نقش اسید سالیسیلیک در دفاع گیاهان در برابر بیمارگرها

اطهر علی‌شیری✉ و فرشاد رخشنده‌رو

دانشجوی دکتری و استادیار بیماری‌شناسی گیاهی، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی،

واحد علوم و تحقیقات دانشگاه آزاد اسلامی، تهران

تاریخ دریافت: ۱۳۹۲/۰۷/۱۵ **تاریخ پذیرش:** ۱۳۹۲/۱۲/۲۷

علی‌شیری ا. و رخشنده‌رو ف. ۱۳۹۲. نقش اسید سالیسیلیک در دفاع گیاهان در برابر بیمارگرها. *دانش بیماری‌شناسی گیاهی* ۳(۱):۸۲-۷۵.

چکیده

اسید سالیسیلیک نوعی اسید فنلی است، که توسط گیاهان در پاسخ به تعدادی از بیمارگرهای گیاهی تولید و برای القای مقاومت اکتسابی فراگیر ضروری می‌باشد. این اسید بیان پروتئین‌های مرتبط با واکنش فوق‌حساسیت و مقاومت اکتسابی فراگیر را القا می‌کند. تغییراتی که مانع تولید ویا غیرفعال شدن این اسید در گیاهان شوند، حساسیت به بیماری‌ها را افزایش می‌دهند. نقش اسید سالیسیلیک و مسیرهای پیام‌رسان آن در القای مقاومت به بیماری‌ها و افزایش محصول گیاهان شرح داده شده است.

واژه‌های کلیدی: بیماری، دفاع، فوق‌حساسیت، گیاه، مقاومت اکتسابی فراگیر

مقدمه

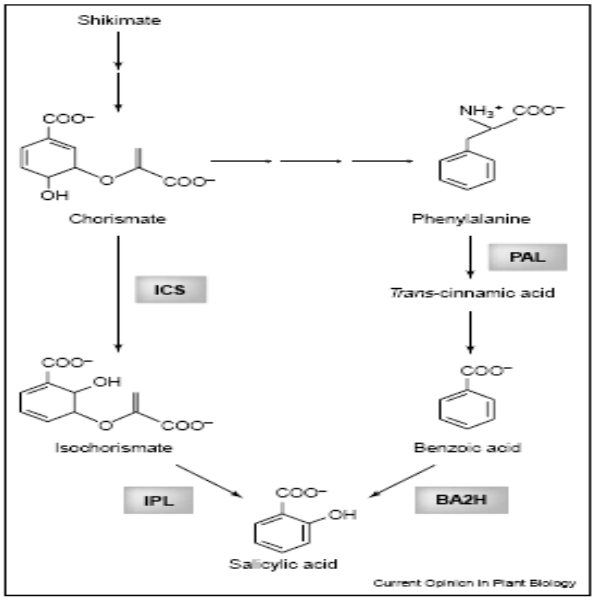
گیاهان در طول زندگی خود با حمله عوامل بیماریزای مختلف از قبیل ویروس‌ها، باکتری‌ها، قارچ‌ها و نماتدها مواجه می‌شوند. گیاهان قادرند بیمارگرهای محیط اطراف خود را تشخیص داده و واکنش‌های دفاعی موثر بر علیه آن‌ها تولید نمایند. شناسایی اولیه بیمارگر برای تحریک دفاع‌های بیوشیمیایی و ساختاری میزبان مهم است. در گیاهان گیرنده‌هایی(Receptors) وجود دارند که مولکول‌های تحریک‌کننده (Elicitors) تولید شده توسط بیمارگرها را

✉ مسئول مکاتبه، پست الکترونیک: alishiria@yahoo.com

دریافت می‌کنند. بعد از شناسایی مولکول‌های مذکور توسط میزبان مجموعه‌ای از واکنش‌های بیوشیمیایی و تغییرات ساختمانی در گیاه روی می‌دهد. با شناسایی تحریک کننده‌ها پیام‌های مولکولی به دسته‌ای از پروتئین‌ها و در نهایت به هسته سلول فرستاده می‌شوند، که موجب بیان ژن‌های مرتبط با پیام ارسال شده می‌شوند که می‌تواند چنین پیام‌هایی در جهت حساسیت یا مقاومت میزبان در مقابل بیمارگر مهاجم به کار رود. ماهیت شیمیایی پیام‌های مولکولی مورد اشاره دقیقا مشخص نیست اما انتقال پیام‌ها اغلب درون سلولی است و مولکول‌هایی در انتقال آن‌ها دخالت دارند. انتقال فراگیر این پیام‌ها در گیاهان معمولاً توسط اسید سالیسیلیک(SA=Salicylic acid) و اسید جاسمونیک و سایر هورمون‌ها انجام می‌گیرد (Agrios 2005). اسید سالیسیلیک از مشتقات سالیسیلات است که ویژگی‌های دارویی آن در گذشته شناسایی شده بود و در نهایت منجر به تولید داروی آسپیرین (اسید استیل سالیسیلیک) گردید (Loake & Grant 2007). این اسید به گروهی از فنل‌های گیاهی تعلق دارد که به عنوان مواد شبه‌هورمونی در گیاهان در تنظیم فرآیندهای رشد و نمو از قبیل تنفس، جوانه‌زنی بذر، تولید محصول، گلیکولیز و گل‌زایی نقش مهمی را دارند (Wu 2007). اسید سالیسیلیک یک القاء کننده موثر ژن‌های دخیل در دفاع گیاه و مقاومت اکتسابی فراگیر (SAR) در گیاهان می‌باشد (Volt *et al* 2008). مشخص شده هنگامی که ترکیباتی مثل اسیدسالیسیلیک ، اسید جاسمونیک ، اسیدپلی‌آکریلیک و اسیدآرشیدونیک به گیاهان مه‌افشانی و یا تزریق می‌شوند، در گیاه مقاومت موضعی ایجاد می‌گردد و هنگامی که از طریق دم‌برگ‌ها و یا ریشه جذب شوند به گیاه مقاومت فراگیر القاء می‌نمایند، در نتیجه این مواد می‌توانند سیستم ایمنی گیاه علیه بیمارگرها را فعال کنند. اخیرا ثابت شده که دستکاری اسیدسالیسیلیک آزاد فعال موجود در گیاه از طریق آنزیم‌های فعال‌کننده آن می‌تواند به عنوان یک استراتژی مفید برای تقویت گیاه و مقاومت به بیماری‌ها به کار رود (Noutoshi *et al* 2012).

۱- نحوه تشکیل اسید سالیسیلیک در گیاهان

این اسید از ۲ مسیر بیوشیمیایی در گیاهان تولید می‌شود. در مسیر اول کوریسمات (Chorismate)، توسط آنزیم ایزو کوریسمات سینتاز (ICS1) به ایزوکوریسمات تبدیل شده و ایزوکوریسمات با آنزیم ایزوکوریسمات پیرووات لیاز(IPL) به اسید سالیسیلیک تبدیل می‌شود (Loake & Grant 2007). در مسیر دوم فنیل‌آلانین توسط



شکل ۱. مسیرهای بیوشیمیایی تشکیل اسید سالیسیلیک در گیاهان (Shah 2003)

آنزیم فنیل‌آلانین‌آمونیوم لیاز (PAL) تبدیل به اسیدترانس‌سینامیک و اسیدبنزوئیک و در نهایت به SA تبدیل می‌شود (Shah 2003). در شکل ۱ نحوه تشکیل اسیدسالیسیلیک در طی این ۲ مسیر نشان داده شده است.

۲- نحوه عمل اسیدسالیسیلیک در القای مقاومت

اسید سالیسیلیک در گیاهان عالی تمایز یافته، کشت‌های سوسپانسیونی سلول‌های گیاهی و هم در قارچ‌ها و جانوران با آنزیم کاتالاز اتصال برقرار می‌کند. تا چندی پیش تصور بر این بود که کاتالاز تنها آنزیم دریافت کننده اسید سالیسیلیک در سلول گیاه می‌باشد، ولی بررسی‌های دقیق‌تر در نحوه اتصال این اسید به پروتئین‌های گیاهی نشان داد که اغلب آنزیم‌های حاوی آهن از قبیل کاتالاز، آکونیتاز، لیپوکسیداز و پراکسیداز به آن متصل می‌شوند و آنزیم‌های گیاهی فاقد آهن به آن متصل نمی‌شوند. این اسید یک ترکیب پیغام دهنده ثانوی در گیاهان است که با اتصال و ممانعت از فعالیت آنزیم کاتالاز باعث افزایش مقدار H_2O_2 (پراکسید هیدروژن) در سلول‌ها شده و ژن‌های مرتبط با دفاع گیاهان را فعال می‌نماید. یعنی در نتیجه بالا رفتن میزان H_2O_2 یا دیگر انواع اکسیژن فعال مشتق شده از H_2O_2 یک پیغام در القای بیان ژن‌های دفاعی گیاه ایجاد می‌شود(Ruffer *et al* 1995). در یک مطالعه دیگر با بررسی تعامل

بین اسید سالیسیلیک و کاتالاز مشاهده شده، که پیوندهای هیدروژنی و نیروی واندروالسی نقش مهمی در اتصال آن‌ها دارند و کاتالاز به عنوان دهنده الکترون به صورت یون پروتون (H^+) و اسید سالیسیلیک به عنوان گیرنده در این عمل نقش دارند. بنابراین اسید سالیسیلیک با اتصال به آنزیم کاتالاز و ممانعت از فعالیت آن باعث افزایش غلظت هیدروژن پراکسید (H_2O_2) در سلول‌ها می‌شود، با تولید ترکیباتی مثل سوپراکسید و پراکسید هیدروژن که از گروه رادیکال‌های آزاد اکسیژنی هستند، واکنش فوق‌حساسیت در گیاهان آغاز می‌شود (Wu 2007). به طور ویژه مشخص شده که تولید ترکیباتی مثل سوپراکسید رادیکال آزاد (O^{2-}) و پراکسیدهیدروژن برای آغاز مرگ سلولی در واکنش فوق‌حساسیت (HR) در گیاهان ضروری هستند. اکسید نیتریک (NO) که از انواع اکسیژن فعال شده است به عنوان یک پیام، عکس‌العمل دفاعی را بعد از هجوم بیمارگرها فعال می‌کند. مرگ برنامه‌ریزی شده سلول از مقاومت‌های مهم گیاهی در برابر بیمارگرها محسوب می شود (Loake 2001). گزارش‌های زیادی حاکی از نقش اسیدسالیسیلیک در القای ژن‌هایی است که پروتیین‌های مرتبط با بیماریزایی (PR Protein) مثل کیتیناز و گلوکاناز را کد می‌نمایند. این پروتیین‌های از نظر ساختمانی متنوع و برای بیمارگرهای مهاجم سمی، در واقع آنزیم‌هایی هستند که در واکنش به آلودگی یا آسیب توسط گیاه تولید شده و به شدت فعالیت ضدمیکروبی دارند، که اغلب عمومی و گاهی اختصاصی هستند (Fraissinet-Tachet *et al* 1998).

۳- نقش اسید سالیسیلیک در ایجاد مقاومت اکتسابی فراگیر در گیاهان

تجمع اسید سالیسیلیک و مشتقات آن به طور بسیار وسیعی در القای مقاومت اکتسابی فراگیر در گیاهان موثر هستند. مشخص شده موادی مثل اسید سالیسیلیک و اسید آرشیدونیک در تحریک این مقاومت نقش دارند. برخی مشتقات اسیدسالیسیلیک از جمله متیل سالیسیلات (MeSA)، اسیداستیل‌سالیسیلیک (ASA) و اسیدسولفوسالیسیلیک (SSA) درجات مختلفی از القای مقاومت فراگیر در ژنوتیپ‌های مختلف یک میزبان را نشان می‌دهند. این نوع مقاومت هرچند که در ممانعت از جوانه‌زنی هاگ و تولید اپروسوریوم دخالت ندارد ولی در ممانعت از نفوذ و گسترش بیمارگر بسیار موثر است (Zhang & Klessing 1997).

درپژوهشی هم مشاهده شده که کاربرد همزمان غلظت‌های کم اسیدسالیسیلیک و اسیدجاسمونیک باعث

تشدید بیان پروتیین PR1 و نشانگرهای دفاعی گیاه می‌شود، ولی در غلظت‌های زیاد این ۲ اسید در یکدیگر اثر منفی داشته و موجب کاهش میزان بیان ژن مذکور و مقاومت گیاه می‌شوند (Loake & Grant 2007).

۴- برخی روش‌های خنثی کردن اثر اسیدسالیسیلیک توسط بیمارگرها

بیمارگرهای گیاهی برای مقابله با اثر اسیدسالیسیلیک و از بین بردن ساختار دفاعی گیاه، از روش‌هایی مانند جلوگیری از تولید و یا معیوب و غیر فعال شدن آن استفاده می‌کنند. ثابت شده که توکسین کروناتین و اسیدآبسیزیک(ABA) تولیدی باکتری *Pseudomonas syringae* Van Hall 1904 باعث از بین رفتن دفاع گیاهی وابسته به اسیدسالیسیلیک می‌شوند (Loake & Grant 2007). بیمارگرهای گیاهی از طریق مسیرهای بیوشیمیایی زیر موجب از بین رفتن دفاع فراگیر وابسته به اسیدسالیسیلیک در گیاهان می‌شوند.

۴-۱- گلوکوزیله کردن

بیمارگرهایی مانند قارچ *Verticillium longisporum*، می‌توانند بخش زیادی از اسیدسالیسیلیک تولید شده در گیاه را توسط آنزیم یودی‌پی‌گلوکوسیل ترانسفراز(UDP-glucosyl transferas) به فرم غیر موثر آن یعنی اسیدسالیسیلیک‌گلیکوزید (SAG) تبدیل نمایند (Ratzinger *et al* 2009).

۴-۲- متیله شدن

ثابت شده در یک رقم تراریخته توتون، پس از مایه‌زنی ویروس موزاییک توتون، آنزیم اسیدسالیسیلیک استراز فعال شده و تبدیل متیل‌سالیسیلات به اسیدسالیسیلیک را کاتالیز می‌کند و با متیله شدن اسیدسالیسیلیک، توان انتقال آن در سلول‌ها و بافت‌های گیاهی و القای مقاومت فراگیر در گیاه از بین می‌رود.

۴-۳- الحاق اسیدهای آمینه

اتصال بعضی اسیدهای آمینه، مانند ایزولوسین، به اسیدسالیسیلیک و اسیدجاسمونیک باعث ایجاد کمپلکس بین آن‌ها شده و کارایی این ۲ ماده را در القای مقاومت کاهش می‌دهند (Loake & Grant 2007).

نتیجه

شناخت بهتر مسیر پیام‌دهی مقاومت اکتسابی فراگیر می‌تواند منجر به ایجاد روش‌های مطمئن‌تری برای

حفاظت محصول شود. القای این مقاومت برای مدیریت بیماری‌های گیاهان در مزرعه با کاربرد مشتقات اسید سالیسیلیک از جمله بنزوتیادیازول حاصل شده است. این روش در جهت کاهش استفاده از مواد شیمیایی سمی برای حفاظت گیاهان، به خطر انداختن محیط زیست و سلامتی انسان به کار می رود.

References منابع

Agrios G. N. 2005. Plant Pathology. 5th edition. Elsevier-Academic Press, San Diego, CA. U.S.A.922p.

Attaran E. & He S. Y. 2012. The long-sought-after salicylic acid receptors. *Molecular Plant Pathology* 5(5):971-973.

Devoto A., Muskett P.R. & Shirasu K. 2003. Role of ubiquities in the regulation if plant defense against pathogens. *Current Opinion in Plant Biology* 6:307-311.

Dong X. N. 2001. Genetic dissection of systemic acquired resistance. *Current Opinion in Plant Biology* 4:309-314.

Fraissinet-Tachet L., Baltz R., Chong J., Kauffmann S., Fritig B. & Saindrenam P. 1998. Two tobacco genes induced by infection, elicitor and salicylic acid encode glucosyltransferase acting on phenylpropanoids and benzoic acid derivatives, including salicylic acid. *FEBS Letters* 437:319-323.

Gimenez-Ibanez S. & Solano R. 2013. Nuclear jasmonate and salicylate signaling and crosstalk in defense against pathogens. *Front Plant Science* 72(4):1-11.

Kumar D. & Klessig D. F. 2003. High-affinity salicylic acid-binding protein 2 is required for plant innate immunity and has salicylic acid-stimulated lipase activity. *PNAS* 100(26): 16101-16106.

Loake G. & Grant M. 2007. Salicylic acid in plant defense the players and protagonists, *Current Opinion in Plant Biology* 10:466-472.

Loake G. 2001. Plant Cell Death: Unmasking the gathekeepers, *Current Biology* 11(24):1028-1031.

Noutoshi Y., Okazaki M., Kida T., Nishina Y., Morishita Y., Ogawa T., Suzuki H., Shibata D., Jikumaru Y., Hanada A., Kamiya Y. & Shirasu K. 2012. Novel plant immune-priming compounds identified via high-throughput chemical screening target salicylic acid Glucosyltransferases in *Arabidopsis. Plant Cell* 24(9):3795-3804.

Ratzinger A., Riediger N., Tiedeman A.V. & Karlovsky P. 2009. Salicylic acid and salicylic acid glucoside in xylem sap of *Brassica napus* infected with *Verticillium longisporum. Journal of Plant Research* 122(5):571–579.

Ruffer M., Steipe B. & Zenk M. H. 1995. Evidence against specific binding of salicylic acid to plant catalase. *FEBS Letters* 377:175-180.

Shah J. 2003. The salicylic acid loop in plant defense. *Current Opinion in Plant Biology* 6:365-371.

Shirasu K., Nakajima H., Rajasekhar V. K., Dixon R. A. & Lamb C. 1997. Salicylic acid potential agonist-dependent gain control that amplifies pathogen signals in the activation of defense mechanisms. *Plant Cell* 9:261-270.

Singh L., Taj G. & KrishanGarg G. 2008. Effect of salicylic acid and its derivatives on *Alternaria brassicae* induced pathogenesis and in vitro phosphorylation studies in *Brassica juncea*. *Journal of Biotechnology* 36(1):479-489.

Tripathi D., Jiang Y. L. & Kumar D. 2010. SABP2, a methyl salicylate esterase is required resistance induced by acibenzolar-s-methyl in plants. *FEBS Letters* 584:3458-3463.

Tumer J. G., Ellis C. & Devoto A. 2002. The jasmonate signal pathway. *Plant Cell* 14:153-164.

Volt A. C. , Klessig D. F. & Park S.W. 2008. Systemic acquired resistance: the elusive signal(s). *Current Oponion in Plant Biology* 11: 436-442.

Wu Y. 2007. Study on the interaction between salicylic acid and catalase by spectroscopic methods. *Journal of Pharmaceutical and Biomedical Analysis* 6(1):796-801.

Zhang S. & Klessing D. F. 1997. Salicylic acid activates a 48 KD MAPKinase in tobacco. *Plant Journal* 9:809-824.

The Role of Salicylic Acid in Plant Resistance Against Plant Pathogens

ATHAR ALISHIRI✉ & FARSHAD RAKHSHANDEHROO

Ph.D. Student and Assistant Professor of Plant Pathology, Department of Plant Pathology, Science and Research Branch, Islamic Azad University, Tehran, Iran

(✉Corresponding author:alishiria@yahoo.com)

Alishiri A. & Rakhshandehroo F. 2014. The role of salicylic acid in plant resistance against plant pathogens. *Plant Pathology Science* 3(1):75-82.

Abstract

Salicylic acid basically is one of the phenolic acids compounds which are necessary for inducing systemic acquired resistance is produced in plants in response to a large number of plant pathogens. Salicylic acid is responsible for expression of the pathogen related proteins. This is produced in plants in connection with hypersensitive reaction and systemic acquired resistance. Some changes which inhibit the salicylic acid production as well as its deactivation in plants, can increase the disease susceptibility to plant pathogens. The role of salicylic acid and the required pathways in inducing systemic acquired resistance and final yield increase have been described.

Key words: Disease, Defense, Hyper sensitive, Plant defence, Systemic acquired resistance