ترسيب الصموغ والمواد الشبيهة بها فى الأنسجة المصابة

تعمل الصموغ التى تفرز أحيانًا على حواف البقع المرضية كنوع من المقاومة الميكانيكية التى تحد من انتشار الإصابة. وفى الكرنب .. وجد أن الأصناف المقاومة للفطر *F. oxysporum* f. *conglutinans* المسبب للاصفرار تترسب بين خلايا القشرة فى جذورها – عقب تعرضها للإصابة – إفرازات شبه صمغية تحد من استمرار نمو الفطر داخل أنسجة النبات (عن Dixon ١٩٨١).

تكوين طبقات الانفصال

يؤدى تكوين طبقات الانفصال Abscission Layers – عقب الإصابة – إلى سقوط الأجزاء المصابة، الأمر الذى يحد من استمرار انتشارها فى النبات. كما فى مرض shot-hole فى الفاكهة ذات النواة الحجرية.

المقاومة النشطة الكيميائية والفسيولوجية

عندما تكون المقاومة النشطة كيميائية أو فسيولوجية .. فإن النبات يقاوم الطفيل لدى إصابته له ببدء تغيرات كيميائية وفسيولوجية تحد من نشاط الطفيل فى النبات أو توقف تقدمه نهائيًا. وجدير بالذكر أن هذه التغيرات الدفاعية لا تبدأ فى الحدوث إلا بعد مهاجمة المسبب المرضى لخلايا العائل، وأن ما يورث هنا هو قدرة العائل على الاستجابة الدفاعية ضد عملية التطفل.

ونظرًا لأهمية الدور الذى تلعبه المركبات الفينولية فى المقاومة للأمراض، سواء أكانت تلك المركبات سابقة التكوين – كما أسلفنا بيانه – أم ينشط تكوينها بعد تعرض النباتات للإصابة، فإننا نبدأ بها موضوع المقاومة النشطة الكيميائية والفسيولوجية، إذا إنها كثيرًا ما تكون هى ذاتها المسئولة عن المقاومة.

دور الفينولات فى المقاومة النشطة

أولاً: الفينولات التى ينشط تكوينها عقب التعرض للإصابة

تلعب الفينولات التى ينشط تكوينها عقب التعرض للإصابة دورًا كبيرًا فى مقاومة

عديد من الأمراض، كما تحدد السرعة التى تتكون بها تلك الفينولات مدى شدة المقاومة.

ومن أمثلة ذلك، ما يلى:

١ – لا يمكن للفطرين: *Fusarium oxysporum* f. sp. *lupini*، و *Fusarium oxysporum* f. sp. *callistephi* إصابة الطماطم، حيث تتكون فى سيقان النباتات التى تتعرض لهما تركيزات عالية من الفينولات الكلية. والـ o-dihydric phenols، إلا أن تلك الزيادات لا تحدث لدى عدوى النباتات بالفطر المتخصص على الطماطم: *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici*.

٢ – لم يمكن ملاحظة ارتباط قوى بين المحتوى الفينولى والمقاومة لصدأ الساق فى أصناف القمح، إلاّ أن السرعة التى تراكمت بها الفينولات فى الأنسجة المصابة ارتبطت بشدة بنسبة السلالات التى كانت قادرة على إحداث الإصابة، كما يلى:

الصنف	السلالات القادرة على إحداث الإصابة	الفينولات الكلية (مجم/١٠٠ جم وزن طازج)
Little Club	٩٤	٣٠
Acmc	٧٦	٦٨
Einkom	٦٨	٥٦
Kubanka	٥٠	٦١
Marquis	٤٩	٤٩
Reliance	٤٥	٤٢
Mindum	٣٥	٦٤
Vernol	٣١	٥٦
Khapi	٢	٨٠

ثانيًا: الفينولات المؤكسَدة المسئولة عن المقاومة

تتأكسد الفينولات إلى كينونات quinines بواسطة إنزيمات العائل، مثل البولى فينول أوكسيديز polyphenol oxidase، والبيروكسيديز peroxidase، ومن المعروف أن الكينونات شديدة السمية للفطريات، كما تبينت مسئوليتها عن المقاومة فى عديد من الأمراض.

ومن أمثلة ذلك، ما يلى:

١ – تُعد نباتات البطاطس الصغيرة – من جميع أصناف البطاطس – مقاومة للفطر *Verticillium albo-atrum*، ولكن تختفى المقاومة بعد حوالى ٤–٥ أسابيع من الإنبات. ويكون ذلك مصاحبًا بنقص جوهرى فى محتوى جذور الأصناف من حامض الكلوروجنك chlorogenic acid والفينولات الحرة. وعلى الرغم من وجود ارتباط بين المحتوى الفينولى والمقاومة، فإن حامض الكلوروجنك بتركيز وصل إلى ١٠٠٠ جزء فى المليون – فى البيئات الصناعية – لم يكن سامًّا للفطر، علمًا بأن هذا التركيز العالى لا يتكون أبدًا فى النباتات. وقد تبين أن حامض الكلوروجنك – غير السام للفطر – يتحول فى الأصناف المقاومة إلى الصورة المؤكسَدة (الكينونات) التى تكون سامة للفطر، علمًا بأن الأصناف المقاومة (مثل: USDA 41956) يكون نشاط البولى فينول أوكسيديز فيها أقل بمقدار مالا يقل عن ٥٠٪ من نشاطه فى الأصناف القابلة للإصابة (مثل: Red Warba)، حيث يستمر فى الأخيرة أكسدة الكينونات – سريعًا – إلى صور أخرى غير سامة للفطر، الأمر الذى لا يحدث بذات السرعة فى الأصناف المقاومة التى يتبقى فيها تركيز عالٍ من الكينونات.

٢ – يزداد نشاط إنزيم البيروكسيديز جوهريًّا فى أصناف الطماطم المقاومة للذبول الفيوزارى فى خلال ٢٤ ساعة من تعرضها للإصابة بالفطر، بينما لا يحدث ذلك فى الأصناف القابلة للإصابة إلا بعد ٢٤ ساعة أخرى، الأمر الذى يرتبط بسرعة تكوين الفينولات المؤكسدة التى تحد من الإصابة (عن Vidhyasekaran ١٩٨٨).

أنواع الاستجابات الدفاعية النشطة

تعد الاستجابات الدفاعية النشطة المستحثة من الصفات المميزة للتفاعلات غير المتوافقة التى تحدث فى حالات المقاومة. ويمكن تحديد ثلاث فئات – على الأقل – من الاستجابات الدفاعية النشطة فى الأنسجة النباتية، هى: الاستجابات الأولية primary responses، والاستجابات الثانوية secondary responses، والاستجابات الجهازية المكتسبة systemically acquired responses.

تنحصر الاستجابات الأولية فى الخلايا التى تصبح على اتصال مباشر بالمسبب المرضى سواء أحدث ذلك بالملامسة الخارجية المباشرة للخلية (كما فى الإصابات النيماتودية وبعض الإصابات الفطرية). أم بالتواجد الداخلى للمسبب المرضى داخل الخلية النباتية (كما فى الإصابات الفيروسية والبكتيرية وبعض الإصابات الفطرية). وتتضمن تلك الاستجابات التعرف على جزيئات خاصة تنطلق من المسبب المرضى وتعد بمثابة إشارة للنبات لبدء استجابته الدفاعية. علمًا بأن انطلاق تلك الجزيئات يعد أمرًا حيويًّا وأساسيًّا لنشاط المسبب المرضى ذاته. وغالبًا ما تؤدى تلك الاستجابات الأولية إلى ما يعرف بموت الخلايا المبرمج programmed cell death.

أما الاستجابات الدفاعية الثانوية فإنها تحدث فى الخلايا المجاورة التى تحيط بموقع الإصابة الأولى. استجابة لجزيئات تنتشر من موقع الإصابة (تتكون خلال التفاعل الأولى) تعرف باسم مستحثات elicitors وتكون بمثابة إشارة لبدء الاستجابة الدفاعية.

أما الاستجابات الدفاعية الجهازية فإنها تُستحث هرمونيا فى كل أجزاء النبات (عن Hutcheson ١٩٩٨).

وبذا .. فإنه يمكن تقسيم الوسائل النشطة التى تقاوم بها النباتات مسببات الأمراض إلى ثلاثة فئات رئيسية، كما يلى:

١ – دفاعى فورى مبكر للخلايا المصابة مباشرة، يبدأ بإشارة تعرف على الكائن المرض المهاجم، تقود غالبًا إلى موت سريع لتلك الخلايا، فيما يعرف باستجابة فرط الحساسية hypersensitive response.

٢ – تنشيط موضعى للجينات فى الخلايا المجاورة مباشرة لموضع الإصابة؛ يترتب عليه تمثيل عديد من المركبات الجديدة من مركبات المسارات الأيضية الطبيعية للنبات. مثل الفيتوألاكسينات phytoalexins، كما قد يترتب على تنشيط الجينات تدعيم للموانع التركيبية الطبيعية مثل الجدر الخلوية. أو إحداث تثبيط غير مباشر للمسبب المرضى.

٣ – تنشيط جهازى للجينات التى تشفر لتمثيل البروتينات ذات العلاقة بالأحداث

المرضية pathogensis-related proteins (اختصارًا: PRP)، مثل إنزيمات الـ -1.3-β glucanases التى تعد مثبطة – بصورة مباشرة أو غير مباشرة – للمسببات المرضية. ولها صلة وثيقة بظاهرة المناعة المكتسبة الجهازية systemic acquired resistance (اختصارًا: SAR) (عن Kombrink & Schmelzer ٢٠٠١).

تكون هذه البروتينات بمثابة خط دفاع ثان (فى حالة قدرة المسبب المرضى على التغلب على الموانع الطبيعية التى تقف حائلاً أما وصوله إلى الأنسجة النباتية، مثل الجدر الخلوية، والطبقة الشمعية، والمركبات الكيميائية السابقة التكوين). وهى تنتج بواسطة جينات المقاومة المتخصصة (الـ R genes).

وتُحدث البروتينات التى تكونها جينات المقاومة فعلها عن طريق مالا يقل عن أربع آليات، كما يلى:

١ – يقوم البروتين ناتج الـ R gene بوقف نشاط سُم يفرزه المسبب المرضى، وهو السم الذى يُحدث فى العادة تحللاً أو يمنع الاستجابات الدفاعية للنبات. ومن الأمثلة على ذلك الجين Hm1 فى الذرة الذى يشفر لتكوين الإنزيم NADPH-dependent reductase، وهو الذى يوقف فعل السم HC الذى تفرزه السلالة ١ من الفطر *Cochliobolus carbonum*. وفى غياب هذا الجين فإن السم HC يُحدث الأعراض المرضية – فى النباتات القابلة للإصابة – بتثبيط نشاط الإنزيم histone deacetylase.

٢ – يُعد البروتين ناتج الـ R gene هدفًا لنشاط الكائن المرض، ويؤدى غيابه إلى مقاومة النبات لذلك الكائن المرض. ومن الأمثلة على ذلك الجين الميتوكندريونى T-urf13 فى الذرة الذى يكسب النبات كلا من خاصية العقم الذكرى والحساسية للسم T الذى تفرزه السلالة T من الفطر *Biopolaris maydis*، مما يجعله قابلاً للإصابة بهذا الفطر. هذا وتعتبر أصناف الذرة التى ينقصها الجين T-urf13 مقاومة للفطر.

٣ – يعد البروتين ناتج الـ R gene هو بادئ استجابات الدفاع النباتية ضد المسبب المرضى، ولعل أبرز مثال على ذلك مقاومة جين الشعير mlo للفطر *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei* مسبب مرض البياض الدقيقى. ففى وجود الآليل السائد Mlo يحدث

تنظيم لعملية موت الخلايا عقب الإصابة بالفطر؛ الأمر الذى لا يحدث فى وجود آليل المقاومة mlo.

٤ – يقوم البروتين ناتج الـ R genes بالتعرف على بروتين ناتج جين عدم الضراوة Avr gene، يتبعه حدوث سلسلة من التفاعلات التى تقود إلى حدوث ما يسمى بالاستجابة فرط الحساسية؛ ومن ثم المقاومة (Takken & Joosten ٢٠٠٠).

ومن بين أهم الاستجابات النباتية الدفاعية ضد المسببات المرضية والمركبات التى تلعب دورًا هامًا فى هذا المجال، ما يلى:

١ – إنتاج الفيتوألاكسينات phytoalexins.

٢ – إنزيمات الشيتينيز chitinases.

٣ – إنزيمات البيتا-١،٣-جلوكانيز β-1,3-glucanases.

٤ – إنتاج البروتينات ذات العلاقة بالتطفل المرض pathogensis-related proteins.

٥ – حامض السلسيلك salicylic acid.

٦ – المركبات النشطة فى الأكسدة active oxygen species.

٧ – حامض الجاسمونك jasmonate.

وعلى الرغم من الاكتشافات العلمية الجديدة المستمرة فى مجال أيض الدفاعات النباتية ضد مسببات الأمراض، فإن ذلك لا يقلل من أهمية الدور الذى تلعبه الاكتشافات السابقة (كالفيتوألاكسينات على سبيل المثال)؛ ذلك أن الشواهد تدل على عدم وجود مركب واحد أو نظام واحد يمكن أن يفسر المقاومة للأمراض فى النباتات، بل إن الأغلب اشتراك أكثر من مركب وأكثر من نظام فى عملية المقاومة للمسبب المرضى الواحد فى النوع النباتى الواحد (عن Kuć ١٩٩٥).

وتجدر الإشارة إلى أن المناعة المكتسبة acquired immunity، وهى ظاهرة اكتساب النبات مناعة ضد الإصابة بسلالات فيرس ما لدى إصابته بأى منها، هى نوع من المقاومة النشطة كيميائيًا وفسيولوجيًا، وهى الظاهرة التى يُستفاد منها فى حماية النباتات من السلالات الفيروسية العالية الضراوة؛ بتعريضها للإصابة بسلالة منخفضة الضراوة من نفس الفيرس (Allen ١٩٥٩).

حث الاستجابات الدفاعية النشطة

إن المقاومات النشطة هى فى واقع الأمر استجابات مستحثة، وتعنى أن النباتات تكون قادرة على التعرف على محفز ما أو أكثر من محفز يفرزهم المسبب المرضى – خلال المراحل المبكرة من الإصابة – والاستجابة لها. ويستدل من ذلك على أن الخلايا النباتية تمتلك أنظمة للمراقبة تمكنها من التعرف على تلك المحفزات التى تنتجها الكائنات المرضة وتستجيب لها. ويُشفَر لأنظمة المراقبة تلك بواسطة جينات المقاومة التى تُنتج بروتينات مُستقبلة receptor proteins، تتواجد فى مواقع استراتيجية فى حجيرات خلوية. ويعنى ذلك أن التحكم فى قدرة النبات على شن استجابة دفاعية نشطة تعتمد على امتلاكه لمجموعة من جينات المقاومة وعلى توقيت التعبير عنها.

إن جينات المقاومة تتواجد – عادة – فى عناقيد تكون على درجة عالية من التقارب الوراثى، ومن أمثلة ذلك ما يلى:

١ – أمكن التعرف على خمسة مواقع كروموسومية تتحكم فى مقاومة الكتان للصدأ، وأظهر تحليل الموقعين L، و M احتواء الأول على ١٣ جينًا والثانى على سبعة جينات شديدة التماثل.

٢ – تعد جينات الـ Cf، و Pto، و Fen، و Prf، و I2C-1 فى الطماطم جزءًا من عنقود أكبر من الجينات المتقاربة.

٣ – يعتبر جين Xa21 فى الأرز جزءًا من عناقيد أكبر من الجينات المتقاربة.

ويسمح تواجد جينات المقاومة المتقاربة فى عناقيد بحدوث انعزالات أثناء الانقسام الاختزالى؛ مما يؤدى إلى ظهور خصائص جديدة لجينات المقاومة فى الأجيال المتتالية (عن Hutcheson ١٩٩٨).

المقاومة النشطة: فرط الحساسية

وصفت ظاهرة فرط الحساسية لأول مرة بواسطة Stakman فى أصداء الحبوب، وذلك فى عام ١٩١٥، ولذا .. كان الاعتقاد حتى بدايات القرن الماضى – أن الظاهرة لا