فى الجذور. ويستدل مما تقدم على وجود ارتباط بين محتوى جذور الطماطم من التوماتين ومقاومتها لهذه البكتيريا (Gilbert & Mohanakumaran ١٩٦٩).

٧ – ترتبط المقاومة للذبول الفيوزارى فى البطيخ بوجود مستوى مرتفع من الفينولات قبل العدوى بالفطر (Mohammed وآخرون ١٩٨١).

٨ – يحتوى العصير المستخلص من جذور عدد من النباتات على مواد سامة للنيماتودا. إلا أنه لم يثبت فى أى منها أن هذه المواد هى السبب الرئيسى والوحيد للمقاومة. وغالبًا ما تعمل هذه المواد – مع عوامل أخرى – على خفض معدلات الإصابة بالنيماتودا، نظرًا لأن تلك المواد تبطئ فقط نمو وتطور النيماتودا بالنبات. ومن أمثلة ذلك مقاومة الأسبرجس للنيماتودا *Trichodorus christiei*، حيث تحتوى جذور وسيقان الأصناف المقاومة على جلوكوسيد سام للنيماتودا، يؤدى إلى سرعة موتها فى منطقة نمو الجذور. وينتشر هذا المركب السام فى التربة كذلك حول النباتات؛ ليحمى النباتات الأخرى القابلة للإصابة القريبة منه من الإصابة بالنيماتودا (عن Rhode ١٩٧٢).

ونظرًا لأهمية موضوع المركبات السامة السابقة التكوين كمكون أساسى للمقاومة السلبية. وارتباطه بموضوع مركبات الأيض الثانوية secondary metabolites التى تتنوع فئاتها ومجموعاتها كثيرًا (Hallahan وآخرون ١٩٩٢). فإننا نتناول هذا الموضوع بمزيد من التفصيل تحت عنوان مستقل.

المقاومة السلبية .. وجود مركبات سامة سابقة التكوين

يمكن باستعمال المذيبات المناسبة استخلاص عديد من المركبات ذات النشاط المضاد للميكروبات من كثير من النباتات، كذلك يمكن فصل مركبات لها تأثيرات ضارة على الحشرات سواء أكانت ناقلة للفيروسات، أم غير ناقلة لها، ويتطلب الأمر تحديد التركيب الكيميائى لتلك المركبات قبل دراسة دورها فى عملية دفاع النباتات ضد الإصابات المرضية.

وكما أسلفنا .. يعتبر الارتباط بين المقاومة وتواجد تلك المركبات بتركيزات عالية فى

النباتات المقاومة أو فى الأنسجة المقاومة التى تتعرض للإصابة هو المحدد الرئيسى للفصل فى أهمية هذه المركبات فى إضفاء صفة المقاومة. وكلما ازدادت عدد التراكيب الوراثية المقاومة التى تتواجد فيها تلك المركبات بتركيزات عالية كلما ازدادت الثقة فيها كعوامل مسببة للمقاومة .. إلا أنه لا يمكن الاعتماد بأى حال على دراسات تتضمن – فقط – صنفاً واحدًا مقاومًا أو صنفين، مقارنة بصنف واحد قابل للإصابة أو صنفين. وطبيعى أن الثقة تزداد فى مسئولية تلك المركبات عن المقاومة إذا ارتبطت شدة المقاومة طرديًا بتركيز تلك المركبات، سواء أكان ذلك فى تراكيب وراثية مختلفة، أم فى أنسجة مختلفة من التركيب الوراثى الواحد، أم عند تباين التركيز فى نباتات مختلفة من تركيب وراثى واحد لدى تعرضها لظروف بيئية متباينة قبل عدواها بالمسبب المرضى.

إن المشكلة يمكن – كذلك – الاقتراب منها من زاوية المسبب المرضى؛ فهل السلالات الأكثر تحملاً للمركبات المضادة للكائنات الدقيقة هى الأخرى أكثر ضراوة. ومرة أخرى فإن القرائن – لكى تكون قوية – يجب أن تعتمد على نتائج دراسات تجرى على عديد من السلالات وليس على سلالتين فقط أو ثلاث. وقد يرجع تحمل السلالات لمضادات الكائنات الدقيقة إلى عدم حساسيتها لها ابتداء، أو إلى قدرتها على تحويل تلك المركبات إلى أخرى غير سامة.

ونعرض – فيما يلى – لأهم فئات المركبات السامة السابقة التكوين.

أولاً: الفينولات

أنواع الفينولات فى النباتات ومسارات تمثيلها

تتضمن الفينولات phenols مدى واسعًا من المركبات التى تحتوى على حلقة عطرية تحمل بديلاً لمجموعة أيدروكسيل يعطى المركب فاعليته.

وتتضمن هذه المركبات كلاً مما يلى:

الفلافونات flavonoids	الكينونات الفينولية phenolic quinones.
اللجنانات lignans	الزانثونات xanthones.
الدبسيدونات depsidones	اللجنينات lignins.

الميلانينات melanins التانينات tannins.

الجلوكوسيدات glycosides مشتقات الكيومارين cumarin derivatives.

الإسترات السكرية للأحماض الفينولية sugar esters of phenolic acids.

إسترات أحماض الأيدروكسى سِنّامك esters of hydroxycinnamic acids.

ولقد أمكن التعرف على ما لا يقل عن ١٤ مجموعة من الفينولات النباتية (جدول ٧-٢).

وأكثر الفينولات تواجدًا فى الأنسجة النباتية، ما يلى:

Coumarin
umbelliferone
scopoletin
para-hydroxycinnamic acid
chlorogenic acid
syringic acid
synapic acid

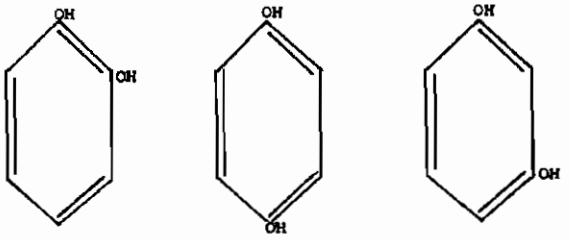
وتقسم - كذلك تلك الفينولات تبعًا لمجموعة الأيدروكسيل فى حلقة البنزين، كما يلى:

Monohydric phenol - phenol
o-Dihydroxy phenol - pyrocatechol
p-Dihydroxy phenol - quinol
m-Dihydroxy phenol - resorcinol
Trihydroxy phenol - phloroglucinol and pyrogallol
Monohydroxy phenolic acid - p-salicylic acid and coumaric acids
Dihydroxy phenolic acid - protocatechuic acid, caffeic acid, and chlorogenic acid.
Dihydroxy phenolic acid with one of the OH groups substituted by a methoxyl group - vanillic acid and ferulic acid.

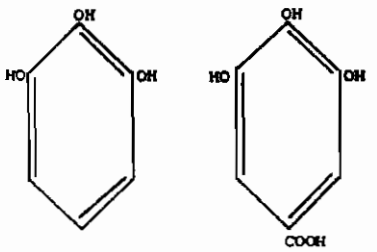
ويبين شكل (٧-١): التركيب الكيميائى البنائى لست مجموعات من الفينولات. أما شكل (٧-٢) فيوضح مسارات تمثيل الفينولات (عن Vidhyasekaran ١٩٨٨).

جدول (٧-٢): مجموعات الفينولات النباتية التى أمكن التعرف عليها (عن Vidhyasekaran ١٩٨٨).

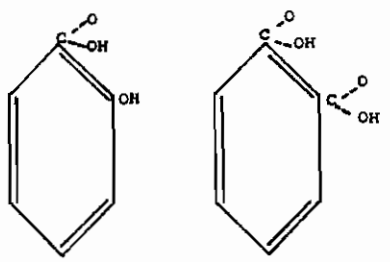
المجموعة	النوعية	أمثلة
C_6	Simple phenols	phenol, catechol, hydroxyquinone, phloroglucinol, and pyrogallol
C_6-C_1	Phenolic acids	p-hydroxybenzoic, protocatechuic, vanillic, gallic, syringic, salicylic, o-pyrocatechuic, and gentisic acids
C_6-C_3	Cinnamic acids and related compounds	α-coumaric, cinnamic, caffeic, ferulic, and sinapic acids
C_6-C_2	Acetophenones and phenylacetic acids	2-hydroxyphenylacetic acid, 4-hydroxyphenylacetic acid, 2-hydroxyacetophenones, and 4-hydroxyacetophenones
C_6-C_3	Coumarins, isocoumarins, and chromones	umbelliferone, coumarin, bergeninm, hydrangenol, engranin, fraxetin, isofrxetin, furochromones, and daphnetin
C_{15}	Flavones	apigenin, luteolin, and tricin
C_{15}	Flavonones	pinocembrin, naringenin, eriodictyol, and strobopinin
C_{15}	Isoflavones and isoflavonoids	genistein, daidzein, orobol, ferreirin, and equol
C_{15}	Flavonols, dihydroflavonols, and related compounds	kaempferol, quercetin, quercetagetin, myricetin, isorhamnetin, and gossypetin
C_{15}	Anthocyanidins	pelargonidin, cyanidin, peonidin, petunidin, and malvidin
C_{15}		chalcones, aurones, and dehydrochalcones butein, sulfuretin, and leptosidin
C_{30}	Biflavonyls	amentoflavone, karyoflavone, and isoginkgetin
C_6, C_{10}, and C_{14}	Quinones	dimethoxybenzoquinone, naphthoquinones, and anthroquinones
C_{18}	Betacyanins	betanidin



Isomeric dihydroxybenzenes.

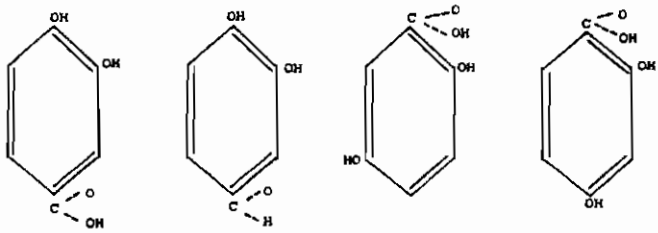


Pyrogallol and gallic acids.

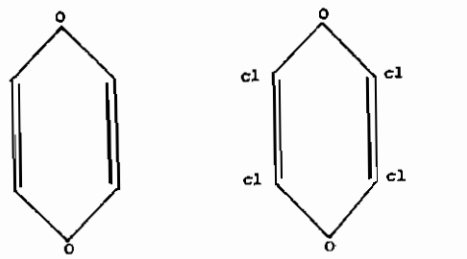


Salicylic and phthalic acids.

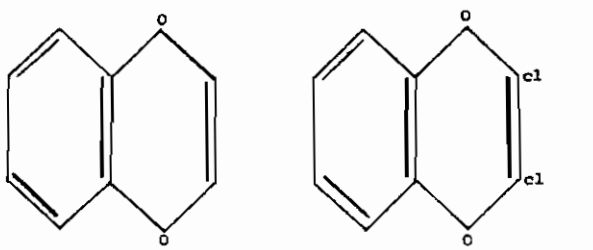
شكل (٧-١): التركيب الكيميائى البنائى لست مجموعات من الفينولات.



Trisubstituted benzene denvatives.

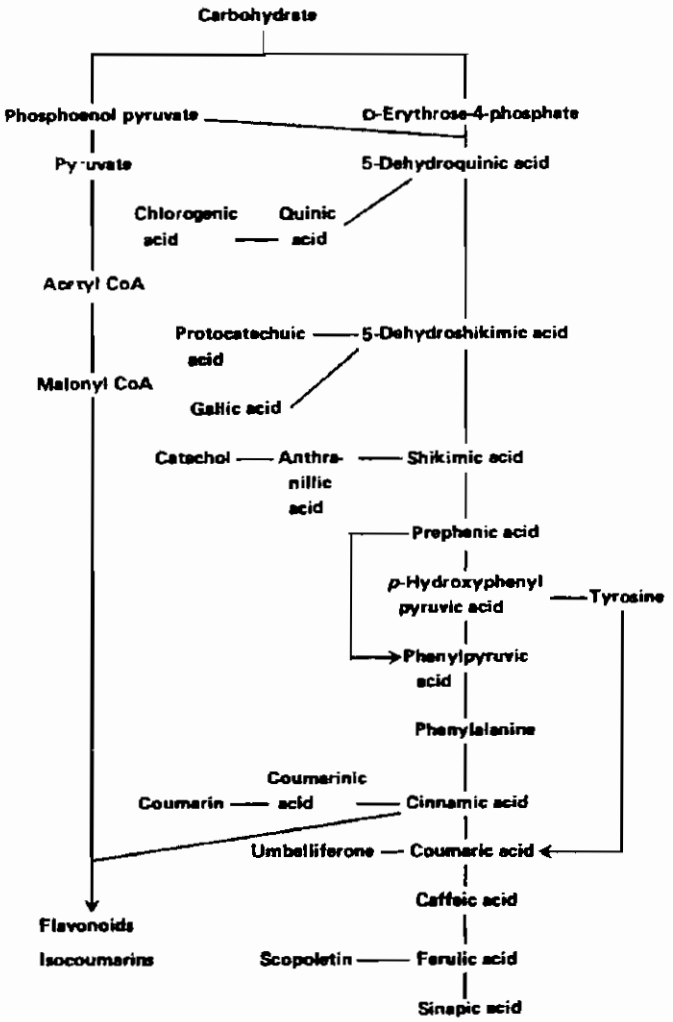


Quinones.



Naphthoquinones.

تابع شكل (٧-١).



شكل (٧-٢): مسارات تمثيل الفينولات فى النباتات.

سمية الفينولات لمسببات الأمراض

تُعد الفينولات من المركبات التى تعرف بسميتها للفطريات، وبكونها من مضادات البكتيريا. كما تُثبط الفينولات المؤكسدة نشاط لفيروسات. وتتباين مختلف الفينولات فى مدى سميتها بصورة عامة، وكذلك فى طبيعة سميتها للعمليات الحيوية. وفى مدى اتساع مدى تلك التأثيرات.

ومن أهم العمليات الحيوية التى تؤثر فيها المركبات الفينولية، ما يلى:

١ – تثبيط ومنع إنبات الجراثيم؛ فمثلاً .. يثبط كلا من: الـ protocatechuic acid، و الـ catechol إنبات جراثيم الفطر *Colletotrichum circinans*. كذلك تُثبط كلا من الأحماض الفينولية: caffeic، و para-coumaric، و ferulic، و chlorogenic، و vanilic إنبات جراثيم الفطر *Diplodia zeae*.

٢ – تثبيط ومنع نمو الغزل الفطرى؛ فمثلاً .. تؤثر مختلف الفينولات على نمو الفطر *Gloeosporium ampelophagum* على النحو التالى:

مجموعة الفينولات	الفينول عند تركيز ١٠٠٠ جزء فى المليون	نمو الغزل الفطرى (مجم)
Monophenol	**Phenol**	٧٣١
	p-Salicylic acid	٨٢٦
	p-Coumaric acid	٧٥٣
	Tyrosine	٨٢٩
o-Dihydroxy phenol	**Catechol**	٦٢
	Chlorogenic acid	٨٦
	Caffeic acid	٤٣
	Phenylalanine	١٨٧
m-Dihydroxy phenol	**Resorcinol**	٢٠٥
p-Dihydroxy phenol	**Hydroxyquinone**	١٩٣
Trihydroxy phenol	**Pyrogallol**	٣٣٩
	Phloroglucinol	٣٧٦
	Gallic acid	٢٩٨
الكنترول (جلوكوز)		٨٥٨

٣ – تثبيط ومنع إنتاج الإنزيمات الفطرية، فمثلاً .. تؤدى زيادة تركيز الكاتيكول catechol على نشاط إنزيمى الـ exopolygalacturnonase، والـ polygalacturonate trans-eliminase اللذان ينتجهما الفطر *Helminthosporium oryzae* على النحو التالى:

تركيز الكاتيكول (ميكروجرام/مل)	نشاط الـ exopoly-galacturnonase (وحدة)	نشاط الـ polygalacturonate trans-eliminase (وحدة)
صفر	١٦٥	٢٠٠
١٠٠	٩٠	١٥٠
٥٠٠	٧٠	١٢٥
١٠٠٠	٥٠	٩٥
٢٠٠٠	٤٥	٧٥
٣٠٠٠	٣٠	٦٠

٤ – تثبيط ومنع نشاط الإنزيمات التى تنتجها المسببات المرضية؛ فمثلاً .. تثبط مختلف الفينولات نشاط إنزيمى: الـ polygalacturonase، والـ cellulose اللذان يفرزهما الفطر *Rhizoctonia solani* على النحو التالى:

المركب الفينولى	تثبيط نشاط الـ polygalacturonase (٪)	تثبيط نشاط الـ cellulose (٪)
Phenol	صفر	صفر
Catechol	صفر	صفر
Pyrogallol	١٢	صفر
Callic acid	صفر	صفر
Digallic acid	٨٨	١٠٠
Benzoquinone	٤٦	٢٧
Anthroquinone	٨	صفر

كذلك تؤثر الأنواع المختلفة من الفينولات على ستة من الإنزيمات التى يفرزها الفطر *Helminthosporium nodulosum* بدرجات متباينة، كما يلى:

الفينول	نشاط الإنزيمات[أ] (وحدات)					
	Exo-PG	PTE	Endo-PG	PGTE	C_1	Cx
Catechol	صفر	صفر	٤٩,٨	٩٠,٠	٤٢,١	٤٣,٩
Resorcinol	١٠	صفر	٤٨,٣	٨٧,٥	٤٣,٠	٤٣,٣
Pyrogallol	٥	صفر	٥٠,١	٨٥,٠	٤٢,٦	٤٢,٤
الكنترول	٧٨	٥,٥	٥٠,٢	٨٧,٥	٤٣,٠	٤٣,٨

أ – الإنزيمات هى:

Exo-Pg = exopolygalaturonase
PTE = pectin trans-eliminase
Endo-Pg = endopolygalacturonase
PGTE = polygalacturonase trans-eliminase
C_1 & Cx = cellulases

٥ – تثبيط ومنع إنتاج المسببات المرضية لسمومها؛ فمثلاً .. يمنع الـ Catechol الفطر *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* من إحداثه لأعراض الذبول فى الطماطم، على الرغم من عدم تأثيره على نمو الفطر أو إنبات جراثيمه فى البيئات

الصناعية عند إضافته إليها بتركيزات تصل إلى ٥٠٠ جزء فى المليون. وقد أدت زيادة تركيز catechol فى البيئات الصناعية لفطر الذبول الفيوزارى إلى إضعاف قدرة راشح تلك المزارع على إحداث أعراض الذبول – تدريجيًّا – مع زيادة تركيز الـ catechol، ولكن مع تأثير معنوى كبير عند تركيز ٥٠٠ جزء فى المليون، كما يلى.

تركيز الكاتيكول Catechol (جزء فى المليون)	نباتات الطماطم المصابة (٪)	نباتات الباذنجان المصابة (٪)
صفر	٦٩,٠	٥٤,٠
١٠	٦٣,٩	٤٧
٥٠	٤٧,٠	٣٠,٠
١٠٠	٤٨,٩	٣٢,٠
٥٠٠	١٤,٠	١٨,٠

٦ – إفقاد السموم – التى تفرزها المسببات المرضية – لسميتها (عن Vidhyasekaran ١٩٨٨).

دور الفينولات فى مقاومة الأمراض

إن المقاومة قد ترجع إلى فينولات سابقة التكوين (وهو ما نتناوله بالشرح تحت العنوان الحالى)، أو إلى فينولات ينشط تكوينها فى النباتات بعد تعرضها للإصابة، أو إلى صورة مؤكسدة للفينولات تتكون نتيجة للتعرض للإصابة (وهو ما نتناوله بالدراسة فى موضع لاحق).

ومن أبرز الأمثلة على الدور الذى تلعبه الفينولات فى مقاومة الأمراض، ما يلى:

● تلعب الفينولات الكلية والفينولات الفردية دوراً هامًّا فى مقاومة عديد من الأمراض. ومن الأمثلة على ذلك أن ثمار الطماطم الصغيرة الخضراء تقاوم الإصابة بالفطر *Botrytis cinerea*. حيث لا يُحدِث فيها سوى بقعًا صغيرة لا تزيد فى المساحة أثناء نمو الثمار ونضجها. ومن المعروف أن الثمار الخضراء الصغيرة تحتوى على الجليكوألكالويد: توماتين tomatine بتركيزات عالية، وخاصة فى الطبقات الخارجية

من الجلد، وهى تركيزات تكفى لمنع نمو الفطر فى البيئات الصناعية. ينخفض تركيز التاوماتين أثناء نضج الثمار إلى أن يصبح شبه معدوم فى الثمار الناضجة. ولذا .. يُعتقد بأن وقف نمو الفطر فى الثمار الخضراء الصغيرة يحدث بفعل التوماتين. هذا .. وبالإضافة إلى التوماتين السابق التكوين فى جلد الثمار الخضراء، فإن تركيز الفينولات الكلية يزداد – تدريجيًّا – لدى تعرض الثمار للإصابة، كما يلى:

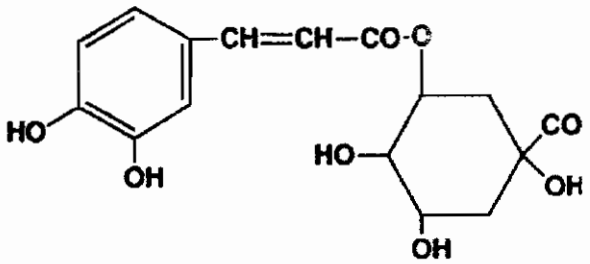
الفترة بعد الحقن بالفطر (ساعة)	الفينولات الكلية فى جلد الثمرة الطماطم (ميكروجرام/جم وزن طازج)
٢٤	١٠٨
٤٨	١٤٣
٧٢	٢٤٧
٩٦	٢٨١

● كذلك تعد الـ o-idihydroxy phenolics (شكلا ٧-٣، ٧-٤) (مثل الـ catechol والـ protocatechuic acid، والـ chlorogenic acid، والـ caffeic acid) شديدة السمية للفطريات، وتلعب دورًا هامًّا فى المقاومة لعديد من الأمراض فى النباتات. كما فى مقاومة البطاطس للجرب، وكذلك مقاومة العنب للفطر *Gloeosporium ampelophagam* التى تبين فيها ارتباط المقاومة مع كل من الفينولات الكلية والـ o-dihydroxy phenolics، كما يلى:

الصنف	عمر الورقة	القابلية للإصابة	الفينولات الكلية (ميكروجرام/جم وزن طازج)	الـ o-dihydroxy phenloics (ميكروجرام/جم وزن طازج)
Anab-e-Shahi	حديثة	تصاب بشدة	٢٤٠	١٠٥
	متوسطة	متوسطة القابلية للإصابة	٢٣٥	١١٠
	مسنة	مقاومة	٢١٥	١٦٠
Bangalore Blue	حديثة	مقاومة	٢٣٠	١٦٠
	متوسطة	مقاومة	٢٠٥	١٦٠
	مسنة	مقاومة	٢٠٠	١٦٥

Catechol **Protocatechuic acid**

شكل (٧-٣): التركيب الكيميائى البنائى لكل من الكاتيكول **Catechol** وحامض البروتوكاتيكوّك **protocatechuic acid**.



شكل (٧-٤): التركيب الكيميائى البنائى لحامض الكلوروجنك **chlorogenic acid** (عن **Oku** ١٩٩٤).

● يعرف منذ عام ١٩٢٩ أن الحراشيف الخارجية الجافة لأبصال البصل الملونة بالأحمر أو بالأصفر تحتوى على تركيزات عالية من الـ protocatechuic acid (وهو: 3,4-dihydroxybenzoic acid)، والـ catechol (وهو: 3,4-dihydroxybenzene)، علمًا بأن كليهما يعد شديد السمية للفطر *Colletotrichum circinans* (مسبب مرض الاسوداد أو التهبب smudge)، وهما ينتشران من خلايا القشرة الخارجية الميتة إلى الماء الأرضى المحيط بالأبصال، مما يؤدى إلى منع إنبات جراثيم الفطر ونمو هيفاته. وقد أوضحت إحدى الدراسات أن إنبات جراثيم الفطر كان أقل من ٢٪ فقط فى مستخلص للحراشيف الخارجية الملونة، بينما بلغ أكثر من ٩٠٪ فى مستخلص للحراشيف الخارجية لأصناف البصل البيضاء التى تعد شديدة القابلية للإصابة بالمرض. وقد ازدادت الثقة فى مسئولية

هذين المركبين عن المقاومة عندما وجد أن الظروف البيئية التى تخفض إنتاجهما فى الحراشيف (مثل عدم تغطية الأبصال بالتربة أو فقد الحراشيف لهما بالغسيل بالماء) تؤدى إلى زيادة القابلية للإصابة.

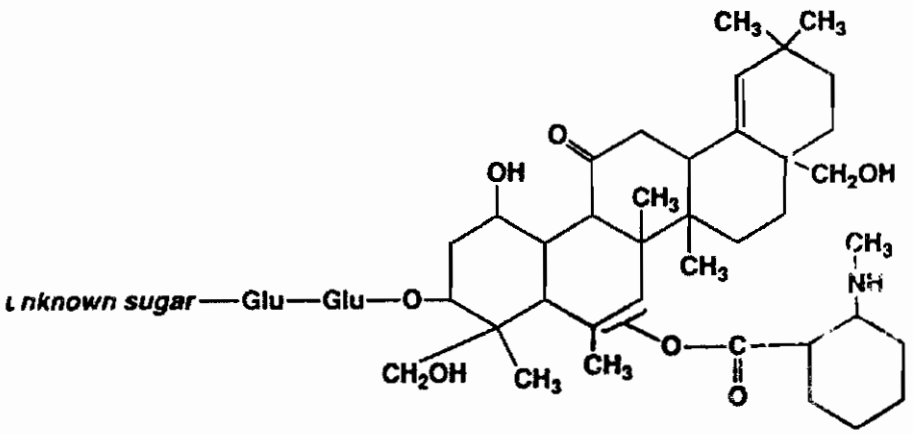
● وفى البطاطس تعد الجذور الصغيرة شديدة المقاومة للفطر *Verticillum albo-atrtum*. وتضعف المقاومة كلما تقدمت الجذور (والنباتات) فى العمر. ويعد حامض الكلوروجنك chlorgenic acid هو الفينول الرئيسى فى جذور البطاطس. وقد أوضحت إحدى الدراسات أنه عند عمر ٥ أسابيع احتوت جذور الأصناف المقاومة على نحو خمسة أضعاف جذور الأصناف القابلة للإصابة من حامض الكلوروجنك، كما انخفض محتوى الجذور من الفينول – فى كل من الأصناف المقاومة والقابلة للإصابة – كلما تقدمت فى العمر.

وتتضح تلك العلاقة بين مستوى مقاومة أصناف البطاطس لذبول فيرتسيليم ومحتوى جذورها من حامض الكلوروجنك، كما يلى:

الصنف	المقاومة لذبول فيرتسيليم	محتوى حامض الكلوروجنك (٪)
Popular	مقاوم بدرجة عالية جدًا	٠,٠٨
U1956	مقاوم بدرجة عالية	٠,٠٧
Great Scott	مقاوم	٠,١١
Early Gem	قابل للإصابة	٠,٠١
Kennebec	قابل للإصابة	٠,٠٥
Russet Burbank	قابل للإصابة	٠,٠١
Bliss Triumph	قابل للإصابة بدرجة عالية	٠,٠٣

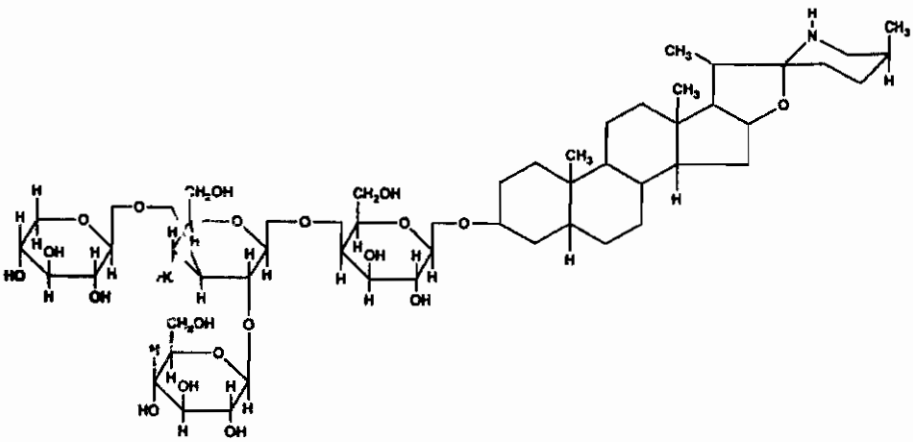
● تحتوى جذور البطاطا المقاومة التى تُعدى بالفطر *Ceratocystis fimbriata* على تركيزات من الـ umbelliferone والـ scopoletin أعلى مما فى الجذور القابلة للإصابة التى تُصاب بالفطر.

● ترتبط مقاومة الشوفان للفطر *Ophiobolus graminis* بوجود تركيزات عالية من الـ avenacin (شكل ٧–٥) فى جذوره، وهو الفينول الذى لا يتواجد فى جذور الحبوب الصغيرة الأخرى، وهى التى تُصاب بالفطر.



شكل (٧-٥): التركيب الكيميائى البنائى للأفيناسين avenacin.

● **تحتوى الطماطم على الجليكوألاكالويد**: توماتين tomatine (شكل ٧-٦)، والذى يعرف الأجليكون فيه باسم: توماتيدين tomatidine، وهو الذى يوجد فى الجذور، والسيقان، والأوراق ويعد شديد السمية للفطريات، كما وجدت علاقة بين محتوى الطماطم من التوماتين ومقاومتها للذبول الفيوزارى.



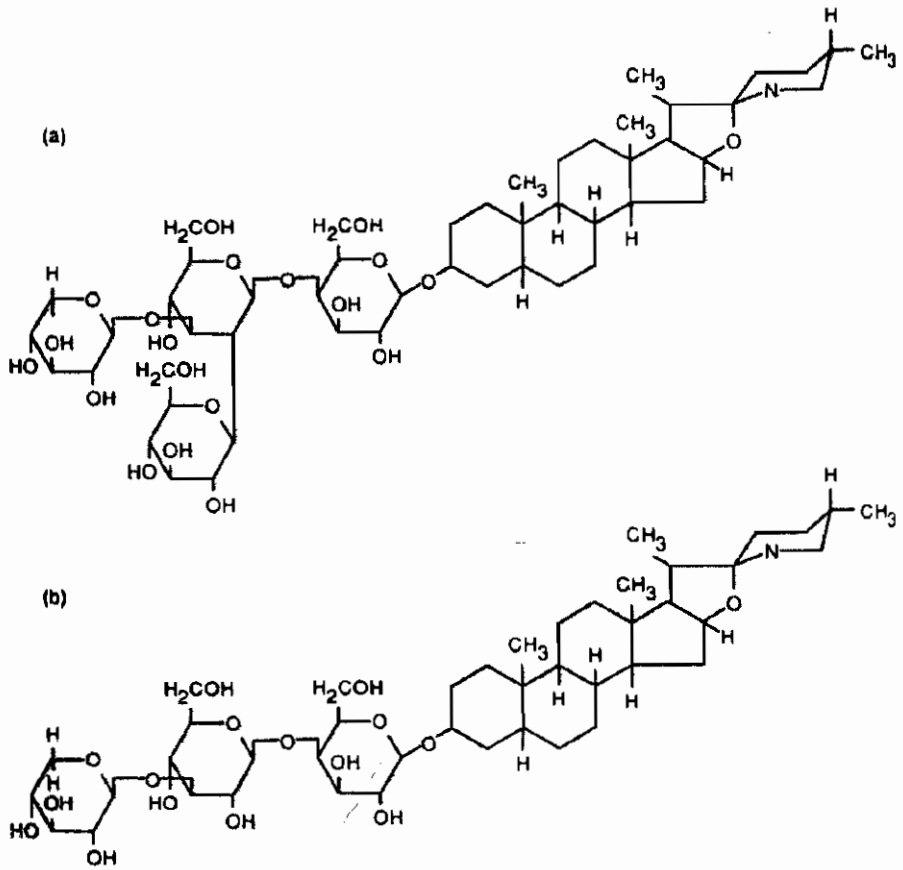
شكل (٧-٦): التركيب الكيميائى البنائى للتوماتين tomatine.

ومن بين أمثلة عدم الحساسية للتوماتين: عدم حساسية الأغشية الخلوية لبعض طفرات من الفطر *Fusarium solani* لهذا المركب؛ الأمر الذى تبين أنه كان راجعًا إلى انخفاض محتوى أغشية تلك الطفرة من الاستيرول sterol مقارنة بالسلالة غير الطفرية. وقد كانت تلك الطفرات قادرة على إصابة الثمار الخضراء – فقط – وهى التى تحتوى على تركيزات عالية من التوماتين.

ولقد دُرِسَ دور التوماتين فى مقاومة الطماطم للفطر *Verticillium albo-atrum* وتبين أن الفطر ينتج الإنزيم β-1,2-glucosidase الذى يفصل واحدة من وحدات الجلوكوز الأربع من التوماتين؛ ليعطى β_2-tomatine، وهو مركب لا يكون معقدات مع الاسيترولات (شكل ٧–٧) (عن Strange ١٩٩٣).

وتتباين الفطريات فى مدى حساسيتها للتوماتين، كما يلى:

الفطر	الحد الأدنى لتركيز التوماتين المولارى الذى يقضى تمامًا على الفطر
الفطريات الممرضة للطماطم	
Septoria lycopersici	٠,٨٥
Alternaria tomato	٠,٧٩
Phytophthora infestans	٠,١٦
Fusrium oxysporum f. sp. *lycopersici*	٠,١٠
A. solani	٠,٠٦٣
Verticillium albo-atrum	٠,٠١٠
الفطريات غير الممرضة للطماطم	
Cercospora beticola	٠,٠٠٢٠
Fusarium oxysporum f. sp. *conglutinans*	٠,٠٠٢٠
Alternaria tenuis	٠,٠٠١٠
Septoria linicola	٠,٠٠٠٤٠
S. lactucae	٠,٠٠٠٤٠
Helminthosporium turcicum	٠,٠٠٠١٣



شكل (٧-٧): مركب (a) = α-tomatine الذى يتحول بفعل إنزيمات يفرزها الفطر *Verticillium alb-atrum* إلى المركب (b) = β_2-tomatine الضعيف السمية للفطر (عن Strange ١٩٩٣).

هذا .. ويزداد مستوى التوماتين فى الجذور والنموات الخضرية لأصناف الطماطم المقاومة - عقب تعرضها للعدوى - إلى الضعف فى خلال ١٠-١٤ يومًا، بينما يبقى المستوى فى الأصناف القابلة للإصابة ثابتًا أو يقل بعد التعرض للإصابة.

● تقاوم بادرات القطن الفطر *Rhizoctonia solani* بعد نحو ١٤ يوماً من الزراعة - وليس قبل ذلك - بسبب ارتفاع محتوى السويقة الجينينة السفلى للقطن - حينئذٍ - من الفينول: catechin الذى يعد مثبطًا لنمو الفطر (عن Vidhyasekaran ١٩٨٨).

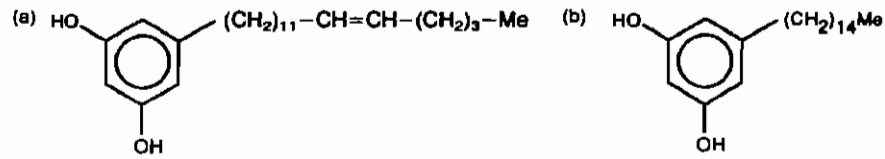
ثانياً: المركبات الأليفاتية ذات السلاسل الطويلة

تُحدث بعض عزلات الفطر *Alternaria alternata* مرض البقع السوداء فى ثمار المانجو، إلاّ أن الفطر يبقى كامنًا إلى أن تصبح الثمرة ناضجة. وقد أُعزِى سبب هذا الكمون إلى ما يوجد بجلد الثمار غير الناضجة من مركبات مضادة للكائنات الدقية، وقد عزل منها مركبان. هما:

5-(12-cis-heptadecenyl) resorcinol

5-pentadecyl resorcinol

وقد وجد أن تركيز هذين المركبين ينخفض بشدة بعد النضج (شكل ٧-٨).

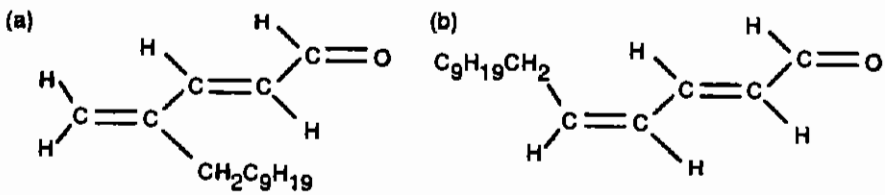


شكل (٧-٨): مركبا الـ **resorcinol** المسئولين عن مقاومة ثمار المانجو غير الناضجة للفطر ***Alternaria alternata***، وهما:

(a) 5-(12-cis-heptadecenyl) resorcinol

(b) 5-pentadecyl resorcinol

عزل - كذلك - ألدهيدين ذات سلاسل طويلة - هما: α-triticene، و β-triticine من القمح (شكل ٧-٩). كان لهما تأثيرات مضادة للفطريات التى تصيب القمح بتركيزات تراوحت - فى البيئات الصناعية - بين ١٠، و ١٠٠ ميكروجرامًا/مل، إلاّ أن دورهما فى المقاومة لم يُدرس.

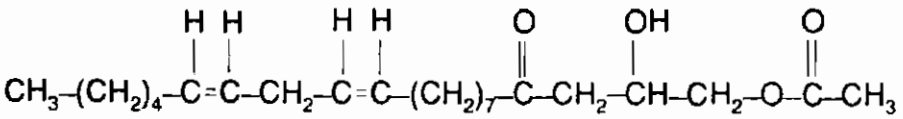


شكل (٧-٩): الألدهيدان (a) = **α-triticine**، و (b) = **β-triticine**.

يعد الأنثراكنوز الذى يسببه الفطر *Colletotrichum gloeosporioides* من أخطر أمراض الأفوكادو، حيث تُصاب الثمار بالعفن. وعلى الرغم من إصابة الفطر للثمار فى

مرحلة مبكرة جدًّا من تكوينها، فإنه يبقى ساكنًا إلى ما بعد الحصاد بنحو ٧–١٥ يومًا. ولقد وجد أن جلد الثمار غير الناضجة يحتوى على المركب: cis, cis-1-acetoxy-2-hydroxy-4-oxoheneicosa-12,15-diene (شكل ٧–١٠).

وقد تبين أن جراثيم الفطر يتوقف إنباتها عند تركيز ٧٩٠ ميكروجرامًا/مل، بينما كان تركيزه فى جلد الثمار غير الناضجة ١٦٠٠ ميكروجرام/مل (١٢٠٠ ميكروجرام/جم وزن طازج من القشرة) وانخفض تركيز المركب أثناء النضج إلى أن وصل إلى ١٢٠ ميكروجرام/جرام من قشرة الثمرة عند اكتمال النضج. كذلك وجد لدى مقارنة صنفين من الأفوكادو يختلفان فى توقيت انخفاض تركيز الـ diene فيهما توافقاً ما بين هذا التوقيت وبداية ظهور أعراض الإصابة المرضية.



شكل (٧–١٠): المركب **cis,cis-12-acetoxy-2-hydroxy-4-oxo-heneicosa-12,15-diene** الذى عزل من جلد ثمار الأفوكادو بتركيزات عالية قبل نضج الثمار.

ولقد تبين أن الانخفاض السريع فى تركيز الـ diene عند نضج ثمار الأفوكادو كان مصاحباً بزيادة فى نشاط إنزيم الـ lipoxyenese، وعندما عوملت الثمار بالمركب α-tocopherol – وهو مثبط للـ lipoxygenese – تأخر الانخفاض فى تركيز الـ diene وتأخرت معه بداية الإصابة بالفطر. وبمتابعة دراسة هذا الأمر تبين احتواء قشرة ثمار الأفوكادو على مثبط طبيعى للـ lipoxygenase، وهو: الـ epicatechin. كان تركيز هذا المركب ٥١٤ ميكروجرام/جم وزن طازج من قشرة الثمار الناضجة، ولكنه انخفض فى الثمار الناضجة – وقبل ظهور أعراض الإصابة – إلى ٨ ميكروجرام/جم وزن طازج. وعندما قورن صنفين يختلفان فى شدة قابليتهما للإصابة، تبين أن الـ epicatechin ينخفض بسرعة أكبر فى الصنف الذى تظهر عليه الأعراض أولاً.

ثالثًا: اللاكتونات غير المشبعة

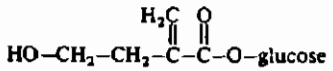
توجد اللاكتونات غير المشبعة unsaturated lactones فى النباتات – عادة – على صورة جلوكوسيدات. فمثلاً .. توجد الـ tuliposides فى التيولب وبتركيزات عالية – خاصة – فى متاع الزهرة. وتلعب تلك المركبات دوراً دفاعيًّا ضد الإصابة ببعض الفطريات، مثل: *Fusarium oxysporum* f. sp. *tulipae*، و *Botrytis tulipae*. و *Botrytis cinerae*. وعلى الرغم من تواجد الفطر الأول فى التربة فى محيط النبات طول العام فإن النبات لا يكون قابلاً للإصابة إلا خلال الفترة التى تسبق الحصاد بأسابيع قليلة فقط، ثم يصبح أقل تعرضاً للإصابة بعد الحصاد. ونجد خلال تلك الفترة التى تسبق الحصاد أن الأوراق الخارجية البيضاء الغنية بالـ tuliposide تصبح بنية اللون وينخفض فيها تركيز تلك المركبات بشدة. أما بعد الحصاد .. فإن الأوراق التى تلى الحراشيف البنية – والتى يكون فيها تركيز الـ tuliposides منخفضاً – يزداد فيها التركيز بصورة كبيرة بعد أيام قليلة من التخزين. وبذا .. تتوافق فترة القابلية للإصابة مع الفترة التى ينخفض فيها تركيز الـ tuliposides.

إن الفطر *B. cinerea* لا يصيب التيولب – عادة – تحت ظروف الحقل، إلا أن إصابته ممكنة مع العدوى الصناعية والرطوبة النسبية العالية فى المخازن. هذا .. إلاّ أن متعة أزهار النباتات التى تحتوى على تركيزات عالية من الـ tuliposides لا تصاب بهذا الفطر أبدًا.

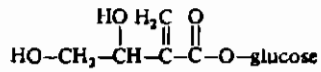
وبالمقارنة .. فإن الفطر *B. tulipae* يمكنه إصابة جميع أجزاء النبات، بينما يُحدث *B. cinerae* أضرارًا شديدة بالأغشية الخلوية؛ مما يؤدى إلى تسرب الـ tuliposides – التى تتواجد فى الفجوات العصارية – إلى السيتوبلازم، حيث تتحول إنزيميًّا إلى لاكتونات نشطة (شكل ٧–١١). هذا بينما نجد أن *B. tulipae* أقل إضرارًا بالأغشية الخلوية ويجرد الـ tuliposides من سميتها بتحويلها إلى الأحماض الأيدروكسى كربوكسيلية المقابلة لها، وهى التى تكون – فعليًّا – محفزة لنمو الفطر.

رابعاً: الجلوكوسيدات السيانوجينية

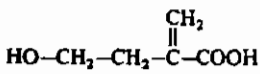
تحتوى عديد من النباتات على جلوكوسيدات سيانوجينية cyanogenic glucosides؛ فمثلاً .. قد يشكل الـ dhurrin (شكل ٧-١٢) حتى ٣٥٪ من الوزن الجاف لبعض الأعضاء فى السورجم. وعند تواجد هذا المركب فإن الـ HCN ينطلق عقب الإصابة أو الضرر. وتقوم بعض الفطريات التى تتجنب أضرار الـ HCN عليها بإنتاجها للإنزيم formamide hydro-lyase. الذى يحول الـ HCN إلى $HCONH_2$، كما أن تلك الفئة من النباتات يكون مسار التنفس فيها أقل حساسية للسيانيد (عن Strange ١٩٩٣).



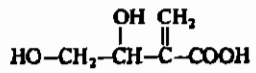
Tuliposide A



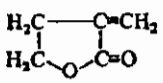
Tuliposide B



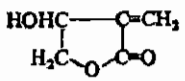
α-methylene-
γ-hydroxybutyric acid



α-methylene-
β, γ-dihydroxybutyric acid

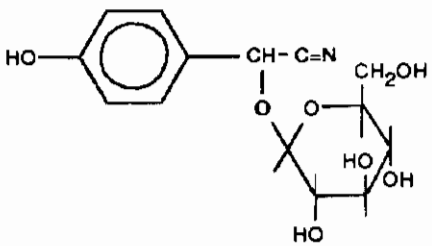


α-methylene-
γ-butyrolactone



β-hydroxy-α-methylene-
γ-butyrolactone

شكل (٧-١١): المركبان **Tuliposide A**، و **Tuliposide B** اللذان يلعبان دورًا فى مقاومة النيتولب لعدة فطريات.

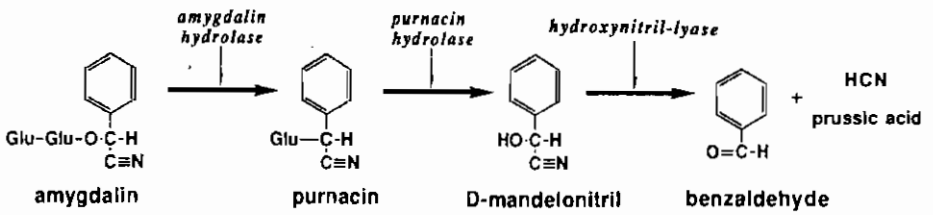


Dhurrin

شكل (٧-١٢): الـ **Dhurrin** من السورجم.

ومن المعروف أن نواتج تحلل الجلوكلوسينولات glucosinolates (التى يكثر تواجدها فى النباتات التابعة للعائلة الصليبية) تثبط نمو الكائنات الدقيقة. ومن المعروف – كذلك – أن أصناف البروكولى تتباين فى مدى قابليتها للإصابة بالبكتيريا المسببة للعفن الطرى البكتيرى (*Pseudomonas marginalis*). ولقد أوضحت دراسات Charron وآخرون (٢٠٠٢) تباين محتوى زهيرات ثمانى أصناف من البروكولى (الجزء الذى يزرع من أجله المحصول) فى الجلوكوسينولات الكلية بين ٠,٥، و ٢٩,٨ ميكرومول لكل جرام ($umol\ g^{-1}$)، وكذلك وجود تباين مماثل فى مدى قدرتها على تثبيط نمو البكتيريا *P. marginalis*، وكانت ٤٨٪ من الاختلافات فى القدرة على تثبيط نمو البكتيريا ترتبط باختلاف زهيرات الأصناف فى محتواها من الجلوكوسينولات الكلية؛ بما يمكن معه الاستفادة من ذلك المحتوى كدليل على المقاومة فى برامج التربية (عن Parlevliet ٢٠٠٢).

وفى العائلة الوردية يتكون السيانيد السام بالتحلل الإنزيمى للأميجدالين amegdalin (شكل ٧–١٣).



شكل ((٧–١٣): تكون السيانيد بالتحلل الإنزيمى للأميجدالين **amegdalin** (عن **Oku** ١٩٩٤).

إن إنتاج السيانيد قد يكون سلاحًا ذا حدين؛ فبينما يوفر للنباتات حماية ضد الكائنات الدقيقة الحساسة له، فإنه قد يمنع تفاعلات الدفاع الطبيعية. فمثلاً .. وجد أن سلالات المطاط التى تنتج السيانيد بوفرة كانت أكثر قابلية للإصابة بالفطر *Microcylus ulei* عن السلالات الأقل قدرة على إنتاج السيانيد. وقد تبين أن الـ HCN تثبط تراكم الفيتوألاكسين: scopoletin فى نباتات المطاط.

خامساً: السابونينات

إن السابونينات saponins عبارة عن جلوكوسيدات ترتبط بواحدة من أربعة طرز من الأجليكونات alygcones، هي: الـ triterpene، والـ spirostanol، والـ alkaloid، والـ furostanol، كما أنها قد تكون monodesmosidic أو bidesmosidic حسبما إذا كانت تحتوى على سلسلة سكرية saccharide chain واحدة، أم سلستين، على التوالى.

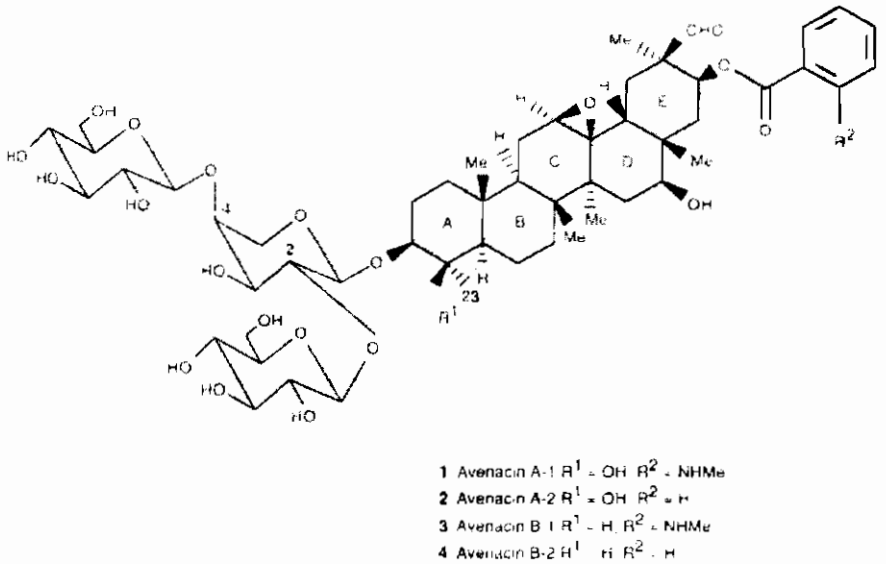
تنتشر السابونينات بكثرة فى المملكة النباتية، وفى حصر شمل ١٧٩٠ نوعًا نباتيًا وجدت السابونينات فى ٧٩٪ منها. ونجد أن الخلايا الحساسة للسابونينات تحتوى على استيرولات sterols فى أغشيتها الخلوية تتحد مع السابونينات لتكون معقدات غير ذائبة؛ تتسبب فى تحول الأغشية الخلوية إلى صورة جامدة تحتوى على ثقوب سداسية بقطر ٨ نانوميتر ترشح من خلالها محتويات الخلايا.

هذا .. وتنتج الفطريات التى تنجح فى التغلب على السابونينات إنزيمات تلغى التأثير السام للسابونينات، والتى من أمثلتها الفطر *Gaeumannomyces graminis* الذى يعيش فى التربة ويصيب جذور النجيليات (يُحدث مرض Take-all). مثل القمح والشعير والراى. إلا أن الشوفان يعد مقاومًا لهذا الفطر نظرًا لأن جذوره تحتوى على أربعة أنواع من السابونينات ذات تركيب متقارب أطلق عليها اسم أفاناسينات avenacins (شكل ٧-١٤)، تقوم بحماية الجذور من عدة فطريات بمن فيها فطر *G. graminis*. ولقد اكتشفت مؤخرًا عزلة من هذا الفطر كانت قادرة على إصابة الشوفان بسبب إنتاجها للإنزيم avenacinase وهو إنزيم يحلل الأفيناسين إلى مركبات أقل سمية للفطر (عن Parlevliet ٢٠٠٢).

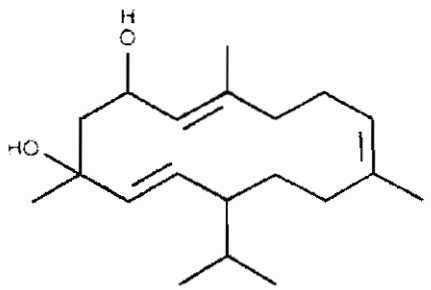
سادساً: التربينات

من بين التربينات terpenoids التى أظهرت دورًا واضحًا فى المقاومة للأمراض الـ duvatrienediols التى تتواجد فى أديم بشرة أصناف التبغ المقاومة للفطر *Peronospora tabacina*، والتى تؤدى إزالتها بالمذيبات إلى زيادة قابلية التبغ للإصابة بالفطر بشدة. كذلك أمكن التعرف على طراز C_{19} من الـ kaurane لـ diterpene من أوراق أرز

سليمة لأحد الأصناف النشطة ضد الفطر *Xanthomonas campestris* pv. *oryzae* (شكل ٧-١٦).



شكل (٧-١٤): الأفيناسينات avenacins أرقام ١، ٢، ٣، ٤ من جذور الشوفان.

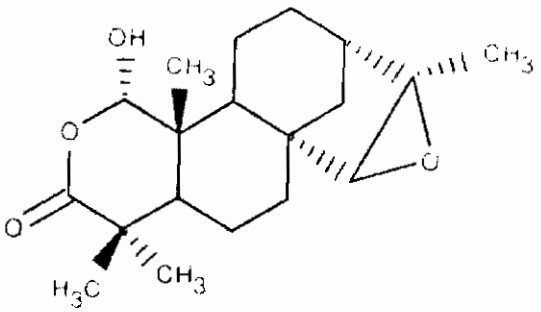


شكل (٧-١٥): تربينات الـ duvatrienediols التى تتواجد فى أديم بشرة اصناف التبغ المقاومة لمرض البياض الزغبى. يتواجد المركب الموضح بالشكل (وهو 4,8,13-duvatriene-1,3-diol) على صورتين isomeric، هما: α، و β.

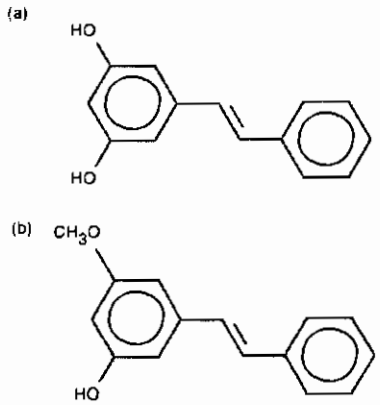
سابعًا: الاستِلبينات

تتواجد الاستِلبينات stilbenes – غالبًا – فى الخشب الصميمى للأشجار، وهو الذى يكون مقاومًا للأعفان، ويعتقد بأنها تُسهم فى توفير بيئة مضادة للميكروبات فى هذا

النسيج. ومن أكثر تلك المركبات تواجدًا كلا من: الـ pinosylvin، والـ pinosylvin monomethyl ether (شكل ٧-١٧؛ عن Strange ١٩٩٣).



شكل (٧-١٦): **Oryzalide A**، وهو **kaurene diterpene** يتواجد فى أوراق العلم **flag leaves** لأصناف الأرز المقاومة للبكتيريا ***Xanthomonas campestris***.



شكل (٧-١٧): الاستلبينات: **pinosylvin**، و **pinosylvin monomethyl ether** اللذان يتواجدان - عادة - فى الخشب الصميمى للأشجار.

ثامناً: التانينات

يُثبط المستخلص الميثانولى لنباتات الكاكاو *Theobroma cacao* إنبات جراثيم الفطر *Crinipellis perniciosa* مسبب مرض مكنسة الساحر witches broom، الذى يعد من أخطر أمراض الكاكاو. وقد تبين أن المكون الرئيسى المثبط للفطر فى هذا المستخلص عبارة عن polymeric procyanidin، وهو من التانينات tannins. هذا .. ويزيد تركيز المثبط فى أصناف الكاكاو المقاومة للفطر عما فى الأصناف القابلة للإصابة.

تاسعاً: البروتينات

ما يعنينا فى هذا المقام البروتينات السابقة التكوين، وليست تلك التى يكون تكوينها نشطًا بعد بدء الإصابة المرضية.

ومن أبرز البروتينات السابقة التكوين، ما يلى:

١ – الجليكوبروتينات الغنية بالهيدروكسى برولين Hydroxyproline-rich glycoproteins (اختصارًا: HRGP):

إلى جانب دور الـ HPGP فى تدعيم الجدر الخلوية، فإنها تفرض على المسبب المرضى إنتاج إنزيمات معينة محللة. وعلى الرغم من أن تلك البروتينات تكون سابقة التكوين وتشكل حتى ٥–١٠٪ من الوزن الجاف للجدار الخلوى الابتدائى، فإن تمثيلها فى النبات يزداد عقب تعرضه للإصابات الميكروبية.

٢ – مثبطات البروتينيز:

يعرف عديد من مثبطات البروتينيز proteinase inhibitors فى كثير جدًّا من الأنواع النباتية، وغالبيتها خاصة بالـ serine proteinases.

وقد أوضحت الدراسات أن نباتات التبغ المحولة وراثيًّا بجين اللوبيا trypsin inhibitor وعُبِّر فيها عن البروتين بنسبة حوالى ١٪ من البروتين الكلى بأوراق النبات – كانت أكثر مقاومة لتغذية يرقات *Heliothis virescens*. كذلك كانت أوراق التبغ المحولة وراثيًّا ببروتينات الطماطم والبطاطس: Inhibitor II مثبطة ليرقات *Manduca sexta*. وربما تلعب مثبطات البروتينيز دورًا آخرًا مع مسببات الأمراض – قد يكون مغايرًا لما سبق بيانه مع الحشرات – إذا إنها قد توفر مصدرًا للأحماض الأمينية التى تلزم لتمثيل بروتينات الكائنات الدقيقة، كما قد تحلل بروتينات الدفاع النباتية.

٣ – مثبطات البولى جالاكتيرونيز:

إن إنزيمات البولاجالاكتيرونيز polygalacturonases تعد غاية فى الأهمية لعديد من المسببات المرضية، والتى لا تتمكن بدونها من التمكن من عوائلها. ولذا .. فإن تواجد أى مثبطات لتلك الإنزيمات يشكل نظامًا دفاعيًّا ضد عديد من الفطريات والبكتيريا المرضة

للنباتات. ولقد أمكن عزل بروتينات مثبطة للبولى جالاكتورنيز من جمع نباتات ذوات الفلقتين التى تمت دراستها. وهذه البروتينات تُسهم فى المقاومة العامة للفطريات ليس – فقط – بتثبيطها لإنزيمات الطفيل، وإنما كذلك بتحفيزها لإنتاج مثيرات استجابات دفاعية فعالة كتلك التى تؤدى إلى استجابة فرط الحساسية، واللجننة، وتمثيل الفيتوألاكسينات. وتعد بعض الـ oligogalacturonides والتى تكون على درجة معينة من البلمرة – والتى تنتج بفعل نشاط البولى جالاكتونيز – من المثيرات عالية النشاط. وتجدر الإشارة إلى أن مثبطات البولى جالاكتورنيز تطيل من فترة بقاء الـ oligogalacturonides المؤثرة كمثيرات، وهى التى تكون بالدرجة اللازمة من البلمرة.

٤ – اللِكتينات:

إن اللِكتينات lectins عبارة عن بروتينات رابطة للمركبات الكربوهيدراتية، تقوم بربط الجليكانات glycans فى الجليكوبروتينات glycoproteins، أو الـ glycolipids، أو عديدات التسكر polysaccharids بقوة كبيرة. ومعظم اللِكتينات التى تمت دراستها تخزن إما فى الفجوات العصارية، وإما فى الجدر الخلوية أو فى المسافات بين الخلايا. وترتبط بعض اللِكتينات بالشيتين chitin؛ مما يؤثر فى نمو الحشرات والفطريات التى تحتوى – كلتاهما – على شيتين. فمثلاً .. يرتبط الهيفين hevein – وهو بروتين صغير (٤.٧ كيلودالتون) غنى بالسيستين – بالشيتين؛ مما يؤثر سلبيًا فى عديد من الفطريات. ويشترك مع الهيفين فى تلك الخصائص بروتينات أخرى تعرف باسم ثايونينات thionins – تحتوى على ست أو ثمانى cysteine residues وتكون شديدة السمية ليس فقط للفطريات، وإنما – كذلك – للبكتيريا والحشرات والحيوانات عمومًا. وقد كان لأحد مجموعات الـ thionins فى أوراق الشعير دورًا كبيرًا فى الدفاع ضد المسببات المرضية.

٥ – إنزيمات الشيتينيز:

على الرغم من إنتاج النباتات لبروتينات يظهر فيها نشاط لإنزيمات الشيتينيز chitinases كرد فعل دفاعى نشط على أثر التعرض للإصابة، فإنه تتوفر أدلة على أن بعض النباتات تحتوى على إنزيمات شيتينيز سابقة التكوين كذلك؛ فقد وجدت تلك

الإنزيمات فى الحبوب الصغيرة، واللبن النباتى latex لنبات المطاط *Hevea brasiliensis* الذى تبين أنه يحتوى على مستويات عالية من كل من إنزيمات الشيتينيز العادية وإنزيمات الشيتينيز القادرة على تحليل جدر الخلايا البكتيرية (Chitinases with lysozyme activity).

٦ - بروتين الثوماتين:

اكتُشفَ وجود بروتين يشبه الثوماتين thaumatin (وهو بروتين دفاعى يتكون بطريقة نشطة فى التبغ على أثر تعرضه للإصابة) .. اكتشف وجوده كبروتين سابق التكوين فى عديد من النباتات.

٧ - بوليببتيدات مثبطة للفيروسات:

يحتوى عديد من أفراد رتبة Caryophyllales، مثل *Phytolacca americana* على مثبطات للفيروسات سابقة التكوين عبارة عن بوليببتيدات يتكون بعضها من ١١٦ حامض أمينى تعمل كمثبطات قوية ضد عملية الـ mRNA translation، وينَّظم عملها من خلال الـ 60S subunit للريبوسوم. وفضلاً عما تحتويه النباتات من تلك البروتينات قبل تعرضها للإصابة، فإن تمثيلها يزداد - كذلك - على أثر تعرض النباتات للإصابات الفيروسية (عن Strange ١٩٩٣).

المقاومة السلبية لأمراض ما بعد الحصاد

تتنوع كثيرًا آليات المقاومة السلبية لمحاصيل الخضر والفاكهة - بعد الحصاد - للإصابات المرضية، كما يلى.

١ - تثبيط تكوين الـ appressoria:

تعد الـ appressoria ضرورية لعديد من الفطريات لكى تتمكن من اختراق السطح النباتى، إلاَ أن بعض الكحوليات ذات السلاسل الطويلة جدًا - التى تتواجد فى عديد من الشموع النباتية السطحية تثبط تكوين تلك الـ appressoria. وفى المقابل .. فإن بعض أنواع الدهون النباتية السطحية ربما تستحث إنبات الجراثيم الفطرية وتكوين الـ appressoria.

٢ – غياب منبهات إنبات الـ appressoria:

يؤدى تواجد بعض المركبات الكيميائية النباتية المتطايرة وغير المتطايرة إلى تثبيط إنبات الـ appressoria. وقد تفشل الـ appressoria فى الإنبات نتيجة لغياب عامل منبه لإنباتها. ويعتقد بأن الإثيلين الذى تنتجه الثمار عند نضجها يمكن أن يحفز إنبات الـ appressoria التى قد تتواجد على سطح تلك الثمار. وذلك بتركيزات أقل بكثير مما يُنتج أثناء نضج الثمار.

٣ – تثبيط اختراق الـ infection peg الذى ينتجه الـ appressorium لأديم البشرة:

تقوم الفطريات التى تخترق الأسطح النباتية بصورة مباشرة – مثل *Botryis cinerea* – بإفراز إنزيم الكيوتينيز cutinase عند موضع الاختراق، ويؤدى تواجد مثبطات الكيوتينيز فى طبقة الأديم غير المجروحة إلى منع اختراق تلك الفئة من الفطريات له.

هذا .. إلا أن إنبات الـ appressoria ربما يعتمد على إنزيمات أو عوامل أخرى إضافية غير الكيوتينيز، كما يلى:

أ – قد يشكل الأديم عائقًا فيزيائيًا أمام اختراق الفطر:

من أمثلة تلك الحالة أن مقاومة ثمار الخوخ للإصابة بالفطر *Monilina fructicola* ترتبط بسمك كل من الأديم والجدر الخلوية، حيث تزداد الفترة من العدوى بالفطر إلى حين ظهور أعراض الإصابة بزيادة سمك الأديم والجدر الخلوية. كما يحدث الأمر ذاته فى النكتارين.

ب – احتواء الأديم على مثبطات لاختراق الفطريات:

من أمثلة ذلك تثبيط تطور الفطر *M. fructicola* فى ثمار الخوخ غير الناضجة بسبب احتواء القشرة الخارجية للثمار على أحماض فينولية.

جـ – توجد مثبطات للإنزيمات الـ pectolytic (التى تعمل على إذابة البكتين) .. مثل مثبطات الـ pectate lyase. وخاصة فى المراحل المبكرة جدًا من الإصابة.

٤ – تثبيط استعمار الفطر للنسيج النباتى بفعل عوائق سابقة التواجد:

يمكن أن يتحقق ذلك التثبيط بفعل أى من الآليات التالية:

أ – تواجد مركبات كيميائية مثبطة للنمو الفطرى:

الأمثلة على تلك المركبات كثيرة جدًّا، ومنها ما يلى:

(١) يؤدى تواجد المركب 1-acetoxy-2-hydroxy-4-oxo-heneicosa-12,15-diene فى ثمار الأفوكادو غير الناضجة إلى منع نمو الفطر *Colletotrichum gloeosporioides*.

(٢) يؤدى تواجد المركبين: 5-12,cis-heptadecenyl resorcinol، و 5-pentadecenyl resorcinol فى ثمار المانجو غير الناضجة إلى منع نمو الفطر *Alternaria alternata*.

(٣) تحتوى ثمار الليمون الأضاليا الخضراء المكتملة التكوين على تركيزات عالية من الـ citral تحد من إصابة الثمار بالأعفان.

وفى جميع الحالات السابقة ينخفض تركيز المركبات السامة للفطريات مع تقدم الثمار فى النضج، مما يجعلها أكثر تعرضًا للإصابة بالأعفان.

ب – حدوث زيادة فى إنتاج المركبات الكيميائية المثبطة للفطريات (التى تتواجد أصلاً قبل حدوث الإصابة) بعد الإصابة (عن Prusky ٢٠٠٣).

المقاومة النشطة التركيبية

تؤدى الإصابة فى حالة المقاومة النشطة التركيبية إلى حث العائل على تكوين دفاعات تركيبية defense structures معينة تحد من استمرار انتشار الإصابة فى نسيج العائل. ومن أمثلة ذلك ما يلى:

تكوين اللجنينات

دور اللجنينات فى المقاومة

تلعب اللجنينات دورًا هامًّا فى المقاومة لعديد من الأمراض. وذلك من خلال عملها كعائق فيزيائى أمام تقدم المسببات المرضية. وتتحدد مدى فاعليتها فى الحد من الإصابة على السرعة التى تنتج بها، وليس على مدى تراكمها. هذا .. وتقوم النباتات بتمثيل طرز جديدة من اللجنينات فى حالات المقاومة. كما يتم تنشيط عمل الإنزيمات التى تلعب دورًا فى عملية اللجننة lignification فى تفاعلات المقاومة. كما قد تلعب بادئات اللجنين دورًا فى المقاومة (عن Vidhyasekaran ١٩٨٨).