جلوكانيز - بصورة طبيعية - قبل الإصابة يسرع - كذلك - فى تكوين المثيرات من المركبات عديدة التسكر - وبقدر أكبر - بمجرد التلامس مع الفطر، ومن ثم تنشط سلسلة التفاعلات التى تؤدى إلى المقاومة.

ولقد تكرر هذا النمط فى إنتاج إنزيمات الشيتينيز والبيتا جلوكانيز فى الأصناف المقاومة - مقارنة بغير المقاومة - بصورة تامة (قبل وبعد العدوى بالمسبب المرضى)، أو جزئية (قبل العدوى فقط أو بعدها فقط أو بالنسبة لأحد الإنزيمين دون الآخر) فى عدد كبير من المحاصيل المقاومة لمسببات مرضية معينة، مثل: الكرنب، والشعير، والبسلة، والقمح، والقطن، والأرز، والبن، والعنب، والخيار، والفاصوليا، والفلفل، والفجل وغيرهم (عن Tuzun ٢٠٠١).

الإنزيمات المضاوة للأكسدة

يقوم نظام معقد مضاد للأكسدة فى الخلايا النباتية بحمايتها من أضرار المركبات النشطة فى الأكسدة التى تتولد أثناء استجابات فرط الحساسية. يتضمن هذا النظام إنزيمات مضادة للأكسدة. مثل: superoxide dismutase (اختصارًا: SOD)، والبيروكسيديز peroxidase. والكاتاليز catalase. ويستدل من تعدد الصور الجزيئية (الإيزوزيمية) لتلك الإنزيمات وغيرها من الإنزيمات المضادة للأكسدة على أن لكل صورة منها دورًا مستقلاً.

كذلك فإن إنزيمات البيروكسيديز تعطى عند نشاطها مركبات يمكن أن تؤدى - فى وجود مركب مناسب معطى للأيدروجين مثل فوق أكسيد الأيدروجين - إلى إنتاج مركبات ذات تأثيرات مضادة للفيروسات (عن Tuzun ٢٠٠١).

المقاومة النشطة: المقاومة المكتسبة

إن المسببات المرضية التى تُحدِث فى النباتات بقعًا متحللة غالبًا ما تستَحِث فيها حماية ضد مزيد من الإصابات بتلك المسببات أو بمسببات أخرى، وتعرف تلك الظاهرة باسم المقاومة المكتسبة acquired resistance. وقد اكتشفت تلك الظاهرة - بداية - فى

الأمراض الفيروسية، ولكنها عرفت بعد ذلك فى الإصابات الفطرية والبكتيرية كذلك.

وقد تكون الحماية المكتسبة تلك محددة بموضع الإصابة ومحيطه المباشر القريب منه فقط، فيما يعرف باسم المقاومة المكتسبة الموضعية local acquired resistance. وقد يمتد ليصبح جهازيًا ويشمل جميع أجزاء النبات. فيما يعرف باسم المقاومة المكتسبة الجهازية systemic acquired resistance.

المقاومة المكتسبة الموضعية

كانت بداية اكتشاف المقاومة المكتسبة الموضعية فى الإصابات الفيروسية التى تُحدث بقعًا موضعية متحللة necrotic local lesions لا تزيد مساحتها عن ١-٢ مم، حيث تظهر المقاومة المكتسبة حول تلك البقع التى تسببها الإصابة الأولية. وهذا التأثير الدفاعى لا يكون متخصصًا ويمكن القضاء عليه بالمعاملة بالـ actinomycin D (وهو مثبط لتمثيل الرنا المعتمد على الدنا DNA-dependent RNA synthesis) قبل تعريض النبات للإصابة الفيروسية الجديدة. كذلك فإن الـ actinomycin D يزيد من حجم البقع المرضية التى تُحدثها فيروسات البقع الموضعية؛ مما يعنى أن كلا من المقاومة المكتسبة الموضعية وعملية تحديد البقع المحلية ذاتها تعتمد على تمثيل الرنا المعتمد على الدنا.

تحتوى النباتات التى تحدث بها ظاهرة الحماية المكتسبة الموضعية على بروتينات يتم تمثيلها استجابة للإصابة الأولية، وهى التى تعرف باسم البروتينات ذات العلاقة بالتطفل المرض pathogensis-related proteins (اختصارًا: PRP). وقد تبين أن لبعضها نشاطًا لإنزيمات الشيتينيز chitinase، والبيتا-١،٣ جلوكانيز β-1,3-glucanases. فمثلاً .. وجد أن نشاط الشيتينيز يزداد فى الخيار استجابة لكل من الإصابات الفيروسية، والبكتيرية، والفطرية، وأن كلا من الشيتينيز والبيتا-١،٣ جلوكانيز يزدادان فى التبغ الحامل للجين N لدى تعرضه للإصابة بفيرس موزايك التبغ، علمًا بأن هذا الجين يحمى النبات من الإصابة بالفيرس بتكوين بقع موضعية متحللة. وبالمقارنة .. لا يُنتج هذين الإنزيمين فى نباتات التبغ التى لا تحتوى على ذلك الجين والتى تكون الإصابة فيها بفيرس موزايك التبغ جهازية (عن Strange ١٩٩٣).

هذا .. وتقسم البروتينات المرتبطة بالأحداث المرضية PR proteins – وهى التى ترتبط كذلك – بظاهرة المناعة المكتسبة الجهازية SAR – إلى ١٤ عائلة، وتنتمى أكثر تلك البروتينات شيوعًا – وهى التى درست باستفاضة – إلى العائلتين ٢، و ٣، وهما اللتان عرفتا كـ: 1,3-β-glucanases، و chitinases، على التوالى. بينما تحتوى العائلات الأخرى على بروتينات لا تعرف وظيفتها (عن Kombrink & Schmelzer ٢٠٠١).

المقاومة المكتسبة الجهازية

تتشابه المقاومة المكتسبة الجهازية مع المقاومة المكتسبة الموضعية فى أن كلتيهما تلزمهما أن تؤدى الإصابة الأولية إلى تكوين بقع متحللة محلية، ولكن – وعلى خلاف المقاومة المكتسبة المحلية – فإن المقاومة المكتسبة الجهازية تنتشر فى جميع أجزاء النبات. فمثلاً .. يمكن حقن الأوراق السفلى لنبات التبغ بفيرس موزايك التبغ، وعند محاولة حقن الأوراق العليا للنبات ذاته بعد أيام قليلة بالفيرس ذاته فإنه تظهر مقاومة تتمثل فى نقص مساحة البقع المفردة المتكونة وأحيانًا فى أعدادها كذلك. ولا يعرف – حقيقة – ما إذا كانت البقع المتكونة على الأوراق العليا هى فعلاً أقل عددًا، أم أنها تكون صغيرة جدًا إلى درجة يصعب معها عدها. وقد أوضحت الدراسات أن الحقن الأولى بالفيرس فى الأوراق السفلى يؤدى إلى إنتاج مادة تنتقل جهازيًا فى النبات. لتحميه من الإصابات التالية. ولدهشة الباحثين وجد – كذلك – أن مجرد حك الأوراق السفلى للنبات بالغلاف البروتينى لفيرس موزايك التبغ أحدث نفس الحماية، علمًا بأن البروتين ذاته لم يحدث له انتقال فى النبات.

ولقد أوضحت الدراسات التالية لذلك أن الفطريات والبكتيريا لها ذات التأثير فى إحداث المقاومة المكتسبة الجهازية. وكانت البداية حينما اكتشف أن حقن الأوراق السفلى للخيار بالفطر *Colletotrichum lagenarium* أحدث بالنباتات مقاومة جهازية ضد نفس الفطر، وكذلك ضد مسببات مرضية أخرى. وقد استجابت النباتات – التى حدثت بها ظاهرة الحماية المكتسبة الجهازية – للتجريح ومزيد من الحقن بالفيرس بمزيد من اللجننة عما فى الأوراق التى لم تحدث فيها بها حماية جهازية.

وتُستَحدث المناعة المكتسبة الجهازية SAR استجابة للمسببات المرضية غير المرضة كذلك (أى فى الحالات التى لا يكون فيها النبات أحد عوائلها)، وتكون - بصورة عامة - فعالة ضد الإصابة التالية بمدى واسع من المسببات المرضية، التى تتضمن فيروسات، وبكتيريا، وفطريات، ويمكن أن تستمر لعدة أسابيع أو شهور.

وقد اقترح ثلاثة عوامل تتحرك خلال النبات لإحداث ظاهرة المناعة المكتسبة كما يلى:

١ - حدوث موجه من فقد القطبية بالأغشية الخلوية membrane depolarization تمر خلال النبات استجابة للمثيرات والتجريح.

٢ - دور فعال لحامض السلسيلك salicylic acid الذى يعرف بفاعليته فى حث التعبير الجينى للجينات التى تشفر لإنتاج الـ PRP.

يُستحَث تمثيل البروتينات بالأحداث المرضية عن طريق مسار حامض السلسيلك الذى يبدأ بإشارة تفيد بدء التفاعل بين العائل والمسبب المرضى، كما قد يبدأ تمثيلها - وكذلك إحداث المناعة الجهازية المكتسبة - بالمعاملة بحامض السلسيلك أو أحد نظائره المشابهة له فى الوظيفة، مثل: 2,6-dichloroisonicotinic acid، و benzothiadiazole.

ولقد أوضحت الدراسات أن حامض السلسيلك ازداد تركيزه من حوالى ٠,٠١ ميكروجرام/جم إلى حوالى ١٠ ميكروجرام/جم فى أوراق التبغ التى أصيبت بفيرس موزايك التبغ، وذلك بعد ٧٢ ساعة من الحقن بالفيرس. وخلال المدة ذاتها ازداد تركيز حامض السلسيلك فى الأوراق غير المعدية بالفيرس من نفس النبات إلى ٠,١ ميكروجرام/جم. وقد شهدت الأوراق ذاتها (المعدية وغير المعدية) زيادة فى تمثيل الرنا الرسول للـ PRP (عن Strang ١٩٩٣).

٣ - حامض الجاسمونك مع إشارات من الإثيلين:

اكتشف مسار آخر يقود إلى المناعة المكتسبة الجهازية - مستقل عن المسار السابق - وتستحثه البكتيريا المنشطة للنمو التى تعيش فى محيط الجذور: *Pseudomonas fluorescence*، وهو يُستَحث عن طريق حامض الجاسمونك jasmonate وإشارات من الإثيلين (عن Kombrink & Schmelzer ٢٠٠١).

مثال: المناعة المكتسبة الجهازية ضد سبب مرض الندوة المتأخرة فى البطاطس

أظهرت عديد من الدراسات أن استجابة فرط الحساسية فى بعض حالات المقاومة لا تكون مصاحبة بتغيرات كيميائية حيوية عند موقع الإصابة فقط، ولكن أيضًا فى مواقع أخرى بعيدة من النبات؛ وفى البطاطس .. يمكن حث المقاومة المكتسبة الجهازية للندوة المتأخرة للظهور بالمعاملة بمسببات مرضية متنوعة، منها: *P. infestans*، و *Pseudomonas syringae*.

وفى دراسة استخدمت فيها مجموعة من أصناف البطاطس احتوت على مقاومة متخصصة أو كانت خالية منها، تم تعريض الورقتين السفليتين للإصابة بسلالات قادرة على إحداث الإصابة virulent وأخرى غير قادرة avirulent من الفطر *P. infestans*، ثم بعد فترات متفاوتة بعد ذلك عُرِّضت النباتات (النبات بأكمله) للإصابة بسلالة virulent من الفطر. وقد تبين فى جميع التوافقات المختبرة من العائل والطفيل أن الحقن الأولى بالفطر أحدث نقصًا معنويًّا فى شدة أعراض الإصابة المرضية بعد الحقن الثانى. ويستدل من ذلك على أن حث المناعة المكتسبة الجهازية SAR فى البطاطس هو أمر مستقل عن التركيب الوراثى لكل من النبات والمسبب المرضى. وعلى الرغم من ملاحظة ظهور اختلافات كمية فى شدة الـ SAR، فإن ذلك كان مرده – غالبًا – إلى تباين فى كفاءة الجراثيم السابحة للفطر؛ الأمر الذى أحدث تباينًا فى كفاءة الإصابة الأولية.

وتأكيدًا لما أسلفنا بيانه، وجد أن حقن أوراق البطاطس (حقن فعلى باستعمال مِحقنة) بمعلق من البكتيريا *Pseudomonas syringae* pv. *maculicola* (وهى التى لا تعد البطاطس من عوائلها) أدى إلى ظهور سريع لبقع متحللة، مع نقص جوهرى فى شدة الإصابة بالفطر *P. infestans* لدى استخدامه فى عدوى النباتات بعد ٢–٤ أيام من حقنها بالبكتيريا.

ولقد لوحظ أن نباتات البطاطس التى تتراكم فيها البروتينات ذات الصلة بالأحداث المرضية PR proteins – والتى تظهر بها حالة مناعة مكتسبة جهازية SAR – أنه يتراكم بها – موضعيًّا وجهازيًّا – رنا رسول mRNAs يشفر لتمثيل إنزيمات شيتينيز

chitinases، وجلوكانيز β-1,3-glucanases حامضية (class II) وقاعدية (class I) استجابة للإصابة الأولية. وكان تراكم الـ mRNA والبروتين فى الأوراق العلوية غير المحقونة متوافقًا مع شدة ظهور حالة الـ SAR، وهى التى ظهرت بعد ٢-٤ أيام من الحقن الأولى. هذا .. ويبدو أن الـ chitinases والـ β-1,3-glucanases تعد مناسبة لتقدير شدة الـ SAR.

ونظرًا لأن *P. infestans* لا يحتوى على الشيتين chitin فى جدره الخلوية، فإنه لا يعتقد بأن إنزيمات الشيتينيز chitinases التى يُستحث إنتاجها تلعب دورًا مباشرًا فى الحد من نمو هذا الفطر (إلا إذا كان لها دورًا آخر)، ويفترض أن بروتينات أخرى وآليات أخرى هى المسئولة عن تثبيط الفطر *P. infestans* فى حالات الـ SAR. ولقد أمكن بالفعل عزل عديد من الـ cDNAs التى تشفر لبروتينات يحتمل أن يكون لها دور دفاعى.

وإلى جانب ما تقدم بيانه فإن حالة الـ SAR تكون مُصاحَبة - كذلك - بزيادة فى الـ cDNAs التى تشفر لتمثيل عديد من الإنزيمات التى تشترك فى عمليات الأيض العادية والبناء الضوئى (مثل: aldolase، و glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase، و ribulose,1,5-bisphosphate carboxylase، و chlorophyll-a/b-binding protein، و ferrodoxin، وغيرهم)؛ مما يدل على أن تنشيط الدفاع النباتى يتطلب طاقة إضافية وطلبًا على بادئات يُحصل عليها من المسارات الأيضية العادية لأجل تمثيل الفيتوألاكسينات وغيرها (عن Kombrink & Schmelzer ٢٠٠١).

المقاومة النشطة: مثيرات الاستجابات الدفاعية

فى بداية العهد باكتشاف إنتاج النباتات للفيتوألاكسينات استجابة للتعرض للإصابات المرضية كان الحديث عن "حث induction" النباتات على إنتاج الفيتوألاكسينات. إلاّ أن ذلك المصطلح سرعان ما توقف استخدامه لصالح مصطلح "مثيرات elicitors" إنتاج الفيتوألاكسينات (أو أى استجابات نباتية دفاعية أخرى).