گل جالیز (بخش دوم):

Broomrape

استراتژی‌های ممانعت کننده از نفوذ گیاهچه‌های گل جالیز به درون محصول زراعی و ارتباط با سیستم آوندی گیاه

محسن اشرفی ، کارشناس تحقیقات شرکت توسعه کشت دانه های روغنی

جنین‌های گل جالیز فاقد مریستم ساقه و کوتیلدونی که به‌صورت مورفولوژیکی قابل تشخیص باشد، هستند و پس از جوانه‌زنی تنها یک ریشه‌چه از زیر پوشش بذری به بیرون جوانه میزند که تنها وظیفه آن رسیدن و حمله به میزبان می‌باشد (شکل ۱). در این انگل چیزی به نام کلاهک ریشه وجود ندارد و حتی بافت‌های پروکامبیومی یا هدایت کننده در آن نمو ندارد. با توجه به محرومیت گیاهچه‌های گل جالیز از زندگی اتوتروفی، رشد آن‌ها به سمت میزبان تنها از طریق جذب آب و انتقال مجدد مواد غذایی ذخیره‌ای پریپلاسم و اندوسپرم صورت می‌گیرد. گیاهچه‌ها آب را هم

از خاک و هم از اندوتلیوم (لایه سلولی زنده پوشاننده سطح داخلی که دارای نقش محافظتی و تنظیم تبادل مواد می‌باشد) بذری، جذب می‌کنند و جذب آب از طریق اندوتلیوم به‌نوعی ضمانت کننده توسعه ریشه‌چه حتی در خاک‌های خشک است. حداکثر طول ریشه‌چه یک تا پنج میلی‌متر بوده و زنده‌مانی آن در غیاب اتصال به میزبان تنها چند روز پس از شروع جوانه‌زنی محدود می‌شود. پس از اینکه گیاه میزبان شناسایی شد ریشه‌چه‌های گل جالیز رشد خود را متوقف کرده و هوستریوم انتهایی (مکینه انتهایی) با ایجاد تغییراتی در خود، به وسیله‌ای جهت اتصال به میزبان تبدیل می‌شود. لایه بیرونی نوک ریشه به لایه سلولی پاپیلیت (papillate) تبدیل شده و اپیتلیوم چسبنده را ایجاد می‌کند. پاپیلاها تاجی را در اطراف سلول‌های رأسی (آپیکال) تشکیل می‌دهند که غیر پاپیله باقی می‌مانند اما بعداً به سلول‌های نفوذی تبدیل می‌شوند که عملکردی اساسی در فرآیند نفوذ دارند. این سطح توسط ترشحات کربوهیدراتی پوشیده شده است که مکینه را به سطح میزبان می‌چسباند. این ساختار به عنوان وسیله‌ی اتصال خارجی قبل از اتصال مکینه به سطح میزبان، توصیف می‌شود (Fernández-Aparicio *et al.,* 2016).

در گیاهان انگلی که خویشاوندی نزدیکی به گل جالیز دارند مانند *Striga* و *Triphysaria*، مواد مترشحه از گیاه میزبان برای القای تمایز مکینه استفاده می‌شود؛ اما در خصوص گل جالیز تا به امروز چنین موادی شناسایی نشده‌اند اما تحقیقات نشان داده‌اند که ترشح برخی فیتوالکسین‌ها در ایجاد وسیله اتصال نقش دارند. شناخت بیوشیمی بهتر تشخیص میزبان توسط گل جالیز، ایجاد استراتژی‌های کنترلی که نمو مکینه را هدف قرار می‌دهند ساده‌تر خواهد کرد (Fernández-Aparicio *et al.,* 2016).

پس از چسبندگی گل جالیز به سطح ریشه میزبان، مکینه عملکرد تهاجمی خود را در نفوذ به ریشه میزبان توسعه می‌دهد. سلول‌های رأسی در رأس ریشه‌چه به سلول‌های نفوذی تبدیل می‌شوند که به ترتیب به کورتکس ریشه میزبان، اندودرم و استوانه مرکزی حمله می‌کنند. در طول فرآیند نفوذ به میزبان، در مسیر خود به سمت استوانه آوندی، گل جالیز سلول‌های میزبان را حل نمی‌کند. نیروی مکانیکی اعمال شده توسط توسعه مکینه به سمت استوانه آوندی میزبان به همراه ترشح آنزیم‌ها، جداسازی سلول‌های میزبان بدون لیز شدن آن‌ها را تسهیل می‌کند. اگرچه اتصالات گل جالیز قبل از نفوذ به آوند از مواد غذایی میزبان بهره می‌برد، رشد گل جالیز به سمت استوانه آوندی عمدتاً توسط مصرف مواد غذایی ذخیره‌ای در بذر حفظ می‌شود. اگر اتصال آوندی در عرض چند روز با موفقیت انجام نشود، گیاهچه انگل به دلیل عدم رشد می‌میرد و بنابراین تهاجم سریع به میزبان جهت حفظ فعالیتهای حیاتی مفید است. هنگامی که محصولات مقاوم موانعی را برای جلوگیری از رشد انگلی در این مرحله اعمال می‌کنند، گل جالیز از بین می‌رود و انگلی شدن به سرعت متوقف می‌شود (Pérez-de-Luque et al., 2009).

مطالعات نشان دادند که تحمل به گونه‌های مختلف Orobanche و Phelipanche در باقلاییان توسط چندین مکان ژنی با اثرات افزایشی قوی کنترل می‌شود. توسعه نقشه‌های ژنتیکی و آنالیز QTL جزء مهم‌ترین پیشرفت‌ها در زمینه شناسایی صفات کمی بوده‌اند که سبب شناسایی نواحی ژنومی مرتبط با صفات کمی و سهم آن‌ها در تنوع فنوتیپی شده است. آنالیز QTL در باقلا سبب شناسایی سه مکان ژنی Oc1، Oc2 و Oc3 که با تحمل به گل جالیز *O. crenata* لینک بودند، شد. QTL ها حدود ۷۴ درصد

تنوع فنوتیپی مشاهده شده را توضیح می‌دادند که در بین آن‌ها Oc1 حدود ۳۷ درصد تنوع را توجیه می‌کرد. به‌هرحال قبل از استفاده از QTL در غربالگری با استفاده از مارکر، آن‌ها باید در محیط‌های و نسل‌های مختلف بررسی و تأیید شود. در خصوص Oc1 آزمایش‌ها نشان دادند که این QTL در لاین‌های RIL حاصله از تلاقی مشابه ناپدید می‌شوند بنابراین Oc1 با وجود درصد بالایی در توجیه تنوع فنوتیپی مشاهده شده به دلیل ناپایداری مورد استفاده قرار نگرفت. در مقابل از آنجایی که Oc2 و Oc3 در لاین‌های RIL شناسایی شدند، دلگرم کننده تر بودند. علاوه بر آن‌ها، یک QTL جدید نیز در این RIL شناسایی شد. دقت ارزیابی فنوتیپی اهمیت بالایی در دقت نقشه‌برداری QTL دارد. غربالگری دقیق‌تر این RIL ها، با سنجش مراحل مختلف چرخه انگل با استفاده از تکنیک پتری دیش، امکان شناسایی QTL های حاکم بر مکانیسم‌های خاص مقاومت را فراهم کرد. این QTL ها بخش بیشتری از تغییرات (۳۸ تا ۵۹ درصد، بسته به صفت) را توضیح دادند. با این حال، اگرچه QTL های مقاومت به *O. crenata* شناسایی شده‌اند، اما در حال حاضر نمی‌توان از آن‌ها در اصلاح به کمک مارکر (MAB) استفاده کرد. فاصله بین نشانگرهای کناری و QTL ها هنوز زیاد است و انتظار می‌رود نوترکیب‌های زیادی بین نشانگرهای کناری QTL و مقاومت وجود داشته باشد؛ بنابراین، قبل از استفاده از QTL های موجود در MAB، نواحی ژنومی حاوی QTL ها باید بیشتر اشباع شوند تا موقعیت QTL ها اصلاح شود و نشانگرهای مولکولی که ارتباط نزدیک‌تری با ژن‌های مقاومت دارند، شناسایی شوند (Pérez-de-Luque et al., 2009).

مکانیسم‌های دفاعی می‌توانند در سه مرحله مختلف از فرآیند پارازیتی کردن، فعال شوند. قبل از اتصال گیاهچه، مرحله قبل از ایجاد مکینه و مرحله بعد از ایجاد مکینه. در طول مرحله قبل از اتصال، دانه‌ها در حضور ترشحات میزبان جوانه می‌زنند و به دنبال یک شیب شیمیایی به سمت ریشه میزبان رشد می‌کنند. ترشح فیتوالکسین‌ها به عنوان مهارکننده‌های جوانه‌زنی بذر و ترکیبات سمی علیه گیاهچه‌ها به عنوان یک پاسخ دفاعی

در مرحله اولیه در آفتابگردان گزارش شده است. چنین مکانیسمی شامل مسیر فنیل پروپانوئید و آنزیم‌های آن می‌شود که منعکس‌کننده ماهیت فنولی فیتوآلکسین‌ها است (Pérez-de-Luque et al., 2009).

مرحله قبل از ایجاد مکینه به عنوان زمان بین اولین تماس گیاهچه انگل با ریشه میزبان تا ایجاد ارتباطات آوندی از طریق توسعه ساختار انتقال (مکینه یا اندوفیت) توصیف می‌شود. در این مرحله، انگل هنوز یک ارگانیسم مستقل است و از منابع خود برای رشد استفاده می‌کند. چندین پاسخ دفاعی در سطح بافت‌های مختلف گزارش شده است: کورتکس، اندودرم و استوانه مرکزی. موانع فیزیکی تقویت‌کننده دیواره‌های سلولی کورتکس، مانند اتصال عرضی پروتئین، رسوب کالوز و چوب‌پنبه‌ای شدن وجود دارد. لیگنینی شدن سلول‌های اندودرمی نیز به عنوان دفاعی در برابر گونه‌های Orobanche توصیف شده است (Pérez-de-Luque et al., 2009).

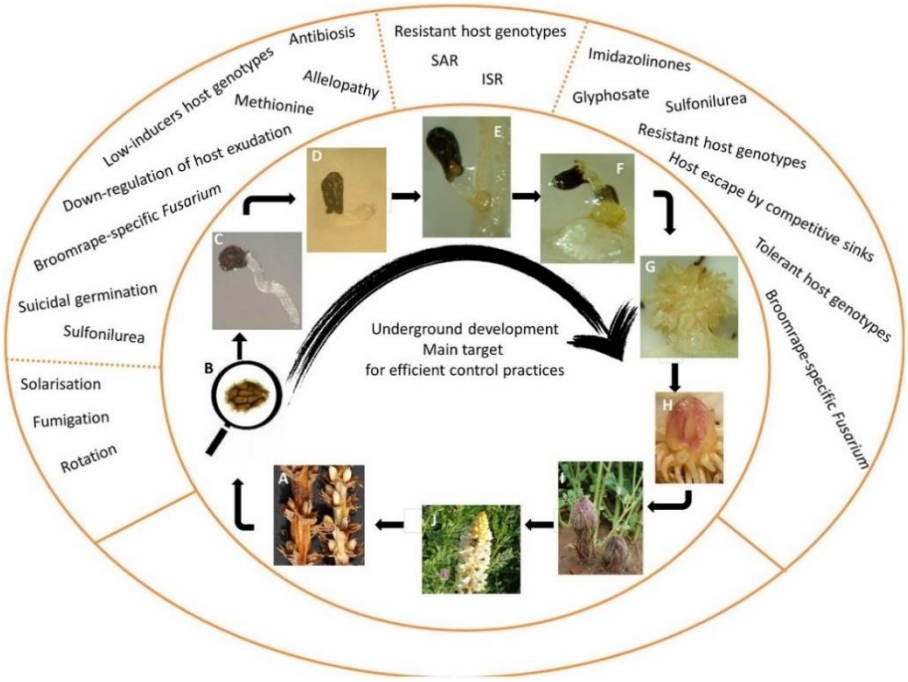
چوب‌پنبه‌ای شدن و لیگنینی شدن از مسیر فنیل پروپانوئید به عنوان نقطه شروع مشترک جهت سنتز پلی فنول‌ها استفاده می‌کنند، درحالی‌که رسوبات کالوز و اتصال عرضی پروتئین‌ها به پراکسیدازها، H_2O_2 و گلیکوپروتئین‌های غنی از هیدروکسی پرولین مرتبط هستند. علاوه بر این، موانع شیمیایی به شکل تجمع و دفع فیتوالکسین‌ها در آپوپلاست، در کورتکس آفتابگردان و استوانه مرکزی *Medicago truncatula* شناسایی شده است. یک بار دیگر دخالت مسیر فنیل پروپانوئید و شاخه‌های آن آشکار می‌شود (Pérez-de-Luque et al., 2009).

هنگامی که انگل ارتباط آوندی با میزبان ایجاد می‌کند، مرحله انگلی آغاز می‌شود و مکانیسم‌های دفاعی، جزء مکانیسم‌های پس از ایجاد مکینه هستند. تا به امروز دو مکانیسم اصلی که مانع توسعه بیشتر انگل می‌شوند، شرح داده شده‌اند. یکی از آن‌ها ماهیت فیزیکی دارد که شامل مهر و موم کردن آوندهای میزبان توسط مواد ژل مانند یا صمغ مانند و مسدود کردن جریان آب و مواد مغذی از میزبان به انگل است. این پاسخ دفاعی بسیار شبیه به پاسخی است که برای پاتوژن‌های آوندی ایجادکننده بیماری‌های پژمردگی شرح داده شده است. ازاین‌رو، ژن‌های مرتبط با مقاومت در برابر بیماری پژمردگی می‌توانند با چنین مکانیسمی که مقاومت در برابر گیاهان انگلی را ایجاد می‌کند، مرتبط باشند. علاوه بر این، ژن‌ها و مسیرهای دخیل در سنتز پکتین موسیلاژ کاندیداهای خوبی برای هدف قرار دادن جهت افزایش مقاومت هستند، اگر زمان و مکان شروع بیان آن‌ها قابل تعیین و کنترل

باشد. مکانیسم دیگر ماهیت شیمیایی دارد و باز هم فنل‌ها به عنوان ترکیبات سمی به سیستم آوندی میزبان منتقل شده و از طریق مکینه به انگل انتقال داده می‌شوند و باعث مرگ بیشتر توبرکل‌های *O. crenata* روی *Cicer arietinum* L. و *Medicago trancatula* می‌شوند (Pérez-de-Luque et al., 2009).

جستجوی مقاومت پایدار همچنان هدف اصلی متخصصان ژنتیک و پاتولوژیست‌ها است. مطالعات بافت‌شناسی، بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی نشان داده‌اند که منابع فعلی مقاومت عمدتاً شامل موارد زیر هستند:

۱- فعالیت تحریکی کم ترشحات ریشه میزبان بر جوانه‌زنی بذر انگل
۲- تغییرات مورفولوژیکی و بیوشیمیایی در ریشه‌ها که مانع نفوذ انگل و اتصال به آوندهای میزبان می‌شود
۳- نکروز پاتوژن قبل و یا بعد از اتصال به ریشه‌ها (Pérez-de-Luque et al., 2009).



شکل ۱. اقدامات کنترلی گل جالیز بر اساس مراحل مختلف رشدی از جوانه زنی تا ایجاد مکینه

در ادامه درباره روش‌های کنترلی پس از ایجاد مکینه صحبت خواهد شد.

منابع:

1. Fernández-Aparicio, M., Reboud, X, and Gibot-Leclerc, S. Broomrape weeds. Underground mechanisms of parasitism and associated strategies for their control: a review. *Frontiers in plant science* . 2016. 135. Doi:https://doi.org/10.3389/fpls.201600135.
2. Pérez-de-Luque, A., Fondevilla, S., Pérez-Vich, B., Aly, R., Thoiron, S., Simier, P., et al. 2009. understanding Orobanche understanding Orobanche and Phelipanche-host plant interactions and developing resistance. Weed Res. 49, 8–22. doi: 10.1111/j.1365-3180.2009.00738.x