ژنتیک نوین
دوره سیزدهم، شماره ۳،پاییز ۱۳۹۷
صفحه ٤٣٦ - ٤٣١

آنالیز بیوانفورماتیکی EST ژن‌های القاء شده در برنج بعد از تیمار به‌وسیله بنزوتیادیازول

In-Silico EST analysis of rice genes induced by Benzothiadiazole treatment

ندا زند*[۱]، رضا فتوت[۲]، دیاکو رسولی[۳]

۱- دانشجوی دکتری، گروه گیاهپزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زنجان
۲- دانشیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زنجان
۳- دانشجوی دکتری، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زنجان

Zand N*[1], Fotovat R[2], Rasouli D[3]

1- PhD Student, Department of Plant Protection, Faculty of Agriculture, University of Zanjan
2- Associate Professor, Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, University of Zanjan
3- PhD Student, Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, University of Zanjan

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: Nedazand495@yahoo.com

(تاریخ دریافت: ٩٦/١/١٤ - تاریخ پذیرش: ٩٦/١٢/١٣)

چکیده

مقاومت القایی (IR) نوعی از مقاومت است که هم با آلودگی با مواد بیولوژیکی قبل از آلودگی با پاتوژن و هم به‌وسیله تیمار با مواد شیمیایی فعال می‌شود. یکی از مهم‌ترین انواع آن، که بیش‌ترین مطالعات بر روی آن انجام شده، مقاومت اکتسابی سیستمیک (SAR) است که نقش مهمی در مقاومت به بیماری‌ها در گیاهان به‌عهده دارد. برخی از مواد شیمیایی باعث ایجاد SAR در گیاهان می‌شوند. بنزوتیادیازول (BTH) از جمله مواد شیمیایی مؤثر است که کاربرد خارجی آن به‌عنوان یک ترکیب جدید برای کنترل بیماری‌ها شناخته شده می‌باشد که پاسخ آن در سرتاسر گیاه انتقال می‌یابد و پاسخ‌های دفاعی در مقابل بیماری را افزایش می‌دهد. به‌منظور بررسی مکانیسم‌های فعالیت بیوشیمیایی BTH و ژن‌های القا شده توسط آن، داده‌های توالی ESTهای مربوط به BTH در برنج از سایت NCBI اخذ شدند. با دسته‌بندی و هم گذاری حدود ۳۷۰ توالی EST برنج بعد از تیمار با BTH ۳۳ کانتیگ و ۲۳٤ سینگلتون تشکیل شد، سپس گروه‌های کارکردی مشخص و با انجام مقایسه بین دو کتابخانه ژن‌های مشترک تعیین شدند. نتایج حاصل از این تحقیق مشخص کرد که پس از کاربرد BTH در برنج پروتئین‌های کیناز، LHCB، OEEP، هم‌چنین آنزیم کربنیک انهیدراز و نیز آنزیم Ribulose بیان می‌شوند. در این مطالعه برای نخستین بار تاثیر BTH بر دستگاه فتوسنتزی گیاهان مشاهده شد، هم‌چنین مسیرهای سیگنال‌دهی دفاعی در برنج را پس از تیمار با BTH مشخص کرد. در این مطالعه ژن‌هایی که ممکن است در تنظیم مکانیسم‌های دفاعی گیاه در برابر بیماری‌ها دخالت داشته باشند شناسایی شدند. این نوع مطالعات بیوانفورماتیکی می‌تواند در طرح‌های اصلاحی برای توسعه واریته‌های متحمل در برابر بیماری‌ها کمک‌کننده باشد.

واژه‌های کلیدی

بنزوتیادیازول
مقاومت القائی
مقاومت اکتسابی سیستمیک
EST

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-05]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1397.13.3.11.2]

برنج (*Oryza sativa* L.) از جنس *Oryza* متعلق به قبیله Oryzeae از خانواده Poaceae می‌باشد (Van Nguyen and Ferrero, 2004). برنج یکی از مهم‌ترین محصولات زراعی جهان می‌باشد و غذای اصلی حدود ۲/۵ میلیارد نفر از جمعیت جهان می‌باشد که حدود ۲۰ درصد از انرژی مورد نیاز روزانه و پروتئین ۱۵ درصد از مردم دنیا را تامین می‌کند (Ghamar et al. 2013). تولید برنج در مناطق مختلف اغلب تحت تاثیر تنش‌های زنده و غیر زنده قرار می‌گیرد که این عوامل سبب کاهش عملکرد نهایی این محصول مهم می‌شوند. عوامل متعدد باکتریایی، قارچی، ویروسی و نماتدها از جمله تنش‌های زنده کاهش دهنده عملکرد برنج می‌باشند از جمله بیماری‌های مهم برنج بیماری سوختگی غلاف برنج (Sheath blight)، بلاست برنج، پوسیدگی ساقه و بلایت باکتریایی می‌باشد (Kumar et al. 2009).

ایمنی اکتسابی شامل چندین مکانیسم مستقل از جمله حفاظت تقاطعی ویروس‌ها، باکتری‌ها و قارچ‌های آنتاگونیست و پاسخ‌های بعد از آلودگی است که به‌عنوان مقاومت القایی (IR[1]) شناخته می‌شوند. این نوع مقاومت (مقاومت القائی)، هم با آلودگی با مواد بیولوژیکی قبل از آلودگی با پاتوژن و هم به‌وسیله تیمار با مواد شیمیایی فعال می‌شود که هر دو می‌تواند از حفاظت تقاطعی (در زمانی که مقاومت غیره اختصاصی است) و از آنتاگونیسم در زمانی که مکانیسم شامل فرآیند فعال گیاه است شناسایی شود (Ryals et al. 1994). مقاومت القایی نقش مهمی در حفاظت گیاهان در طبیعت به عهده دارد. اگرچه انواع مختلفی از IR شناسایی شده‌است اما یکی از مهم‌ترین انواع آن که بیش‌ترین مطالعات بر روی آن انجام شده مقاومت اکتسابی سیستمیک (SAR[2]) است (Ross 1961; Ryals et al. 1994). سالیسیلیک اسید (SA) به‌عنوان یک سیگنال ضروری در القای SAR می‌باشد (Gaffney et al. 1993). هم‌چنین کاربرد خارجی SA و آنالوگ‌های مرتبط به آن مانند benzo (1,2,3) thiadiazole-7-carbothioic acid S-methyl ester (BTH) و 2,6-dichloroisonicotinic acid (INA) موجب القای SAR و ایجاد مقاومت در گیاه می‌شوند (Metraux et al. 1990).

بنزوتیادیازول (BTH[3]) به‌عنوان یک عامل ایجاد مصونیت برای گیاهان حساس در برابر بیماری‌ها شناخته شده‌است که گیاهان را به‌وسیله افزایش مکانیسم‌های مقاومت، در برابر بیماری‌ها حفاظت می‌کند. BTH به‌صورت تجاری می‌تواند سطح قابل توجهی از مقاومت در برابر بیماری‌ها در محصولات مختلف مانند توتون، گندم، برنج، خیار و کاهو ایجاد کند (Gorlach et al. 1996).

توالی‌های بیان شده رمزیابی شده (EST[4])، توالی‌های کوتاهی می‌باشند که به‌صورت تصادفی از کتابخانه cDNA انتخاب شده و توالی‌یابی می‌شوند. این توالی‌ها در بانک‌های اطلاعاتی ذخیره شده و در دسترس محققین در سراسر دنیا قرار می‌گیرند (Kawaura et al. 2008). توالی‌هایEST نمایش لحظه‌ای از رونوشت‌های DNA یک موجود در مراحل مختلف رشد و نمو و یا شرایط محیطی مختلف مثل تنش‌های غیر زیستی هستند. لذا کتابخانه‌هایی که از بافت‌های مختلفی که در معرض تنش‌های گوناگون و مراحل نموی حاصل شده‌اند، ابزار مناسبی جهت به‌دست آوردن بخش بیان شده و تنظیم شده حاصل از تنش از ژنوم گیاهان می‌باشند. توالی‌یابی cDNA اطلاعات مستقیمی را از رونوشت‌های بالغ بخش کدکننده ژنوم در اختیار می‌گذارد که متعاقباً می‌تواند به‌منظور شناسایی ژن و مطالعات عملکردی مورد استفاده قرار گیرد (Kawaura et al. 2008). تجزیه و تحلیل ESTها از روش‌های پیشرو و مناسب برای بررسی ژن‌ها و پروفایل بیان ژن می‌باشد. توالی‌های EST برای شناسایی ژن‌های بیان شده در بافت خاص و شناسایی ژن‌هایی که تحت شرایط مختلف بیان می‌شوند مورد استفاده قرار می‌گیرند (Zhou et al. 2003). به‌منظور بررسی مکانیسم‌های فعالیت بیوشیمیایی BTH و ژن‌های القای شده توسط آن در برنج،۳۷۰ توالی EST از کتابخانهcDNA برنج که پس از تیمار با BTH، در برنج تولید شده‌اند را مورد بررسی قرار دادیم، تا بر این اساس ژن‌هایی که پس از اعمال تیمار BTH در گیاه برنج بیان می‌شوند را شناسایی نماییم.

به‌منظور بررسی مکانیسم‌های فعالیت بیوشیمیایی BTH ابتدا داده‌های اولیه شامل توالی‌های ESTهای مربوط به BTH در برنج

[1] Induced Resistance
[2] Systemic acquired resistance
[3] Benzothiadiazole
[4] Expressed sequence tag

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-05]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1397.13.3.11.2]

(*Oryza sativa*) از پایگاه داده NCBI[1] دریافت شدند. سپس دسته‌بندی و هم گذاری[2] توالی‌های EST مربوط به برنج به‌صورت جداگانه برای هر دو کتابخانه (*Oryza sativa Indica*، *Oryza sativa Japonica*) با استفاده از نرم‌افزار EGassembler به‌صورت online[3] انجام شد. توالی‌های کانتیگ و سینگلتون حاصل از هم گذاری توالی‌ها، جهت تعیین گروه‌های کارکردی در برابر بانک پروتئین‌های گیاه آرابیدوپسیس[4] به‌صورت جداگانه با استفاده از نرم‌افزار CLC Protein Workbench بلاست[5] شدند و توالی‌های مشابه با کانتیگ‌ها و سینگلتون‌های مورد نظر با Evalue ≤ e-5 شناسایی شدند. جهت بررسی نوع عملکرد توالی‌های شناسایی شده از بانک گیاه آرابیدوپسیس[6] استفاده شد. در پایان گروه‌های کارکردی پروتئینی هر توالی بر اساس خروجی مرحله بلاست با مراجعه به آدرس اینترنتی[7] موردنظر تعیین شد و سپس مطالعه نقش احتمالی ژن‌ها در القاء مقاومت در اثر استفاده از BTH در برنج مورد بررسی قرار گرفت.

با دسته‌بندی و هم‌گذاری ۲۵۰ توالی EST برنج ایندیکا (*Oryza sativa Indica*) بعد از تیمار با BTH ۲۷ کانتیگ و ۱۲۹ سینگلتون تشکیل شد همچنین دسته‌بندی و هم‌گذاری ۱۲۰ توالی EST برنج ژاپونیکا (*Oryza sativa Japonica*) بعد از تیمار با BTH نیز ۶ کانتیگ و ۱۰۵ سینگلتون تشکیل داد (جدول ۱). بعد از تشکیل کانتیگ‌ها و سینگلتون‌ها، شناسایی ژن‌ها و گروه‌بندی عملکردی‌شان انجام شد. بر اساس اجزای سلولی پس از تیمار برنج به‌وسیله BTH اجزای درون سلولی شامل ترکیبات درون سلولی، ترکیبات سیتوپلاسمی، کلروپلاست، پلاستید، غشای پلاسمایی و سیتوسول دارای بالاترین درصدها و اجزای دیگر شامل میتوکندری، ریبوزوم و دستگاه گلژی کمترین درصدها را داشتند (شکل ۱).

بر اساس نتایج حاصل از فرایندهای بیولوژیکی پس از تیمار برنج به‌وسیله BTH فرایندهای سلولی و متابولیکی، پاسخ به محرک‌های زنده و غیره زنده، پاسخ به استرس و متابولیسم پروتئین دارای بالاترین درصد بودند، هم‌چنین انتقال الکترون یا مسیر انرژی، رونویسی، فرایندهای بیولوژیکی ناشناخته و متابولیسم DNA یا RNA کمترین درصد را داشتند (شکل ۲).

در گروه‌بندی بر اساس عملکرد مولکولی فعالیت ترانسفراز، فعالیت آنزیم کیناز، سایر فعالیت‌های آنزیمی، سایر اتصالات و اتصالات نوکلئوتیدی و هیدرولاز با بالاترین درصدها و فعالیت‌های ساختاری مولکول، اتصالات اسید نوکلوئیک کم‌ترین درصدها را دارا بودند (شکل ۳)

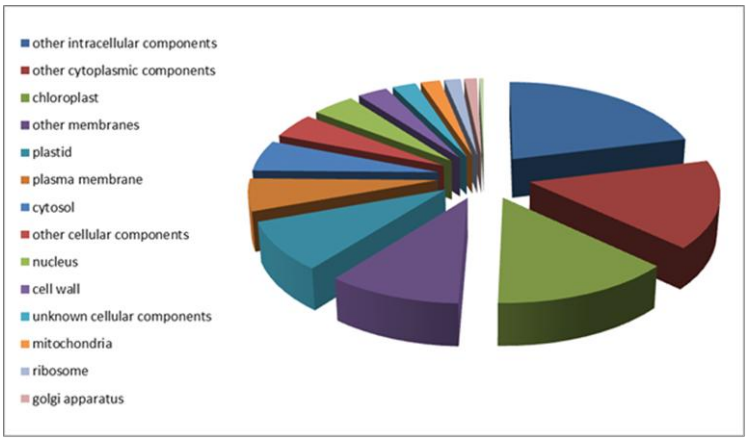
پس از ترجمه توالی‌های به‌دست آمده و انجام Blastx مشخص شد که BTH بیش‌تر سبب القای ژن‌های مربوط به پروتئین‌های Kinase، Light-harvesting chlorophyll a/b-binding (LHCB)، Carbonic Anhydrase، Oxygen Evolving Enhancer Protein (OEEP)، Ribulose- 1/5- Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase می‌شود.

[1] http://www.ncbi.nlm.nih.gov
[2] assembling
[3] http://egassembler.hgc.jp
[4] ftp://ftp.arabidopsis.orglhome/tair/sequences/blast_datasets/TAIR8_blastsets
[5] BlastX
[6] Tair
[7] http://www.arabidopsis.org/tools/bulk/index.jsp

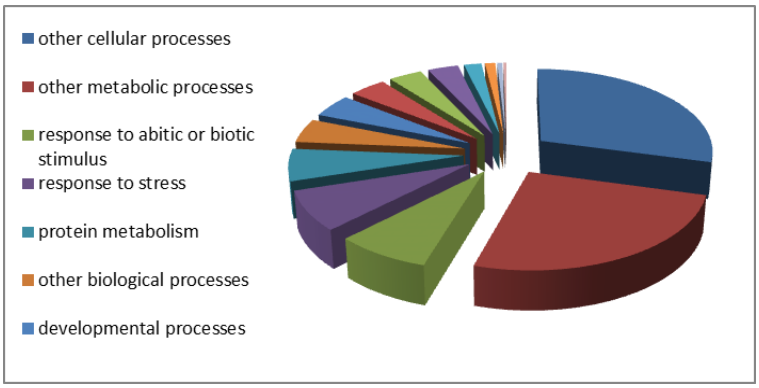
جدول ۱- مشخصات کتابخانه‌های EST برنج مورد استفاده در این مطالعه

کتابخانه‌های مورد استفاده	گونه	ESTها	تعداد کانتیگ	تعداد سینگلتون
Library	species	Number of EST	Number of Contig	Number of Singlton
NCBI	*Oryza sativa Indica*	250	27	129
NCBI	*Oryza sativa Japonica*	120	6	105

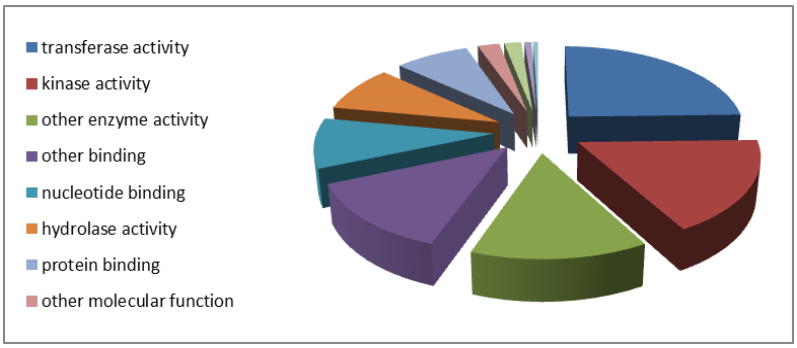
[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-05]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1397.13.3.11.2]



شکل ۱- شکل ژن‌های بیان شده در برنج پس از تیمار به‌وسیله بنزوتیادیازول بر اساس اجزای سلولی



شکل ۲- شکل ژن‌های بیان شده در برنج پس از تیمار به‌وسیله بنزوتیادیازول بر اساس فرآیندهای بیولوژیکی



شکل ۳- شکل ژن‌های بیان شده در برنج پس از تیمار به‌وسیله بنزوتیادیازول بر اساس عملکردهای مولکولی

در این بررسی مشخص شد که اکثر پروتئین‌هایی که پس از تیمار گیاهان با BTH تولید می‌شوند پروتئین‌های مرتبط با فتوسیستم II هستند که در فرایند فتوسنتز درگیر می‌باشند و احتمالاً با افزایش تولید این پروتئین‌ها فتوسنتز افزایش می‌یابد و عملکرد گیاه بهبود می‌یابد. هم‌چنین نتایج به‌دست آمده در این پژوهش با نتایج Koch et al. (1994) مطابقت داشت که نشان دادند در گیاهان حساس به بیماری‌ها که دارای واکنش سازگار بین میزبان و پاتوژن هستند، توانایی فتوسنتز کاهش می‌یابد که این کاهش به‌دلیل تخریب میزان کلروفیل نمی‌باشد و از طرفی، کارایی فتوسیستم II فتوسنتز در این گیاهان کاهش می‌یابد. هم‌چنین نتایج به‌دست آمده در این پژوهش مبنی بر فعال شدن ژن‌های پروتئین‌های مرتبط با فتوسنتز با گزارش‌های قبلی مبنی بر رابطه متقابل بین مسیرهای دفاعی و مسیر سیگنال دهی فیتوکروم A/ نور قرمز سازگار است (Schenk et al. 2000).

کاربرد BTH هم‌چنین بیان چندین ژن شامل انواع فاکتورهای رونویسی از جمله NPR like protein 1، NPR1، WRKY و

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-05]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1397.13.3.11.2]

ژن‌های کدکننده کیتینازها و Heat-shock proteinها و پروتئین‌های متصل شونده به کلسیم را القای می‌کند. NPR1 تنظیم‌کننده رونویسی است که واسطه رونویسی ژن‌های پاسخ دهنده به جاسمونیک اسید و سالیسیلیک اسید شامل تعدادی از ژن‌های PR است (Pieters et al. 1998). شواهد نشان می‌دهد که فاکتورهای رونویسی WRKY در پاسخ‌های دفاعی SA شرکت دارند و در پایین دست یا همراه با NPR1 به‌عنوان فعال کننده یا بازدارنده ترجمه SA هستند (Wang et al. 2006). هم‌چنین مشخص شده که دو عامل فاکتور رونویسی WRKY شامل WRKY25 و WRKY33 در روند بیان MAPK4 دخالت دارند (Andreasson et al. 2005)، سه ساعت پس از تیمار برنج با BTH بیان ژن‌های عامل رونویسی WRKY افزایش می‌یابد و بیان بالای WRKY45 در برنج به‌طور قابل توجهی مقاومت به قارچ عامل بلاست را در برنج افزایش می‌دهد (Shimono et al. 2007) که این نتایج هم فعال شدن عوامل رونویسی WRKY در مسیرهای سیگنال دهی دفاعی را نشان می‌دهند. Heat shock proteinها که گروه بزرگی از پروتئین‌هایی هستند که در تنش‌های محیطی فعال می‌شوند (Queitsch et al. 2002). هم‌چنین کیتینازها، عضوی از خانواده PR-4 و PR-3 هستند (Neuhaus et al. 1999)، که مشخص شده است این پروتئین‌ها موجب افزایش مقاومت در برابر پاتوژن‌های قارچی از طریق تجزیه پلی ساکاریدهای دیواره سلولی می‌شوند (Niderman et al. 1995).

تاکنون گزارشی از تاثیر BTH بر دستگاه فتوسنتزی گیاهان مشاهده نشده است و اثر آن بر بیان ژن‌ها نیز مشابه با برخی از تنش‌های غیر زیستی می‌باشد. این مطالعه مسیرهای سیگنال‌دهی دفاعی را در برنج پس از تیمار با BTH مشخص کرد، بنابراین با شناخت این ژن‌ها نتایج را می‌توان برای بهبود ارقام مقاوم برنج در برابر بیماری‌ها استفاده کرد.

در مطالعه‌ای که به‌منظور درک بهتر مبانی مولکولی پاسخ دفاعی گیاه برنج در برابر بیماری بلاست برنج با عامل قارچی *Magnaporthe grisea* انجام گرفت از توالی‌های EST برای شناسایی ژن‌های درگیر در مراحل ابتدایی آلودگی برنج استفاده شد و در مجموع ٦٨٩٢٠ EST از ٨ کتابخانه ژنی تولید شد و دسته‌بندی و هم‌گذاری توالی‌های EST برنج بعد از آلودگی با بیمارگر ١٠٩٣٤ کانتیگ و ٢٦٣٦ سینگلتون تشکیل داد و مشخص شد بیان ژن‌هایی که مرتبط با عملکرد دفاعی، انتقال سیگنال، کنترل چرخه سلولی و تقسیم سلولی بودند افزایش داشته است (Jantasuiyarat et al. 2005).

به‌منظور شناسایی ژن‌های مسئول تنش شوری در برنج، ٧٧٤٦ توالی بیان شده در شرایط تنش شوری از NCBI استخراج شد. منابع EST دانلود شده دسته‌بندی و هم‌گذاری شد و شامل ٦٧٢ کانتیگ بود، در این مطالعه ژن‌های جدیدی که ممکن است در تنظیم مکانیسم تنش شوری دخالت داشته باشند شناسایی شدند (Bhati et al. 2016) مطالعات مشابهی به‌کمک ESTها برای شناسایی ژن‌های دخیل در مقاومت به خشکی برنج انجام گرفته است (Gorantla et al. 2007).

مجموعه‌های EST که به‌منظور مطالعات مولکولی و بررسی بیان ژن‌ها تهیه می‌شود یک منبع عمومی ژنومیک برای سایر مطالعات کاربردی و ژنومیک در اختیار قرار می‌دهد (Jantasuiyarat et al. 2005).

منابع

Andreasson E, Jenkins T, Brodersen P, Thorgrimsen S, Petersen NH, Zhu S, Qiu JL, Micheelsen P, Rocher A and Petersen M (2005) The MAP kinase substrate MKS1 is a regulator of plant defense responses. EMBO Journal 24:2579-2589.

Bhati J, Chaduvula P, Rai A, Gaikwad K, Marla S and Kumar S (2016) In-Silico Prediction and Functional Analysis of Salt Stress Responsive Genes in Rice (Oryza sativa). Rice Research 4:1.

Gaffney T, Friedrich L, Vernooij B, Negrotto D, Nye G, Uknes S, Ward E, Kessmann H and Ryals J (1993) Requirement of salicylic acid for the induction of systemic acquired resistance. Science 261:754-756.

Ghamar M, Siahpoosh M. R, Hassibi P (2013). Salinity tolerance assessment of rice sucrosetransporter antisense lines (OsSUT1) at seedling stage (Oryza sativa var. TaiPai). Journal of Agricultural Biotechnology 11:87-98.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-05]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1397.13.3.11.2]

Gorlach J, Volrath S, Knauf-Beiter G, Hengy G, Beckhove U, Kogel K H, Oostendorp M, Staub T, Ward E, Kessmann H and Ryals J (1996) Benzothiadiazole, a novel class of inducers of systemic acquired resistance, activates gene expression and disease resistance in wheat. The Plant Cell 8:629-643.

Gorantla M, Babu P. R., Reddy Lachagari V. B., Reddy A. M. M., Wusirika, R, Bennetzen L, and Reddy A. (2007). Identification of stress-responsive genes in an indica rice (Oryza sativa L.) using ESTs generated from drought-stressed seedlings. Journal of Experimental Botany 58:253-265.

Jantasuriyarat CH, Gowda M, Haller K, Hatfield J, Lu G, Stahlberg E, Zhou B, Li H, Kim H, Yu Y, Dean R, Wing R, Soderlund C and Wang G. (2005) Larg-scale identification of expressed sequence tags involved in rice and rice blast fungus interaction. Plant Physiology 138:105-115.

Kawaura K, Mochida K and Ogihara Y (2008) Genome-wide analysis for identification of salt responsive genes in common wheat. FunctIntegr Genomics.

Koch C, Noga G and Strittmatter G (1994) Photosynthetic electron transport is differentially affected during early stages of cultivar/race specific interactions between potato and *Phytophthora infestans*. Planta 193:551-557.

Kumar K, Reddy M.S, Kloepper J.W, Lawrence K.S, Groth D.E and Miller M.E (2009) Sheath blight disease of Rice (Oryza sativa L.) An overview. Biosciences, Biotechnology Research Asia Vol. 6:465-480.

Metraux J P, Signer H, Ryals J, Ward E, Wyss-Benz M, Gaudin J, Raschdorf K, Schmid E, Blum W and Inverardi B (1990) Increase in salicylic acid at the onset of systemic acquired resistance in cucumber. Science 250: 1004-1006.

Neuhaus J M (1999) Plant chitinases. In: Datta SK, Muthukrishnan S (eds) Pathogenesis-related proteins in plants. CRC, New York.

Niderman T, Genetet I, Bruyere T, Gees R, Stintzi A, Legrand M, Fritig B and Mosinger E (1995) Pathogenesis-related PR-1 proteins are antifungal: isolation and characterization of three 14-kilodalton proteins of tomato and of a basic PR-1 of tobacco with inhibitory activity against *Phytophthora infestans*. Plant Physiology 108:17-27.

Pieterse C M, Wees S C, Pelt J A, Knoester M, Laan R, Gerrits H, Weisbeek P J and Loon L C (1998) A novel signaling pathway controlling induced systemic resistance in Arabidopsis. Plant Cell 10:1571-1580.

Queitsch C, Sangster T A and Lindquist S (2002) Hsp90 as a capacitor of phenotypic variation. Nature 417:618-624.

Ross A F (1961) Systemic acquired resistance induced by localized virus infections in plants. Virology 14:340-358.

Ryals J, Uknes S and Ward E (1994) Systemic acquired resistance. Plant Physiology 104:1109-1112.

Schenk P M, Kazan K, Wilson I, Anderson J P, Richmond T, Somerville S C and Manners J M (2000) Coordinated plant defense responses in Arabidopsis revealed by microarray analysis. Proceedings of the National Academy of Sciences 97:11655-11660.

Shimono M, Sugano SH, Nakayama A, Jiang C J, Ono K, Toki S and Takatsuji H (2007) Rice WRKY45 Plays a Crucial Role in Benzothiadiazole-Inducible Blast Resistance. The Plant Cell 19:2064-2076.

Van Nguyen N, and Ferrero, A (2004) Meeting the challenges of global rice production. Paddy and Water Environment 4:1-9.

Wang D, Amornsiripanitch N and Dong X (2006) A genomic approach to identify regulatory nodes in the transcriptional network of systemic acquired resistance in plants. PLoS Pathogens 2:123.

Zhou Y, Tang J, Walker M, Zhang X, Wang J, Hu S, Xu H, Deng Y, Dong Y, Ye L and et al (2003) Gene identification and expression analysis of 86,136 expressed sequence tag (EST) from the rice genome. Genomics, Proteomics and Bioinformatic 1(1).

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-05]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1397.13.3.11.2]