الفصل 40

استجابات النبات الدِّفاعية

Plant Defense Responses

سوجز المفاهيم

40-1 الدِّفاعات الفيزيائية

- *يُوفِّر نسيج البشرة خط الدِّفاع الأول.*
- *يُمكن للغُزاة اختراق دفاعات البشرة.*
- *يُمكن للبكتيريا والفطريات أن تكون مُفيدةً للنباتات أيضًا.*

40-2 دفاعات سامة

- *تُحافظ النباتات على مخازن كيميائية.*
- *يُمكن لنباتات أن تُسمِّم نباتات أخرى.*
- *الإنسان مُعرَّض لسموم النبات.*
- *قد يكون لنواتج الأيض الثانوية قيمة طبية.*

40-3 الحيوانات التي تحمي النباتات

40-4 استجابات جهازية ضد الغزاة

- *استجابات الجُرح تحمي النباتات من آكلات الأعشاب.*
- *استجابات الدِّفاع قد تكون نوعية ضد العامل المُمرض.*

مقدّمة

يتعرض النبات للهجوم المُتواصل من قِبَل الفيروسات، والبكتيريا، والفطريات، والحيوانات، وحتى النَّباتات الأخرى. وقد تطورت شبكة رائعة من آليات الدِّفاع لمنع هذا الغزو أو الحدّ منه. وقد خضعت كثير من العلاقات بين النبات-والآفة للتَّطور المُترافق، فيفوز النبات أحيانًا، وتفوز الآفة في أحيان أُخرى بوجود تكيفات هجومية جديدة. خط الدِّفاع الأول عند النبات هو جُدران خلوية سميكة مُغطاة بطبقة شمعية قوية. اللحاء، والأشواك، وحتى الشُّعيرات يُمكنها أن تمنع الحشرات الجائعة. وعندما يفشل خط الدِّفاع الأول هذا، فإنَّ مُستودعًا كيميائيًّا من المواد السامة ينتظرها. وكثير من هذه الجُزيئات ليس لها أي تأثير في النبات. وبعضها يتمُّ تعديله من قبل ميكروبات في أمعاء آكلات الأعشاب إلى مُركبات سامة. إنَّ الإبقاء على مُستودع المواد السامة يستهلك طاقة. لذا، فإنَّ أدوات بديلة للدِّفاع تستعمل استجابات مُحفِّزة للحماية من هجمات مُستقبلية أو لمنعها.

obeikan.com

1-40 الدفاعات الفيزيائية

لا يوجد ملاجئ أعاصير للأشجار. تُمثِّل الأعاصير والظروف البيئية المُتغيرة تهديدًا لحياة النباتات. من النَّاحية التَّركيبية، يُمكن للأشجار على الأغلب أن تتحمل الرِّياح الشديدة ووزن الثلج والجليد، ولكن هناك حدودًا، إذ يُمكن للرِّياح بعدها أن تقتلع شجرة، أو أن تكسر الجذع الرَّئيس لنبات صغير. تمنح البراعم الإبطية فُرصة ثانية عندما تنمو، وتُعوِّض الجذع المفقود (الشكل 40-1).

وعلى الرَّغم من أنَّ العوامل غير الحية مثل الطقس تُمثِّل تهديدًا حقيقيًّا للنبات، فإنَّ تهديدًا أكبر يُواجهه يوميًا من: الفيروسات، والبكتيريا، والفطريات، والحيوانات، والنباتات الأخرى. يُمكن لهذه الأعداء أن تستغل مصادر الغذاء في النباتات، أو أن تستعمل آليات مُضاعفة DNA لمُضاعفة نفسها. يقتل بعض الغُزاة خلايا النبات فورًا، مُسبِّبة التَّنقر (نسيج بني، وميت). وربما تستغل حشرات مُعينة لحاء النبات؛ بحثًا عن الكربوهيدرات، ولكنها تترك وراءها فيروسًا أو بكتيريا متنقلة.

الشكل 40-1

المجاميع الخضرية الاحتياطية. تُعطي المجاميع الخضرية الإبطية النباتات فُرصة ثانية، عندما ينكسر المجموع الخضري الطَّرفي، كما في حالة هذه الشَّجرة التي ضربتها عاصفة.

الشكل 40-2

حشرة نبات الفصة. هذا النَّوع المُعتدي مُشكلة زراعية؛ لأنَّه دخل دون وجود مُفترسات طبيعية له، وهو يتغذَّى على نبات الفصة.

يقل تهديد هذه المُهاجمات، عندما يكون لها مُفترسات طبيعية. أحد أعظم المشكلات مع أنواع من المُهاجمات غير المُستوطنة، مثل حشرة نبات الفصة (الشكل 40-2)، هو غياب المُفترسات الطبيعية في البيئة الجديدة.

يُوفِّر نسيج البشرة خط الدِّفاع الأول

أول خط دفاع تملكه النباتات جميعها هو نظام نسيج البشرة (انظر الفصل الـ 36). تُفرز خلايا البشرة الشمع في النباتات جميعها، وهو خليط من دهون غير قطبية، وطبقات من مادة دهنية تحمي سطوح النبات المكشوفة من فقدان الماء والهجوم. أجزاء النبات فوق الأرض أيضًا مُغطاة **بالكيوتين Cutin**، وهو جزيء كبير مُكوَّن من أحماض دهنية طويلة السلسلة مُرتبطة مع بعضها. **والسوبرين Suberin**، وهو نُسخة أخرى من سلاسل أحماض دهنية مُترابطة موجود في جُدران خلايا أعضاء النبات تحت الأرضية؛ يُشكِّل السوبرين أشرطة كاسبر غير المُنفِّذة للماء في الجذور. تجمُّعات السيليكا، والشُّعيرات، واللحاء، وحتى الأشواك يُمكن أيضًا أن تحمي داخل النبات الغني بالغذاء.

يُمكن للغُزاة اختراق دفاعات البشرة

لسوء الحظ، يُمكن لهذه الدِّفاعات الخارجية أن تُخترق بطرق عدة. الجروح الميكانيكية تترك ممرًّا مفتوحًا يُمكن للميكروبات النَّفاذ من خلاله. وتستخدم الدِّيدان الأسطوانية المُتطفلة أجزاء فمها الحادة للدُّخول عبر الجدران الخلوية للنبات. يُنشِّط عملها هذا الخلايا النباتية على الانقسام، مُكوِّنة نموًا ورميًا، أو في الأنواع التي تلتصق بخلية نباتية واحدة، تجعل الخلية تتضخم، وتنقل الكربوهيدرات من النبات إلى الدُّودة الأسطوانية الجائعة (الشكل 40-3).

في بعض الأحيان، يُمكن أن يزيد مجرد وجود بكتيريا على سطح الورقة من أخطار الصَّقيع. تعمل البكتيريا بوصفها مواقع للتَّكاثف؛ حيث تُدمر بلورات الثلج المُتكوِّنة الأوراق بشدة.

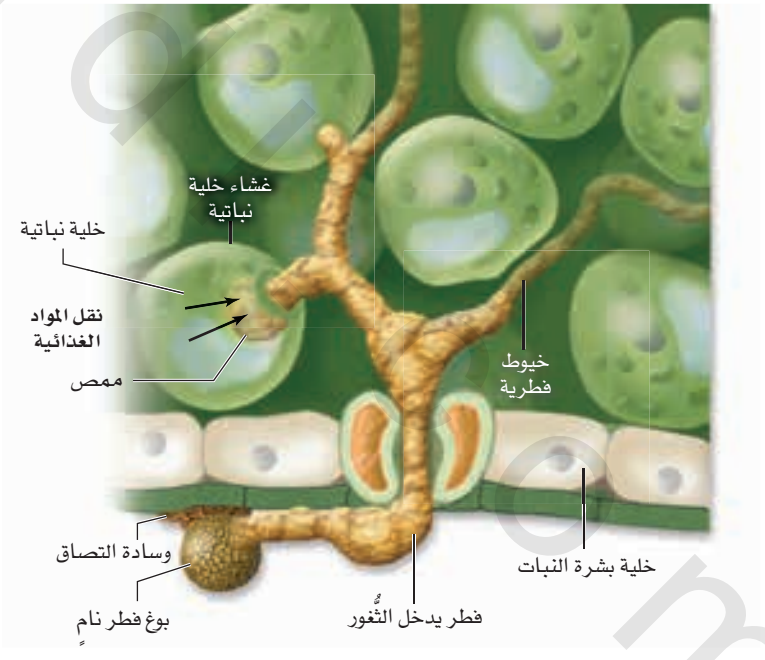
أ.

ب.

الشكل 40-3

الدِّيدان الأسطوانية تُهاجم جذور محصول نباتي. أ. تخترق الدُّودة بشرة الجذر. **ب.** تُشكِّل الدِّيدان الأسطوانية التي تعيش في عقد الجذور أورامًا على الجذور.

إنَّ من إستراتيجية الفطريات، البحث عن البُقعة الضعيفة في نظام البشرة، أي فتحات الثُّغور، للدُّخول إلى النبات. فقد تطوَّرت بعض الفطريات بشكل مُترافق مع نبات ذي فلقة واحدةٍ يملك ثغورًا مُتباعدة بشكل متساوٍ. هذه الفطريات على ما يبدو قادرة على قياس المسافة لتحديد فُتحات الثُّغور المُتباعدة بشكل متساوٍ قبل أن تغزو النبات. ويُبيِّن الشكل 40-4 مراحل غزو الفطريات، التي يُمكن أن تشمل الآتي:



الشكل 40-4

تدخل الفطريات خلسة من خلال الثُّغور. تخترق خيوط فطرية جدران الخلية، ولكن ليس الأغشية البلازمية. إن التَّقارب الشَّديد بين خيوط الفطريات والغشاء الخلوي للخلية النباتية يسمح بنقل المواد الغذائية من النبات إلى الفطر.

1. تهبط الأبواغ المحمولة عن طريق الهواء على الأوراق. يبرُز أنبوب نمو من البوغ. ويعد التَّعرف إلى المُضيف ضروريًّا لحدوث العدوى.
2. ينمو البوغ ويُشكِّل وسادة التصاق، سامحةً له بالاتصاق بالورقة.
3. تنمو الخيوط الفطرية خلال جدران الخلية، وتضغط على الغشاء الخلوي.
4. تتمايز الخيوط الفطرية إلى تراكيب مُتخصِّصة تدعى الممصّات. تتَّسع، وتُحاط بالغشاء الخلوي، وتبدأ بنقل المواد الغذائية.

يُمكن للبكتيريا والفطريات أن تكون مُفيدة للنبات أيضًا

تبادُل المنفعة والتَّطفل وجهان لعملة التَّطور. في الفصلين الـ(31 و39)، رأيت كيف أنَّ الفطريات الجذرية تستعمل آلية شبيهة بالتي ذُكرت سابقًا لتبادُل المنفعة بين النبات والفطر. في حالة العلاقة بين البقوليات والبكتيريا المُثبِّتة للنيتروجين، تبحث بكتيريا *Rhizobium* عن شعيرات جذرية، فتغزوها كما تغزو أنسجة أخرى، وتُكوِّن عُقدة جذرية. يُمكن لبكتيريا تربة أخرى أن تُشجِّع نمو النبات، وهذه تُدعى البكتيريا الجذرية المُشجِّعة لنمو النبات (PGPR). ويُشير تعبير رايزوبكتيريا *Rhizobacteria* إلى البكتيريا التي تعيش حول النظام الجذري، وتستفيد عادة من مُخرجات الجذور. في المُقابل، تُوفِّر هذه البكتيريا مواد تدعم نمو النبات. الأنواع *Azosporillum*، على سبيل المثال، تُوفِّر الجبرلينات، أو هرمونات النُّمو، لنباتات الأرز عندما تعيش بالقرب من النظام الجذري. يُمكن للبكتيريا الجذرية المُشجِّعة لنمو النبات (PGPR) أيضًا أن تحُد من نمو بكتيريا التُّربة المُمرضة.

جهاز أنسجة البشرة هو أول خط دفاع. السوبرين والكيوتين اللذان تُفرزهما أنسجة البشرة يمنعان الاعتداء، ويُقلِّلان فقدان الماء، ولكن الغُزاة طوَّروا إستراتيجيات لتجاوز هذه الحواجز. ليست كل البكتيريا والفطريات ضارة؛ فبعضها يُزوِّد النبات بمُركبات تُساعد على النُّمو.

كثير من النباتات مُمتلئة بالسُّموم التي تقتل آكلات الأعشاب أو، على الأقل، تجعلها مريضة جدًا. أحد الأمثلة هو إنتاج السيانيد، (HCN). أكثر من 3000 نوع من النباتات تُنتج مُركبات مُحتوية على السيانيد، تُدعى سكريات سيانيدية *Cyanogenic glycosides*، تتكسَّر إلى سيانيد عندما تُبتلع. يُوقف السيانيد سلسلة نقل الإلكترونات، مُثبِّطًا التَّنفس الخلوي.

نبات الكاسافا (جنس *Manihot*)، مصدر غذاء رئيس للكثير من الأفارقة، غنيّ بالسكريات السيانيدية (خاصة، سموم مانيهوت) في الطَّبقات الخارجية للجذر الذي يُؤكل. وما لم تُقشَّر هذه الطبقات الخارجية، فإنَّ التَّأثير التَّراكمي لأكل الكاسافا يُمكن أن يكون قاتلًا.

إضافة إلى السُّموم التي تقتل، يُمكن للنَّبات أن ينتج سمومًا أخرى تجعل آكل الأعشاب المُفترض مريضًا، أو تُنفِّره بالنَّكهات أو الرَّوائح القوية.

تُحافظ النباتات على مخازن كيميائية

كيف نشأت مسارات البناء الحيوي التي تُنتج هذه السُّموم؟ تُشير أدلة مُتزايدة إلى أنَّ مسارات الأيض اللازمة للإبقاء على الحياة في النبات قد سلكت مسارات جانبية تطورية، أدَّت إلى إنتاج مخزون احتياطي من مواد كيميائية تُدعى مُركبات **أيضية ثانوية Secondary metabolites**. يؤثِّر كثير من هذه المُركبات في آكلات الأعشاب، كما تُؤثِّر في الإنسان (جدول 40-1).

يُمكن لمواد قلوية، تشمل الكافيين، والنيكوتين، والكوكائين، والمورفين، أن تُؤثِّر في عمليات خلوية عدة؛ إن لم يتمكَّن النبات من قتل مُهاجميه، فإنَّه يُسبِّب فرط تهيُّج لهم بالكافيين أو تهدئهم بالمورفين. على سبيل المثال، تستطيع دودة التبغ (*Manduca sexta*) أن تُجهز على حقل من نبات التبغ (الشكل 40-5)؛ وعلى الرغم من ذلك، يبدو أنَّ نبات التَّبغ البري يحتوي على مُستويات عالية من النيكوتين الذي يُميت هذه الدودة.

ترتبط مُركبات التانين مع البروتينات وتُعطِّلها. على سبيل المثال، بعضها يعمل عن طريق تثبيط أنزيمات تهضم البروتينات، ما يُقلِّل القيمة الغذائية لنسيج النبات. الحشرة التي تمرض بسبب تناول جُرعة عالية من مُركبات التانين يُحتمل أن تربط بين النَّكهة والمرض، وأن تتجنَّب هذا النَّوع من النبات بوصفه غذاء في المرة المقبلة. أما الجرعات القليلة، المُساوية للكمية التي يحصل عليها الإنسان من أكل تفاح أو توت بري، فمن غير المُحتمل أن تُسبِّب مشكلات هضمية كبيرة. الحيوانات، ومن ضمنها الإنسان، يُمكنها أن تتجنَّب الآثار التَّراكمية السَّامة لمُركبات الأيض الثانوية بأكل وجبات مُتنوعة.

الزُّيوت النباتية، خاصة تلك الموجودة في النباتات من العائلة الزَّعترية، وتشمل النعنع، والميرمية، ونعنع الماء، ونباتات أخرى عدة، تطرد الحشرات برائحتها القوية. وبتراكيز عالية، يُمكن أن يكون بعض هذه الزُّيوت ساميًّا أيضًا إن ابتُلع.

لماذا لا تقتل السُّموم النبات؟ إحدى الإستراتيجيات هي أن يقوم النبات بحجز السُّم في تركيب مُحاط بغشاء، بحيث لا يتَّصل مع عمليات الأيض في الخلية. الحل الثاني هو إنتاج مادة ليست سامة إلا بعد أن تتعرَّض لعمليات الأيض، غالبًا من قبل كائنات دقيقة، في أمعاء الحيوان. تُعدّ السُّكريات السيانيدية مثالًا جيدًا على الحالة الثانية. يُفرز النبات السيانيد مُرتبطًا بسكر لا يُؤثِّر في سلاسل نقل الإلكترونات. ولكن حالما يبتلع الحيوان السُّكر السيانيدي، فإنَّ المُركب ينكسر أنزيميًّا، مُطلقًا السيانيد السَّام.

أدَّى التطور المُشترك إلى دفاعات ضد بعض سموم النبات. يُمكن للفراشة الاستوائية *Heliconius sara*، أن تحتجز السُّكريات السيانيدية التي تبتلعها من مصدر غذائها الوحيد، كرمة المحبة. يسمح مسار كيميائي أكثر إثارة للفراشة أن تكسر السُّكريات السيانيدية بشكل آمن، وأن تستعمل النيتروجين المُنطلق في أيض البروتين الخاص بها.

يُمكن لنباتات أن تُسمِّم نباتات أخرى

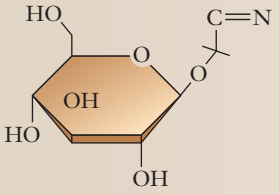
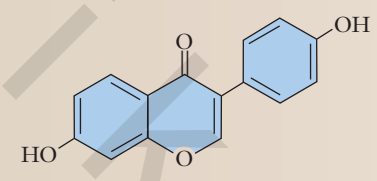
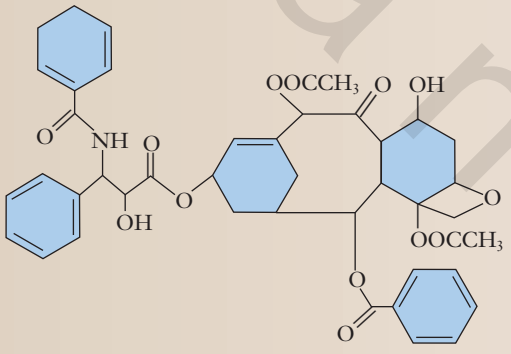
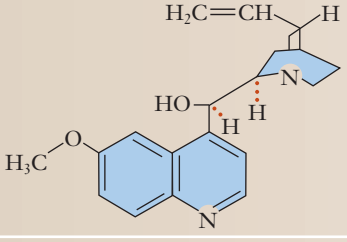
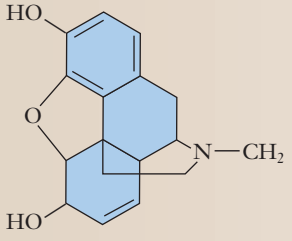
تحمي بعض السُّموم الكيميائية النباتات من نباتات أخرى. يحدث **الإمراض المقابل Allelopathy** عندما تقوم إشارة كيميائية أفرزتها جذور نبات ما بمنع نمو بذور مُجاورة أو تثبيط نمو نبات مُجاور. تُقلِّل هذه الإستراتيجية التَّظليل والمُنافسة على الغذاء، وتزيد من مقدرة استخدام ضوء الشمس المُتوهج للبناء الضوئي. يعمل الإمراض المقابل مع النباتات من النَّوع نفسه والنباتات من أنواع مُختلفة. تُعدّ أشجار الجوز الأسود (*Juglans nigra*) مثالًا جيدًا. ينمو القليل جدًا من الخُضرة تحت شجرة الجوز الأسود بسبب الإمراض المقابل (الشكل 40-6).

الشكل 40-5

يُمكن لآكلات الأعشاب أن تقتل النباتات. تستهلك ديدان التِّبغ المقرنة، *Manduca sexta*، كميات ضخمة من نسيج ورق التبغ، وأوراق البندورة كذلك.

الشكل 40-6

شجرة الجوز الأسود هي شجرة الإمراض المقابل. تموت الشُّجيرات عندما تلامس جذورها إفرازات جذور شجرة الجوز الأسود.

الجدول 40-1 المُركبات الأيضية الثانوية			
المُركَّب	المصدر	التَّركيب	التَّأثير
سم مانيهوت (مانيهوتوكسين) (سكر سيانيدي)	كاسافا *Manihot esculenta* 		يتم أيضه لإطلاق سيانيد قاتل.
جنيسيتن (إستروجين نباتي)	فول الصويا *Glycine max* 		مُشابه للإستروجين.
تاكسول (تيربين)	الطقسوس الأطلسي *Taxus brevifolia* 		عقار ضدّ السَّرطان.
كوينين (قلويد)	قلف الكينا *Cinchona officinalis* 		عقار مُضاد للملاريا.
مورفين (قلويد)	الأفيون (الخشخاش) *Papaver* 		مزيل ألم مُخدِّر.

الإنسان معرّض لسموم النبات

لا يتسمَّم البشر من النباتات بسبب الإهمال فقط، وإنَّما عبر معظم التَّاريخ البشري، تسمَّم البشر عمدًا من قبل بشر آخرين استعملوا المُنتجات النباتية. فسقراط، وهو فيلسوف يوناني شهير عاش قبل 2400 سنة، حُكم عليه بالإعدام في أثينا، وقد مات بعد أن شرب مُستخلص نبات الشوكران المُحتوي على مُركب قلوي يشلّ نهايات الأعصاب المُحرِّكة.

مركب الرَّايسين، وهو مُركب قلوي يوجد في بذور الخروع (*Ricinus communis*)، قاتل أكثر بست مرات من السيانيد، وأكثر بمرتين من سُمّ الكوبرا. يُمكن لبذرة واحدة من هذا النبات، الذي لا يزال ينمو في حدائق الأزهار، أن تقتل فتى إن ابتلعها. تتحقق الوفاة لأنَّ الرَّايسين يعمل بوصفه بروتينًا يرتبط بالرَّايبوسوم، فيُوقف التَّرجمة (الشكل 40-7).

يوجد الرَّايسين في الإندوسبيرم داخل البذرة بصورة ثنائي الوحدة غير المُتجانس المكوّن من رايسين أ ورايسين ب، المُرتبطين برابطة واحدة ثُنائية الكبريت. ثنائي الوحدة هذا غير المُتجانس (سابق رايسين) غير سام، ولكن عندما تنكسر الرَّابطة ثنائية الكبريت في الإنسان أو الحيوان، يستهدف رايسين أ التَّرتيب GAGA للوحدة البنائية 28S في rRNA للرَّايبوسوم (تذكَّر أنَّ الرَّايبوسومات مُكوَّنة من RNA رايبوسومي وبروتين). يُمكن لجزيء واحد من الرَّايسين أن يُعطِّل 1500 رايبوسوم في الدَّقيقة، مُثبِّطًا عملية ترجمة البروتين.

عام 1978، كان اللاجئ السِّياسي البلغاري والمُنشق جورج ماركوف يقترب من ركوب الحافلة في لندن في طريقه للعمل في إذاعة BBC عندما شعر بوخزة ألم شديدة في فخذه. وقد تناول رجل بجانبه مظلة من على الأرض، وغادر بسرعة. لقد تمَّ حقن ماركوف عن طريق آلية في طرف المظلة فيها كرة مُعدنية بحجم دبوس الشَّعر تحتوي على 0.2 ملجم رايسين. تُوفي بعدها بأربعة أيام. بعد انهيار الاتحاد السوفيتي، كشف ضابط في استخبارات الاتحاد السوفيتي KGB خطط عملية القتل لمصلحة الحزب الشُّيوعي البلغاري الحاكم.

استقصاء

فسّر كيف أدّى الرَّايسين إلى موت ماركوف.

قد يكون لنواتج الأيض الثانوية قيمة طبية

إن الجهود البحثية الرئيسة حول نواتج الأيض الثانوية في النبات هي في تقدُّم مُستمر بسبب فوائدها المُحتملة، وكذلك خطرها على صحة البشر (راجع الجدول 40-1).

فول الصويا والإستروجينات النباتية

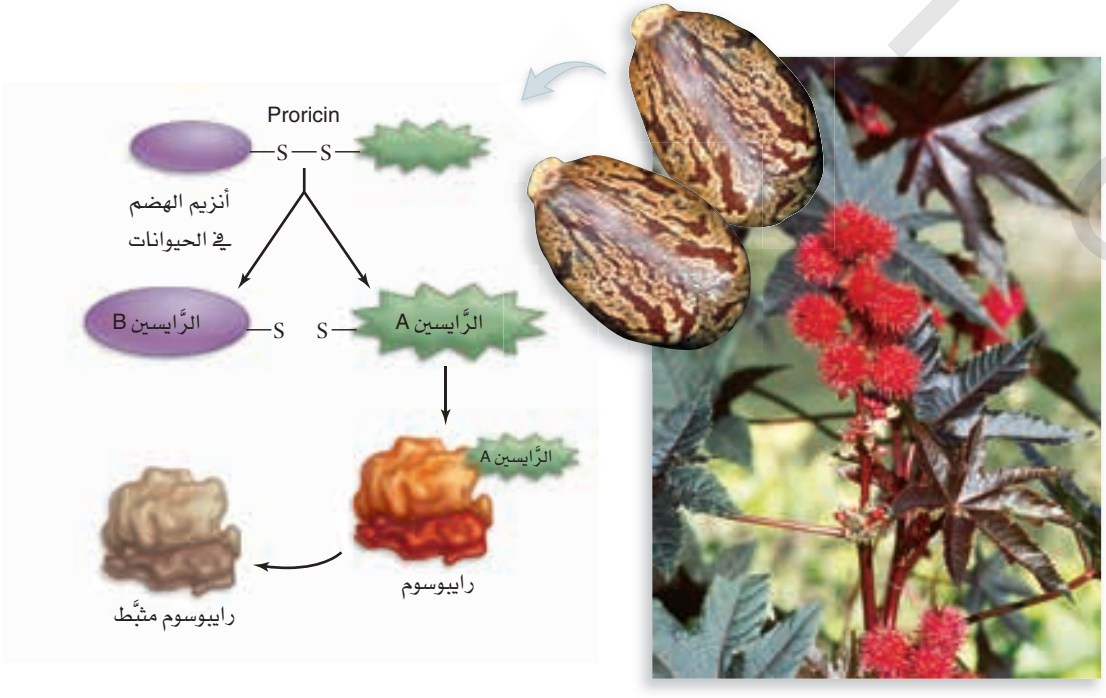
أحد الأمثلة هو وجود **الإستروجينات النباتية Phytoestrogens**، وهي مُركبات شبيهة جدًا بهرمون الإستروجين البشري، موجودة في مُنتجات فول الصويا. يوجد في نباتات فول الصويا، مُركب جينيستين أحد الإستروجينات النباتية.

تُثير الدراسات المُقارنة بين الشُّعوب الآسيوية التي تستهلك كميات كبيرة من أغذية الصويا والشُّعوب التي تتناول كميات قليلة منها أسئلة كثيرة وبعض النَّتائج المُتعارضة. فعلى سبيل المثال، ربما يكون سبب المُعدَّلات المُنخفضة لسرطان البروستاتا هو تنظيم مُستقبلات الأندروجين والإستروجين عن طريق الإستروجين النباتي. لقد تمَّ تسويق نبات الصويا بوصفه طريقة للتَّقليل من أعراض سن اليأس بسبب تناقص مُستويات الإستروجين في النِّساء كبيرات السِّن.

في البشر، يُمكن للإستروجين النباتي الغذائي أن يعبر المشيمة، ويُمكن أن يوجد في السائل الرهلي في الثُّلث الثاني من الحمل. لقد أثيرت أسئلة عن تأثير الإستروجينات النباتية على الأجنة المُتطوِّرة وحتى على الأطفال الذين يستهلكون حليب الصويا بسبب حساسيتهم لحليب البقر. وحيث إن الإشارات الهرمونية مُعقدة جدًا، فيلزم الكثير من الأبحاث لكي نفهم بشكل كامل كيف أو حتى إن كانت الإستروجينات النباتية تُؤثِّر في فسيولوجيا الإنسان وتكوينه الجنيني.

التاكسول وسرطان الثدي

التاكسول Taxol، مُركب أيضي ثانوي موجود في شجر الطقسوس الأطلسي (*Taxus brevifolia*)، مُقاوم فعّال للسَّرطان، خاصة سرطان الثدي. أثار اكتشاف القيمة الدَّوائية للتاكسول تحدِّيًا بيئيًّا. إذ واجه بقاء شجيرات الطقسوس الأطلسي تهديدًا، حيث إنَّ الشُّجيرات دُمِّرت من أجل استخلاص التاكسول. لحسن الحظ، أصبح بالإمكان تصنيع التاكسول في المُختبر.



الشكل 40-7

يُثبِّط الرَّايسين عملية التَّرجمة. عندما تتحرَّر وحدة رايسين أ من سابق رايسين، فإنَّه يرتبط مع rRNA في الرَّايبوسومات ويوقف ترجمة mRNA إلى بروتين.

ليس التاكسول الحالة الوحيدة لاكتشاف الأدوية في النباتات. وربما تُؤدي القيمة الدوائية الكامنة لكثير من النباتات إلى زيادة جهود المُحافظة على النباتات التي من المُتوقع أن تُؤدي للمُساهمة في صحة البشر. وعلى الرَّغم من نموِّ صناعة الأدوية النباتية، إلا أنَّها بالتَّأكيد ليست مجالًا جديدًا. فحتى وقت قريب، كانت النباتات مصدر معظم الأدوية المستخدمة من قبل الإنسان.

الكوينين والملاريا

في القرن السابع عشر، كان الأنكا في البيرو يُعالجون الملاريا عن طريق شراب مصنوع من لُحاء أشجار الكينا. تُسبِّب الملاريا أربعة أنواع من طفيليات الملاريا البشرية من الجنس بلازموديوم، التي تحملها أنثى بعوض الأنوفيلس. يُعدّ النَّوع *Plasmodium falciparum* أكثر الأنواع الأربعة فتكًا. تشمل الأعراض ارتفاعًا شديدًا في درجة الحرارة واستفراغًا. يتغذَّى الطُّفيل على خلايا الدَّم الحمراء، ويُمكنه أن يُسبِّب الموت من فقر الدم أو من منع وصول الدَّم إلى الدِّماغ.

بحلول عام 1820، تمَّ التَّعرُّف إلى المادة الفعّالة في قلف شجر الكينا *Cinchona*، وهي **الكوينين Quinine**، (انظر الجدول 40-1). في القرن التاسع عشر، استعمل جنود بريطانيون في الهند «ماءً مُنشِّطًا» يحتوي على الكوينين لمُكافحة الملاريا. لقد غطوا على طعم الكوينين المُر بشراب الجن الكحولي، مُخترعين أول شراب جن مُنشِّط. وعام 1944، قام روبرت وودورد، ووليام دورنج بتصنيع الكوينين. يُوجد اليوم كثير من الأدوية المُصنعة التي تُعالج الملاريا.

لقد حيّر العلماء مدة طويلة كيف يعمل الكوينين والنُّسخ المصنعة من عائلة هذا الدَّواء بالضَّبط. قد يُؤثِّر الكوينين في تضاعف DNA، وكذلك، عندما يكسر *P. flaciparum* الهيموجلوبين من خلايا الدَّم الحمراء داخل حويصلاته الحالَّة، فإنَّ شكلًا وسطيًّا سامًّا من الهيم ينطلق. قد يُعيق الكوينين تبلمر جُزيئات الهيم هذه لاحقًا، ما يُؤدي إلى تراكم جزيئات هيم سامة تُسمِّم الطُّفيل.

لسوء الحظ، ما زالت الملاريا حتى هذه الأيام تُشكِّل خطرًا رئيسًا على حياة الإنسان، مُسبِّبةً أكثر من مليون وفاة كل عام. يحدث 90% من هذه الوفيات في إفريقيا، وهناك ما يُقارب 300 مليون مُصاب بالملاريا. اكتسبت سُلالات *P. falciparum* مُقاومة للأدوية المُصنَّعة، والكوينين هو مرة أخرى العلاج المطلوب لبعض الحالات.

استعملت العلاجات العشبية قرونًا في مُعظم الحضارات. إن الاهتمام الجديد في العلاج المُعتمد على النبات أدَّى إلى صناعة نامية وغير مُنظَّمة. وعلى الرَّغم من أنَّ العلاج العشبي يبدو واعدًا، إلا أننا في حاجة للانتباه إلى أنَّ النبات يحتوي الكثير من مُركبات الأيض الثانوية، وكثير منها وُجد ليُسبِّب الأذى لآكلات الأعشاب، ومن ضمنها الإنسان.

أدت مسارات أيضية مُعدّلة إلى إنتاج سموم تحمي النباتات من آكلات الأعشاب. كذلك تمتلك مُركبات الأيض الثانوية مُستقبلًا دوائيًا هائلًا.

3-40 الحيوانات التي تحمي النباتات

لم تطور الأنواع وصفاتها فقط عبر الزمن، ولكن تطورت العلاقات بين الأنواع كذلك. فعلى سبيل المثال، تطوُّر المُركبات الكيميائية التي تطرد آكلات الأعشاب ربما رافقه على الأغلب تكيُّف مع الوقت لجسم آكل الأعشاب لتحمُّل هذه المُركبات. يُدعى النَّمط من التَّطور التَّطورَ المُترافق. في الفصل الـ (56)، سنُغطِّي تفاصيل التَّفاعلات بين الأنواع في المُجتمع. وسوف ندرس هنا حالتين لعلاقات بين الأنواع الحيوانية والأنواع النباتية يستفيد منها كلاهما، بتفاعل يُدعى تبادُل المنفعة **Mutualism**.

أشجار البُطم (الأكاسيا) والنمل

يوفِّر كثير من أنواع النَّمل جيوشًا صغيرة لحماية بعض أنواع شجر البُطم من آكلات الأعشاب الأخرى. ربما يقطن هذا النَّمل اللاسع بيتًا في شوكة مُتضخِّمة للشَّجرة؛ وقد تُهاجم حشرات أخرى (الشكل 40-8)، وفي بعض الأحيان ثدييات صغيرة ونباتات متسلقة نامية على سطح الشَّجرة. بعض أنواع شجر البُطم تُزوِّد نملها بسكر في أوعية رحيقية موجودة بعيدًا عن الأزهار، وحتى أجسام غذائية دهنية على أطراف الأوراق.

تكمن المُشكلة الوحيدة في طرد النَّمل للحشرات الأخرى بعيدًا في أنَّ أشجار البُطم تعتمد على النَّحل لتلقيح أزهارها. ما الذي يمنع النَّمل من التجمُّع ولسع النَّحلة التي تتوقف لكي تقوم بالتَّلقيح؟ يُشير الدليل إلى أنَّ الأزهار عندما تتفتَّح على أشجار البُطم، فإنَّها تُنتج نوعًا من المُركبات الكيميائية الطَّاردة للنَّمل، ولكن ليس للنَّحل. وهذا المُركب الكيميائي لم يتم تعرفه بعد.

الدَّبابير المُتطفِّلة، ويرقات الفراش، والأوراق

يمتلئ نسيج الورقة بيرقات الفراش قبل أن تتحوَّل إلى حشرة عث أو فراشة. في بعض الحالات، تكفي مُثبِّطات أنزيم هاضم للبروتين في الأوراق لطرد اليرقات

الشكل 40-8

نمل يُهاجم جندبا لحماية شجرة بُطم «خاصة به». خلال التَّطور المترافق، احتمى النَّمل بأشجار البُطم، وهاجم أي آكلات أعشاب أخرى.

الشكل 40-9

تُوفِّر الدَّبابير المُتطفِّلة حماية من آكلات الأعشاب.

الجائعة جدًا. ولكن بعض النَّباتات طوَّرت إستراتيجية أخرى: عندما تقوم اليرقة بالمضغ، تُؤدي استجابة الجُرح في النبات إلى إطلاق مُركب مُتطاير. يتطاير هذا المُركب في الهواء، وإن حدث وإنْ كانت أنثى دبور طفيلي تطير في الجوار، فإنَّها تنجذب مُباشرة إلى المصدر. سُمِّيت الدَّبابير المُتطفلة بهذا الاسم؛ لأنَّها تتطفَّل على اليرقات. يضع الدَّبور بيوضه المُلقَّحة في جسم اليرقة التي تتغذَّى على ورقة النَّبات. وتفقس هذه البيوض لتعطي يرقات، فتقتل هذه اليرقات المُنبثقة يرقة الفراشة، وتأكلها (الشكل 40-9).

أدَّى التطوُّر المُترافق المُعقَّد بين النباتات والحيوانات إلى ارتباطات تحمي النبات من الحيوانات الأخرى.

4-40 استجابات جهازية ضد الغُزاة

حتى الآن، ركَّزنا بشكل أساسي، على استجابات النبات الثابتة للتَّهديدات. مُعظم المواد الكيميائية الطاردة مثل السُّموم يتمُّ المُحافظة عليها بمُستويات ثابتة. إضافة إلى هذا، فإن التَّراكيب الشَّكلية مثل الأشواك أو الشُّعيرات التي تُساعد على الدِّفاع عن النباتات هي جزء من البرنامج التَّطوري الطَّبيعي. ولأنَّ هذه الدِّفاعات تبقى سواء أكان آكل الأعشاب أو المُهاجم موجودًا أم غائبًا، فإنَّ لها تأثيرًا سلبيًّا في استهلاك الطَّاقة. في المقابل، يُمكن الحفاظ على المصادر إن كانت الاستجابة للأزمة قابلة للتَّحفيز- أي، إن كان بالإمكان إطلاق الاستجابات الدِّفاعية فقط عند تمييز تهديد معيّن. في هذا الجزء، سنكتشف هذه الآليات الدِّفاعية القابلة للتَّحفيز.

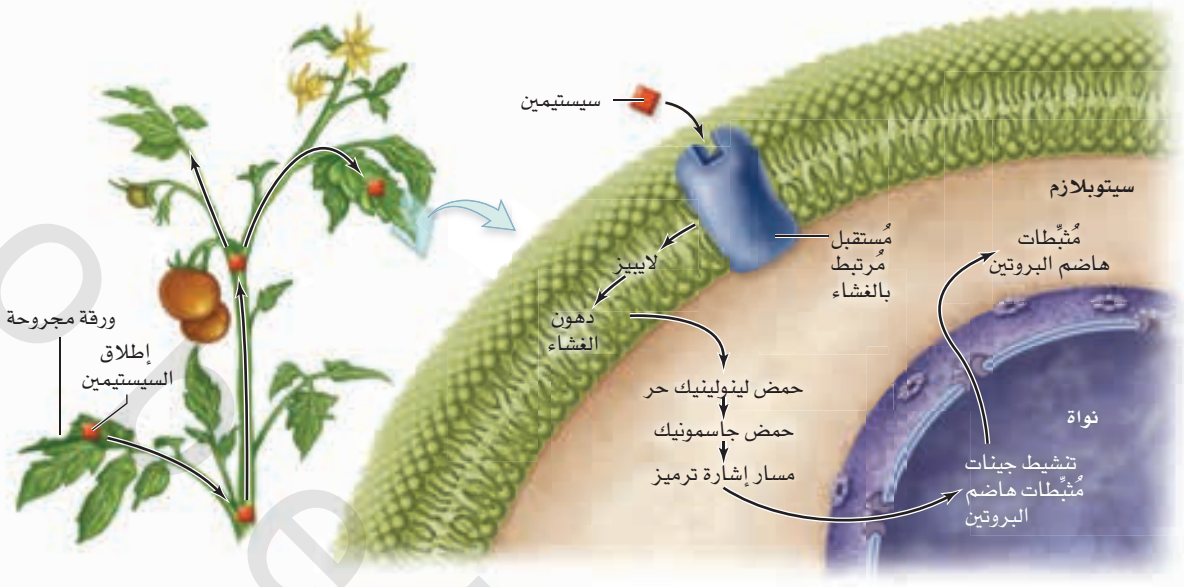
استجابات الجُرح تحمي النباتات من آكلات الأعشاب

كما تعلَّمت قبل قليل في مثال الدَّبابير الطُّفيلية، ربما تحصل **استجابة الجُرح Wound response** عندما تُمضغ الورقة أو تُصاب. أحد النَّواتج المُنشِّطة هي تكوين مُثبِّطات أنزيم هاضم للبروتين. لا توجد هذه المواد الكيميائية السامة في المخزون الدِّفاعي، ولكن بدلًا من ذلك، فإنها تنتُج استجابة للجُرح.

ترتبط مُثبِّطات هاضم البروتين مع أنزيمات هاضمة في أمعاء آكل الأعشاب. تنتُج مُثبِّطات هاضم البروتين في جميع أنحاء النبات، وليس فقط في منطقة الجُرح. كيف تصل الإشارة إلى الخلايا البعيدة في النبات لتُعطي مُثبِّطات هاضم البروتين؟ في نباتات البندورة، تسلسُل الأحداث الآتي هو المسؤول عن الاستجابة الجهازية (الشكل 40-10):

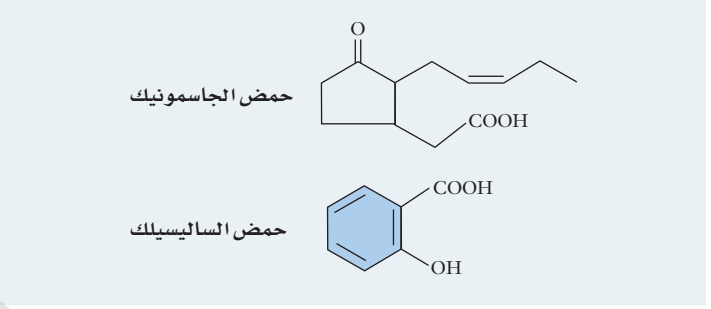
1. تُنتج الأوراق المجروحة ببتيدًا طوله 18 حمضًا أمينيًّا يُدعى **سيستيمين (الجهازي) Systemin** من بروتين خام أكبر حجمًا.
2. يتحرَّك سيستيمين خلال الفراغ بين جدران خلايا النَّسيج المجروح، ثُمَّ إلى داخل اللِّحاء القريب. ينتقل ببتيد الإشارة الصغير هذا خلال النَّبات في اللِّحاء.
3. ترتبط خلايا تحمل مُستقبل سيستيمين مع الببتيد، وهذا يُؤدي إلى إنتاج **حمض الجاسمونيك Jasmonic acid**.
4. يُحفِّز حمض الجاسمونيك التَّعبير الجيني، الذي يؤدي إلى إنتاج مُثبِّط هاضم البروتين.

وعلى الرَّغم من أنَّنا نعرف الكثير عن مسار الإشارة الذي يعمل فيه حمض الجاسمونيك، فإن هناك جزيئات أخرى تشترك في استجابة الجُرح. ويعد **حمض الساليسيلك Salicylic acid**، الذي يوجد في لِحاء نباتات مثل الصفصاف الأبيض (*Salix alba*) أحد الأمثلة. وعلى ما يبدو، فإن قِطَع الجدار الخلوي أيضًا إشارات مُهمة في تشجيع الاستجابة التَّحفيزية، كما سنُبيِّن بعد قليل.



الشكل 40-10

استجابة الجُرح في البندورة. يُؤدي جرح ورقة بندورة إلى إنتاج حمض الجاسمونيك في أجزاء أخرى من النباتات. يبدأ حمض الجاسمونيك مسارات إشارة تُشغِّل جينات مطلوبة لتصنيع مُثبِّط هاضم البروتين.



يُثير التَّلف الميكانيكي غير المرتبط بهجوم آكل الأعشاب استجابات الجُرح أيضًا، ويُمثِّل هذا تحدِّيًا في تصميم التجارب النباتية التي تتطلَّب قَطْعًا، أو بطريقة ما، إتلافًا ميكانيكيًّا للنَّسيج. الضوابط التجريبية، التي يجب قطعها أو مُعاملتها بالطريقة نفسها كما في التجربة المعالجة، لكن دون مُعالجتها حقًّا، مُهمة بشكل خاص للتَّأكد من أنَّ التَّغيُّرات المُشاهدة ليست فقط بسبب استجابات الجُرح.

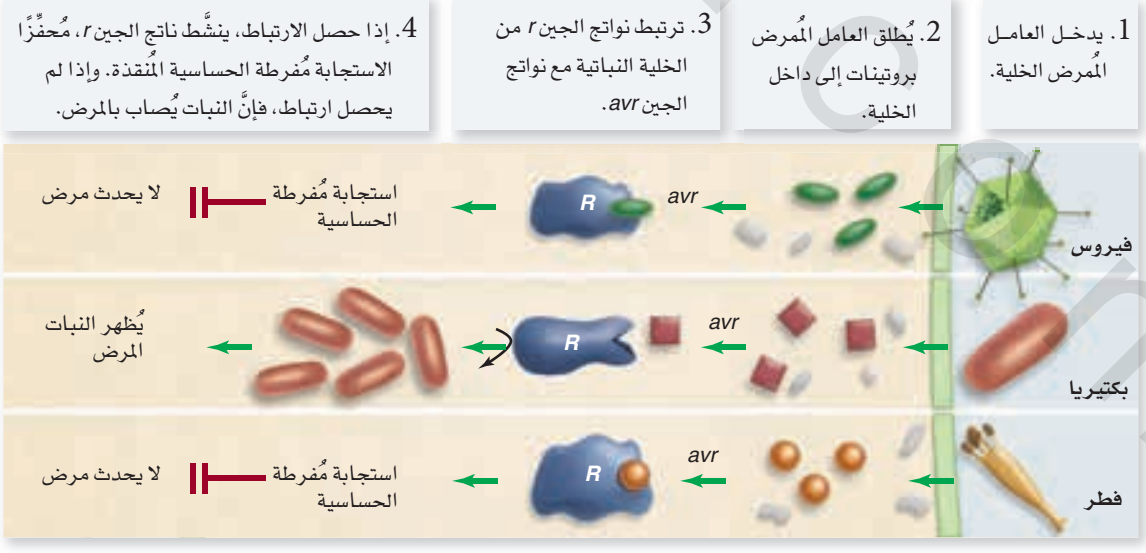
استجابات الدفاع قد تكون نوعية ضد العامل المُمرض

لا تعتمد استجابات الجُرح على نوع آكل الأعشاب أو أي عامل مُسبِّب للتَّلف، ولكن استجابات أخرى يُمكن أن يُحفِّزها مُسبِّب مرض مُعين يحمل أليلًا مُحدَّدًا في محتواه الجيني.

تمييز مُسبِّب المرض

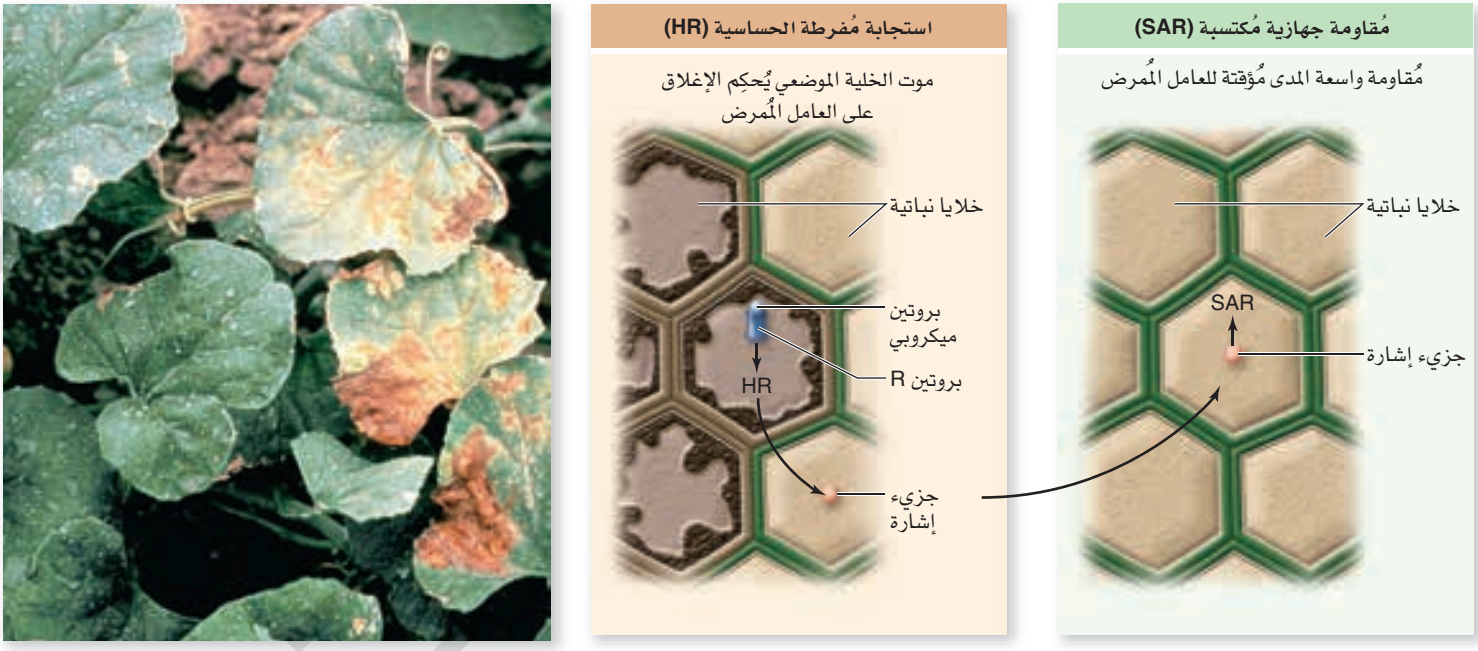
قبل نصف قرن، اقترح عالم الوراثة هـ. هـ. فلور Flor، وجود جين مُقاومة نباتي (R)، يتفاعل مُنتَجه مع مُنتَج جين غير نشط (avr) يحمله العامل المُمرض. غير نشط *Avirulent* تعني أنَّه لا يُسبِّب المرض. **العامل المُمرض غير النشط Avirulent pathogen** هو الذي يستخدم مصادر المُضيف لتكاثره ولاستخداماته الخاصة دون أن يُسبِّب له تلفًا شديدًا أو موتًا. يتفاعل الناتج البروتيني للجين *avr* الخاص بالعامل المُمرض مع البروتين الناتج عن الجين R الخاص بالنبات ليشير إلى وجود العامل الممرض. بهذه الطَّريقة، يُمكن للنَّبات أن يُجهِّز دفاعاته، مُؤكِّدًا بقاء العامل المُمرض غير مُمرض. وبخلاف ذلك، تظهر أعراض المرض إن لم يتم التَّعرف إلى بروتين العامل المُمرض (*avr*) من قِبَل النَّبات.

يُدعى اقتراح فلور فرضية **جين بجين Gene- for- gene hypothesis** (الشكل 40-11)، ولقد تمَّ استنساخ كثير من جينات *avr* و R في أنواع مُختلفة تمرضها ميكروبات وفطريات، وحتى حشرات في إحدى الحالات. وكان الدَّافع



الشكل 40-11

فرضية جين بجين. اقترح فلور أنَّ العوامل المُمرضة تمتلك جين عدم الإمراض (*avr*) الذي يُميِّز مُنتج جين المُقاومة في النبات (R). إذا كان الفيروس، أو البكتيريا، أو الفطر، أو الحشرة تملك ناتج جين *avr* الذي يُوافق ناتج الجين R، فإنَّ استجابة دفاعية ستحدث.



الشكل 40-12

استجابات النبات الدِّفاعية. في استجابات جين بجين، تتحفَّز سلسلة من الأحداث، فتُؤدي إلى موت الخلية الموضعي (*HR*) وإلى إنتاج إشارة مُتنقِّلة تُوفِّر مُقاومة طويلة الأمد في بقية النبات (*SAR*).

لهذا البحث بشكل جُزئي هو الفائدة الزِّراعية من التَّعرُّف إلى الجينات التي يُمكن إضافتها عن طريق تكنولوجيا الجينات إلى المحاصيل النباتية لحمايتها من الغُزاة.

إذن، يبدو واضحًا أنَّ النباتات وكثيرًا من مُسبِّبات المرض لها «توصلوا» إلى هذه التَّسوية، التي يتمُّ فيها الكشف والتَّعرُّف إلى مُهاجم غير مُمرض. في المُقابل، تجاوزت مُسبِّبات المرض المُمرضة دفاعات النبات وقتلته— ما أدى في الأغلب إلى موت مُسبِّب المرض أيضًا.

الدفاعات النوعية والاستجابات مُفرطة الحساسية

يُعرف الكثير اليوم عن مسارات تحويل الإشارة التي تأتي بعد التَّعرُّف إلى العامل المُمرض عن طريق مُنتج الجين *R*. تقود هذه المسارات إلى تحفيز **الاستجابة مُفرطة الحساسية Hypersensitive response (HR)**، التي تُؤدي إلى الموت السَّريع للخلايا حول مصدر الغزو، وأيضًا على المدى البعيد، المُقاومة على مُستوى النبات ككل (الشكلان 40-11 و40-12). إن استجابة جين بجين لا تحدث دومًا، ولكن النبات ما زال يمتلك استجابات دفاعية ضد مُسبِّبات الأمراض بشكل عام، وللجُرح الميكانيكي كذلك. أيضًا، ربما تعمل كربوهيدرات قِطع الجدار الخلوي بوصفها جُزيئات تعرُّف وترميز.

عندما يُهاجم النبات، ويحدث تعرُّف جين بجين، فإنَّ الاستجابة مُفرطة الحساسية تُؤدي إلى موت سريع للخلايا حول موقع الهجوم. هذا يُغلق النَّسيج المجروح لمنع العامل المُمرض أو الآفة من الانتقال إلى باقي النبات. يتمُّ إنتاج فوق أكسيد الهيدروجين وأكسيد النيتريك اللَّذين قد يعملان بوصفهما إشارة لسلسلة من الأحداث الكيميائية الحيوية التي تُؤدي إلى الموت الموضعي لخلايا المُضيف. ربما يكون لهذه المُركبات الكيميائية أيضًا تأثيرات سلبية في العامل المُمرض، على الرَّغم من أنَّ آليات الحماية قد تطوَّرت بشكل مُترافق في بعض مُسبِّبات المرض.

تنتُج عوامل أخرى مُضادة للميكروبات تَشمل مركبات **فايتوأليكسينات Phytoalexins**، وهي مُركبات دفاعية كيميائية مُضادة للميكروبات. وإن أنواعًا مُختلفة من الجينات المُرتبطة بالإمراض يتمُّ التَّعبير عنها أيضًا، ويتم استخدام بروتيناتها إمّا بوصفها عوامل مُضادة للميكروبات، أو إشارات لأحداث أخرى تحمي النبات.

في حالة المُهاجمات المُمرضة التي لا تُميِّز الجين *R*، فإنَّ تغيُّرات موضعية في جدران الخلية تمنع جزئيًّا على الأقل العامل أو الآفة من التَّحرُّك أكثر داخل النبات. في هذه الحالة، لا تقع الاستجابة مُفرطة الحساسية، ولا تموت خلايا النبات الموضعية.

الحماية طويلة المدى

إضافة إلى الاستجابة مُفرطة الحساسية أو الاستجابات الموضعية الأخرى، فإنَّ النباتات قادرة على الاستجابة الجهازية للعامل المُمرض أو هجوم الآفة، بعملية تُدعى **المُقاومة المكتسبة جهازيًّا Systemic acquired resistance (SAR)** (انظر الشكل 40-12). تُؤدي مسارات عدَّة إلى مُقاومة واسعة المدى تبقى أيامًا عدة.

الإشارة طويلة المدى التي تُحفِّز المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا هي على الأغلب حمض الساليسيلك، بدلًا من سيستيمين، وهو الإشارة طويلة المسافة في استجابات الجُروح. على المُستوى الخلوي، يشترك حمض الجاسمونيك (وقد ذُكر سابقًا في الحديث عن مسارات استجابة الجُروح) في إشارات المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا. تسمح المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا للنبات أن يستجيب بسرعة أكبر إن تمَّت مُهاجمته ثانيةً. هذه الاستجابة، على كل حال، ليست كاستجابة الجهاز المناعي في البشر أو الثدييات، حيث توجد في الجسم أجسام مضادة (بروتينات) تتعرَّف إلى مولِّدات ضدّ مُحدَّدة (بروتينات غريبة). لا تُعدّ المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا مُتخصِّصة ولا طويلة الأمد.

يُحفِّز الجرح إطلاق جزيء ببتيد ترميز صغير يُدعى سيستيمين ينتقل خلال جسم النبات لتحفيز إنتاج مُثبطات أنزيم هاضم للبروتين. يُمكن للنباتات أن تُدافع عن نفسها ضد مُهاجم مُحدَّد بطرق تُذكرنا بالجهاز المناعي للحيوانات. عندما يتمُّ تمييز المُهاجم بآلية جين بجين يتمُّ تحفيز الاستجابة مُفرطة الحساسية. يتبع ذلك المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا التي تُزوِّد النبات بحماية عرضية من هجمات مُستقبلية.

مراجعة المفاهيم

40-1 الدِّفاعات الفيزيائية

يُمكن أن تكون التَّهديدات الحيوية مُحدِّدة للنباتات أكثر من العوامل اللاحيوية؛ لأنَّها تصل إلى مصادر الغذاء في النبات، أو تستغل DNA الخلية النَّباتية في التَّضاعف، أو تقتل النبات برمته.

- تُغطى أنسجة البشرة بالدهون، مثل كيوتين وسوبرين، اللذين يحميان النبات من فقدان الماء ومن الهجوم.
- تجمُّعات السيليكا وبروزات شكلية مثل الشُّعيرات، واللحاء، والأشواك تحمي بعض النباتات من التَّلف.
- على الرَّغم من آليات الدِّفاع يُمكن للتَّلف أن يقع عن طريق الثَّقب، أو المضغ، أو الدُّخول من خلال الثُّغور. يُمكن للبكتيريا أن تتسبَّب التَّلف؛ لأنَّها تُوفِّر مواقع لتكاثف الجليد.
- تُشكِّل الفطريات الجذرية وبكتيريا الجذور علاقات مُفيدة مع النباتات، وتُزوِّدها بالمواد الغذائية.

40-2 دفاعات سامة

تُنتج النباتات سمومًا تطرد المُفترسات، أو تجعلها مرضى، وقد يصل الأمر إلى قتلها (جدول 40-1، الشكل 40-7).

- يُمكن للنباتات أن تُنتج مُركبات أيضية ثانوية مثل المُركبات القلويدية، والتانينات، والزُّيوت؛ لحماية نفسها من المُفترسات.
- تحمي النباتات نفسها بحجز السُّموم داخل حويصلات من خلال إنتاج مركبات أيضية ليست سامة إلى أن يتمَّ ابتلاعها من قِبَل المُفترس.
- تُفرز نباتات الإمراض المقابل مُركبات كيميائية لتثبيط نمو البذور، أو لتثبيط نمو نباتات مُجاورة لتقليل التَّنافس على المصادر.
- المُركبات الأيضية الثانوية النباتية مثل الإستروجينات النباتية، وتاكسول، والكوينين لها قيمة دوائية للإنسان.

40-3 الحيوانات التي تحمي النباتات

التَّطور المُترافق المُعقَّد بين النباتات والحيوانات أدى إلى ارتباطات فيها منفعة مُشتركة.

- النَّمل وشجر البُطم طورا ارتباطًا يقوم به النَّمل بحماية الشَّجر فيزيائيًّا من مُهاجِمات أخرى، ويُوفِّر البُطم للنَّمل الغذاء والمأوى.
- خلال أكل اليرقات للأعشاب تُطلق بعض النباتات مُركبات كيميائية طيّارة تجذب دبابير طفيلية، تضع بيوضها في اليرقات، وتقتلها (الشكل 40-9).

40-4 استجابات جهازية ضد الغُزاة

يتمُّ حفظ مصادر الطَّاقة إذا أنتج النبات آلياتِ دفاع عند الحاجة إليها فقط.

- استجابات الجروح تفاعلات عامة لا تعتمد على العامل الذي يُسبِّب التَّلف. خلال هذه الاستجابات، تنتشر إشارة خلال النبات، مُحفِّزةً إنتاج مُثبِّطات أنزيم هاضم للبروتين ترتبط مع أنزيمات هاضمة في المُفترس (الشكل 40-10).
- يستخدم إنتاج مُثبطات هاضم البروتين مسارات إشارة تستعمل السيستيمين، وحمض الجاسمونيك، وحمض السليسليك.
- في كثير من النباتات، ربما يتمُّ التَّعرف إلى مركب، يُنتجه جين عامل ممرض غير نشط، من قِبَل بروتين جين R لنبات؛ يُسمَّى هذا فرضية جين بجين حتى إن كان التَّعرُّف إلى البروتينات التي تصنعها الجينات هو المُهم (الشكل 40-11).
- تعرُّفُ العامل المُمرض عن طريق مُنتَج الجين R يُحفِّز الاستجابة مُفرطة الحساسية (HR) التي تُؤدي إلى موت سريع للخلية في موقع الهجوم، وبهذا يتمُّ منع غزو أكثر للعامل المُمرض وحماية النبات.
- يُمكن للنباتات أن تنتج أيضًا عوامل مُضادة للميكروبات، مثل مركبات فايتوأليكسين.
- النباتات قادرة على الحماية طويلة الأمد من العوامل المُمرضة؛ وهذا يُسمَّى المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا (SAR).

obeikandl.com