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).

ذلك أن مصطلح "حث" يعنى – ضمنًا – عملية إطلاق جينات – كانت موقوفة عن العمل repressed – للعمل؛ الأمر الذى لم يكن ثابتًا ومعروفًا – بعد – فى بداية العهد باكتشاف الفيتوألاكسينات. وقد استخدم مصطلح الـ "مثيرات" للدلالة على كل ما يثير بدء أى نشاط دفاعى، وليس فقط إنتاج الفيتوألاكسينات. وعلى الرغم من التطبيق الواسع – حاليًا – لمصطلح "الإثارة" elicitation، فإن إطلاق عمل الجينات الموقوفة عن العمل gene derepression هو – كما هو معلوم يقينًا حاليًا – الأمر الطبيعى اللازم ليس فقط لبدء تلك الاستجابات الدفاعية، وإنما لاستكمالها كذلك.

وتعرف حاليًا فئتان من المثيرات: المثيرات غير الحية abiotic، والمثيرات الحية (أو ذات الأصول الحية) biotic، وكلاهما يُحدث تحللاً محدودًا يبدو مماثلاً – إن لم يكن مطابقًا – لاستجابة فرط الحساسية (عن Strange ١٩٩٣).

وقد تناول Ebel & Scheel (١٩٩٢) – بالتفصيل – موضوع المثيرات elicitors التى تستحث الاستجابات الدفاعية النباتية ضد المسببات المرضية التى تهاجمه.

المثيرات غير الحية

تعد كثيرًا من العوامل الفيزيائية والكيميائية – التى يمكن أن تسبب أذى للنباتات – مثيرات فعالة، والأمثلة تتضمن: أملاح العناصر الثقيلة، والأشعة فوق البنفسجية، والتجمد الجزئى، والمركبات التى تُقحَم على الدنا، والأصول الكيميائية الحرة free radicals، وجميعها تحدث اضطرابات فى الأغشية الخلوية، وتزيل الكوابح من على الجينات الموقوفة عن العمل gene derepression (عن Strange ١٩٩٣).

المثيرات ذات الأصول الحية

عرفت عديدًا من المثيرات فى عديد من الكائنات الحية، وقد قسمت تبعًا لتركيبها الكيميائى، كما يلى:

١ - عديدات التسكر

تعد عديدات التسكر polysaccharides المتحصل عليها من الجدر الخلوية للفطريات – مثل *Phytophthora megasperma* f. sp. *sojae* – من المثيرات. وتبين أن أكثرها

فاعلية فى حث إنتاج الفيتوألاكسينات فى فول الصويا - التى تصاب بذلك الفطر - هو المركب hepta β glucoside.

كذلك يعد الشيتين chitin القليل البلمرة (الـ oligomers) مثيرًا فعّالاً لِلّجننة فى القمح.

٢ - الجليكوبروتينات

أمكن عزل جليكوبروتين glycoprotein من الفطر *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* كان فعالاً كمثير لِلّجننة المصاحبة لفرط الحساسية فى القمح. ويتكون غالبية الجزء الكربوهيدراتى من هذا الجليكوبروتين من المانوز mannose والجالاكتوز galactose.

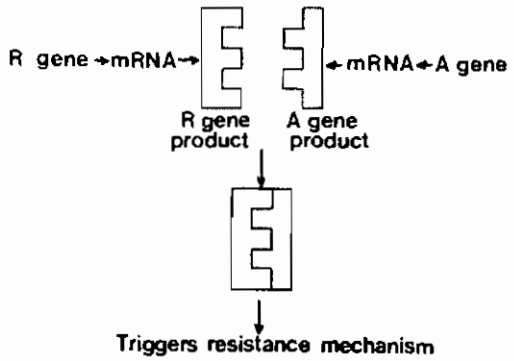
٣ - الببتيدات والإنزيمات

كان أول المثيرات المكتشفة هو الـ monilicolin A، وهو عبارة عن بولى ببتيدة polypeptide من الفطر *Monilinia fructicola* المسبب لمرض العفن الطرى فى ثمار الفاكهة ذات النواة الحجرية. وقد حث هذا المركب إنتاج الفيتوألاكسين: phaseollin فى الفاصوليا (التى لا تعد من عوائل الفطر) عند تركيز شديد الانخفاض بلغ $١٠^{-٩}$ مولار.

كذلك فإن لبعض الإنزيمات نشاط كمثيرات. فمثلاً .. تبين أن إنزيم البولى جالاكتيرونيز polygalacturonase المتحصل عليه من الفطر *Rhizopus stolonifer* يستحث إنتاج الفيتوألاكسين: casbene فى نبات الخروع *Ricinus communis*. وعلى الرغم من أن الإنزيم يفقد فاعليته بالحرارة ولا يصلح كمثير لإنتاج الفيتوألاكسين، فإن معاملته حراريًّا - بعد أن يكون قد سُمح له بالتفاعل مع الجدر الخلوية للعائل - يترتب عليه إنتاج مثير آخر لا يتأثر بالحرارة عبارة عن خليط من الـ oligogalacturonides. ولقد تبين أن أفضل السلاسل الجالاكتيرونيدية - كمثيرات - هى التى تتكون من ١٣ galacturonide residues، بينما لم تكن تلك التى يقل فيها العدد عن تسع فعالة.

هذا .. ويعتقد بتفاعل نواتج جينات المقاومة مع نواتج جينات عدم الضراوة معًا

لإنتاج مركبات (يطلق عليها اسم triggers) هى التى تبدأ عن طريقها التفاعلات الدفاعية (شكل ٧-٣١).



شكل (٧-٣١): تفاعل ناتج جين المقاومة (R gene) مع ناتج جين عدم الضراوة (A gene) لإنتاج الـ trigger الذى يُطلق التفاعلات التى تؤدى إلى المقاومة.

٤ - الأحماض الدهنية

أمكن عزل الحامضين الدهنيين arachidonic acid (شكل ٧-٣٢). و eicosapentaenoic acid من الفطر *Phytophthora infestans* واكتشاف كونهما مثيرات لإنتاج الفيتوألاكسينات التربينية terpenoid phytoalexins فى البطاطس (عن Strange ١٩٩٣).

$$CH_3(CH_2)_3(CH_2CH{=}CH)_4(CH_2)_3COOH$$

شكل (٧-٣٢): الـ **arachidonic acid** الذى ينتجه الفطر ***Phytophthora infestans*** الذى يعد من مثيرات إنتاج الفيتوألاكسينات التربينية فى البطاطس.

علاقة منظمات النمو النباتية بمقاومة الأمراض

الأوكسينات

من المعروف أن الأوكسينات تقلل عمومًا من نمو الفطريات، حيث تكون المقاومة مرتبطة – عادة – بمستوى عال من الأوكسينات. وقد تنتج الفطريات المتطفلة الإنزيم