

## حامض الساليسليك : خصائصه ودوره في تحفيز نظام الدفاع في النباتات ضد الممرضات الفطرية

قصي حطاب ماضي      طلال حسين صالح      غسان مهدي داغر

كلية الزراعة / جامعة ميسان

### المستخلص

of new disease management methods that are effective against known pathogens. Plants possess specialized structures, chemicals, and complex mechanisms to defend themselves against pathogens, and understanding these defense mechanisms and pathways is critical. To develop innovative approaches to protecting crop plants from disease as pathogens are constantly developing sophisticated means to penetrate plant defenses. Plant defense pathways include a number of signaling compounds that regulate the production of defense-related chemicals. These pathways are strongly associated with salicylic acid (SA). Salicylic acid plays an important role in stimulating plant defense against a variety of fungal pathogens and abiotic stresses through morphological, physiological and biochemical mechanisms.

**Keywords:** salicylic acid, acquired systemic resistance, fungi, phytochemicals, activating defense .

### 1. المقدمة:

أصبح الاستخدام المفرط للمبيدات في الزراعة مصدر قلق كبير بسبب تكلفته المتزايدة وتأثيره السلبي على صحة الإنسان وعلى البيئة لهذه الأسباب هناك فرصة ممتازة لتطوير مناهج جديدة لزراعة أكثر استدامة تستند إلى المواد الكيميائية التي تشير إلى دفاع النبات والتي تستخدم أنظمة الدفاع الخاصة بالنباتات لمنح مقاومة للإجهاد الحيوي وغير الحيوي ( Dempsey and Klessing, 1994). ينتمي حامض الساليسليك (SA) إلى مجموعة المواد الكيميائية النباتية التي لها آثار مفيدة على صحة الإنسان، حامض الساليسليك مركب فينولي يمكن العثور عليه في النباتات اذ يلعب دوراً

تعد زيادة الطلب على إنتاج الغذاء العالمي في القطاع الزراعي قوة دافعة حاسمة لتطوير أساليب جديدة لإدارة الأمراض التي تكون فعالة ضد مسببات الأمراض المعروفة . تمتلك النباتات هياكل متخصصة ومواد كيميائية وآليات معقدة للدفاع عن نفسها ضد مسببات الأمراض، يعد فهم آليات ومسارات الدفاع هذه أمراً بالغ الأهمية لتطوير مناهج مبتكرة لحماية نباتات المحاصيل من الأمراض حيث تعمل مسببات الأمراض باستمرار على تطوير وسائل معقدة لاختراق دفاعات النبات. مسارات دفاع النبات تتضمن عدداً من مركبات الإشارات التي تنظم إنتاج المواد الكيميائية المتعلقة بالدفاع. ترتبط هذه المسارات بقوة بحامض الساليسليك (SA). يلعب حامض الساليسليك دوراً مهماً في تحفيز دفاع النبات ضد مجموعة متنوعة من مسببات الفطرية والالتهابات اللاحيائية من خلال الآليات المورفولوجية والفسيولوجية والكيميائية الحيوية.

**الكلمات الدالة: Keywords:** حامض الساليسليك ، المقاومة الجهازية المكتسبة، الفطريات ، المواد الكيميائية النباتية ، استحثاث الدفاع .

### Salicylic acid: its properties and role in stimulating the defense system in plants against fungal pathogens

Qusai Hattab Madhi Talal Hussein Saleh  
Ghassan Mahdi Dagher

Department of Plant Protection/ College of  
Agriculture/ University of Misan

Qusay.hattab@uomisan.edu.iq

<https://orcid.org/0000-0001-5528-7182>

DOI/2022 10.54633/2333-021-042-001

### Abstract:

Increasing demand for global food production in the agricultural sector is a critical driving force for the development

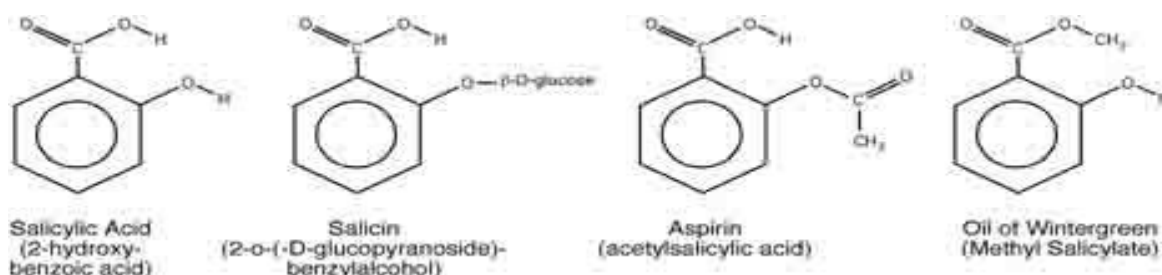
لحامض أسيتيل الساليسليك (ASA) وهو دواء مضاد للالتهابات ويستخدم في الممارسة السريرية لأكثر من 100 عام (Stanley and Hegedus, 2000).

يُعرف التأثير المسكن للحاء الصفصاف منذ أن وصفه الأخرى فضلاً إلى دورها في التحكم في الدفاع ضد مسببات الأمراض فضلاً عن تعديل علم وظائف الأعضاء وتطور التكاثر في بعض النباتات (Raskin, 1995). تهاجم العديد من أنواع البكتيريا والفطريات والفيروسات والديدان الخيطية النباتات التي تكون أثارها ضارة وتصيب بعض مسببات الأمراض وتتكاثر وتكمل دورات حياتها داخل مضيف حي في حين يقتل البعض الآخر العائل أثناء تطور الإصابة. لذلك طورت النباتات وسائل متنوعة لحماية نفسها من مسببات الأمراض التي تهاجمها. تعتمد الزراعة الحديثة بشكل كبير على الإدارة المتكاملة للأمراض من أجل حماية النباتات من الأمراض المدمرة التي يمكن أن تسبب خسائر اقتصادية كبيرة. إن الفهم الأفضل لإشارات دفاع النبات سيمكن الباحثين من تطوير طرق أفضل لمكافحة الأمراض لحماية المحاصيل. التقدم الأخير للعلوم عزز بشكل كبير معرفتنا بالدفاع عن النبات وساهمت في تحسين طرق حماية المحاصيل.

تركز هذه المراجعة على التطورات في مجال آليات الدفاع عن النبات وعلى وجه التحديد الدور الوظيفي الذي يلعبه حامض الساليسليك في دفاعات النبات كما ستناقش أيضاً بعض مسارات الإشارة لحامض الساليسليك ودورها في الاستجابات الكيميائية لمسببات الأمراض.

حاسماً في الدفاع ضد مسببات المرضية للنبات (Dang, 1998). حامض الساليسليك موجود بنسب مختلفة في الفواكه والخضروات والتوابل ويعتبر أكثر شيوعاً باعتباره المستقلب الرئيسي والمكون النشط أبقراط لأول مرة إذ تم استخدامه عبر التاريخ في الطب التقليدي لعلاج الألم، في عام 1859 تم عزل وتركيب المكون النشط لحامض الساليسليك وهو SASA هو حامض الكربوكسيل العضوي البلوري القابل للذوبان في الكحول في حين يذوب بشكل رديء في الماء (Pavle et al., 2015). في عام 1852 تم وصف أول تركيب لـ SA واستنتج التركيب الكيميائي له على أنه 2-hydroxybenzoic acid (الشكل 1). فضلاً إلى أن حامض الساليسليك يوجد عدد من المركبات المختلفة المرتبطة به في النباتات مثل salicin ومشتق glycosylated من حامض الساليسليك والزيت العطري لـ wintergreen وهو شكل مثيلي من حامض الساليسليك يتم الحصول عليه من نباتات مثل Teaberry (*Gaultheria spp*) (Jack, 1997). في عشرينيات القرن التاسع عشر تم تحديد العنصر النشط السائد في هذا المنتج الطبيعي على أنه salicin وتم اكتشاف وجود هذا المركب في العديد من الأنواع النباتية الأخرى مثل نبات المروج (*Spirea spp*) والياس (*Myrica spp*) وفي العقد التالي تبين أن salicin من المصادر الطبيعية ويتكون من كل من السكر ومكون عطري يسمى في البداية spirsauré وحامض الساليسليك (SA1) الذي سمي على أساس أجناس المصدر *Spirea* و *Salix* ، على التوالي.

استخدمت النباتات لملايين السنين حامض الساليسليك كجزء إشارات داخلي نشط في الدفاع والعمليات



(Delaney, 2015) التركيب الكيميائي لحامض الساليسليك والمركبات ذات الصلة. (شكل 1)

ظهر مفهوم إستحثاث مقاومة النبات ضد مسببات أمراض النبات حديثاً وأُستخدِمت مصطلحات عدة

لوصف هذه العملية منها المقاومة المكتسبة (Acquired Resistance) والمقاومة المستحثة

2. إستحثاث مقاومة النباتات Induced Resistance : in plants

(Inducer Factors) التي تتمثل في بعض المستخلصات النباتية وعوامل محفزة كيميائية (Chemical – Inducer Factors) كمثال العناصر الثقيلة كالحديد والنحاس ومواد محفزة كيميائية مثل الـ Bion وحامض الساليسيك (Reuven and Agapov, 1994) (الشكل 2).

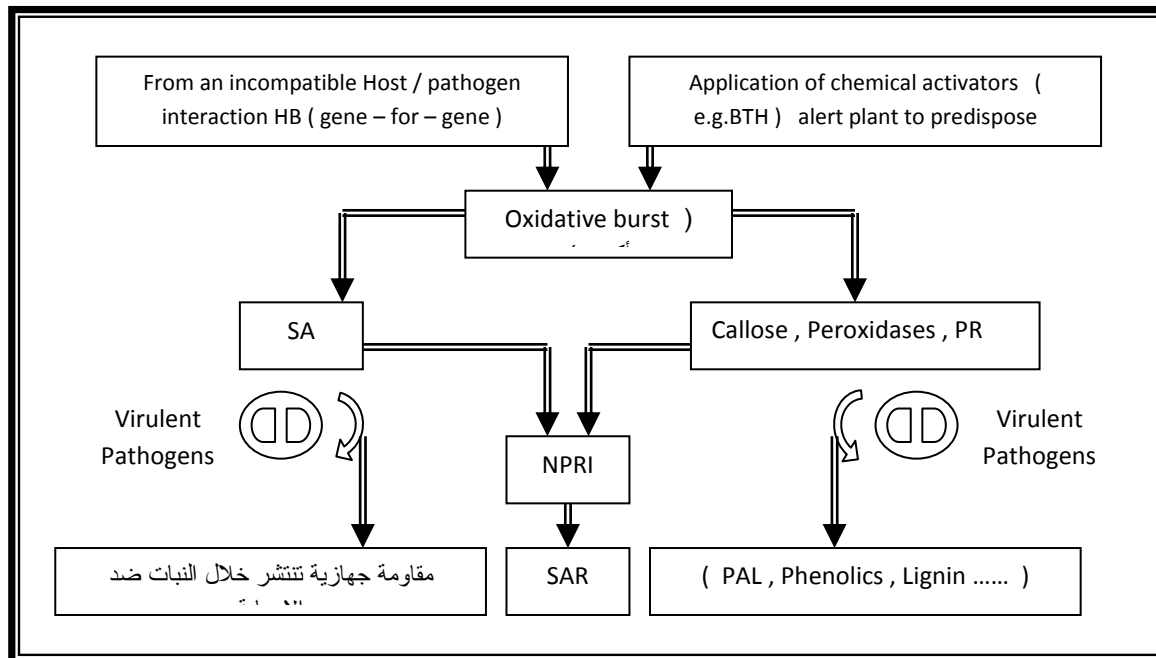
إن المقاومة المستحثة بأشكالها تتشابه في الاستجابة فحالة الاستحثاث الـ (SAR) تتمثل في تعرض الجذور والأنسجة الغضة للنبات للمركبات الحية biotic وغير الحية abiotic بالاعتماد على الـ Phytohormone Salicylate (Salicylic Acid) وبمشاركة وتجميع البروتينات Proteins المتعلقة بالأمراضية (PR) (Lawton et al., 1995) أما الحالة الثانية للإستحثاث الـ (SR) فتتمثل في تعرض الجذور والأنسجة الغضة الجينات الدفاعية وعلى سبيل المثال مرور أنزيمات الـ Phenylpropanoid والتي تبدأ بتفاعلها مع أنزيم (Phenylalanine ammonialayse) PAL مما يؤدي إلى تخليق مادة Flavoroids و Suberin و Lignin ومركبات فينولية أخرى حيث تؤدي هذه المركبات إلى إستحثاث المقاومة في النبات . يعتبر SAR أكثر أنواع مقاومة النبات صلة من الناحية الزراعية (Henry et al., 2013) ويمكن أيضاً تحفيزه بواسطة جزيئات الإشارة التي تشارك في مقاومة النبات لمسببات الأمراض مثل SA ومجموعة واسعة من المركبات الاصطناعية وإن النظائر الوظيفية لـ SA قادرة على تنشيط استجابات دفاع النبات وتوفير بدائل للكيمواويات الزراعية التقليدية للمبيدات الحيوية ولها المقدرة على محاكاة مجموعة ثانوية من وظائف SA المعروفة عن طريق التدخل المباشر في مستقبلاتها أو عن طريق إثارة استجابات نسخية وفسولوجية مرتبطة ناجمة عن مهاجمة المسببات المرضية (Bektas, 2015). إن المقاومة الجهازية المكتسبة (SAR) هي قدرة النباتات على تطوير مقاومة طويلة الأمد للكائنات الحية الدقيقة حتى في أجزاء من النبات التي لم يتم مهاجمتها في البداية ، جانباً رئيسياً من جوانب دفاع النبات وتعتمد على تراكم SA (Durrant and Dong, 2004).

(Induce Resistance) والمناعة (Immunization) وقسمت المقاومة المستحثة إلى

أنواع عدة أهمها المقاومة الموضعية Localized Resistance (Kessmann et al., 2001) والمقاومة الجهازية Systemic Resistance . وعرفت المقاومة المستحثة بأنها عملية تحفيز (Induce) النباتات على تفعيل دور الدفاعات الفيزيائية والكيميائية الموجودة طبيعياً في النباتات ضد مسببات أمراض النبات باستخدام العوامل المحفزة Inducer factors (Dean and Kuc, 1986) وقسمت الأخيرة إلى عوامل محفزة حيوية Bio – Inducer Factor تتمثل بمجاميع بكتيريا الجذور المحفزة لنمو النبات (Plant PGPR) (Growth Promoting Rhizobacterium) وعوامل محفزة طبيعية (Natural) إلى سلالات متخصصة تساعد في نمو النبات ومنها الـ Rhizobacteria (PGPR) بالاعتماد على الـ ethylene و Phytohormones و Jasmonate ولا تعتمد على الـ Salicylate والبروتينات المتعلقة بالأمراضية وفي كلتا الحالتين ينتج بروتين يسمى (NPR1 gene) وهو مماثل لبروتين الدببة في الثدييات I<sub>K</sub>B وهذا ضروري لانتقال الإشارات (Signals) لأظهار جين المقاومة الـ SAR (Kachroo et al., 2001).

تعد المقاومة المستحثة فعالة ضد الفطريات الممرضة للنبات من نوع Biotrophic مثل الفطريات المسببة لمرض البياض الزغبي والدقيقي واللفحة المتأخرة وهي تعد من أنجح الطرائق في مقاومة هذه الأمراض إذ تؤدي إلى تجميع البروتينات المتعلقة بالأمراضية في مواقع الإصابة ومن هذه البروتينات أنزيمي (B Glucanase 1, 3 – و Chitinase) للذان لهما نشاط عالٍ في تحلل الجدار الخلوي للخلايا الفطرية .

بين (Conrath et al., 2001) إلى أن المرض يحفز الخلية على إنتاج مكونات مضادة تمر عبر الغشاء البلازمي من خلال دخول بعض الأيونات إلى الخلية ومنها  $H^+$ ،  $Ca^{+}$  وخروج أيونات أخرى مثل  $K^{+}$  بالإضافة إلى حدوث عملية أكسدة تؤدي إلى تحفيز



(BTH) مخطط يوضح إستجابة النباتات للمقاومة الجهازية المستحثة باستخدام الـ 2 شكل )

(SA ( Salicylic Acid ) Darby *et al.*, 2000)

المورفولوجية والفسيولوجية والكيميائية الحيوية يتم من خلال مسارات مختلفة تؤدي إلى إنتاج العديد من البروتينات الدفاعية والمركبات غير البروتينية. وهو منظم نمو نباتي داخلي مهم ويولد مجموعة واسعة من الاستجابات الأيضية والفسيولوجية في النباتات فضلاً إلى تأثيرها على نمو النبات وتطوره تم اقتراح أن SA يؤثر على نمو النبات تحت الاجهاد من خلال امتصاص المغذيات والعلاقات المائية وتنظيم الثغور والبناء الضوئي (War *et al.*, 2011).

تتراوح مستويات SA عادةً من 0.05 إلى 0.5 ميكروغرام SA لكل غرام من أنسجة الأوراق في حين تنتج بعض الأنواع المختبرة أكثر من ذلك بكثير على سبيل المثال قد يتراكم في الرز أكثر من 30 ميكروغرام لكل غرام من أنسجة الأوراق ، في حين أن أنسجة الإزهار من أنواع السيكايد (*Dioon* (cycad) *edule* تم العثور على ما يقرب من 100 ميكروغرام لكل غرام من الأنسجة ويمكن أن تختلف مستويات SA أيضًا على نطاق واسع داخل نبات معين. يمكن أن تحتوي البراعم والجذور على كميات مختلفة تمامًا من

### 3. دور حامض السالسليليك في العمليات الفسيولوجية للنبات:

يعد حامض السالسليليك أحد الهرمونات النباتية ذو الطبيعة الفينولية اذ يعمل على تنظيم العديد من الفعاليات الوظيفية في النبات مثل الحث الزهري وتنظيم امتصاص الايونات والتوازن الهرموني والتأثير في عمل الثغور والبناء الضوئي كما يؤدي دورا مهما في تنظيم استجابة النبات لظروف الاجهاد البيئي مثل الاجهاد الناتج عن المعادن الثقيلة (Hayat and Ahmed, 2007). ان حامض السالسليليك منتشر بشكل واسع في العديد من النباتات وهو من الهرمونات النباتية الذي له تأثيرات فسلجية تؤثر في نمو وتزهير النباتات وامتصاص الايونات وتكوين صبغات الكاروتين والكلوروفيل وزيادة نشاط بعض الانزيمات ويكسب النباتات المقاومة الجهازية ضد مسببات المرضية ويساعد النبات على تحمل الاجهادات المختلفة (Al-mafriji and Al-Shammari, 2017). يلعب حامض السالسليليك دوراً مهماً في تحفيز دفاع النبات ضد مجموعة متنوعة من الاجهادات الحيوية وغير الحيوية من خلال الآليات



lyase مكونة لحامض trans cinnamic والذي يمكن تحويله إلى حامض benzoic أو حامض ortho coumaric.

أوضحت الدراسات أن أوراق التبغ المصابة بفيروس TMV والذي نتج عنها فرط الحساسية (HR) تحويل  $^{14}\text{C}$ -phenylalanine و  $^{14}\text{C}$ -trans cinnamic acid أو  $^{14}\text{C}$ -benzoic acid جميعاً بسرعة إلى SA و  $^{14}\text{C}$ -ortho coumaric acid ، مما يشير إلى أنه في هذه النباتات إن SA مشتق من حامض benzoic بدلاً من حامض ortho coumaric (الشكل ٣) Raskin, (1995). يتم تحفيز تحويل حامض benzoic إلى SA بواسطة 2-hydroxylase الذي يسببه هجوم الفيروس. تم الحصول على أدلة في نباتات أخرى لتخليق SA من خلال وسيط ortho coumarate (Sticher et al., 1997). مسار آخر من chorismate يؤدي إلى إنتاج حامض isochorismate عن طريق عمل isochorismic synthase (ICS) في الكائنات الحية الدقيقة ، ثبت أن هذا المسار يلعب دوراً في تخليق SA، تظهر الدراسات الجينية في نبات الأرابيدوسيس أن هذا المسار يعمل أيضاً في هذا النبات وتم العثور على جينات ICS المفترضة في مجموعة واسعة من أنواع النباتات مما يشير إلى أن هذا المسار ربما يكون آلية عامة لتخليق SA في معظم النباتات. تحتوي جينات ICS النباتية التي تم فحصها على تسلسلات عبور مفترضة للبلاستيدات الخضراء إذ يشير إلى توطين البلاستيد لهذا الفرع من مسار التخليق الحيوي لـ SA Wildermuth et al., (2001).

في النباتات يمكن تصنيع SA عبر مسارين إنزيمين متميزين ومجزئين كلاهما يتطلب chorismate المستقلب الأساسي ويمكن تحويل L-phenylalanine المشتق من chorismate إلى SA عن طريق حامض البنزويك أو benzoyl glucose أو حامض ortho-hydroxy-cinnamic acid اعتماداً على أنواع النباتات. يمكن أيضاً تحويل Chorismate إلى SA عبر isochorismate في البلاستيدات الخضراء. في حالة SA يعد مسار حامض الشيكيميك نقطة انطلاق للتخليق الحيوي وهو أيضاً مهم للغاية في إنتاج الأحماض الأمينية. (Kumar et al., 2015). ذكر Tibor et al., (2020) أنه يتم توزيع حمض السالسليليك في كل مكان في المملكة النباتية بأكملها ويختلف المستوى القاعدي لـ SA بشكل كبير بين الأنواع وهو موجود عموماً إما بشكل حر أو في شكل اتحادات glycosylated أو methylated أو glucose-ester أو أحمض أمينية. تُظهر هذه الدراسات معاً أن إنتاج

SA سواء بشكل أساسي ونتيجة للاستجابات الفسيولوجية للأنسجة النباتية المختلفة (Rivas-San Vicente and Plasencia, 2011).

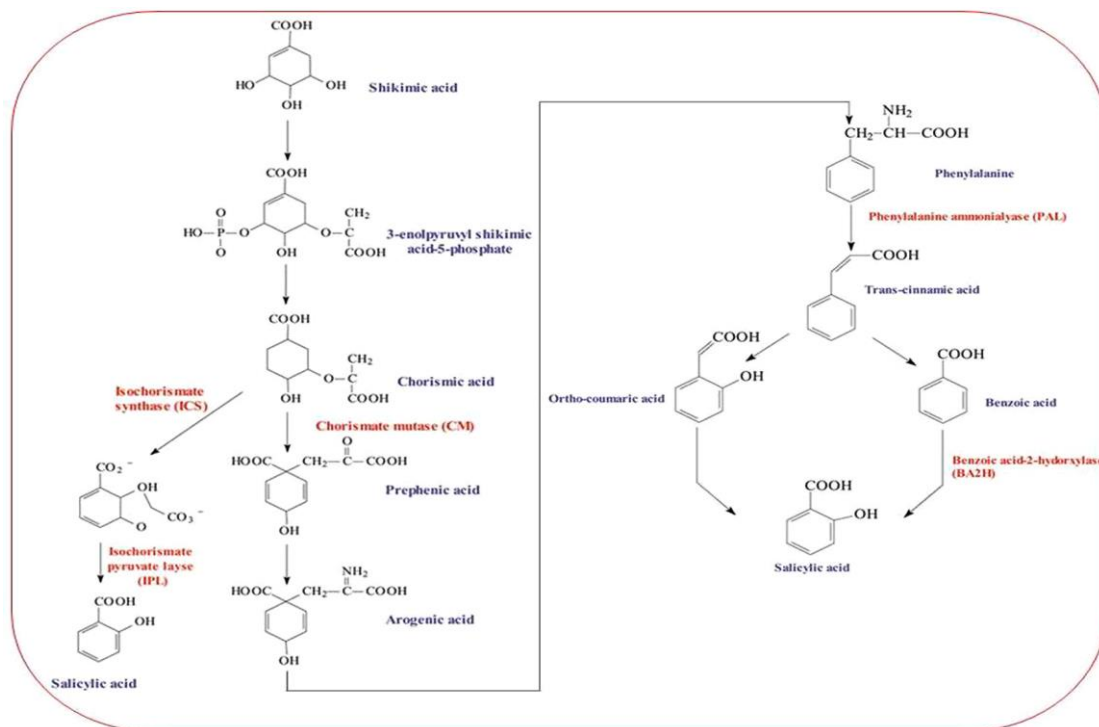
يمكن أن يكون لـ SA العديد من التأثيرات على فسيولوجيا النبات في جميع أجزاء النبات إذ يؤثر SA على التوليد الحراري للنبات وديناميكيات الثغور وإنبات البذور ونمو الخلايا والنمو الخضري والإزهار والبناء الضوئي والاستجابات للاجهادات اللاأحيائية والاستجابات الدفاعية ضد الآفات ومسببات الأمراض (Kumar et al., 2015) ويزيد من كفاءة نظام مضادات الأكسدة في النباتات ويمكن لـ SA خفض مستويات أنواع الأكسجين التفاعلية ROS التي تمنع تلف الخلايا من الجذور الحرة وتعزز توازن الأكسدة والاختزال داخل الخلايا (Hayat et al., 2010) يلعب هذا التحمل المتزايد للإجهاد التأكسدي أيضاً دوراً في التوسط في التفاعلات مع الكائنات الحية الأخرى إذ تشارك أنواع الأوكسجين التفاعلية في استجابات موت الخلايا وتوليد مقاومة طويلة الأمد للآفات ومسببات الأمراض (Lu et al., 2016). استجاب نبات الحمص بسرعة كبيرة لـ SA عند 1.5 ملي مولار وأظهرت تحفيزاً أعلى لأنشطة البيروكسيداز (POD) والبوليفينول أوكسيداز (PPO) والفينولات الكليية وبيروكسيد الهيدروجين ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) والبروتينات. أظهرت النباتات التي عولجت بـ SA عند 2 ملي مولار أعراض سامة للنبات، تشير هذه النتائج إلى أن SA عند 1.5 ملي مولار آمنة لهذه النباتات ويمكن استخدامها لتحفيز دفاع النبات (Shah, 2003).

#### 4. مسارات التخليق الحيوي لإنتاج حامض السالسليليك:

جزء كبير من الكربون العضوي الموجود على كوكبنا هو نتاج مسار حامض shikimic حيث أنه مصدر الأحماض الأمينية العطرية التي تعد سلائف اللجنين وهو مكون ثابت ووفير في الخشب. يقع حامض shikimic في الجزء العلوي من مسار خطي يؤدي إلى حامض chorismic وهو وسيط شائع للعديد من المسارات المتفرعة التي تنتج tyrosine و phenylalanine و tryptophan والعديد من المركبات العطرية الأخرى المتكونة في النباتات وهذان المساران لهما دور في تخليق SA في النباتات. أظهرت دراسات Biochemica labeling لنباتات التبغ المصابة بـ TMV أن SA في هذه النباتات يتم إنتاجها من مسار shikimate فرع phenylalanine من خلال مسار Phenylalanine. phenylpropanoid هو المادة الاساس (substrate) لـ phenylalanine ammonia

التي تجمع بين الطفرات التي تعطل العديد من مسارات التخليق الحيوي في SA في تحديد أهمية إنتاج SA من خلال كل مسار لتطوير SAR والعمليات الأخرى المعتمدة على SA.

SA يمكن أن يحدث من خلال مسارات متعددة إذ سيكون من المهم تمييز الأهمية النسبية لكل مسار لتخليق SA وكذلك لفهم ما إذا كانت هذه المسارات تلعب أدواراً مختلفة في أنسجة النبات. ستساعد الدراسات الإضافية



( نموذج لمسار التخليق الحيوي لحمض الساليسيليك يبدأ من حمض الشكميك ويتم إنجازه من خلال 3 شكل )  
(Khan et al., 2015) ثلاثة مسارات مختلفة )

## 5. دور حامض الساليسليك في الدفاع ضد مسببات الأمراض :

تتمثل الخطوة الحاسمة في دفاع النبات الناجح في التعرف المبكر على العامل الممرض من قبل النبات إذ يمكن للنباتات التعرف على مجموعة واسعة من المواد الكيميائية والمعروفة باسم الأنماط الجزيئية المرتبطة بمسببات الأمراض pathogen associated molecular patterns (PAMPs) والتي تنشأ من العامل الممرض الغازي قد تكون PAMPs مكونات هيكلية لجدار خلية الممرض أو قد تكون كذلك المواد التي يفرزها العامل الممرض ثم يتعرف عليها النباتات بمساعدة مستقبلات (De Sain and Rep, 2015) يمكن أن تولد العديد من الإنزيمات المتحللة للفطريات مواد استخلاص مشتقة من النبات من جدار الخلية المضيفة ويمكن لهذه الجزيئات أيضاً المشاركة في إرسال الإشارات من بين أهم هذه المواد المؤثرة (elicitors) وهي flagellin وعامل الاستطالة Tu(EF-Tu) وعامل الضراوة AvrXa21 و chitin و oligomers

lipopolysaccharides و peptidoglycans (Vidhyasekaran, 2013). يتم إدراك هذه الإشارات من خلال مستقبلات النبات التي تقوم بتنشيط آلية الدفاع من خلال سلسلة معقدة من الأحداث. تتضمن الخطوات اللاحقة في الدفاع عن النبات تنشيط الإشارات والتي بدورها تؤدي إلى إنتاج مركبات متعلقة بالدفاع وترتبط مسارات الدفاع في النباتات بقوة بأربعة مركبات وهي الساليسليك (SA) والإيثيلين (ET) وحامض الجاسمونيك (JA) وحامض الأبسيسيك (ABA) (Caarls et al., 2015).

يمكن أن يؤدي تحفيز مسار SA إلى استجابات دفاعية موضعية ونظامية داخل النبات عندما تتعرض النباتات للهجوم من قبل الميكروبات ومسببات الأمراض إذ يمكن لمستقبلات النبات أن تكتشف الأنماط المحددة لمسببات الأمراض والميكروبات التي يمكنها بدورها تحفيز

H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> ، بواسطة خلايا البشرة الموجودة أسفل الموقع الذي تم محاولة اختراق الفطريات لمنع دخول مسببات الأمراض ((Zeyen et al., 2002)). كما وجد أن حامض السالسلينك يؤدي إلى تجمع بيروكسيد الهيدروجين H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> وإنزيم peroxidase والذي له تأثير كبير في تحلل جدران الخلايا الفطرية كما يعمل على زيادة سمك جدران خلايا النبات العائل عن طريق زيادة مادة اللكتين (Matheron, 2001).

أشار Ryals et al (1994) أن عمل حامض السالسلينك مبني على أساس ارتباط الحامض بأنزيم الـ Catalase وبذلك يثبط عمله مما يؤدي إلى زيادة تركيز بيروكسيد الهيدروجين (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) الذي يعمل على إستحداث البروتينات المرتبطة بالأمراض ومنها الـ Chitinases و Glucanase - 3, B-1 اللذان لهما نشاط عال في تحلل الجدار الخلوي للخلايا الفطرية. يمكن لحامض السالسلينك أن يحفز المقاومة ضد مدى واسع من مسببات الأمراض من خلال تحفيز جينات SAR (Métraux et al., 1990). تشير مجموعة من الأدلة إلى أن SA ضرورية ليس فقط لتأسيس الدفاع الموضعي للنبات ولكن أيضاً لحماية الأنسجة السليمة المجاورة أثناء الإصابة ويتم تحقيق ذلك عن طريق إرسال إشارات من الأجزاء المصابة إلى الأجزاء السليمة.

هناك العديد من الدراسات التي أشارت إلى أن تعرض النباتات لمسببات الأمراض قد يمنح الحماية من الإصابة الثانوية وأول الدراسات قام بها Ross عام 1960 الذي أشار إلى أن إصابة نبات التبغ المحلي بفيروس التبغ (TMV) منحت مقاومة موضعية وجهازية كبيرة لتلقيح TMV الثانوي. أطلق Ross على هذه المقاومة المكتسبة النظامية المستحثة استجابة المقاومة الكاملة systemic acquired resistance (SAR) لأنها كانت واضحة في الأوراق بعيداً عن موقع التلقيح الأساس Ryals et al., (1994). تكون استجابة المقاومة فعالة ضد مجموعة متنوعة من مسببات الأمراض كالفطريات ((Kadioglu et al., 2011)). وأن مسببات الأمراض التي لا تسبب تلف الأنسجة يمكنها أيضاً تنشيط SAR. وأظهرت دراسات أخرى أن تحفيز SAR مصحوب بانتاج ما يقرب من اثنتي عشرة عائلة من البروتينات الأساسية والحامضية القابلة للذوبان تسمى البروتينات المرتبطة بالأمراض Pathogenesis-Related proteins (PR)؛ تم توصيف الجينات المشفرة لهذه البروتينات ويتم تحفيز معظمها خلال SAR ، على الرغم من أن بعض بروتينات SAR لها نشاط ضعيف مضاد للميكروبات بشكل مباشر إلا أنها لها تأثير قوي في تحفيز SAR (Vanlerberghe and McIntosh, 1997).

المناعة المحفزة بالنمط Pattern Triggered Immunity (PTI) (Maruri-López et al., 2019). واذ تم تثبيط PTI بواسطة مسببات المرضية يمكن للنباتات الاعتماد على مستوى إضافي من الدفاع في جهاز المناعة المحفز Effector Triggered Immunity (ETI). وتؤدي هذه الدفاعات إلى موت الخلايا المبرمج في موقع الإصابة المنظم بواسطة جينات مقاومة نبات معينة وتسمى فرط الحساسية (HR) (Maruri-López et al., 2019). يشترك SA في التوسط في كل من استجابات PTI و ETI وهو مكون ضروري للمقاومة النظامية المكتسبة (Klessig et al., 2018).

في السنوات الأخيرة تم استغلال الاستجابات الدفاعية للنبات للسيطرة على أمراض النبات وهي من أكثر الاستراتيجيات الواعدة في الإدارة المتكاملة للأمراض (Poland et al., 2009). تم الكشف عن جينات المقاومة الرئيسية الخاصة بالمقاومة (R) التي توفر مقاومة كاملة فضلاً إلى مواضع السمات الكمية (QTLs) التي توفر مقاومة جزئية لكن دائمة للأمراض (sato et al., 2001). بغض النظر عن نوع المقاومة الخاصة بالجينات أو الجزئية فإن تنظيم مثل هذه الاستجابة الدفاعية يعتمد بشكل اساس على تراكم هرمونات نباتية معينة يتم التحكم فيها بعناية من قبل النبات العائل عند الإصابة بمسببات الأمراض أثناء المقاومة بواسطة الجين R ضد مسببات الأمراض ذات التغذية الحيوية Biotrophic ينتج سريعاً الأنواع الأوكسجين التفاعلية Reactive oxygen species (ROS) في موقع غزو الممرض التي تسبب استجابة شديدة الحساسية (HR) (Pieterse et al., 2009). في الوقت نفسه يتم تنشيط المقاومة النظامية للأجزاء البعيدة من النبات من خلال مسار الإشارات الذي يتوسطه حامض الساليسيليك (SA) والمعروف باسم المقاومة الجهازية المكتسبة (SAR) مما يؤدي إلى تحفيز العديد من الجينات المرتبطة بالأمراض (PR) والتي يُعتقد أنها تساهم في مقاومة المرض كما تساهم في تقوية جدار الخلية من خلال تخليق الكالوس callose والحليمة papilla وتراكم مجموعة واسعة من المركبات المضادة للميكروبات مثل الفايثوأكسينات phytoalexins والبروتينات المرتبطة بالأمراض PR-proteins (et al., 2005). أن بروتينات PR تلعب أدواراً مهمة في الدفاع عن النبات ضد الاجهادات الحيوية وغير الحيوية (Uddin et al., 2003). كما تم توثيق الأدوار الوقائية للعديد من بروتينات PR من خلال تراكمها في الحليمات (تركيبات جدار الخلية). يتميز تكوين الحليمة بالترسيب الموضعي للكالوس والمكونات الأخرى بما في ذلك بيروكسيد الهيدروجين

أن SA وشبكات الإشارات ذات الصلة بما في ذلك تحفيز البروتين المرتبطة بالأمراضية (PR1) والاتصال بالهرمونات النباتية الأخرى تلعب دوراً محورياً في تنشيط مقاومة الشاي ضد مرض الأنثراكنوز (War et al., 2011). تم تقييم تأثير حامض الساليسيليك على تطور مرض بقعة الأوراق الرمادية في عشبة الشجر المعمرة (*Lolium perenne* L.) الناتجة عن *Magnaporthe oryzae* اذ انخفض معدل حدوث مرض وشدته بشكل كبير عند معاملة النباتات بـ SA. تم ربط تراكم SA الذاتية والتعبير العالي عن الجينات المرتبطة بالأمراضية (PR-1 و PR-3.1 و PR-5) بتلقيح النباتات بواسطة *M. oryzae*. وأظهرت الملاحظات المجهرية للأوراق الملقة بـ *M. oryzae* ازدياد ترسب الكالوس في مواقع الاختراق في النباتات المعالجة SA مقارنة بالنباتات في معاملة السيطرة. تشير هذه النتائج إلى أن الحث المبكر والعالي لهذه الجينات بواسطة محفزات المقاومة النظامية قد يزود النباتات بميزة كبيرة للدفاع ضد العدوى *M. oryzae* (Rahman et al., 2014). ان Shi et al (2019)، أول من أظهر استجابات جينات التخليق الحيوي - SA والوظائف الجزيئية - SA لمرض الأنثراكنوز في نباتات الشاي هذا المرض ناتج عن فطريات *Colletotrichum* وقد يتسبب في فقدان 5-20% من محصول الشاي.

بينت الدراسات التي قام بها *et al.*, (1993) Gaffney و *Durner et al.*, (1997) دور حامض الساليسيليك في انتقال إشارات المقاومة الجهازية في جينات النباتات وتوزيعها وقد يعمل حامض الساليسيليك كناقل للأيونات المعدنية من خلال الارتباط بالبروتينات المتعلقة بالأمراضية وينتج من ذلك تكوين الفينولات ذات الجذور الحرة الناتج من تداخل حامض الساليسيليك مع انزيمات الـ *Catalase* وأنزيمات *Oscorbic peroxidase* التي تحفز المقاومة الجهازية في النبات. أوضح *Spletzer and Enyedi*, (1999) أن معاملة جذور نباتات الطماطة بحامض الساليسيليك بتركيز 200 مايكرومول يعمل على استحثاث المقاومة ضد الفطر الممرض *Alternaria solani* المسبب لمرض اللبنة المبكرة إذ تضاعف محتوى الأوراق من حامض الساليسيليك 65 ضعفاً وذلك بعد 48 ساعة من المعاملة. وتوصل *El-Mougy*, (2004) إلى أن معاملة بذور اللوبيا بحامض الساليسيليك بمعدل 2 أو 3 غم / كغم بذور أو رش التربة بالحامض بتركيز 3 غم / لتر ماء أدت إلى خفض شدة الإصابة بمرض تعفن جذور اللوبيا المتسبب عن *R.solani* و *Fusarium* و *Sclerotium rolfsii* وخفض إصابة البادرات قبل البزوغ بالفطريات الممرضة إلى (4،12.5%) و (12،22.7%) و (24،

أن نسيج اللحاء قد ينقل الإشارة الجهازية في SAR قام Métraux وآخرون في عام 1990 بفحص إفرازات اللحاء من سيقان الخيار بعد إصابة الأوراق بمسببات الأمراض *Colletotrichum lagenarium* أو Tobacco Necrosis Virus وبعد الإصابة تم أخذ عصارة اللحاء وتجزئتها بواسطة HPLC والتي كشفت عن مستقلب مضيء يظهر أنه SA. حدثت الزيادة في تراكم اللحاء SA في وقت متأخر من تكوين الأعراض في الأوراق بعد إصابة *Colletotrichum lagenarium* أو Tobacco Necrosis Virus على النقيض من ذلك فإن الزيادة في مستويات SA سبقت التعبير عن SAR كما تم قياسها من خلال انخفاض في تكوين المسبب بعد تلقيح معاملة السيطرة بالمسبب *C. lagenarium*.

أن مستويات SA الذاتية تزداد في كل من الأوراق الأولية المصابة وبشكل منهجي في النبات قبل التعبير الجيني المستحث PR والتعبير عن SAR بما يتوافق مع الفرضية التي تقول أن SA يعمل كإشارة يسببها مسببات الأمراض والتي تؤدي إلى تنشيط SAR. تسبب العدوى الموضعية للنبات زيادة في مستويات SA داخل الورقة المصابة وبعد ذلك في النبات بأكمله ويمكن استئصال الورقة المصابة من النبات في وقت مبكر يصل إلى أربع ساعات بعد الإصابة ولا تزال الأوراق البعيدة غير المصابة تظهر تحفيزاً لـ SA مما يشير إلى أن الورقة الأولية قد صدرت الإشارة النظامية خلال هذه الفترة الزمنية ((Rasmussen et al., 1991). أن بروتين (SABP2) المرتبط بحامض الساليسيليك للتبغ هو جزء لا يتجزأ من المقاومة النظامية المكتسبة (SAR). SABP2 عبارة عن إسترات مثيل الساليسيلات (MeSA) الذي يحتوي على درجة عالية من الانجذاب إلى SA مما يثبط نشاط الاستريز الخاص به، نشاط *MeSA esterase* مطلوب في الأنسجة البعيدة للنباتات المصابة من أجل تحليل MeSA. (SAR) في النباتات هي حالة دفاع متصاعد توفر مقاومة طويلة الأمد وواسعة النطاق لمسببات الأمراض الميكروبية ويتم تنشيطها بشكل نظامي بعد الإصابة الأولية ((Durrant and Dong, 2004). أشار Mackowiak, (2000) أنه يمكن لحامض الساليسيليك أحداث تغييرات نوعية في نسيج الأوراق كما يقوم بنقل الإشارات الجينية ويؤدي دور الوسيط في الدفاع عن النبات ضد المسببات المرضية ويحث على إنتاج البروتينات المرتبطة بالأمراضية كما يساهم في اكتساب المقاومة الجهازية في النبات فعند إصابة جزء من النبات فإنه يكسب بقية الأجزاء المقاومة ضد الإصابة ويمكن أن ينتقل تأثيره إلى النباتات المجاورة عن طريق تحوله إلى استر طيار يدعى Methyl Salicylate.



النسبة المئوية لإنبات الأجسام الحجرية Sclerotia 26.67% و 66.67% عند التركيزين 200 و 250 ملغم / لتر على التوالي. أشار ماضي، (2013) أن استخدام حامض السالسليك بالتركيز 0.7 و 0.8 و 1 و 1.5 مولاري أدى إلى تثبيط نمو الفطر الممرض *R.solani* على الوسط الزرعي PDA الى 50.5 و 58 و 66.1 و 71.1% على التوالي.

#### 6. دور حامض *Glucosyl salicylic* في التحكم بمستويات حامض السالسليك :

يتزامن تراكم SA في الأوراق بعد الإصابة بالعوامل الممرضة ظهور مركب مرتبط به وهو حامض  $\beta$ -glucoside salicylic acid (SAG) (Raskin, 1995). تكون مستويات SAG منخفضة جدًا في حالة عدم وجود إصابة ولكن في الأنسجة المصابة يمكن أن تتجاوز عدة أضعاف كمية SA الحرة التي تتراكم. يتم تحفيز إنتاج SAG بواسطة UDP-glucose :glucose glucosyltransferase (SA-glucosyltransferase)  $\beta$ -GTase ، والذي يتم تحفيز نشاطه عن طريق ارتفاع مستويات SA داخل الأوراق المصابة (Enyedi and Raskin, 1993). إن وظيفة SAG غير معروفة جيدًا ولكنها قد تعمل على عزل SA الحر وبالتالي حماية الخلية من التأثيرات السامة المحتملة للتركيز العالية من SA. قد يعمل الاقتران أيضًا كآلية لإيقاف الاستجابات SA في الخلايا بعد مرور التحفيز التي تسببت في زيادة SA الخلوي بدلاً من ذلك قد يعمل تجمع SAG الذي يتراكم بعد الإصابة كخزان لـ SA يمكن تحريره عند هجوم الممرض. تم اقتراح هذا الاحتمال من خلال دراسات وضع العلامات التي أظهرت أن SAG قد تسلل إلى الفضاء الجوي للأوراق ليتم تحليلها بسرعة لتحرير SA التي يتم تناولها بعد ذلك بواسطة الخلايا الورقية حيث يتم تحويلها مرة أخرى إلى SAG عن طريق عمل  $\beta$ -GTase السيتوبلازمي (Hennig et al., 1993). أظهرت هذه الدراسات أن نشاط SAG hydrolase يقع في اللحاء بينما يحدث تراكم SAG في السيتوبلازم أو الفجوة. قد يوفر فصل SAG و hydrolase في حجرات خلوية مختلفة آلية للإنتاج السريع لـ SA في الأنسجة التي تتعرض للهجوم حيث قد يسمح تسرب الغشاء أو تحلل الخلية باختلاط المادة الأساس و hydrolase. قد تحرر هذه الآلية SA في موقع الهجوم مما يوفر وسيلة يمكن للنبات من خلالها شن استجابة سريعة وعدوانية لهجوم ثانوي من قبل مسببات الأمراض.

#### 7. الحث الخارجي لحامض السالسليك لمكافحة مسببات الأمراض:

31.6% على التوالي وذكر El-Fiki et al., (2004) أن استخدام حامض السالسليك بتركيز 4 مايكرومول أدى إلى تحفيز المقاومة الجهازية ضد مرض التعفن الفحمي في نبات السمسم المتسبب عن *M. phaseolina*. وذكر Matheron (2001) أن حامض السالسليك يؤدي إلى تجميع بيروكسيد الهيدروجين  $H_2O_2$  وانزيم Peroxidase والذي له تأثير كبير في تحلل جدران الخلية الفطرية كما يعمل على زيادة سمك جدران خلايا النبات العائل عن طريق زيادة مادة اللكنين. وكذلك يعمل حامض السالسليك على تحفيز الجينات المسؤولة عن المقاومة في النبات ضد العديد من مسببات المرضية النباتية إضافة إلى زيادة تحمل النبات للإجهادات اللاحيوية المختلفة (Uquillas et al., 2004).

أستنتج Saikia et al., (2003) أن إصابة بادرات الحمص بالفطر *Fusarium oxysporum* المسبب للذبول قد أنخفض بنسبة 23% عند معاملة جذور البادرات بحامض السالسليك بتركيز 0.04 – 0.08 ملغم/لتر. ووجد أن إضافة حامض السالسليك بتركيز 50 و 100 و 200 ملغم/كغم تربة أدت إلى انخفاض شدة الإصابة بالفطر الممرض *R.solani* (حسان، 2005). كما أشارت الوندأوي، (2006) إلى أن استخدام حامض السالسليك بمعدل 1 ملي مول رشاً على نباتات التفاح المصابة بمرض تعفن الجذور قد أحدث خفضاً معنوياً في شدة الإصابة بالفطريات الممرضة المختبرة في الدراسة ومن ضمنها الفطران *R.solani* و *F.solani* إذ بلغت نسبة الإصابة فيهما 55.0 و 39.6% على التوالي قياساً بمعاملة المقارنة فطر ممرض بمفرده. كما توصل الخزرجي، (2007) إلى أن لحامض السالسليك كفاءة عالية في خفض معدل نمو الفطر *Pythium aphanidermatum* وزيادة نسبة التثبيط إذ بلغت 100%. كما ذكر المرياني، (2007) أن استخدام حامض السالسليك أدى إلى خفض النسبة المئوية لإصابة أوراق نبات الخيار بالفطر *Peronospora cubensis* المسبب لمرض البياض الزغبي إلى 8.81% للأسابيع الخمسة على التوالي قياساً بمعاملة المقارنة حيث كانت النسبة المئوية للأوراق المصابة 38.94% وأثبت جاسم، (2007) أن معاملة نباتات الباقلاء المزروعة في تربة ملوثة بالفطر *R. solani* بحامض السالسليك أدت إلى تحفيز المقاومة الجهازية في النباتات المعاملة كما حسنت معظم مؤشرات النمو المدروسة كذلك وجد أن التراكيز العالية من حامض السالسليك لها تأثير تثبيطي للفطر الممرض على الوسط PDA حيث بلغ معدل نمو الفطر الممرض عند التركيزين 200 و 250 ملغم/لتر 4.6 و 1.2 سم على التوالي وأشار جاسم والكوراني، (2012) إلى أن التراكيز العالية من حامض السالسليك لها تأثير تثبيطي عال في الوسط الزرعي PDA إذ بلغت

البكتيرية والفطرية في الحقل آثاراً مفيدة في الحد من شدة المرض في بعض الحالات حتى تتجاوز الفوائد التي تراها معاملات مبيدات الآفات أن الحد من المرض نتيجة تحفيز SAR كان مرتبطاً في بعض الحالات بزيادة في الغلة (Vallad and Goodman, 2004). ومع ذلك فإن النتائج المفيدة لإدارة المرض من التطبيق الخارجي لـ SA ليست مضمونة إذ يمكن أن تعتمد النتائج على أنواع النباتات ومسببات الأمراض فمثلاً في مرض ذبول الفيوزاريوم *Fusarium oxysporum* مرض ذبول الفول السوداني في السيطرة على مرض بقعة الأوراق المتأخرة للفطريات بل وخلق تأثيرات غير مرغوب فيها وزيادة نمو الفطريات (Zhang et al., 2001) قد تعكس هذه النتائج غير المرغوب فيها نقصاً في فهم آليات الانتخاب.

### الاستنتاج Conclusions:

لقد وسع العقد الماضي بشكل كبير من معرفتنا للأدوار المتنوعة لحامض الساليسليك في العديد من الأنواع النباتية ويتمثل التحدي الحالي في فهم بنية وتعقيد ووظائف مسارات الإشارات التي تتحكم في استجابات SA، وكذلك كيفية تفاعل هذه المسارات مع مسارات الاستجابة الأخرى وكذلك دوره في مجال تفاعلات مسببات الأمراض النباتية. نأمل أن تجلب المراجعات والدراسات المنشورة هنا في مقال المراجعة هذا فهماً أوسع لدور حامض الساليسليك وإلقاء نظرة ثاقبة على مهامها المعقدة فضلاً إلى الاتجاهات الحديثة لأدواره الأخرى إذ لا تزال هناك فجوات وأسئلة مفتوحة تحتاج إلى استكشاف هذا الحامض بما في ذلك دوره في حماية النبات ضد الإصابات بالمرضات الفطرية.

### References:

Al-Khazraji, Y. I (2007). The effect of magnetized water and salicylic acid on the growth and protection of cucumber plants from infection with the pathogenic fungus *Pythium aphanidermatum* (Edson) fitz. Ph.D. thesis. college of Agriculture. Baghdad University. (In Arabic language).

تم استخدام التطبيق الخارجي لـ SA للحث على استجابات تكيفية في النباتات لكل من الإجهاد اللاأحيائي والحيوي (Kadioglu et al., 2011). تحفيز مسار SA له تداعيات واضحة على النباتات ومسببات الأمراض فوق وتحت الأرض وتؤدي ملاحظة هذه الأنواع من التأثيرات بشكل طبيعي إلى التفكير في إمكانية تطبيقها في الزراعة. استخدام مسار SA في الزراعة ضد الآفات ومسببات الأمراض بشكل عام له ثلاثة تطبيقات وهي (١) التطبيق الخارجي للمركبات التي تحفز مسار SA للدفاع المباشر عن النبات (٢) التعديل الجيني للنباتات لتغيير التعبير الدفاعي للنبات (٣) التطبيق الخارجي للمركبات المتطايرة ذات الصلة بـ SA (على سبيل المثال MeSA) لجذب الأعداء الطبيعيين الذين يتحكمون في الآفات الحشرية.

إن استخدام التطبيقات الخارجية للمركبات المحفزة على SA لاستنباط مسارات دفاعات النبات والحث على المقاومة وزيادة إشارات SA مهدت الطريق للنظر في استراتيجيات إدارة جديدة لمكافحة الآفات الزراعية ومسببات الأمراض. التطبيق الخارجي يمكن أن يتخذ العديد من الأشكال التي تشمل مجموعة واسعة من SA الاصطناعية التي يمكن أن تؤدي إلى SAR وتعزيز مقاومة النبات للممرضات (Tripathi et al., 2019). بالإضافة إلى الأمثلة المذكورة أعلاه أدى التطبيق الخارجي لـ MeSA في نبات *Nicotiana benthamiana* إلى زيادة المقاومة لاصابة البكتيريا الممرضة *Pseudomonas syringae* وعزز التطبيق المتكرر لـ MeSA هذه الاستجابة مما يشير إلى أن التطبيق الخارجي يمكن أن يحمل إمكانية إدارة مقاومة مسببات الأمراض (Song and Ryu, 2018). لا يمكن أن يكون لهذا النهج تأثيرات ملموسة على أمراض النبات فحسب بل قد يؤدي أيضاً إلى زيادة الغلة في بعض أنظمة المحاصيل ويمكن أن يكون للتطبيق الخارجي للنواتج تأثيرات مفيدة لإدارة المحاصيل يمكن مقارنتها بمبيدات الآفات (Vallad and Goodman, 2004). في العديد من المحاصيل الزراعية المهمة بما في ذلك المونكوت والديكوت يكون للحث الخارجي لـ SAR ضد مسببات الأمراض

Al-Mafriji, O.K. A. and Alshammari, L.M (2017). Effect of shading and spraying with Salicylic acid on the properties of yield for two varieties of potato. Journal of Agricultural Environmental and Veterinary Sci., 4( 1 ): 28-43. (In Arabic language).  
Al-Maryani, A. H (2007). Using Bion, salicylic acid, copper sulfate and

pesticides: Biocont - T and Sandozan in the control of downy mildew disease on cucumbers. Master's thesis. Technical College. Al-Musayyab. (In Arabic language).

**Al-Windawy, D. S (2006).** Detection and control of fungal root disease pathogens in apple trees, Master Thesis, College of Agriculture, University of Baghdad. (In Arabic language).

**Bektas, Y.(2015).** Eulgem, T. Synthetic plant defense elicitors. *Front. Plant Sci.* 2015, 5, 804.

**Caarls, L., Pieterse, C.M. and Van Wees, S.C (2015).** How salicylic acid takes transcriptional control over jasmonic acid signaling, *Frontiers in Plant Science*, 6, 170.

**Conrath, U. et al. (2001)** . priming as a mechanism in induced Systemic resistance of plants . *European Journal of plant pathology* 107 , 117 – 119 .

**Dang, J (1998).** Innate immunity. Plant just say NO to pathogens. *Nature* 1998; 394:525-7.

**Darby, R.M. ; et al.(2000).**Cell – specific expression of salicylate hydroxylase in an attempt to separate localized HR and systemic signaling establishing SAR in tobacco . *Molecular plant pathology* , 1 , 115 – 124 .

**Dean , R. A. and Ku, c , J (1986)** .Induced systemic protection in cucumber : the source of signal. *physiol. Mol. Plant pathol.* 28 : 227 – 233

**Delaney, T. P (2015).** Salicylic Acid. book, Department of Botany and Agricultural Biochemistry, University of Vermont, Burlington, VT 05405, USA.

**Dempsey, D.A., Klessing, D.F(1994).**Salicylic acid, active oxygen species and system acquired resistance in plants. *Trends Cell Biol* 1994; 4:334-8.

**De Sain, M. and Rep, M (2015).** The role of pathogen-secreted proteins

in fungal vascular wilt diseases, *Int J Mol Sci*, 16, 23970-23993.

**Dik, A (2002).** Epidermal cell papillae. Pages 107-125 in: *The Powdery Mildews: A Comprehensive Treatise*. R. R. Belanger, W. R. Bushnell, A.J. Dik, and T. L. W. Carver, eds. American Phytopathological Society, St.Paul, MN.

**Durner, J., Shah, J., Shah, J., and Klessing, D. F (1997).** Salicylic acid and disease resistance in plant. *Trends in plant science* 2: 266: 274.

**Durrant, W. E. and Dong, X (2004).** *Annu. Rev. Phytopathol.* 42, 185–209

**Rahman, A., Kuldau, G. A., and Uddin, W( 2014).** Induction of salicylic acid–mediated defense response in perennial ryegrass against infection by *Magnaporthe oryzae*. *Phytopathology* 104:614-623.

**Durrant, W.E., Dong, X (2004).** Systemic acquired resistance. *Annu. Rev. Phytopathol.* 42, 185–209.

**El-Fiki, A.I.I., Mohamed, F.G., El-Deeb, A.A., Khalifa, M.M (2004).** Some applicable methods for controlling sesame charcoal rot disease (*Macrophomina phaseolina*) under greenhouse conditions. *Egypt. J. Phytopathol.*, 32:87-101.

**El-Mougy, N (2004).** Preliminary of Salicylic Acid and Acetylsalicylic Acid Efficacy for Controlling Root Rot Disease of Lupin under Greenhouse Conditions. *Egypt. J. Phytopathol.*, 32: 11-21.

**Enyedi, A.J., Raskin, I (1993)** .Induction of UDP-glucose: salicylic acid glucosyltransferase activity in tobacco mosaic virus-inoculated tobacco (*Nicotiana tabacum*) leaves. *Plant Physiol* 101: 1375-1380.

**Gaffney, T., L. Friendrich, B. Vernooij, D. Negrotto, G. Nyeis. Uknes, E. Ward, H Kessman, Kyals, J(1993).** Requirement of salicylic acid for the induction of acquired resistance *science* 261: 754 – 756.

**Glazebrook, J (2005).** Contrasting mechanisms of defense against



biotrophic and necrotrophic pathogens. *Annu. Rev. Phytopathol.* 43:205-227.

**Hassan, A. K (2005).** Evaluation of the effectiveness of some inducing agents and pesticides in protecting cucumber plants from infection with the fungus *Pythium aphanidermatum*, Master's thesis - College of Agriculture - University of Baghdad. (In Arabic language).

**Hayat, S., Ahmad, A ( 2007).** Salicylic acid: a plant hormone, Springer (ed) dortrecht, the Netherlands.

**Hayat, Q., Hayat, S., Irfan, M., Ahmad, A (2010).** Effect of exogenous salicylic acid under changing environment: A review. *Environ. Exp. Bot.* 2010, 68, 14–25.

**Henry, E., Yadeta, K.A., Coaker, G (2013).** Recognition of bacterial plant pathogens: Local, systemic and transgenerational immunity. *New Phytol.* 2013, 199, 808–815.

**Ishii, H., Tomita, Y., Horio, T., Narusaka, Y., Nakazawa, Y., Nishimura, K., Iwamoto, S (1999).** Induced resistance of acibenzolar-S-methyl (CGA 245704) to cucumber and Japanese pear diseases. *Eur. J. Plant Pathol.* 1999, 105, 77–85.

**Jack, D.B (1997).** One hundred years of aspirin. *Lancet* 350: 437-439.

**Jassim, N. S (2007).** Study of the disease of root and stem rot of the bean crop caused by the fungus *Rhizoctonia solani* Kuhn in Basra province and its biological and chemical control. PhD thesis. College of Agriculture. University of Basra. (In Arabic language).

**Jassim, N. S. and Al-Korani, J. T (2012).** Effect of salicylic acid on the fungus *Macrophomina phaseolina* (Tassi) goid and the development of charcoal rot disease on the sunflower plant *Helianthus annuus* L. *Basra Journal of Agricultural Sciences.* 71-58: (2)25. (In Arabic language).

**Hennig, J., Malamy, J., Gryniewicz, G., Indulski, J., Klessig, D.F (1993).** Interconversion of the salicylic acid signal and its glucoside in tobacco. *Plant J* 4: 593-600.

**Kachroo, P. ; et al . (2001) .** A fatty acid desaturase modulates the activation of defense signaling pathways in plants . proceedings of Natural Academy of Science U.S.A. , 98 , 9448 – 9453 .

**Kadioglu, A. Saruhan, N. Sağlam, A. Terzi, R. Acet, T (2011).** Exogenous salicylic acid alleviates effects of long term drought stress and delays leaf rolling by inducing antioxidant system. *Plant Growth Regul.* 2011, 64, 27–37.

**Kessmann, H. et al. (2001).** Systemic activated resistance. A new technology for plant disease control . *Pesticide outlook* , 7 ( 3 ) : 10 – 13 .

**Khan, M.I.R., Fatma, M., Per, T.S., Anjum, N.A., Khan, N.A (2015).** Salicylic acid" induced a biotic stress tolerance and underlying mechanisms in plants. *Frontiers in Plant Science* 6, Article 462.

**Klessig, D.F. Choi, H.W. Dempsey, D.A (2018).** Systemic acquired resistance and salicylic acid: Past, present, and future. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 2018, 31, 871–888.

**Kumar, D., Haq, I., Chapagai, D., Tripathi, D., Donald, D., Hossain, M., Devaiah, S (2015).** Hormone signaling: Current perspectives on the roles of salicylic acid and its derivatives in plants. In *The Formation, Structure and Activity of Phytochemicals*; Springer: Berlin/Heidelberg, Germany, 2015; pp. 115–136.

**Kumar, D., Haq, I., Chapagai, D., Tripathi, D., Donald, D., Hossain, M., Devaiah, S (2015).** Hormone signaling: Current perspectives on the roles of salicylic acid and its derivatives in plants. In *The Formation, Structure*



and Activity of Phytochemicals; Springer: Berlin/Heidelberg, Germany, 2015; pp. 115–136.

**Lawton, K.K., Weymann, L., Friedrich, B., Vernooij, S. U., Ryals, J. (1995).** Systemic acquired resistance in *Arabidopsis* requires Salicylic acid but not ethylene, *Mol. plant – Microb. Inter. Act.* 6 : 863 – 870 .

**Lu, H., Greenberg, J.T. Holuigue, L. (2016).** Salicylic acid signaling networks. *Front. Plant Sci.* 7, 238.

**Mackowiak, P. A (2000 ).** Brief history of antipyretic therapy“. *Clinical.*

**Madhi, Q. H (2013).** Evaluation of the efficiency of salicylic acid and some biological factors in controlling okra root rot disease caused by the fungus *Rhizoctonia solani* Kuhn (1858). Master Thesis. college of Agriculture. Basrah university. (In Arabic language).

**Matheron, M (2001).** Modes of Action for plant disease management chemistries. Annual desert vegetable crop workshop.

**Maruri-López, I., Aviles-Baltazar, N.Y. Buchala, A. Serrano, M (2019).** Intra and extracellular journey of the phytohormone salicylic acid. *Front. Plant Sci.* 2019, 10.

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

**Pavle, R., Slavimir, V., Nenad, S., Dušan, S., Ivan, I., Darko, L., Dušica, R., Nebojša, R (2015).** The Beneficial Biological Properties of Salicylic Acid. *Acta facultatis medicae Naissensis*. 32(4):259-265.

**Pieterse, C. M. J., Leon-Reyes, A., Van der Ent, S., and Van Wees, S. C.M (2009).** Networking by small-molecule hormones in plant immunity. *Nat. Chem. Biol.* 5:308-316.

**Poland, J. A., Balint-Kurti, P. J., Wisser, R. J., Pratt, R. C., and Nelson, R.J. (2009).** Shades of gray: the world of quantitative disease resistance. *Trends Plant Sci.* 14:21-29.

**Raskin, I (1995) .** Salicylic Acid. In PJ Davies, ed, *Plant Hormones, Physiology, Biochemistry and Molecular Biology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 188-205.

**Rasmussen, J.B., Hammerschmidt, R., Zook, M.N (1991) .** Systemic induction of salicylic acid accumulation in cucumber after inoculation with *Pseudomonas syringae* pv *syringae*. *Plant Physiol* 97: 1342-1347.

**Rivas-San Vicente, M., Plasencia, J (2011).** Salicylic acid beyond defence: Its role in plant growth and development. *J. Exp. Bot.* 62, 3321–3338.

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

**Ryals, J., Lawton, K.A., Delaney, T.P., Friedrich, L., Kessmann, H., Neuenschwander, V. et al. (1994).** Signal transduction in systemic acquired resistance. *proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92 : 4202 – 4205 .

**Saikia, R., Singh, T., Kumer, R., Srivastava, J., Sirvastava, A. K., Singh, K., Arora, D.K (2003).** Role of salicylic acid in systemic resistance induced by *Pseudomonas fluorescens* against *Fusarium oxysporium* f. sp. *ciceri* in chickpea. *microbiology Research*, 158: 202 – 213. *Infectious Diseases* , 31:154-156, .

**Sato, K., Inukai, T., Hayes, P. M (2001) .** QTL analysis of resistance to the rice blast pathogen in barley (*Hordeum vulgare*). *Theor. Appl. Genet.* 102:916-920.

**Shah, J (2003).** The salicylic acid loop in plant defense, *Curr Opin Plant Biol*, 6, 365-371 .

**Shi, Y.-L. Sheng, Y.-Y. Cai, Z.-Y. Yang, R. Li, Q.-S. Li, X.-M. Li, D. Guo, X.-Y.**

- Lu, J.-L., Ye, J.-H. et al. (2019).** Involvement of salicylic acid in anthracnose infection in tea plants revealed by transcriptome profiling. *Int. J. Mol. Sci.* 20, 2439.
- Song, G.C., Ryu, C.M (2018).** Evidence for Volatile Memory in Plants: Boosting Defence Priming through the Recurrent Application of Plant Volatiles. *Mol. Cells* 2018, 41, 724.
- Spletzer, M. E., Enyedi, A. J. (1999).** Salicylic acid induces resistance to *Alternaria solani* in hydroponically grown tomato. *Phytopathology*. 89: 722-727.
- Stanley, P., Hegedus, R (2000).** Aspirin – the first hundred years. *Biologist* 2000; 47: 269-71.
- Sticher, L., Mauch-Mani, B., Métraux, J.P (1997).** Systemic acquired resistance. In RK Webster, ed, *Annu Rev Phytopathol*, Vol 35. Annual Reviews Inc., Palo Alto, pp 235-270.
- Tibor, J., Gabriella, S. and Magda, P (2020).** Salicylic Acid Signalling in Plants. *Int. J. Mol. Sci.* 2020, 21, 655.
- Tripathi, D., Raikhy, G., Kumar, D (2019).** Chemical elicitors of systemic acquired resistance-salicylic acid and its functional analogs. *Curr. Plant Biol.* 2019, 17, 48–59.
- Uddin, W., Viji, G., and Vincelli, P (2003).** Gray leaf spot (blast) of perennial ryegrass turf: an emerging problem for the turfgrass industry. *Plant Dis.* 87:880-889.
- Uquillas, C., Letelier, I., Blanco, F., Jodana, X., Holoigue, L (2004).** NPRI – independent activation of immediate early salicylic acid – response genes in *Arabidopsis*. *Mol. Plant. Microbe Interact.* 17 : 34 – 42.
- Vallad, G.E., Goodman, R.M (2004).** Systemic acquired resistance and induced systemic resistance in conventional agriculture. *Crop Sci.* 44, 1920–1934.
- Vanlerberghe, G.C., McIntosh, L (1997).** Alternative oxidase: From gene to function. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 48: 703-734.
- Vidhyasekaran, P (2013).** PAMP signals in plant innate immunity: Signal perception and transduction, Springer Science & Business Media
- War, A.R., Paulraj, M.G., War, M.(2011).** Ignacimuthu S. Jasmonic acid-mediated induced resistance in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) against *Helicoverpa armigera* (Hubner) (Lepidoptera: Noctuidae). *J Plant Growth Regul.* 30:512-523;
- Wildermuth, M.C., Dewdney, J. W. G., Ausubel, F.M (2001).** Isochorismate synthase is required to synthesize salicylic acid for plant defence. *Nature* 414: 562-565.
- Zeyen, R., Carver, T. L., Lyngkjaer, M. F., Bélanger, R., Bushnell, W., and Reuveni, R., Agapov, V., R (1994).** Foliar sprays of phosphates induces growth increase and systemic resistance to puccinia sorghi in maize . *plant pathology* 43 , 245 – 50 .
- Zhang, S., Reddy, M., Kokalis-Burelle, N., Wells, L.W., Nightengale, S.P., Kloepper, J.W (2001).** Lack of induced systemic resistance in peanut to late leaf spot disease by plant growth-promoting rhizobacteria and chemical elicitors. *Plant Dis.* 2001, 85, 879–884.