SID

فیلم های آموزشی

عضویت در خبرنامه

بلاگ مرکز اطلاعات علمی

کارگاه های آموزشی

سرویس ترجمه تخصصی

سرویس های ویژه

کارگاه های آموزشی مرکز اطلاعات علمی جهاد دانشگاهی

کارگاه آنلاین آشنایی با پایگاه های اطلاعات علمی بین المللی و ترفند های جستجو

کارگاه آنلاین روش تحقیق و مقاله نویسی علوم انسانی

کارگاه آنلاین پرپوزال نویسی و پایان نامه نویسی

Archive of SID

کاربرد تکنیک خاموشی RNA درکنترل بیماریهای گیاهان

Application of RNA silencing in plant diseases control

پرسا تیموری[۱]، فائزه فلکی[۱]

۱. آزمایشگاه تشخیص آفات و بیماری های گیاهی اتحادیه باغداران مازندران

p_teymuri@yahoo.com, faezehfalaki@yahoo.com,

چکیده:

تداخل RNA یک ابزار جدید مهندسی ژنتیک برای کنترل بیماریها در گیاهان می باشد و فرایندی است که طی آن یک مولکول RNA دو رشته ای از بیان ژن معینی جلوگیری می کند. مهار بیان ژن، از طریق تجزیه mRNA انجام می شود و به همین دلیل این فرایند را مکانیسم خاموشی بعد از ترجمه ژن می نامند. خاموشی RNA روند دفاعی قدرتمندی در گیاهان، برای مقابله با پاتوژنهای گیاهی است. RNA های کوچک، مولکولهای RNA منظم بدون رمزگذاری است که بیان ژن بوسیله کم کردن mRNA واسطه، بازدارندگی ترجمه یا اصلاح کروماتین کنترل می شود. خاموشی RNA روند سبب تجزیه RNA ویروس می شود و در نهایت، غلظت ویروس و ایجاد علائم در گیاه کاهش می یابد. اما بسیاری از ویروس ها می توانند این روند را مختل کنند. این ویروس ها پروتئین هایی را بیان می کنند که خاموشی ایجاد شده توسط RNA های کوچک تداخلی (si RNA) و میکرو RNA ها (miRNA) را سرکوب می کنند و غلظت ویروس را افزایش می دهند. نقش RNA های کوچک داخلی میزبان روی ایمنی ضدباکتریایی اخیرا شناخته شد. این مقاله بر روی جدیدترین یافته های مکانیسم مقاومت بر علیه پاتوژن های بیماریزا از طریق خاموشی ژن را مورد بررسی قرار داده است.

واژگان کلیدی: خاموشی RNA، RNA های کوچک(small RNA)، کنترل بیماری های گیاهی،

www.SID.ir

Archive of SID

مقدمه :

تداخل RNA فرایندی است که طی آن یک مولکول RNA دو رشته ای از بیان ژن معینی جلوگیری می کند. این ژن، ضرورتا از نظر توالی با RNA دو رشته ای همولوگ است. مهار بیان ژن، از طریق تجزیه m RNA انجام می شود و به همین دلیل این فرایند نوعی مکانیسم خاموشی بعد از ترجمه ژن می نامند. خاموشی RNA ابتدا در آزمایش هایی برای تولید گیاهان اطلسی تراریخت با رنگ دانه تغییر یافته دیده شد. متعاقبا این پدیده در گستره وسیعی از موجودات زنده، از جمله گیاهان، جانوران، جلبک ها و قارچ ها، شناسایی شد(قلی زاده، ۱۳۹۰؛ طهماسبی و زنگنه، ۱۳۸۹). خاموشی RNA یکی از قوی ترین و احتمالا قدیمی ترین انواع هم تکاملی ویروس- گیاه است. این روند ممکن است بر رقابت بین ویروس ها در میزبان اثر بگذارد و به تکامل نژادهای جدید ویروس منجر شود. ارتباط ویژه بین ویروس و سلول میزبان احتمالا باعث می شود که ویروس ها به خاموشی RNA، به عنوان یک روند مقاومت، حساس باشند(طهماسبی و زنگنه، ۱۳۸۹). خاموشی RNA در بین گیاهان، قارچ ها، حشرات و جانوران روندی حفاظت شده است(طهماسبی و زنگنه، ۱۳۸۹). ویروس شناسان نیز از این تکنیک برای مقاومت گیاهان در برابر ویروس های گیاهی استفاده کردند. آنها پی بردند که گیاهانی که پروتئین های مخصوص ویروس را بیان می کنند یا با گونه ملایم تری از هم خانواده آن ویروس آلوده شده باشند، مقاومت بیشتری در برابر عفونت ویروسی دارند و همچنین گیاهانی که دارای ناحیه کوچکی از RNA ویروس باشند نیز مقاومت در برابر ویروس را نشان می دهند. پس نتیجه گرفتند، احتمالا RNA ویروسی که بوسیله یک ژن خارجی در گیاه بیان شده است، می تواند به ژنوم ویروس حمله کند و از تکثیر آن جلوگیری نماید. براساس این نتایج و مشاهدات، قطعات کوتاهی از ژن های گیاهان، در ویروس های گیاهی قرار داده می شد. پس از عفونت گیاهان با این ویروس های دست کاری شده، بیان ژن های گیاه خاموش می شود. این پدیده را VIGS (Virus-Induced Gene Silencing) نامیدند. اولین بار این پدیده توسط Fire و همکارانش، تداخل RNA یا RNA interference (RNAi) نامیده شد(قلی زاده، ۱۳۹۰). تداخل RNA یک ابزار جدید مهندسی ژنتیک برای کنترل بیماریها در گیاهان می باشد. زمانی که خاموشی RNA برای دفاع در مقابل ویروس ها استفاده شد، ان همچنین به ایمنی ویروسی براساس RNA (RVI) نیز بر می گردد(Koochakpour, Z. and Fakheri, B. A., 2014). RNAi با فرایندهای سلولی مختلف شامل شکل گیری ساختار سنترومریک، تنظیم ژن از طریق microRNA ها و شکل گیری هتروکروماتین ها مرتبط است. مهره های کلیدی در این فرایند، دو آنزیم به نام های Dicer و Argonaute و یک نوع مولکول RNA کوچک به نام siRNA است. مولکول های RNA دورشته ای به طول حدودا ۵۰۰-۲۰۰ جفت باز توسط فعالیت ریبواندونوکلئازی آنزیم هایی از خانواده RNase III به نام (Dicer DCR) و Dicer-like، با مصرف ATP به قطعات کوچک ۲۳-۲۱ نوکلئوتیدی به نام RNAهای کوچک یا کوتاه مداخله گر siRNA که به عنوان RNA های راهنما عمل خواهند کرد، شکسته می شوند. اعضای خانواده آنزیم های RNase III جزء معدود نوکلئازهایی هستند که فعالیت اختصاصی برای مولکول های dsRNA ´۳ به گونه ای برش می دهند که ۳-۲ نوکلئوتید بطور آویزان (overhang) باقی می ماند و دنباله های ´۵ و ´۳ هیدروکسیله ایجاد می کنند. این نوکلئازها از نظر تکاملی در کرم ها، مگس سرکه، قارچ ها، گیاهان و پستانداران کاملا حفظ شده اند(قلی زاده، ۱۳۹۰). بطور کلی روند خاموشی RNA شامل جلوگیری از رونویسی RNA پیام رسان (mRNA)، از راه متیلاسیون، تجزیه پس از رونویسی RNA های هدف و جلوگیری از ترجمه mRNA ها است. ویروس های RNA دورشته ای و عناصر ژنتیکی متحرک که توان ایجاد RNA

www.SID.ir

Archive of SID

دورشته ای را در گیاهان دارند، می توانند خاموشی RNA را القاء کنند. این فرایند خاموشی توسط آوند های آبکشی در سراسر گیاه القاء می شود(طهماسبی و زنگنه، ۱۳۸۹).

روند خاموشی RNA ویروس ها توسط گیاهان یک روند اساسی دفاع علیه ویروس ها است. پس از حمله ویروس به سلول های میزبان، ممکن است مسیر خاموشی RNA میزبان فعال شود. این رخداد، غلظت ویروس را در گیاهان محدود می کند. خاموشی RNA، علیه ویروس ها توسط siRNA های کوتاه، با اندازه ۲۱ تا ۲۴ نوکلئوتید، ایجاد می شود. با توجه به این که خاموشی RNA، یک مسیر کلیدی در دفاع ضد ویروسی گیاه است، در بسیاری از ویروس ها توانایی مختل کردن این سامانه تکامل یافته است. برخی ویروس ها پروتئین هایی را بیان می کنند که خاموشی ایجاد شده توسط siRNA و miRNA را سرکوب می کنند، غلظت ویروس را افزایش می دهند و باعث اختلالاتی در نمو گیاه می شوند. برخی، ویروس ها، مانند ویروس موزائیک گل کلم با DNA دورشته ای، ممکن است siRNA های خود را کد کنند. تعدادی از RNA های دارای توالی تقریبا مکمل mRNA های میزبان توسط رونوشت های ویروس موزائیک گل کلم تولید می شوند. چنین RNA هایی در محیط درون سلولی به عنوان یک siRNA عمل می کنند و میزان رونوشت میزبان را کاهش می دهند. تعدادی خاموشی RNA ممکن است سبب حفاظت تقاطعی بین نژادهای ویروسی شوند که توالی مشابهی دارند(قلی زاده، ۱۳۹۰). با توجه به اینکه خاموشی RNA یک مسیر کلیدی در دفاع ضد ویروسی گیاه است، در بسیاری از ویروس ها توانایی مختل کردن این سامانه تکامل یافته است. تعدادی از ویروس ها پروتئین هایی را بیان می کنند که خاموشی ایجاد شده توسط siRNA و miRNA را سرکوب می کنند و غلظت ویروس را افزایش می دهند. خاموشی RNA دفاع ضد ویروسی قدرتمندی است و ویروس ها برای دوام و توانایی سرکوب این روند یا فرار از آن تکامل یافته اند(طهماسبی و زنگنه، ۱۳۸۹). هم چنین خاموشی RNA می تواند برای مهندسی گیاهان مقاوم به ویروس و نیز به عنوان ابزاری برای تحلیل های مولکولی مفید باشد(قلی زاده، ۱۳۹۰).

همچنین مطالعات نشان دادند که RNA های کوچک (small RNA) گیاه بصورت مستقیم در پاسخ های بیماریهای باکتریایی درگیر هستند. اولین RNA های کوچک در ایمنی گیاهی منجر شده از عفونت های باکتریایی در طی شرکت داشتن آن در ایجاد ایمنی، شناسایی شد. گیاهان مورد آزمون با باکتری بیماریزا چندین تغییر را در توده miRNA ها نشان دادند، به خصوص در علامتدهی اکسین که مرتبط با miRNA بود(Peláez and Sanchez, 2013).

کاربرد فرایند RNAi در درمان بیماری های باکتریایی گیاهان

تکنیک RNAi در تحقیقات پزشکی، دارویی و کشاورزی کاربرد فراوان دارد. این تکنیک می تواند برای افزایش مقاومت به بیماریهای باکتریایی و قارچی بوسیله تغییر بیان ژن از طریق مهندسی ژنتیک در گیاهان میزبان درمقابل پاتوژن ها بکار رود. فلاژلین (یک ترکیب باکتریایی) میتواند میزان بیان miRNA مخصوص را برای افزایش مقاومت بیماری در مسیر سیگنالدهی آرابیدوپسیس تخمین بزند(Younis *et al*., 2014; Fritz *et al*., 2006). بیان بیشتر ژن AtFAAH در آرابیدوپسیس، که مسئول تولید اسید چرب (ان-آسیل اتانول آمین(N-acylethanolamines)) متابولیسم است، می تواند سیگنال های گیاه-هورمون را از طریق تقسیم کردن در مسیرهای دفاعی گیاهی تغییر دهد که در جهت افزایش مقاومت در مقابل پاتوژن های باکتریایی می تواند موثر باشد(Younis *et al*., 2014; Kang *et al*., 2008). در برنج، RNAi می تواند ژن OsSSI2 را از کار بیاندازد (OsSSI2-kd)، هدف برای فعالیت آنزیم دزاتوراز(desaturase) اسید چرب است(حذف ۲ اتم هیدروژن از اسید چرب) که می تواند باعث افزایش مقاومت در مقابل پاتوژن باکتریایی (*Xanthomonas*

www.SID.ir

Archive of SID

oryzae pv. oryzae) سوختگی برگی و قارچ بلاست (*Magnoporthe grisea*) شود(Younis *et al*., 2014; Jiang *et al*., 2009). RNA های کوچک اثبات کردند که در برابر بیماری سرطان طوقه در آرابیدوپسیس، تنباکو و گونه های گوجه فرنگی موثر هستند. این بیماری بوسیله پاتوژن *Agrobacterium tumefaciens* ایجاد می شود و پدیده مقاومت بوسیله انتقال تکرارهای معکوس ژن های این پاتوژن ipt و iaaM به پیش سازهای رمزگذاری شده بیوسنتز سیتوکینین و اکسین ایجاد شد(Younis *et al*., 2014; Escobar *et al*., 2001).

کاربرد فرایند RNAi در درمان بیماری های ویروسی گیاهان

خاموشی RNA، دفاع ضد ویروسی قدرتمندی است و ویروس ها به منظور دوام خود و توانایی سرکوب یا فرار از این پدیده تکامل یافته اند(قلی زاده، ۱۳۹۰؛ Koochakpour, Z. and Fakheri, B. A., 2014). برخی ویروس ها بیش از یک پروتئین سرکوبگر تولید می کنند. برای مثال ویروس تریستزای مرکبات از دسته کلسترووویروس ها، سه پروتئین سرکوبگر تولید می کند. چون دو سرکوبگر ویروسی خاموشی RNA، یعنی P19 و Hc-pro، پروتئین های متصل شونده به RNA هستند، ممکن است این نحوه اثر در میان سرکوبگرهای ویروسی خاموشی RNA عمومی باشد. اغلب سرکوبگرهای ویروسی خاموشی RNA، می توانند به یک یا دو مجموعه RNA دورشته ای siRNA متصل شوند(قلی زاده، ۱۳۹۰). اولین تلاش برای بیان amiRNA های هدف ۲ توالی VSR ها، P69 ویروس موزائیک زرد شلغم (TYMV) و HC-Pro ویروس موزائیک شلغم (TuMV)، در آرابیدوپسیس توسط Niu و همکاران (۲۰۰۶) انجام شد. همانطور که انتظار داشت، گیاهان ترانسژنیک این دو amiRNA های بیان شده مقاومت مخصوصی به TYMV و TuMV نشان دادند. این نتایج نشان می دهد که این استراتژی در گیاهان ضد ویروسی نراژنی قابل کاربرد است. متعاقبا، *N. tobacum* تراژنی بیان کننده یک amiRNA ایست که VSR، ۲b ویروس موزائیک خیار (CMV)، دیگری را هدف قرار می دهد که در مقاومت دخالت دارد. اخیرا، مقاومت مشابهی همچنین بدست آمد در بیان amiRNA های گیاه *N. tobacum* هدف TGBp1/p25 ویروس PVX. اگرچه هدف VSR ، amiRNA تعدیل شده خاموشی RNA مقاومت و اثرات متنوعی از آن را اعطا می کند. در مطالعات Qu (۲۰۰۷)، گیاهان تنباکو تراریختی بیان کننده یک amiRNA هدف گذاری CMV 2b درجات متنوعی از پاسخ های آلودگی CMV را نشان داد که شامل "مقاومت"، "بهبود"، "به تاخیر انداختن آلودگی" و "حساس" بود. چندین فاکتور ممکن برای این نتایج حساب شوند. اولین آن، توانایی دسترسی به هدف می باشد. مکان هدف amiRNA برای دسترسی به مکان RISC بهینه نشده است زیرا همه siRNA ها در مقابل یک هدف mRNA قرار می گیرند که کاملا موثر است. اثرات موضعی و ساختارهای ثانویه منطقه ای در ژنوم ویروس ممکن دسترسی RISC را به مکان هدف مسدود کند. در واقع، در شرایط مصنوعی آزمایشات تقسیمات تعدیل شده RISC در سیستم های جانوری نشان داد که مکان های در دسترس RNA هدف بصورت مستقیم با کارایی تقسیم RNA مرتبط است(Duan et al., 2012). مطالعات مختلف راجع به با توالی های هدف مختلف miRNA (miR171، miR167، miR159) دومین فاکتور را تایید میکند. بدین ترتیب که جهش طبیعی، استراتژی مشترکی است که ویروس ها برای فرار از مقاومت میزبان تحت فشار انتخابی استفاده می کنند. PPV chimerasهای مختل کننده ی عفونت با حمل کننده های توالی های هدف non-RNA مقایسه میشود. آنالیز توالی نسل های ویروس گیاهان که با PPV chimeras آلوده شده نشان داد کهPPV میتواند از طریق جهش در توالی های خارجی به آسانی از فشار miRNA های هدف بگریزد. (Simon-Mateo and Garcia , 2006)

www.SID.ir

Archive of SID

در مطالعاتی که لین و همکاران راجع به ثبات تکاملی واسطه مقاومت amiRNA انجام دادند، پدیده ی طبیعی مشابهی مشاهده شد. آنان دریافتند که با توجه به جهش خودبخودی یا مصنوعی در توالی هدف 21-ntamiRNA ،واسطه مقاومت amiRNA شکسته میشود(Lin *et al*., 2009)

حضور ژنوم های متعدد منجر به تکرار ژنوم غیر هدف میشود. بسیاری از RNA های ویروسی گیاهی شامل ژنوم های متعددی است. برای مثال های ویروسی گیاهی شامل ژنوم های متعددی است. برای مثال CMV شامل سه RNA ژنومی و دو RNA زیر ژنومی است .

هنگامی که گیاهان تراریخت amiRNA ، هدف VCR را بیان میکنند، بوسیله ویروس ها به چالش کشیده می شوند. RNA میزبان فرآیندهای ماشینی RNA های ویروسی غیر هدف را بیان میکند. ویروس های مشتق شده SiRNA(VsiRNA) از SiRisc اشباع شده و تاحد زیادی غلظت amiRNA-Risc را کاهش داده و آنرا رقیق میکند.(Duan, 2008)

سرکوبگرهای ویروسی اختصاصی که استراتژی های خاص و متفاوتی را برای جلوگیری از خاموشی RNA بکار میگیرند به خوبی شناسایی شده اند. برای مثال پروتئین V2(TYLCV) ، یک سرکوبگر خاموشی RNA است که مستقیما با SGR در تعامل است و dsRNA را اسیر میکند.(Pelaez and Sanchez., 2013)

در حال حاضر بسیاری از مقاومت های موفق که با واسطه خاموشی RNA ، در مقابل RNA ویروس ها صورت گرفته ، روشی برای القائ RNA بوده است. برای مثال جمینی ویروسی مانند ویروس موزائیک طلایی باقلا میتواند بوسیله بیان یک hpRNA تراریخت که ازیک توالی کدکننده رپلیکاز مشتق شده، سرکوب گردد(Aragao and Faria, 2009) . بنابراین جمینی ویروس ها میتوانند بوسیله هردو مکانیسم PTGS و TGS مورد هدف قرار بگیرند. (Buchman *et al*., 2009)

ویروئیدها یکی از انواع RNA های بیمارگر گیاهان هستند که ساختمانهای حلقوی بسیاری دارند و بدلیل اینکه فاقد پوشش پروتئینی هستند، هیچ پروتینی را کد نمیکنند و برای تکثیر نیازمند RNA های میزبان هستند. این ساختمان پایدار به عنوان بستر dsRNA در خدمت آنزیم های Dicer-like میزبان می باشد. (Simon-Mateo and Garcia, 2011) همانطور که انتظار میرفت، در تحقیقات انجام شده، siRNA ها فراوانی در گیاهان میزبان ویروئید شناسایی شد(Itaya *et al*., 2001; de Alba *et al*., 2002; Denti *et al*., 2004). ساختار ثانویه ویروئیدها با ایجاد مقاوت در ویروس ها سبب محدود کردن کمپلکس siRNA-RISC میشود.(Wang *et al*., 2004) برای مثال ژنوم PSTVd میتواند برای تخریب بوسیله بیان تراریخت PSTVd که از hpRNA مشتق شده است_مورد هدف قرار گیرد و این مقاومت با تجمع بالایی از hpRNA-siRNA در ارتباط است(Schwind *et al*., 2009) . و پیشنهاد میشود که مکانیسم خاموشی RNA ویروئیدها، ممکن است در مهندسی مقاومت نسبت به بیماریهای ویروئیدی قابل اجرا باشد. (Duan *et al*., 2012)

در مطالعات انجام شده برای غلبه بر ضعیف بودن مقاومت در مقابل فاکتورهای ویروسی که بوجود می آیند، برای مثال ۳´UTR ویروس CMV که بصورت کاربردی برای همانند سازی CMV ضروری است و در میان استرین های مختلف حفاظت شده است به عنوان ناحیه هدف مورد نظر انتخاب شد. در آزمایش برای تقسیم کانون های قابل دسترس RISC (RNA-induced silencing complexes) این مناطق از طریق روش های زیست مولکولی با موتانت های

www.SID.ir

Archive of SID

DCL جستجو شد، بر طبق آن amiRNA هایی طراحی شد و در گیاهان مختلف میزبان بیان شد. بیشتر آرابیدوپسیس های ترانسژنیک و گیاهان تنباکو amiRNA های مورد هدف کانون های قابل دسترس RISC را بیان کردند، اما کانون های غیر قابل دسترس RISC، مقاومت زیادی در برابر استرین های مختلف CMV نشان ندادند. این نشان می دهد که amiRNA هدف کانون های حفاظت شده قابل دسترس RISC می تواند طیف مقاومت وسیعتر و عالی تری را نسبت به فقط توالی VSR هدف در ویروس های RNA دار با ژنوم های گوناگون اعطا کند(Koochakpour and Fakheri, 2014; Duan *et al*., 2012).

نتیجه گیری

پس از کشف تداخل RNA، این پژوهش سرآغازی برای فعالیت و تحقیقات بعدی شرکت های دارویی و زیست فناوری خواهد بود. گیاهان و جانوران از خاموشی ژن به وسیله RNA های کوچک به عنوان یک مکانیسم مهم برای ایمنی میزبانی درمقابل پاتوژن های باکتری، ویروس و قارچ بکار می گیرند. ما حدس می زنیم که بسیاری از RNA های کوچک داخلی که هنوز کشف نشده اند در ایمنی میزبانی نقش مهمی دارند. برای انجام مطالعات بیشتر RNA کوچک بر روی بافت های آلوده به پاتوژن، تکنولوژی های توالی یابی عمیق استفاده شد، ما حدس می زنیم برای تشخیص بیشتر RNA های کوچک که در پاسخ های میزبانی درگیرهستند به تکنیک های پیشرفته نیاز است(Jin, 2008).

منابع:

۱. قلی زاده، فاطمه. ۱۳۹۰. خاموشی ژن ها و بیوتکنولوژی. مجله تازه های بیوتکنولوژی سلولی- مولکولی. ۲ : ۵. ۶۷-۷۳.

۲. طهماسبی، امین الله و زنگنه، مریم. ۱۳۸۹. برهم کنش RNA در گیاهان با ویروس های گیاهی. ژنتیک در هزاره سوم. ۸ : ۳. ۲۰۹۵-۲۱۰۲.

3. Aragao F.J.Faria,J.C.2009,First transgenic geminivirus-resistant plant in the field.Biotechnol,27:1086-1088.

4. Buchmann RC, Asad S, Wolf JN, Mohannath G, Bisaro DM.2009.Geminivirus AL2and L2 proteins suppress transcriptional gene silencing and cause genome-wide reductions in cytosine methylation.J. Virol,83:5005–5013.

5. De Alba A.. Martinez, E, Flores R., Hernandez, C. Two chloroplastic viroids. induce the accumulation of small RNAs associated with posttranscriptional gene silencing.J Virol,76:13094–13096.

6. Denti MA, Boutla A, Tsagris M, Tabler M. 2004. Short interfering RNAs specific for potato spindle tuber viroid are found in the cytoplasm but not in thenucleus.Plant .,37:762–769.

7. Duan C, Wang C, Guo, H.2008.Delayed resistance to Cucumber mosaic virus mediated by 3' UTR-derived hairpin RNA.Chin Sci Bull,53:3301–3310

www.SID.ir

Archive of SID

8. Duan CG, Wang CH, Fang RX, Guo HS.2008.Artificial MicroRNAs highly accessible to targets confer efficient virus resistance in plants.J Virol,82:11084–11095.
9. Duan, C. G., Wang, C. H., Guo, H. S. 2012. Application of RNA silencing to plant diseases resistance. Silence J. 3:5.
10. Escobar, M. A., Civerolo, E. L., Summerfelt, K. R., Dandekar, A. M. RNAi-mediated oncogene silencing confers resistance to crown gall tumorigenesis. Proc Nat Acad Sci. 98: 13437-13442.
11. Fritz, J. H., Girardin, S. E., Philopott, D. J. 2006. Innate immune defense through RNA interference. Science STKE. Pe27.
12. Glick, E., Zrachya, A., Levy, Y.,Mett, A., Gidoni, D., Belausov, E.,et al. 2008.Interaction with host SGS3 is required for suppression of RNA silencing by tomato yellow leafcurl virus V2 protein. Proc. Natl.Acad. Sci. U.S.A.105, 157–161.
13. Itaya A, Folimonov A, Matsuda Y, Nelson RS, Ding B:Potato spindle tuberviroid as inducer of RNA silencing in infected tomato.Mol Plant Microbe Interact 2001,14:1332–1334.
14. Jiang, C. J., Shimono, M., Maeda, S., Inoue, H., Mori, M., Hasegawa, M., Sugano, S., Takatsuji, H. Supprssion of the rice fatty-acid desaturase gene OsSSI2 enhances resistance to blast and leaf blight diseases in rice. Mol Plant-Microbe In. 22: 820-829.
15. Jin, H. 2008. Endogenous small RNAs and antibacterial immunity in plants. FEBS Letters. 582: 2679-2684.
16. Kang, L., Yuh-Shuh, W., Srinivasa, R. U., Keri, W., Yuhong, T., Vatsala, V., Barney, J. V., Kent, D. C., Elison, B. B., Kirankumar, S. M. 2008. Overexpression of a fatty acid amide hydrolase compromises innate immunity in Arabidopsis. Plant J. 56:336-349.
17. Koochakpour, Z. and Fakheri, B. A. 2014. RNA silencing and plant viral diseases. International Journal of farming and allied sciences. 3 (8). 946-951.
18. Lin SS, Wu HW, Elena SF, Chen KC, Niu QW, Yeh SD, Chen CC, Chua .H.2009. Molecular evolution of a viral non-coding sequence under the selective pressure of amiRNA-mediated silencing.PLoS Pathog,5:e1000312
19. Itaya A, Zhong X, Bundschuh R, Qi Y, Wang Y, Takeda R, Harris AR, Molina C,Nelson RS, Ding B.2007.A structured viroid RNA serves as a substrate for dicerlike cleavage to produce biologically active small RNAs but is resistant to RNA-induced silencing complex-mediated degradation.J Virol,81:2980–2994.
20. Papaefthimiou I, Hamilton A, Denti M, Baulcombe D, Tsagris M, Tabler M. 2001.Replicating potato spindle tuber viroid RNA is accompanied by short RNA fragments that are characteristic of post-transcriptional gene silencing. Nucleic Acids Res,29:2395–2400.
21. Peláez**,** P., F Sanchez – Frontiers, F. 2013 . Small RNAs in plant defense responses during viral and bacterial interactions: similarities and differences. Frontiers in plant science. 4: 343.
22. Simon-Mateo, C., Garcia, J.A.2006.MicroRNA-guided processing impairs Plum pox virus replication, but the virus readily evolves to escape this silencing mechanism.J. Virol,80:2429–2436.
23. Simon-Mateo, C., Garcia, J.A . 2011. Antiviral strategies in plants based on RNAsilencing. Biochim BiophysActa,1809:722-731.
24. Schwind N, Zwiebel M, Itaya A, Ding B, Wang MB, Krczal G, Wassenegger M. 2009.RNAi-mediated resistance to Potato spindle tuber viroid in transgenic tomato expressing a viroid hairpin RNA construct.Mol Plant Pathol,10:459–469.

www.SID.ir

Archive of SID

25. Tan, F. L. and Yin, J. Q. 2004. RNAi, a new therapeutic strategy against viral infection. Cell Reasearch. 14(6). 460-466.
26. Wang MB, Bian XY, Wu LM, Liu LX, Smith NA, Isenegger D, Wu RM, Masuta,C., Vance VB, Watson JM, Rezaian A, Dennis ES, Waterhouse PM. 2004.On the role of RNA silencing in the pathogenicity and evolution of viroids and viral satellites.Proc Natl Acad Sci U S A,101:3275–3280.
27. Younis, A., Siddique, M. I., Kim, C. K., Lim, K. B. 2014. RNA Interference (RNAi) induced gene silencing: A promising Approach of Hi-Tech plant breeding. Int. J. Biol. Sci. 10: 1150-1158.
28. Zhang Z, Chen H, Huang X, Xia R, Zhao Q, Lai J, Teng K, Li Y, Liang L, Du Q,Zhou X, Guo H, Xie Q.BSCTV C2 attenuates the degradation of SAMDC1to suppress DNA methylation-mediated gene silencing in Arabidopsis.Plant Cell.2011,23:273–288.

www.SID.ir

SID

فیلم های آموزشی

عضویت در خبرنامه

بلاگ مرکز اطلاعات علمی

کارگاه های آموزشی

سرویس ترجمه تخصصی

سرویس های ویژه

کارگاه های آموزشی مرکز اطلاعات علمی جهاد دانشگاهی

کارگاه آنلاین آشنایی با پایگاه های اطلاعات علمی بین المللی و ترفند های جستجو

کارگاه آنلاین
روش تحقیق و مقاله نویسی علوم انسانی

کارگاه آنلاین
پرپوزال نویسی و پایان نامه نویسی