهش‌های مختلف نشان داده است که ملاتونین وNO در تعامل گیاه و ویروس به‌صورت هم‌افزا باعث کاهش آلودگی برنج توسط ویروس نواری برنج (RSV) می‌شوند (Lu et al. 2020).

پژوهشی نشان داده است که سطوح رونوشت ژن‌های بیوسنتزی و سیگنال‌دهنده مرتبط با اسیدجاسمونیک (JA) و NO پس‌از آلودگی گوجه‌فرنگی با *Meloidogyne incognita* القا شد. تیمار خارجی JA و SNP به‌طور قابل‌توجهی تعداد توده‌های تخم در ریشه گوجه‌فرنگی آلوده به *M. incognita* را کاهش و تاحدی وزن تر گیاه و میزان فتوسنتز را افزایش داد. این ترکیبات همچنین افزایش نشت الکترولیت ترکیبات ریشه و پراکسیداسیون غشا دراثر حمله نماتدهای ریشه‌گرهی را کاهش دادند. علاوه‌براین، JA و SNP باعث افزایش بیان ژن بازدارنده پروتئاز ۲ (PI2) پس‌از آلودگی نماتدهای ریشه-گرهی شدند (Zhou et al. 2015). همچنین نتایج نشان داد که تولید NO توسط اکسید نیتریک‌سنتاز (NOS) و ارتباط متقابل آن با سایر آنتی‌اکسیدان‌ها به‌شدت بر تعاملات گوجه‌فرنگی ونماتدهای غده ریشه تاثیر گذاشته و باعث کاهش آلودگی می‌شود (Leonetti et al. 2011).

نتیجه‌گیری

یافته‌های پژوهشهای مختلف نشان داده‌اند، که اکسید نیتریک نقش مهمی در پاسخ دفاعی گیاهان به انواع تنش‌های زیستی و غیرزیستی و همچنین تنظیم بیان ژن‌های مرتبط با مقاومت غیراختصاصی دارد.

بنابراین کاربرد این ماده می‌تواند به‌عنوان یک تیمار امیدبخش و موثر در مدیریت بیماری‌های گیاهی مورد استفاده قرار گیرد.

References منابع

Alcázar R, Altabella T, Marco F, Bortolotti C, Reymond M, Koncz C, Carrasco P, Tiburcio AF (2010) Polyamines: molecules with regulatory functions in plant abiotic stress tolerance. Planta 231:1237-1249.

Arasimowicz-Jelonek M, Floryszak-Wieczorek J (2016) Nitric oxide in the offensive strategy of fungal and oomycete plant pathogens. Frontiers in Plant Science 7: 252.

Athar HUR, Zulfiqar F, Moosa A, Ashraf M, Zafar ZU, Zhang L, Ahmed N, Kalaji HM, Nafees M, Hossain MA, Islam, MS (2022) Salt stress proteins in plants: An overview. Frontiers in Plant Science 13: 999058.

Baidya S, Cary JW, Grayburn WS, Calvo A (2011) Role of nitric oxide and flavohemoglobin homolog genes in *Aspergillus nidulans* sexual development and mycotoxin production. Applied and Environmental Microbiology 77(15): 5524-5528.

Calabrese EJ, Agathokleous E (2023). Nitric oxide, hormesis and plant biology. Science of the Total Environment 866: 161299.

Cao N, Zhan B, Zhou X (2019) Nitric oxide as a downstream signaling molecule in brassinosteroid-mediated virus susceptibility to *maize chlorotic mottle virus* in maize. Viruses 11(4): 368.

Cohen MF, Lamattina L, Yamasaki H (2010) Nitric oxide signaling by plant-associated bacteria. Nitric oxide in plant physiology. Wiley-VCH, Weinheim. 161-172.

Dehghanpour Farashah S, Salehzadeh M (2021) Situation of Fusarium root and crown rot disease of wheat in Iran. Plant Pathology Science 10(1):97-106. (In Persian with English abstract)

Dehghanpour-Farashah S, Taheri P, Falahati-Rastegar M (2019a) Virulence factors of *Fusarium* spp., causing wheat crown and root rot in Iran. Phytopathologia Mediterranea 58(1): 115-126.

Dehghanpour-Farashah S, Taheri P, Falahati-Rastegar M (2019b) Effect of polyamines and nitric oxide in *Piriformospora indica*-induced resistance and basal immunity of wheat against *Fusarium pseudograminearum*. Biological Control 136: 104006.

Dehghanpour-Farashah S, Taheri P, Falahati-Rastegar M (2020) Identification and pathogenicity of *Fusarium* spp., the causal agent of wheat crown and root rot in Iran. Journal of Plant Pathology 102: 143-154.

Delledonne M, Xia Y, Dixon RA, Lamb C (1998) Nitric oxide functions as a signal in plant disease resistance. Nature 394(6693): 585-588.

Durner J, Wendehenne D, Klessig DF (1998) Defense gene induction in tobacco by nitric oxide, cyclic GMP, and cyclic ADP-ribose. Proceedings of the National Academy of Sciences 95(17): 10328-10333.

Ganjewala D, Boba S, Raghavendra AS (2008) Sodium nitroprusside affects the level of anthocyanin and flavonol glycosides in pea (*Pisum sativum* L. cv. Arkel) leaves. Acta Biologica Szegediensis 52(2): 301-305.

Gill SS, Hasanuzzaman M, Nahar K, Macovei A, Tuteja N (2013) Importance of nitric oxide in cadmium stress tolerance in crop plants. Plant Physiology and Biochemistry 63: 254-261.

Gupta KJ, Zabalza A, Van Dongen JT (2009) Regulation of respiration when the oxygen availability changes. Physiologia Plantarum 137(4): 383-391.

Hayat S, Mori M, Pichtel J, Ahmad A (2009) Nitric oxide in plant physiology. Wiley-Blackwell, India, 210p.

Hu M, Zhu Y, Liu G, Gao Z, Li M, Su Z, Zhang Z (2019) Inhibition on anthracnose and induction of defense response by nitric oxide in pitaya fruit. Scientia Horticulturae 245: 224-230.

Keshavarz-Tohid V, Taheri P, Taghavi SM, Tarighi S (2016) The role of nitric oxide in basal and induced resistance in relation with hydrogen peroxide and antioxidant enzymes. Journal of Plant Physiology 199: 29-38.

Khan M, Al Azawi TN, Pande A, Mun BG, Lee DS, Hussain A, Lee BH, Yun BW (2021) The role of nitric oxide-induced ATILL6 in growth and disease resistance in *Arabidopsis thaliana*. Frontiers in Plant Science 12: 685156.

Khan M, Ali S, Al Azzawi TNI, Yun BW (2023). Nitric Oxide Acts as a Key Signaling Molecule in Plant Development under Stressful Conditions. International Journal of Molecular Sciences 24(5): 4782.

Kim NH, Kim BS, Hwang BK (2013) Pepper arginine decarboxylase is required for polyamine and γ-aminobutyric acid signaling in cell death and defense response. Plant Physiology 162(4): 2067-2083.

Lai T, Chen Y, Li B, Qin G, Tian S (2014) Mechanism of *Penicillium expansum* in response to exogenous nitric oxide based on proteomics analysis. Journal of Proteomics 103: 47-56.

Lazalt AM, Beligni MV, Lamattina L (1997) Nitric oxide preserves the level of chlorophyll in potato leaves infected by *Phytophthora infestans*. European Journal of Plant Pathology 103: 643-651.

Leonetti P, Melillo MT, Bleve-Zacheo T (2011) Nitric oxide and hydrogen peroxide: two players in the defence response of tomato plants to root-knot nematodes. Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences 76(3): 371-381.

Li X, Gong B, Xu K (2014) Interaction of nitric oxide and polyamines involves antioxidants and physiological strategies against chilling-induced oxidative damage in *Zingiber officinale* Roscoe. Scientia Horticulturae 170: 237-248.

Liao W, Igamberdiev AU, Palma JM (2023). Advances in Nitric Oxide Signalling and Metabolism in Plants. International Journal of Molecular Sciences 24(7): 6397.

Liao YW, Sun ZH, Zhou YH, Shi K, Li X, Zhang GQ, Xia XJ, Chen ZX, Yu JQ (2013) The role of hydrogen peroxide and nitric oxide in the induction of plant-encoded RNA-dependent RNA polymerase 1 in the basal defense against *Tobacco mosaic virus*. PLoS One 8(9): e76090.

Lu R, Liu Z, Shao Y, Su J, Li X, Sun F, Zhang Y, Li S, Zhang Y, Cui J, Zhou Y (2020) Nitric oxide enhances rice resistance to *rice black-streaked dwarf virus* infection. Rice 13(1): 1-3.

Ma W, Smigel A, Tsai YC, Braam J, Berkowitz GA (2008) Innate immunity signaling: cytosolic Ca2+ elevation is linked to downstream nitric oxide generation through the action of calmodulin or a calmodulin-like protein. Plant Physiology 148(2): 818-828.

Meng Y, Jing H, Huang J, Shen R, Zhu X (2022) The role of nitric oxide signaling in plant responses to cadmium stress. International Journal of Molecular Sciences 23(13): 6901.

Mittler R (2002) Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. Trends in Plant Science 7(9): 405-410.

Mur LA, Mandon J, Persijn S, Cristescu SM, Moshkov IE, Novikova GV, Hall MA, Harren FJ, Hebelstrup KH, Gupta KJ (2013) Nitric oxide in plants: an assessment of the current state of knowledge. AoB Plants 5.

Noorbakhsh Z, Taheri P (2016) Nitric oxide: a signaling molecule which activates cell wall-associated defense of tomato against *Rhizoctonia solani*. European Journal of Plant Pathology 144: 551-568.

Noritake T, Kawakita K, Doke N (1996) Nitric oxide induces phytoalexin accumulation in potato tuber tissues. Plant and Cell Physiology 37(1): 113-116.

París R, Lamattina L, Casalongué CA (2007) Nitric oxide promotes the wound-healing response of potato leaflets. Plant Physiology and Biochemistry 45(1):80-86.

Perchepied L, Balagué C, Riou C, Claudel-Renard C, Rivière N, Grezes-Besset B, Roby D (2010) Nitric oxide participates in the complex interplay of defense-related signaling pathways controlling disease resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in *Arabidopsis thalian*a. Molecular Plant-Microbe Interactions 23(7): 846-860.

Qiao W, Fan LM (2008) Nitric oxide signaling in plant responses to abiotic stresses. Journal of Integrative Plant Biology 50(10):1238-1246.

Sarkar TS, Biswas P, Ghosh SK, Ghosh S (2014) Nitric oxide production by necrotrophic pathogen *Macrophomina phaseolina* and the host plant in charcoal rot disease of jute:

complexity of the interplay between necrotroph–host plant interactions. PLoS One 9(9): e107348.

Sarkar TS, Majumdar U, Roy A, Maiti D, Goswamy AM, Bhattacharjee A, Ghosh S, Ghosh SK (2010) Production of nitric oxide in host-virus interaction: A case study with a compatible begomovirus-kenaf host-pathosystem. Plant Signaling and Behavior 5(6): 668-676.

Schlicht M, Kombrink E (2013) The role of nitric oxide in the interaction of *Arabidopsis thaliana* with the biotrophic fungi, *Golovinomyces orontii* and *Erysiphe pisi*. Frontiers in Plant Science 4: 351.

Sheokand S, Bhankar V, Sawhney V (2010) Ameliorative effect of exogenous nitric oxide on oxidative metabolism in NaCl treated chickpea plants. Brazilian Journal of Plant Physiology 22: 81-90.

Shi HT, Li RJ, Cai W, Liu W, Fu ZW, Lu YT (2012) *In vivo* role of nitric oxide in plant response to abiotic and biotic stress. Plant Signaling and Behavior 7(3): 437-439.

Stöhr C, Strube F, Marx G, Ullrich WR, Rockel P (2001) A plasma membrane-bound enzyme of tobacco roots catalyses the formation of nitric oxide from nitrite. Planta 212: 835-841.

Sun C, Zhang Y, Liu L, Liu X, Li B, Jin C, Lin X (2021) Molecular functions of nitric oxide and its potential applications in horticultural crops. Horticulture Research 8: 71.

Tanou G, Job C, Rajjou L, Arc E, Belghazi M, Diamantidis G, Molassiotis A, Job D (2009) Proteomics reveals the overlapping roles of hydrogen peroxide and nitric oxide in the acclimation of citrus plants to salinity. The Plant Journal 60(5): 795-804.

van den Brink J, de Vries RP (2011) Fungal enzyme sets for plant polysaccharide degradation. Applied Microbiology and Biotechnology 91: 1477-1492.

Verma K, Mehta SK, Shekhawat GS (2013) Nitric oxide (NO) counteracts cadmium induced cytotoxic processes mediated by reactive oxygen species (ROS) in *Brassica juncea*: cross-talk between ROS, NO and antioxidant responses. Biometals 26: 255-269.

Wang JW, Wu JY (2005) Nitric oxide is involved in methyl jasmonate-induced defense responses and secondary metabolism activities of Taxus cells. Plant and Cell Physiology 46(6): 923-930.

Wang Q, Liang X, Dong Y, Xu L, Zhang X, Kong J, Liu S (2013) Effects of exogenous salicylic acid and nitric oxide on physiological characteristics of perennial ryegrass under cadmium stress. Journal of Plant Growth Regulation 32: 721-731.

Wu X, Zhu W, Zhang H, Ding H, Zhang HJ (2011) Exogenous nitric oxide protects against salt-induced oxidative stress in the leaves from two genotypes of tomato (*Lycopersicom esculentum* Mill.). Acta Physiologiae Plantarum 33: 1199-1209.

Yamasaki H (2000) Nitrite–dependent nitric oxide production pathway: implications for involvement of active nitrogen species in photo inhibition *in vivo*. Philosophical

Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences 355(1402): 1477-1488.

Yang H, Zhao X, Wu J, Hu M, Xia S (2011) The benefits of exogenous NO: enhancing *Arabidopsis* to resist *Botrytis cinerea*. American Journal of Plant Sciences 2(03): 511.

Yu Z, Cao J, Zhu S, Zhang L, Peng Y, Shi J (2020) Exogenous nitric oxide enhances disease resistance by nitrosylation and inhibition of S-nitrosoglutathione reductase in peach fruit. Frontiers in Plant Science 11: 543.

Zeidler D, Zähringer U, Gerber I, Dubery I, Hartung T, Bors W, Hutzler P, Durner J (2004) Innate immunity in *Arabidopsis thaliana*: lipopolysaccharides activate nitric oxide synthase (NOS) and induce defense genes. Proceedings of the National Academy of Sciences 101(44): 15811-15816.

Zheng Y, Sheng J, Zhao R, Zhang J, Lv S, Liu L, Shen L (2011) Preharvest L-arginine treatment induced postharvest disease resistance to *Botrysis cinerea* in tomato fruits. Journal of Agricultural and Food Chemistry 59(12): 6543-6549.

Zhou J, Jia F, Shao S, Zhang H, Li G, Xia X, Zhou Y, Yu J, Shi K (2015) Involvement of nitric oxide in the jasmonate-dependent basal defense against root-knot nematode in tomato plants. Frontiers in Plant Science 6: 193.