المحاضرة الثامنة

المقاومة المستحثة . **Induced Resistance**

المقاومة طبقاً لتعريف أجريوس 1988 هي مقدرة النبات على منع أو التغلب الكامل أو بعض منه على تأثير المسبب المرض أو أي عامل مضر .

والمقاومة المستحثة هي الظاهرة التي يكون فيها النبات محفز على نحو ملائم ليظهر مقاومة تجاه المسبب المرضي ، هذا وأول المعلومات عن المقاومة المستحثة كان بواسطة (Ross ، 1961) حيث لاحظ أن الأستجابة المستحثة لفيروس موزائيك التبغ TMV وذلك في التبغ المحتوى على جبن المقاومة gene – N المحفز لتفاعل الحساسية الزائدة HR لم تكن محددة في المنطقة المجاورة مباشرة للبقع الموضعية الميتة ولكن أمتدت لتشمل أجزاء من النبات ، وتصبح الحلقة من الأنسجة المحيطة بالبقع المكتشفة مقاومة تماماً للإصابة وتفسير ذلك أنه نتيجة للعدوى الأولية تولدت أشارة Signal هذه الأشارة أنتقلت وجعلت النبات يستجيب أكثر للعدوى اللاحقة وبالتالي يصبح مقاوم لها (Bozarth and Ross ، 1964) .

هذا ولقد أستخدم مصطلح المقاومة المستحثة Induced resistance مرادف للمقاومة المكتسبة Acquired resistance أو المناعة المكتسبة Acquired immunity بواسطة (Kuc ، 1983) ولكن نحب أن ننبه أن مصطلح المناعة لا يستخدم هنا وذلك لأن النبات ليس مثل الحيوان ذلك لأن النبات لا يمتلك جهازاً مناعياً ، وميكانيكية المناعة في الحيوان تختلف عن ميكانيكية المقاومة المستحثة في النبات ، ففي الحيوان تتكون الأجسام المضادة antibodies المتخصصة بشدة على الأنتجين ذلك الجسم الغريب الذي دخل جسم الحيوان ، بينما المقاومة المستحثة لا تكون متخصصة وأن كان في النبات ما يعرف بـ Cross Protection حيث بأستخدام سلالة ضعيفة من المسبب المرضي وحقنها في النبات يمكن أن تحمي النبات من خطر العديد من السلالات أو العزلات الأخرى القريبة منها والقوية مرضياً (Urban et all ، 1999)ولكن الميكانيكيات تكون مختلفة في كلا الحالتين ، لذلك يجب أن لا نصف المقاومة المستحثة في النبات بالمناعة وذلك للسبب الذي ذكر وهو أختلاف ميكانيكية عمل كلاً منها .

لقد عرفت المقاومة المستحثة كمصطلح عام بأنها تلك المقاومة التي يتم تنشيطها عن طريق عوامل حيوية أو غير حيوية والتي سميت بعوامل الحث (Klopper et al ، 1992) حيث تؤدي إلى وجود بعض العوائق الطبيعية والكيميائية في النبات المنشط وكذلك تتضمن أيضاً المقاومة المستحثة تلك المقاومة الغائبة في النبات وأصبحت نشطة نتيجة لوجود عامل الحث ، في الحقيقية أن المقاومة المستحثة تعتمد على مدى واسع من الميكانيكيات كما أنها تنتج العدوى بالمسبب المرضي حيث يؤدي هذا إلى تنشيط تحرر الأشارة Signal والتي تؤدي إلى تحفيز الجينات لكي تعبر عن المقاومة أو قد تؤدي إلى التعبير عن أنشطة جديدة مضادة للمسببات المرضية (Kosack and Jones – nd Hamno ، 1996) وتفاعل الحساسية الزائدة طبعاً من ضمن هذه الأنشطة الهامة المضادة للمسببات المرضية والتي تحدث حينما يوجد تعرف دقيق جداً بين النبات والمسبب المرضي (Crute and Pink ، 1996) وتظهر المقاومة المستحثة لتكون طبقة ثانية من التداخل بين العائل والنبات متطلبة تحفيزاً طويلاً وحماية فعالة للإصابة الأولية ، وأعتماداً على التنبيه المصاحب أو الملازم لأستجابات المقاومة وبمجرد أن يكون النبات محفز أو مستحث في هذه الحالة بالتالي يستطيع أن يعبر عن هذه المقدرة الدفاعية المستحثة ، ويوضح

مصطلح المقاومة المكتسبة Acquired resistance المؤيد بواسطة (Ross 1961) عن تغير في فسيولوجيا النبات الناتج من الصفة المكتسبة أو المصادفة ، والمقاومة المكتسبة لا تكون المقاومة الموجودة أصلاً في النبات ولكن هي المقاومة المكتسبة فقط نتيجة العدوى الأولية وهو ما يعرف بالمقاومة المكتسبة المستحثة حيوياً وهناك أيضاً المقاومة الجهازية المكتسبة Systemic Acquired Resistance وهي الحالة التي يكون فيها النبات أكتسب مقاومة مستحثة جهازية نتجت من العدوى الموضعية بالسبب المرضي المحفز لظهور بقع ميتة مثل تفاعل الحساسية الزائدة HR .

الوسائل المستخدمة في المقاومة المستحثة :

توجد وسائل متنوعة لها القدرة على أن تستحث لدى النبات قدرات على المقاومة ويمكن تقسيمها تبعاً لطبيعتها إلى قسمين : مستحثات لا حيوية وأخرى حيوية .

أولاً : المستحثات اللاحيوية :

وهي منها الحث الميكانيكي مثل عمليات التلقيم أو أحداث جروح ، ومنها الحث الفيزيائي مثل أستخدام الأشعة الفوق بنفسجية وأشعة جاما ، وأخيراً تأتي المستحثات الكيمياوية وهي منها ما هو عضوي مثل حمض التنيك والسلسيلك ومنها ما هو معدني مثل أملاح الفوسفات الكوبليت ، ومنها ما هو طبيعي مثل الهرمونات النباتية ومنها ما هو طبيعي مثل الهرمونات النباتية ومنها ما هو مخلص صناعياً مثل مركب البيون .

ثانياً : المستحثات الحيوية :

يمكن أن تستحث النباتات على مقاومة الأمراض لمجموعة من الكائنات الحية الدقيقة الممرضة وغير الممرضة لتلك النباتات أو لأصناف منها كما أن بعض الكائنات المترممة كانت لها القدرة على أن تستحث النباتات على المقاومة أيضاً .

أليات المقاومة المستحثة :

تنقسم المقاومة المستحثة من حيث أليتها إلى :

مقاومة مستحثة تركيبية :

تتمثل في الحواجز التركيبية التي تستحث نتيجة للإصابة ومن أشهر الأمثلة على ذلك زيادة سمك جدار الخلية ، ترسيب الكالوس ، ترسيب اللجنين وكثير من مواد الأيض الثانوية .

مقاومة مستحثة كيميائية :

والتي تمثل في تنشيط بعض المواد الكيميائية ذات التأثير التثبيطي للميكروبات مثل الفيتوالكسينات والبروتينات المرتبطة بعملية الإصابة وتفاعل الحساسية الزائدة والإنفجار التأكسدي.

أولاً : المقاومة المستحثة التركيبية :

تحدث تغيرات في جدار الخلية كنوع من الأستجابة للتداخل بين العائل والفطر ، ويرسب الجدار الخلوي أنواعاً عديدة من المواد وبأستخدام الصبغات الهستوكيميائية والميكروسكوب الفيللوروسينتي وأشعة أكس أوضح ذلك وجود أنواع مختلفة والتي تمتد ما بين المعادن مثل السيليكا Silica إلى البوليمرات العضوية المعقدة مثل اللجنين ، وفي دراسة على نبات الكوكا Theobroma cacao وجد أن هذه المركبات أكسبت النبات مقاومة تجاه الفطر Verticillium dahlia حيث يتراكم الكبريت العنصري والذي يعرف على أنه مبيد فطري وتحدث بعض التغيرات في جدر الخلايا وذلك كأستجابة للعدوى وأهم هذه التغيرات هو :-

1. ترسيب الكالوس .
2. تراكم الكالسيوم .
3. تغيرات في كمية أو نوع في بروتينات الجدار الخلوي .
4. أكسدة فينولات مثل الميلانين .
5. ترسيب السوبرين .
6. أكسدة الأرتباط العرضي لبروتينات الجدار الخلوي .

وتوجد للجدار أوضاعاً تمنع من أختراق الفطر من خلال زيادة سمك الخلوي وذلك في العوائل المقاومة ولكن قد يؤدي التطفل الناجح إلى ضرر في نفاذية الخلايا ولكن قد يؤدي التطفل الناجح إلى ضرر في نفاذية الخلايا ولكن وفي النهاية يجب أن يكون مذكوراً أن أهم المركبات التي تترسب على الجدار والتي تكون سامة للميكروبات هو اللجنين ، ومن أهم التركيبات التي تتكون كنتيجة للإصابة هو تكون ما يعرف بالبيلا Papilla وهو أيضاً مركب لجنيني يعترض عضو الأختراق للفطر وهو يتكون في النبات المقاومة للإصابة ولكن الأختلاف في سرعة الأستجابة ومعدل الترسيب ، حيث وجد في مرض البياض الدقيقي في القمح أن الصنف المقاوم يرسبها في 12 ساعة ، ومن المواد التي تترسب على جدر الخلايا أيضاً مجموعة من المركبات الغنية بالأحماض الأمينية تسمى Glicoprotein وهي تسمى طبقاً للحامض الأميني الموجود مثل Glicoprotein – Proline وهي تترسب على الجدر وتعمل كمضادات لتحلل البروتين antiproteases حيث توقف عمل الأنزيمات المحللة للبروتين التي يفرزها المسبب المرضي .

ثانياً : المقاومة المستحثة الكيميائية :

1 . إنتاج الفينوالكسينات **. Phytoalexins**

تراجع محاضرة الـ Phytoallexins .

2 . إنتاج المواد السامة **. Phytocides**

لا يخلو أي نبات من وجود مركب أو مجموعة من المركبات السامة لبعض الكائنات الحية بدءاً من الكائنات الدقيقة ووصولاً إلى الكائنات الراقية وتسمى هذه المركبات Phytocides ، هذه بالنسبة للمركبات التي تؤثر على الفطريات والكائنات الدقيقة وتكون هذه المركبات مخزنة في الفجوات العصارية ويختلف تأثيرها على الكائن الممرض تبعاً لطبيعة الإصابة فأن الطفيليات الأجبارية Biotrophic لا تتأثر بها ألا عند تحرر هذه المركبات من الفجوة وتوجدها على أسطح الأغشية البلازمية أما داخل الفجوة فهي لا تتأثر ، أما بالنسبة للمترممات Necrotrophic أنها تتأثر بشدة بها نظراً لأنها تهاجم الفجوة العصارية وبالتالي يحدث تحرر سريع لهذه المركبات ولابد من معرفة أن هذه المركبات منها ما يتواجد أصلاً في النبات قبل الإصابة ومنها ما يستحدث أفرازه وزيادته بعد الإصابة أو بمعاملة النبات بالمواد المستحثة وهذا ما يخصنا هنا ، ومن أهم هذه المركبات الجيلوكسيدات مثل Solanidin المضاد للفيوزاريوم والأثيرات مثل Allicine الموجود في البصل والثوم والقلويدات وهي مجموعة كبيرة من المركبات النيتروجينية في النبات وهناك علاقة طردية بين تركيزها وبين مقاومة النبات كذلك الفينولات وخاصة الفينولات ذات الوضع أورثو وبارا التي تعتبر شديدة السمية للكائنات الدقيقة .

هذا وتعتبر من المركبات الفينولية الموجودة في النبات وتلعب دوراً في المقاومة المستحثة اللجنين والتنينك والسلسيلك وأخيراً المركبات عديدة الأمين Polyamine وقد ثبتت حديثاً أن لها دور شديد الأهمية في المقاومة وأشهرها مركب الأسبرمدين وهي تتكون عند أستحثاث النبات

بالمواد المحفزة للمقاومة أو عند تعرضه وهي تنظم إنتاج البروتينات المرتبطة بالإضافة وكذلك تؤخر الشيخوخة .

3 . الأنفجار التأكسدي **Oxidative burst .**

توجد مواقع متعددة للمرافق الأنزيمي NADPH وهو خاص بنقل الهيدروجين وعند تأكسده يتحول إلى NADP وهو يتأكسد سريعاً لذا سميت بالأنفجار التأكسدي Oxidative burst وهذه العملية تؤدي إلى إنتاج $O2^-$ أو ما يسمي Free radical حيث يكتسب جزي الأوكسجين ألكترون معطياً $O2^-$وهو مختزل قوى حيث يأخذ ألكتروناً من مركبات حيوية سواء كانت بروتينات أو أنزيمات أو أحماض أمينية .... ألخ وبالتالي يؤكسدها ويكون مركبات أخرى تسمى بمضادات الأكسدة Antioxidation بتراكمها يتم تنشيط تكوين بعض المركبات مثل الأثيلين الذي يعتبر من أخطر الهرمونات لما له من دور في إنتاج عدد كبير من الأنزيمات يصل إلى 35 أنزيم ومن أهم المحفزات على تكوينه هو $2H_2O$ الذي ينتج من أختزال Free radical .

4 . الإستجابة فائقة الحساسية (تفاعل الحساسية الزائدة) .

Hypersensitive Reaction (HR) .

يعتبر تفاعل الحساسي الزائدة من أروع التفاعل في مجال البيولوجي وأمراض النبات ، والذي يتميز بصفة مميزة هي الموت السريع لخلية العائل وظهور النيكروزير بغرض حصر وتحديد أنتشار تكرار المسبب المرضي ، ويساهم تفاعل الحساسية الزائدة HR في أليات المقاومة النشطة في النبات ولكن ميكانيكية تفاعل الحساسية الزائدة تختلف تماماً عن ميكانيكيات المقاومة المستحثة الأخرى ، حيث أن الميكانيكيات الأخرى للمقاومة المستحثة تتمثل في ترسيب الكالوز واللجنين ، أو تكوين مركبات لها طبيعة دفاعية مثل الفيتوالكسينات والبروتينات المصاحبة لعملية الإصابة أو تكوين الأنفجار التأكسدي Oxidative burst ، بينما في حالة تفاعل الحساسية الزائدة فأن الأمر يتطلب الموت السريع لخلية العائل بمجرد حدوث التلامس الحقيقي بين العائل والمسبب المرضي ، ومن أجل ذلك يتطلب الأمر أن نقف على العمليات التي من شأنها يحدث الموت السريع .

منذ مائة عام تقريباً أشتغل عالم أمراض النبات الأمريكي Marshall على فطريات الصدأ التي تصيب النجيليات حيث لاحظ أن في الأصناف المقاومة الخلايا المجاورة لمكان الإصابة تتحول سريعاً لون بني وتصبح محببة ثم تموت بعد ذلك ، ومنذ سنوات قليلة أصبح مصطلح الحساسية الزائدة يصف هذه الحالة ، حيث أن خلايا العائل تكون حساسة جداً للمسبب المرضي والتي تنهار وتموت بسرعة ، وكان تفاعل الحساسية الزائدة (HR) موضوع هام للدراسة لأنه مثال واضح للدور الديناميكي للعائل في الأطوار المبكرة لهجوم المسبب المرضي ، ويشارك تفاعل الحساسية الزائدة بدرجة عالية في مقاومة العائل وبالتالي فهذه الإستجابة صفة مرغوبة يختارها مربو النبات ، على سبيل المثال يتم أدخال الجينات المقاومة والتي يطلق عليها (R genes) إلى البطاطس Solanum tuberosum خلال التهجين مع الأنواع البرية بجنوب أمريكا Solanum demissum حيث تعطي حماية جيدة ضد السلالات المتخصصة وبالتالي فأن المقاومة الناتجة بواسطة هذه الجينات (R genes) يعبر عنها بأستجابة فائقة الحساسية تجاه السلالات الغير متوافقة من الفطر .

وأثبتت هذه الأستجابة تخصصها العالي لتكون عقبة لأختراق المسبب المرضي مع وجود بعض الأستثناءات حيث تستطيع بعض السلالات الأختراق ويكون لها القدرة على التغلب على تأثيرات هذه الجينات وبرغم ذلك فأن تفاعل الحساسية الزائدة جذب الأنتباه خصوصاً حالياً وفي البداية أعتبر تفاعل الحساسية الزائدة خاصة بالفطريات التي من النوع Biotrophic المتطفلة أجبارياً ولكن وبنفس درجة التأثير ظهر هذا التفاعل في حالة الفطريات necrotrophic الأختبارية التطفل والبكتريا ، وفي أكثر من حالة أعطى تفاعل البقعة المحلية في النباتات تجاه الفايروسات تشابها مع تفاعل الحساسية الزائدة حيث يظهر نيكروزيز في الخلايا التي تحيط بمكان التلقيح حيث تمنع الفيروس من الأنتشار جهازياً خلال العائل .