اعداد:
د. نورس عبد الاله الكويتي
قسم وقاية النبات
كلية الزراعة-جامعة بغداد

حركة الفايروسات بين النباتات

تمتلك النباتات حاجز يمنع العدوى الفايروسية والذي يتمثل بجدار الخلية وذلك بسبب عدم قدرة الفايروس على اختراق طبقتي الكيوتكل والسيليلوز الموجودة في جدران خلايا النبات غير الممسوس (المخدوش او المجروح). يمكن للفايروسات من الدخول الى الخلايا اما عن طريق تجنب اختراق السطوح الخارجية لجدران الخلايا غير الممسوسة مثل الانتقال بالبذور او الاجزاء التكاثرية او خلال بعض الطرائق التي تتضمن الاختراق من خلال احداث الجروح في الطبقات السطحية مثل العدوى الميكانيكية او النقل بالحشرات وهناك تخصص عالٍ في الالية التي بوساطتها يمكن ان ينتقل اي فايروس بصورة طبيعية.

نقل الفايروسات النباتية

يعد النقل من الخصائص الاساسية للفايروسات كونها مسببات مرضية اجبارية التطفل لذا يتوجب عليها ان تنتشر من عائل حساس لأخر وكذلك ادخالها في خلية حية لغرض بقائها وديمومتها. وتتجلى اهمية تحديد وسائل نقل الفايروسات في:

- تشخيص الفايروس المسبب للمرض في حالة نقله من نبات مصاب الى اخر سليم
- كيفية انتشار الفايروس في الحقل الذي يساعد في عملية السيطرة على انتشارها
- تؤسس العلاقة البايولوجية التفاعلية بين الفايروس وناقله.
- الاهمية الكبرى للنقل الميكانيكي في دراسة الفايروسات مختبرياً

يمكن تمييز نوعين من النقل في فايروسات النبات:

1. النقل الافقي horizontal transmission : الذي يحدث من خلال النواقل والادوات الزراعية وانواع التلويث المباشر الاخرى.
2. النقل العمودي vertical transmission : الذي يحدث من خلال حصول النبات على العدوى من خلال الابوين اما من خلال التكاثر الخضري او التكاثر الجنسي من خلال البذور او حبوب اللقاح.

طرائق النقل Methods of transmission :

- العدوى بالعصير النباتي/النقل الميكانيكيTMV, PVY: Sap inoculation/ Mechanical
- النقل بالبذور وحبوب اللقاح BCMV :Seed transmission
- النقل بالأجزاء الخضرية والتطعيم PVY, PLRV, Fruit :Vegetative & graft transmission viruses
- النقل بالفطريات *Olpidium brassicae*: *Tobacco necrosis* (TNV) Fungal transmission *virus*
- النقل بالنيماتودا *Xiphinema index*: *Grapevine fan* (GFLP):Nematode transmission *leaf virus*
- النقل بالحامول CMV, TRV: Dodder transmission

- النقل بالحشرات Insect Transmission: PVY, CMV, BGMV
- النقل بالحلم Mite transmission: *Wheat streak mosaic virus* (WSMV)

وسيلة النقل[1]	التكرار النسبي[2]	مثال على الاجناس
الانسان	نادر	*Tobamovirus, Potexvirus*
الفطريات[3]	نادر	*Carmovirus,Tombusvirus, Ophiovirus, Furovirus, Bymovirus*
النيماتودا	قليل	*Nepovirus, Tobravirus*
الحلم	قليل	*Rymovirus, Pigeon pea sterility mosaic virus*
الثربس	قليل	*Tospovirus*
الخنافس	قليل	*Comovirus, Tymovirus*
الذبابة البيضاء[4]	كثير	*Begomovirus, Carinivirus*
قفازات الاوراق[4،5]	كثير	*Phytoreovirus, Mastrevirus, Tenuivirus*
المن	كثير(55%)[6]	*Potevirus, Luteovirus, Cucumovirus, Closterovirus*

1Refers to the main means of spread for most, or at least representative, viruses of the genera listed.
2 Refers to the relative incidence of the particular means of spread for plant viruses in general.
3 Fungi as used here includes Chytridiomycota and Plasmodiophorales (123).
4 These are insects of the Hemiptera order (formerly Homoptera), and feed by sucking sap from the phloem of the plant host. They are more highly evolved than insects with chewing and biting mouthparts. They have mouthparts called a stylet that contains canals through which food is ingested and saliva is egested.
5 Includes leafhoppers, plant-hoppers, and treehoppers.
6 "About 94% of the animals known to transmit plant viruses are arthropods, and 6% are nematodes. 99% of the arthropod vectors are insects and 55% of these are aphids. Of the 288 aphid species that had been tested as potential vectors by 1983, 277 had been shown to be able to transmit at least one plant virus, and most of these are in the *Aphidinae*"

النقل بالحشرات Insect transmission

الناقلVector : هي عوامل بايولوجية عديدة متنوعة تقوم بإدخال الفايروس الى النسيج النباتي و تعد الحشرات من اهم المجاميع التي تنقل الفايروسات اذ هناك سبع رتب من اصل 29 رتبة اخرى تتغذى على النبات تقوم بنقل الفايروسات وكالاتي:

- مستقيمة الاجنحة Orthoptera: حشرات قارضة يتغذى بعضها على النبات (يبلغ عدد الانواع الناقلة للفايروس27 نوع)
- جلدية الاجنحة Dermaptera :حشرات قارضة يتغذى القليل منها على النبات (يبلغ عدد الانواع الناقلة للفايروس1 نوع)
- حرشفية الاجنحة Lepidoptera :حشرات قارضة يتغذى العديد من يرقاتها على النبات (يبلغ عدد الانواع الناقلة للفايروس4 نوع)
- ثنائية الاجنحة Diptera : يتغذى القليل من يرقاتها على النبات (يبلغ عدد الانواع الناقلة للفايروس 2 نوع)

- هدبية الاجنحة Thysanoptera (الثربس Thrips): بعض منها متغذيات على النبات من خلال الخدش والامتصاص (يبلغ عدد الانواع الناقلة للفايروس 10 انواع)

- غمدية الاجنحة Coleoptera :حشرات قارضة يتغذى العديد منها على النبات وكالاتي:

Order, Suborder, Family	Common Name of Insect Group	No. Species Described	No. Vector Species	No. Viruses Transmitted
Chrysomelidae	Leaf beetle	20,000	48	30
Coccinellidae	Ladybird beetle	3,500	2	7
Cucurlionidae	Weevil	36,000	10	4
Meloidae	Blister beetle	2,100	1	1

- نصفية الاجنحة Hemiptera : تتغذى على النبات من خلال الامتصاص وتشمل:

I. تحت رتبة متباينة الاجنحة Heteroptera العوائل Myridae و Piesmatidae (4 انواع ناقلة تقريباً)

II. تحت رتبة متشابهة الاجنحة Homoptera وكالاتي:

Order, Suborder, Family	Common Name of Insect Group	No. Species Described	No. Vector Species	No. Viruses Transmitted
Auchenorrhyncha				
Cicadidae	Cicada	3,200	0	0
Membracidae	Treehopper	4,500	1	1
Cercopidae	Spittlebug	3,600	0	0
Cicadellidae	Leafhopper	15,000	49	31
Fulgoroidea	Planthopper	19,000	28	24
Sternorrhyncha				
Psyllidae	Psyllid	2,000	0	0
Aleyroididae	Whitefly	1,200	3	43
Aphididae	Aphid	4,000	192	275
Pseudococcidae	Mealybug	6,000	19	10

العلاقات بين الفايروسات النباتية والحشرات Relationships Between Plant and Insects Viruses

يعزى الاهتمام الفائق لنقل الفايروسات من نبات لأخر عن طريق اللافقاريات الى ناحيتين الاولى ان هذه النواقل توفر معلومات حول الطريقة الاساسية للانتشار الحقلي للعديد من الفايروسات التي تسبب خسائر اقتصادية عالية. اما الناحية الثانية فان هناك الكثير من الاهتمام حول العلاقات البايولوجية والجزيئية بين الفايروسات والنواقل وخاصة لبعض الفايروسات التي اظهرت انها تتضاعف في النواقل والتي تعد من الفايروسات النباتية والحيوانية معاً. وحتى بالنسبة لتلك الفايروسات التي لا تتضاعف في النواقل الحيوانية فان العلاقة عادة ما تكون اكثر من مجرد نقل سلبي بسيط متضمن للفايروس على بعض الاجزاء الخارجية للناقل (الدبوس الطائر "the flying pin"). ان عملية النقل بالنواقل اللافقارية هي عادة ما تكون ظاهرة معقدة تتضمن تفاعلات متخصصة بين الفايروس والناقل والنبات العائل مجتمعة مع تأثيرات الظروف البيئية. ان غالبية الدراسات المفصلة الخاصة بنقل الفايروسات وعلاقة الفايروس بالناقل تمت باستعمال حشرة المن كنموذج للدراسة. وان عدة اوجه تم وصفها وفقاً للنقل بالمن من الممكن تطبيقها على النقل بالنواقل العائدة للرتب الحشرية الاخرى. ان القاعدة العامة تنص على ان الفايروسات التي تنقل بطراز واحد من النواقل لا يمكن ان تنتقل بالطرز الاخرى. ولا يقتصر هذا التخصص العالي على مستوى طراز، عائلة ، جنس او نوع الناقل فقط بل يتعداه الى مستوى النوع البايولوجي ايضاً biotype. هنالك نوعان من التفاعلات الاساسية بين الفايروسات ونواقلها البايولوجية. اذ يمكن ان تكتسب الفايروسات داخلياً في الناقل ويصطلح عليها بالباقية persistent، او المنقولة داخلياً internally borne، او العابرة circulative و النوع الثاني انها قد لا تمر الى داخل النواقل ويصطلح عليها في مثل هذه الحالة بغير الباقية non-persistent او المحمولة خارجياً externally borne او غير العابرة non-circulative.

مبدئياً تتضمن دورة النقل transmission cycle ثلاث مراحل هي:

1. طور الاكتساب the acquisition phase والذي فيه يتغذى الناقل على النبات المصاب ويكتسب كمية فايروس وافية للنقل.
2. مدة الكمون the latent period والتي فيها يكون الناقل قد اكتسب كمية فايروس ملائمة ولكنه غير قادر على نقلها وتكون هذه المدة قليلة او معدومة بالنسبة للفايروسات المحمولة خارجياً.
3. مدة الاحتفاظ the retention period هي المدة الزمنية التي خلالها يتمكن الناقل من نقل الفايروس الى العائل السليم.

النقل غير الباقي Non-persistent Transmission في الحشرات

تم تسجيل حوالي اكثر من 300 نوع من الفايروسات المنقولة بالمن غالبيتها غير باقية النقل. تمتلك الاجناس الاتية اعضاء فايروسية مؤكدة تنتقل بطريقة غير باقية non-persistent manner من خلال من الخوخ الاخضر *Myzus persicae* وهي: *Closterovirus*, *Cucumovirus*, *Fabavirus*, *Macluravirus*, *Alfamovirus*, Caulimovirus و*Potyvirus*.

تتضمن هذه الاجناس فايروسات ذات جسيمات كروية وعصوية ذات جينومات DNA او RNA احادية، ثنائية وثلاثية ولا توجد فايروسات معروفة تنقل بطريقة غير باقية عن طريق قفازات الاوراق leafhoppers . تكتسب الفايروسات المنقولة بصورة غير باقية عادة بصورة سريعة من النباتات وخلال ثواني معدودة وخلال هذه المدة لا يخترق مسبار المن stylet مسافة اعمق من خلايا البشرة epidermal cells اما في حالة اختراقه مسافة ما بعد خلايا البشرة الى النسيجين الوسطي mesophyll والوعائي vascular tissue فان معدل النقل غير الباقي سوف ينخفض سريعاً. يعتقد ان سلوكية المن للإيجاد الاولي للعائل من خلال السبر الموجز short probing اختبار عينة خلايا البشرة ويلائم جيداً الية النقل هذه. وبما ان عملية التعيين هذه تكون مختصرة على النباتات غير العائلة للمن، فان الحشرة الناقلة للفايروسات بطريقة غير باقية لا تستعمر هذا النوع على الاغلب. ولا توجد مدة كمون خاصة بالفايروسات غير الباقية او قد توجد مدة قصيرة جداً وتبدأ حشرة المن الناقلة بفقدان قدرتها على العدوى حالاً بعد تغذية الاكتساب. يعتمد معدل فقد القدرة على العدوى على عوامل عدة بضمنها درجة الحرارة او حدوث التغذية على النباتات او تحت ظروف صناعية. كما قد تتباين السلالات المختلفة العائدة للفايروس نفسه في كفاءتها على النقل بنوع محدد من المن، اذ قد لا تنتقل بعض السلالات من خلال المن بصورة نهائية. و لا تتعارض السلالات المختلفة العائدة للفايروس ذاته والمنقولة بطريقة غير باقية عادة مع بعضها كما يحدث احياناً مع الفايروسات المتضاعفة. تتباين انواع المن بصورة عالية في عدد الفايروسات المختلفة القادرة على نقلها. بصورة مفرطة، من المعروف ان من الخوخ الاخضر يمتلك القدرة على نقل عدد كبير من الفايروسات المنقولة بطريقة غير الباقية في حين توجد انواع من اخرى تنقل فايروس واحد فقط. وقد تعكس هذه الفروقات مدى اختبار انواع المن المختلفة ولكن لا يوجد شك ان الاختلافات الحقيقية قد تحدث بصورة معكوسة. من بين الانواع التي تنقل فايروس معين قد يكون نوع واحد اكثرهم كفاءة على النقل من الاخر. مثلاً تم تسجيل فروقات في كفاءة نقل فايروس واي البطاطا Potato virus Y حتى في حالة توحيد معايير وقتي تغذية الاكتساب اختبار التغذية وهذا يعكس سلوك التغذية الاولي للأنواع المختلفة من المن على انواع نباتات الاختبار.

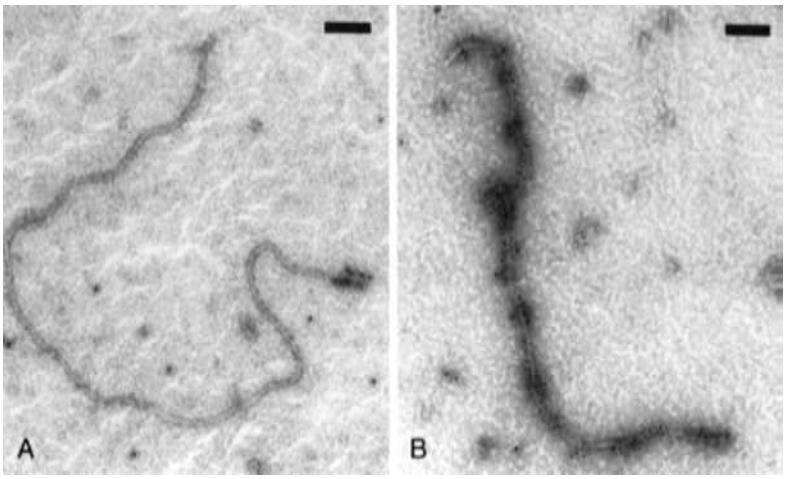
علاقات الناقل بالفايروس Virus-Vector Relationships

عندما يحط المن على ورقة فانه يقوم بإجراء سبر موجز داخل الورقة مستغرقاً وقت لا يتجاوز 30 ثانية على الاغلب. وهذا السلوك الاولي لحشرة المن يلائم الاكتساب السريع للفايروس المنقول بطريقة غير باقية. عند اجراء عملية اختبار عينة العصير من قبل حشرة المن على نبات مصاب بالفايروس سوف يحدث تلويث لنهايات اجزاء الفم stylet tips ، القناة الغذائية food canal و المعدة الامامية foregut. وتعد هذه من المواقع المفضلة للاحتفاظ بالفايروس الذي سوف يحقن بصورة متعاقبة في نبات سليم بعد عملية تغذية سبر استكشافية اخرى. وقد اظهرت الادلة الساندة ان القناة الغذائية في الفكوك العلوية هي المواقع التفضيلية للاحتفاظ بالفايروس الفعال المنقول بطريقة غير باقية ولكن يجب التذكر ان هذه الادلة تعرف مواقع تجمع الفايروس ولكن لا تعطي اي مؤشر على نقل الفايروس.

تتضمن تفاعل عملية النقل غير الباقي للفايروس وجود طورين: الاول هو الاحتفاظ بالفايروس على موقع متخصص والثاني هو تحرير الفايروس. تمتلك جميع الفايروسات المنقولة بطريقة غير باقية تركيب بسيط من الحامض النووي المحاطة بجسيمة متعددة الاوجه او عصوية الشكل بوساطة نوع او اكثر من البروتين.

لذا فان الغلاف البروتيني هو المتوفر لغرض اي تفاعل. تم تمييز صيغتان من التفاعل في طور الاحتفاظ: الاولى يظهر فيها تفاعل مباشر بين غلاف الفايروس وموقع الاحتفاظ في المن والثاني يتضمن بروتينات فايروس مشفرة غير تركيبية يطلق عليها المكون مساعد helper component او عامل النقل بالمن aphid transmission factor .

a. التفاعل المباشر للغلاف البروتيني Direct Capsid Interaction:
يعتقد ان نقل فايروسي موزائيك الجت Alfalfa mosaic virus (AMV) والخيار Cucumber mosaic virus CMV) يتضمن وجود صلات مباشرة ما بين الغلاف البروتيني ومواقع الربط في حشرة المن الناقلة. وتتمحور غالبية الادلة المفصلة فايروس CMV. اذ تم عزل كفاءة النقل بالمن للجسيمات الفايروسية المجمعة مختلفة الاصل بين جينومات وبروتينات اغلفة سلالتي CMV عالية النقل بالمن highly aphid-transmitted (HAT) وواطئة النقل بالمن (poorly aphid-transmitted PAT) من خلال مصدر الغلاف البروتيني. اذ تقترن الاختلافات في الاحماض الامينية بين الغلاف البروتيني لسلالتي HAT و PAT مع كل من قدرة النقل بالناقل وثباتية الجسيمات. كما يعتقد ان بروتين الغلاف الثانوي لفايروسات Closteroviruses الذي يغلف الجزء الطرفي فقط من الجينوم الفايروسية ليعطي جسيمات شبيهة بالأفعى ذات الاجراس "rattlesnake" انها تساهم في النقل بالمن.



"Rattlesnake" tails on *Citrus tristeza virus* particles. A. Particle gold-labelled with p27 (minor coat protein) antibodies; B. Particles gold-labelled with coat protein (p25) antibodies .Bars ¼ 100 nm.

b. التفاعل غير المباشر المتضمن المكونات المساعدة Indirect Interaction Involving Helper Components

تم دراسة التفاعلات المتضمنة المكونات المساعدة لمجموعتين من الفايروسات بالتفصيل وهما potyviruses وcaulimoviruses. تشفر المكونات المساعدة لمجموعة فايروس البطاطا واي من قبل الفايروس وتمتلك الخصائص الاتية ذات العلاقة بنقل الفايروس:

- قد يسمح اولا يسمح العامل المساعد لفايروس من مجموعة بوتي على النقل بالمن لفايروس بوتي اخر لدى اختباره في نظام اكتساب خارج الخلية *in vitro* acquisition system لذا فان هناك بعض التخصص في ظاهرة النقل هذه.
- يجب ان يكتسب المكون المساعد من قبل حشرة المن خلال او قبل اكتساب الفايروس. وفي حالة اكتسابه بعد الفايروس لا يحدث اي نقل.
- تمتلك المكونات المساعدة الخاصة بمجموعة Potyvirus اوزان جزيئية تتراوح ما بين 53 kDa و 58 kDaويتم قطعها انزيمياً من البروتين المتعدد الذي يشفره الفايروس بصفة منتوج والذي يمتلك فعاليات اخرى علاوة على امتلاكه فعالية المكون المساعد بضمنها فعالية انزيم تحطيم البروتين protease. لذلك يسمى HC-Pro.
- يمكن استعمال المكون المساعد المنقى لتسهيل نقل فايروسات مجموعة بوتي من خلال تغذية المن عبر الاغشية الصناعية.
- تظهر الصيغة الفاعلة بايولوجياً من المكون المساعد بهيئة جزيئتين مزدوجة dimer.

ومن خلال دراسة تأثيرات الطفرات في الغلاف البروتيني والمكون المساعد على النقل بالمن لفايروسات مختلفة عائدة لمجموعة -poty وضحت الصورة لبعض التفاعلات الجزيئية المتضمنة. الفرضية الحالية تشير الى ان المكون المساعد يكون جسر بين بروتين الغلاف للفايروس و مسبار المن. يقع ثلاثي الاحماض الامينية DAG (aspartic acid-alanine-glycine) قريباً من الطرف الاميني N-terminus من الغلاف البروتيني والمهمة في القدرة على النقل. تظهر عملية التطفيرMutagenesis ان كل من تسلسل DAG نفسه ومحتوى الاحماض الامينية المحيطة تؤثر على القدرة على النقل. كما اشارت التحليلات الكيميائية الاحيائية والمناعية ان منطقة N-terminal تقع على السطح الخارجي لجسيمة الفايروس. تم تشخيص منطقتين مهمتين في HC-Pro الاولى شخصت من خلال تسلسل الاحماض الامينية PKT (-proline-lysine-threonine) يبدو انها تساهم في التفاعل مع بروتين الغلاف. والثانية اصطلح عليها KITC (-lysine-isoleucine-threonine-cysteine) يبدوانها تساهم في الاحتفاظ بـ HC-Pro على مسابير حشرات المن. ولا توجد معلومات وافية عن ميكانيكية تحرير الفايروسات المنقولة بطريقة غير باقية من موقع الارتباط في مسبار المن ولكن اقترحت ثلاث فرضيات لذلك:

1. فرضية النقل الميكانيكيThe mechanical transmission theory : التي تقترح ان الفايروس يعدى ببساطة من خلال المسبار.
2. فرضية الالتهام –الاسترجاع The ingestion-egestion theory: في هذه الفرضية يتحرر الفايروس من خلال تأثير التقيؤ وافراز اللعاب.
3. نتيجة اندماج اقنية اللعاب والغذاء قرب طرف مسبار الفك العلوي يمكن تحرير الفايروسات المحمولة بالمسبار غير باقية النقل من خلال اللعاب لوحده.

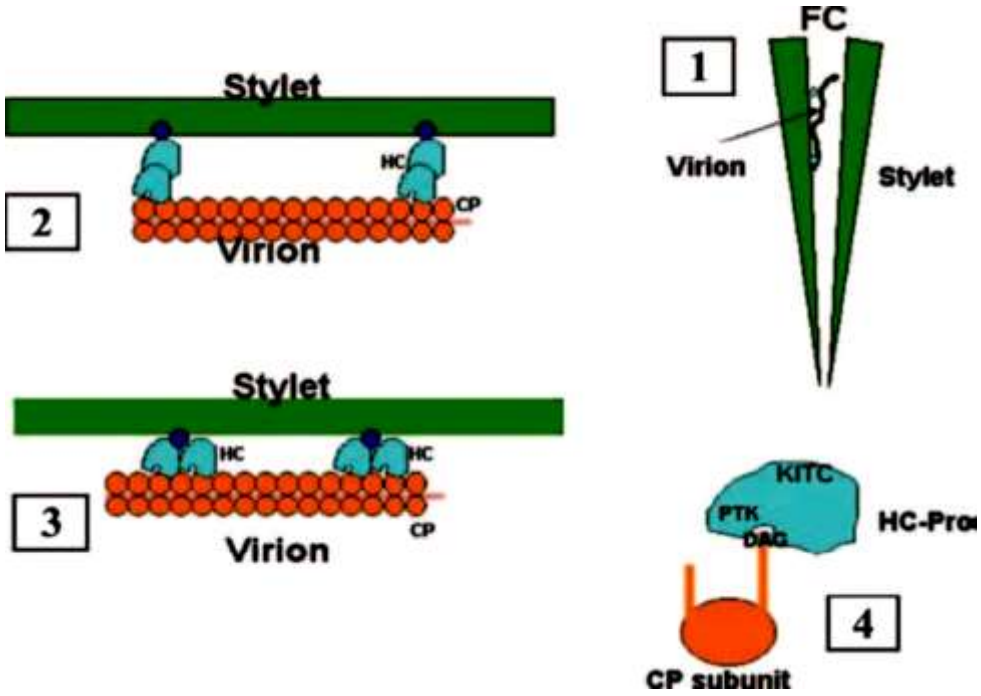
يتطلب فايروس موزائيك القرنابيط Cauliflower mosaic virus (CaMV) وفرضياً فايروسات الاخرى التابعة لمجموعته caulimoviruses وجود المكون المساعد او (عامل النقل بالمن) لدى نقله بحشرة من الخوخ الاخضر. يمتلك نظام المكون المساعد في CaMV المواصفات الاتية:

- كما هو الحال عليه في مجموعة فايروسات بوتي potyviruses يجب اكتساب المكون المساعد من قبل حشرة المن اما خلال او قبل عملية اكتساب الفايروس.
- يستطيع المكون المساعد للفايروسات الاخرى التابعة لمجموعة فايروس موزائيك القرنابيط من تكملة الخلل في المكون المساعد في CaMV.
- يتضمن نظام المكون المساعد في CaMV مساهمة اثنين من البروتينات غير الغلافية non-capsid proteins: نواتج جينات 18 (kDa) كيلو دالتون لجين ORFII (P2) و15kDa لجين ORFIII (P3).
- في الخلية المصابة يوجد P2 في الاجسام الضمينة البلورية الشفافة الكترونياً crystalline electro-lucent inclusion bodies و P3 يوجد مرافقاً لجسيمات الفايروس.
- يتفاعل P2 بشدة مع النبيبات الدقيقة مع موقع الارتباط في منطقتين :الاولى قرب الطرف النيتروجيني N-terminus والاخر قرب الطرف الكاربوني C-terminus.

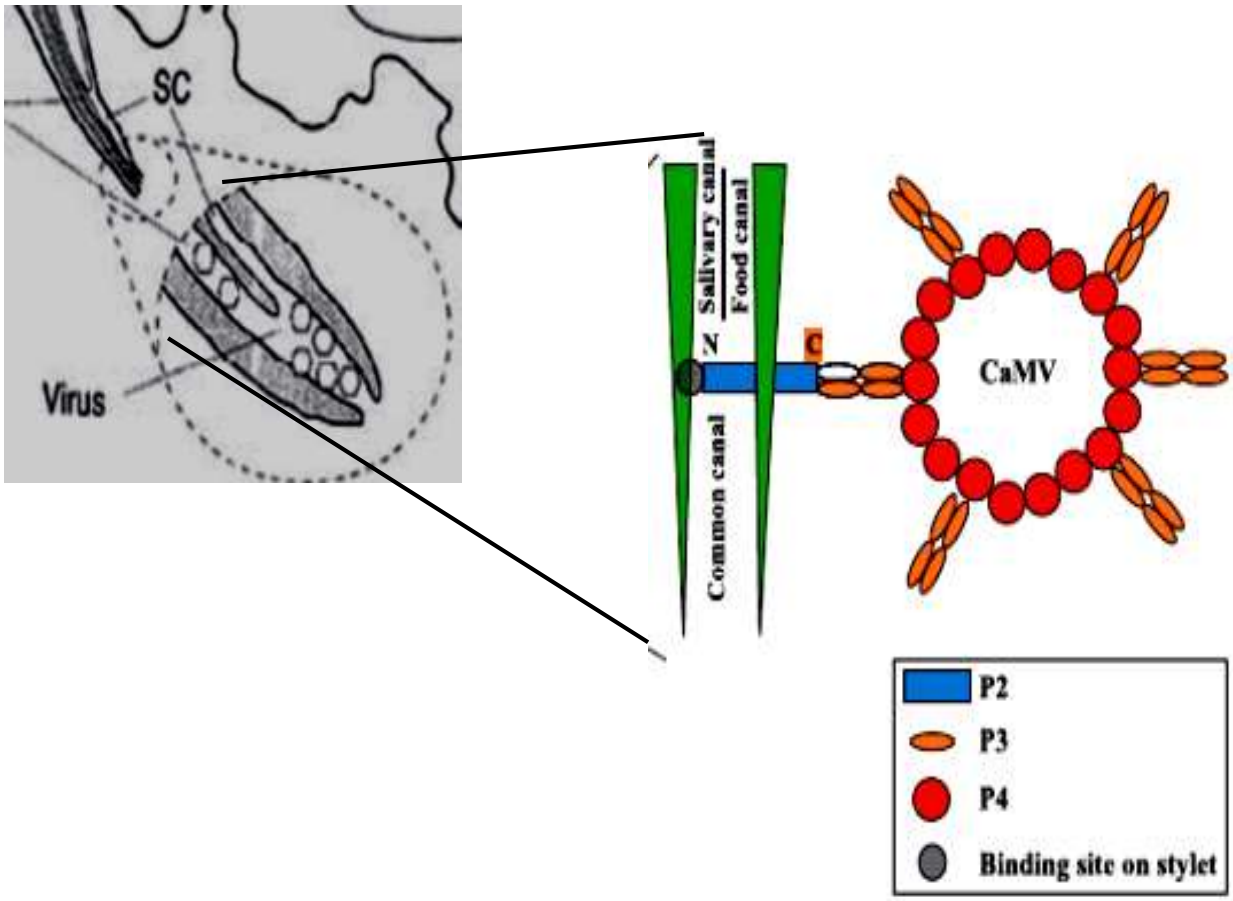
لذا يعد نظام المكون المساعد في CaMV اكثر تعقيداً منه في نظام potyviruses. يمكن ان ينقل الفايروس من نظام اكتساب خارج الخلية يحوي P2 تم تعبيره في فايروس حبيبي baculovirus-expressed و عصير من نبات معدى بسلالة ناقصة الـ P2 (P2-defective) ولكن ليس من فايروس منقى + P2، ومع ذلك من الممكن للفايروس ان ينقل عند اضافة P3 للفايروس المنقى. تقترح تنبؤات التركيب الثانوي لبروتين P2 وجود موقعين: طرف نيتروجيني تركيبه السائد من نوع بيتا β-sheet وطرف كاربوني تركيبه السائد حلزوني، ينفصل الموقعان بوساطة تركيب عشوائي افتراضي. يتفاعل موقع 61 حامض اميني في الطرف الكاربوكسيلي مع الفايروس المنقى جزئياً مع 30 حامض اميني في الطرف الاميني لـ P3 . تمحو الطفرات في موقع الطرف الاميني قدرته على تسهيل النقل ولكنها لا تؤثر على قدرته على الارتباط بالفايروس شبه المنقى. يقود هذا الى نموذج عمل نظام المكون المساعد فيCaMV .

يرتبط P3 الذي يشكل جزيئة رباعية tetramer الى غلاف الفايروس البروتيني المؤلف من P4 مع الطرف الكاربوكسيلي من P2 المرتبط بـ P3 . ويكمل الجسر بوساطة الطرف الاميني من P2 المرتبط ببروتين غير نشوي non-glycosylated protein مطمور في مصفوفة كايتين من قناة الغذاء /اللعاب العامة في مسبار المن. اما دور الفعالية الرابطة لـ P2 بالنبيبات الدقيقة مازال مجهولاً ولكنه لوحظ ان مواقع النبيبات الدقيقة الرابطة تتراكب مع مواقع P3والمن الرابطة . وكما هو الحال مع الفايروسات غير باقية النقل، لا يعرف شيء عن التفاصيل الجزيئية لتحرير الفايروس من ناقله، ولكن مع الاحتفاظ بالفايروس في قناة الغذاء/اللعاب المشتركة في طرف مسبار المن فانه يعتقد ان تحرير جسيمات الفايروس يمكن ان يتأثر بلعاب حشرة المن.

A


Stylet
HC
CP
2
Virion
Stylet
HC
HC
3
CP
Virion
FC
1
Virion
Stylet
KITC
PTK
DAG
HC-Pro
4
CP subunit

B


SC
Virus
Salivary canal
Food canal
N
C
Common canal
CaMV
P2
P3
P4
Binding site on stylet

موديل التفاعل ما بين الفايروس وعوامل النقل المساعدة والناقل

A: التفاعل الممكن ما بين HC-Pro رمح حشرة المن و الغلاف البروتيني لقايروس البوتي.
(1) موقع جسيمات الفيرونات اقرب الى القسم القمي لقناة الغذاء. (2) يفترض هذا الموديل ملازمة ما بين جزيئيتين من HC-Pro . يمكن ملاحظة ان احدى جزيئات HC-Pro ترتبط بمستقبل "receptor" غلى رمح حشرة المن في حين ترتبط جزيئة HC-Pro الثانية بالوحدة الثانوية للغلاف البروتيني. (3) يفترض الموديل ايضاً وجود دايمر او رابط ثنائي (dimer) لربط المستقبل على الرمح. تكون كل من جزيئات HC-Pro مرتبطة بالوحدات الثانوية للغلاف البروتيني. (4) وجود ربط تركيبي افتراضي بين صيغة (motif) PTK الخاص بـ HC-Pro و صيغة DAG الموجودة على الطرف النيتروجيني N-terminus من الوحدة الثانوية للغلاف البروتيني.

B: التفاعل المتضمن النقل بالمن لفايروس موزائيك القرنابيط Cauliflower mosaic virus (CaMV)
التفاعلات مابين جسيمة CaMV ورمح حشرة المن. يمثل N و C منطقتي الطرف النيتروجيني N-terminal والطرف الكاربوكسيلي C-terminal لبروتين P2 على الترتيب.

النقل الباقي في الحشرات Persistent Transmission by Insects

تنقل الفايروسات المنقولة بطريقة غير باقية عادة بنوع او انواع قليلة من المن. تنتج اعراض اصفرار والتفاف اوراق عند الاصابة بفايروسات منقولة بطريقة باقية. قد تتضاعف الفايروسات المنقولة بحشرات المن في داخل نواقلها وتسمى بالمتضاعفة (propagative) او قد لا تنقل فتسمى بالعابرة او المدورة (circulative). لكي يكون المن ناقلاً باي نوع من انواع العلاقة , يتوجب ان يكتسب الفايروس من خلال التغذية على النبات المصاب ويصل الى الغدد اللعابية الذي يكون عادة عبر اللمف الدموي hemolymph ليصبح منقولاً الى النبات السليم من خلال التغذية. لذا يتوجب على الفايروس ان يمر من خلال حاجزين على الاقل الاول جدار المعدة والثاني جدار الغدد اللعابية.

1. الفايروسات العابرة Circulative Viruses

i. خصائص الفايروسات العابرة : تفاعل الناقل Vector Interaction: يقتصر وجود الفايروسات العابرة عادة في نسيج اللحاء لذا يتوجب على الناقل ان يتغذى مدة اطول لاكتساب الفايروس. ان اكثر الفايروسات العابرة (الباقية) دراسة والتي لا توجد ادلة على تضاعفها داخل نواقلها هي مجموعة فايروسات الاصفرار Luteoviruses . ان الحد الادنى لاكتساب الفايروس قد يصل الى خمس دقائق ولكنه غالباً ما يكون عدة ساعات تعقبها فترة حضانة تستغرق 12 ساعة في الاقل بعدها يصبح الفايروس منقول بزمن ايصال العدوى تتراوح ما بين ايصال 10-30 دقيقة. تبقى حشرات المن قادرة على نقل الفايروس المكتسب لمدة تصل الى عدة ايام في الاقل. وكما ذكر سابقاً يتوجب على الفايروسات المنقولة بطريقة باقية عبور حاجزي المعدة و الغدد اللعابية في الاقل. ترافق جسيمات فايروس تقزم واصفرار الحبوب (*Cereal yellow dwarf virus*-RPV (CYDV-RPV مع اغلفة خلايا المعدة الخلفية hindgut لحشرة المن الناقلة *Rhopalosiphon padi* اذ تم اقتراح ان جسيمات الفايروس تدخل خلايا المعدة الخلفية من خلال النقل الخلوي نحو الداخل endocytosis الى النقر المغلفة coated pits والحويصلات المغلفة coated vesicles لتتجمع في الحويصلات

الانبوبية tubular vesicles والجسيمات الحالة lysosomes ومن ثم تتحرر الجسيمات الى التجويف الجسمي haemocoel من خلال الاندماج بالحويصلات الانبوبية مع الاغشية البلازمية القاعدية plasmalemma. تتألف الغدد اللعابية في المن من غدتين رئيستين وغدتين ثانويتين. تم مشاهدة جسيمات فايروس التفاف اوراق البطاطا *Potato leaf roll virus* في الصفيحة القاعدية والاغشية البلازمية الغمدية للخلايا اللعابية. كما وجدت الجسيمات في الحويصلات الانبوبية في السايتوبلازم قرب القنوات اللعابية وفي النقر المغلفة متصلة بغشاء القناة. تتمثل وظيفة الصفيحة القاعدية basal lamina واغشية البلازما القاعدية basal plasmalemma بكونها حواجز مستقلة لنقل تركيبات من- فايروس اصفرار luteovirus-aphid مختلفة. ومن خلال هذه الدراسات يظهر ان فايروسات الاصفرار تتخذ مسلك عبرٍ اثنان من حواجز الانسجة في حشرة المن النلقله لها من خلال الاندماج بالحويصلات المغطاة وتنتقل عبر الخلية او الخلايا. لذا تكون مواقع التفاعل الرئيسة لجسيمات الفايروس مع الغشاء البلازمي على جانب المعدة من خلايا جدار المعدة ومع غشائي البلازما على جانب الجوف الجسمي haemocoel لخلايا الغدد اللعابية الثانوية الذي يقترح وجود تفاعل وسطي متضمن لمستقبلات

receptor-mediated interaction. ونظراً لإمكانية نقل مجموعة فايروسات الاصفرار المنقاة بحشرة المن من خلال الاكتساب خارج الخلية (تغذية الحشرات عبر الاغشية) فانه من المحتمل عدم مساهمة بروتينات لا غلافية في عملية النقل. يتألف الكابسيد او الغلاف البروتيني من بروتين غلاف رئيسي وكمية ضئيلة من بروتين اكبر حجماً مترجم عابر للقراءة عبر كودون توقف لبروتين الغلاف. تكون جسيمات الفايروس التي تحتوي على بروتين الغلاف الرئيسي فقط دون بروتين عابر القراءة غير قابلة على النقل والذي يقود الى افتراض واسع الانتشار تطلب وجود لبروتين عابر للقراءة لغرض حدوث النقل بالمن. مع ذلك لا توجد صورة واضحة حول مكونات مجموعة فايروسات الاصفرار الخاصة بالتعرف المتضمن وجود المستقبلات receptor-mediated recognition. تظهر العديد من بروتينات حشرة المن التي تتراوح اوزانها الجزيئية من 31 الى 85 kDa بانها تتفاعل مع فايروسات الاصفرار في اختبارات خارج الخلية. كما تتفاعل المصول المضادة المحضرة ضد اثنين من هذه البروتينات وهي P31 و P44 بصورة متخصصة مع مستخلصات من غدد اللعاب الثانوية من حشرات المن الناقلة والذي يقترح ان هذين البروتينين قد يساهمان في التعرف المتخصص على فايروس الاصفرار luteovirus-specific recognition في ذلك الموقع.

ii. النقل المعتمد او الاتكالي Dependent Transmission كما هو الحال مع فايروسات معينة غير باقية النقل، تتطلب بعض الفايروسات باقية النقل عامل للنقل وفي مثل هذه الحالة يجب وجود فايروس في النبات قبل حدوث عملية النقل بالمن. يحدث هذا النوع من النقل المعتمد بفعل الخلط المظهري سوية خلال التضاعف لفايروسين في النبات منتجاً تغليف لجينوم لاحد الفايروسين بوحدات بروتين الغلاف للفايروس الاخر. تمتاز مجموعة الفايروسات الظليلة Umbraviruses بعدم قدرتها على تشفير بروتين الغلاف لذا ترافق فايروس اصفرار مساعد helper luteovirus لغرض نقلها بحشرة المن والذي يقوم افتراضياً بتزويدها ببروتين الغلاف والذي يمنحها خاصية النقل

بالمن. عادة ما يرافق كل نوع عائد لمجموعة الفايروسات الظليلة مع فايروس اصفرار محدد. تتميز هذه الانظمة بالمميزات الاتية:

- ينقل كلا الفايروسان بطريقة عابرة غير متضاعفة
- ان الفايروس المعتمد (umbravirus) له القدرة على الانتقال بالعصير او ميكانيكياً ولكن ليس للفايروس المساعد القدرة على النقل ميكانيكياً.
- ينتقل الفايروس المعتمد بالمن من مصادر نباتات حاوية على كلا الفايروسين فقط، وبمعنى اخر لا يستطيع المن الحامل للفايروس المساعد مسبقاً من نقل الفايروس المعتمد من نبات مصاب بهذا الفايروس (الفايروس المعتمد) فقط.
- تشير الادلة التي تم اثباتها في العديد من التجارب ان الفايروس المعتمد من الممكن نقله بحشرة المن الناقلة فقط عند رزم حامضه النووي RNA في ظرف (غلاف) بروتيني مصنع من بروتين الفايروس المساعد. ويتوجب حصول هذا الخلط المظهري في حالة النبات مزدوج الاصابة مثل اعتماد فايروس تورد فستق الحقل *Groundnut rosette virus* على RNA المرافق الخاص به علاوة على فايروس تورد فستق الحقل المساعد *Groundnut rosette assistor virus* للنقل بوساطة المن نوع *Aphis craccivora*

2. الفايروسات المتضاعفة Propagative Viruses

يمكن وصف الفايروسات المتضاعفة بانها فايروسات الحشرات التي تكيفت كي تصيب النباتات. تتضمن الفايروسات المتضاعفة عائلتين هما Reoviridae و Rhabdoviridae وجنسين Tenuivirus و Marafivirus تنتمي اليهم انواع فايروسية تتضاعف في نواقلها الحشرية العائدة الى قفازات الاوراق leafhopper بحيث لا يئثر تضاعفها على حشرة قفاز الاوراق. مع ذلك، ومن وجهة نظر الفايروس ان التضاعف داخل الحشرة الناقلة يحوز على صفتين او عاقبتين مهمتين هما:

- بقاء الناقل معدياً طيلة مدة حياته حال اكتسابه للفايروس
- ان التضاعف داخل الناقل غالباً ما يكون مترافقاً مع المرور او النقل عبر ذريته او اجياله اللاحقة (transovarial passage او transmisson).

ان تلك الصفتين تكسبان الفايروس وسائل للبقاء عبر الشتاء بصورة مستقلة عن العائل النباتي. وبخصوص الفايروسات التي تتضاعف داخل نواقلها عادة ما تكون هناك درجة عالية من التخصص بين الناقل والفايروس وحتى بين سلالات الفايروس. كما نتشابه العديد من تفاعلات العائل الناقل تلك الموجودة في الفايروسات الحيوانية مع بعض الجينات التي تجعل الفايروس متكيفاً مع الحيوانات او النباتات. بخصوص الجنس *Phytoreovirus* يتطلب وجود قطع جينومية متخصصة تقوم بتشفير نواتج الجين خاصة بالتضاعف داخل الحشرة فقط ولكن ليس في النبات. تتطلب فايروسات النبات العائدة لمجموعتي الرابدو Rhabdoviruses والتوسبو Tospoviruses وجود اشواك بروتينية سكرية glycoprotein كي تتمكن من اصابة الحشرات ولكن ليس النباتات. وفي المقابل يمكن ناتج جين sc4 في مجموعة فايروسات رابدو النباتية plant rhabdoviruses من الانتشار بين خلية واخرى داخل النباتات ولكن هذا الجين غير موجود في مجموعة فايروسات رابدو

الحيوانية animal rhabdoviruses. غلى الرغم من ان حشرات المن تعد نواقل للعديد من الفايروسات الباقية العابرة فان معضم الفايروسات الباقية المتضاعفة هي منقولة اما بحشرة قفازات الاوراق او نطاطات النبات. ومع ذلك تتضاعف الغديد من فايروسات عائلة Rhabdoviridae في نواقلها من حشرات المن بضمنها فايروس اصفرار العروق على ام الحليب *Sow thistle yellow vein virus* (SYVV). تستغرق مدة الكمون او الحضانة في ناقل فايروس SYVV هدة طويلة وتعتمد يصورة كبيرة على درجة الحرارة. لوحظت جسيمات الفايروس العصوية شبيهة ببكتريا الباسيلاس bacilliform المميزة في نواة وسايتوبلازم الخلايا في الدماغ، العقدة تحت المرئ، الغدد اللعابية، المبايض، الاجسام الدهنية، mycetome (خلايا الاحياء المحهرية) والعضلات. كما يظهر ان جسيمات الفايروس تتشكل في النواة. وبلامكان نقل الفايروس بصورة متسلسلة من حشرة من الى اخرى عن طريق حقن الهيمولمف hemolymph وتتلازم العدوى مع زيادة الوفيات في حشرات المن. كما يختلف التناقص في طول مدة الحياة باختلاف عزلة الفايروس. مع ذلك فان حشرات المن المصابة تبقى على قيد الحياة من خلال مدة وضع اليرقات (الحوريات) بصورة فائقة من قبل الامهات التكاثريةlarviposition لذا فان المعدل الاساسي لنمو المجتمع بالكاد يتأثر.
ونتيجة لانتقال الفايروس عبر البيض لنوع المن *Hyperomyzus lactucae* فان حوالي 1% من اليرقات الفاقسة او الناتجة تكون حاملة للفايروس وقادرة على النقل وعدوى النباتات. ينتج عن امرار فايروس SYVV الى حشرات المن عبر الحقن الميكانيكي المستمر الى فقدان عزلات الفايروس القدرة على اصابة العائل النباتي.