إن حث التفاعلات النشطة ضد الميكروبات التى تصيب النبات ينتج عندما تستشعر خلايا النبات وجود مادة أو جزيئات مثيرة elicitors (أو signal molecules) للمسبب المرضى.

ومن أمثلة المواد المثيرة الـ biotic التى تعمل على حث التفاعلات النشطة: عديدات التسكر polysaccharides، والقطع المحدودة التسكر oligosaccharide fragments، والبروتينات، والجليكوبروتينات، والأحماض الدهنية.

ومن أمثلة المواد المثيرة غير الحية abiotic التى تعمل على حث التفاعلات النشطة: الأشعة فوق البنفسجية، وأيونات العناصر الثقيلة، والمنظفات الصناعية، والـ xenobiochemicals، والحرارة العالية، والبرودة الشديدة (عن Agrawal ١٩٩٨).

ولقد تناول الكثيرون موضوع الاستجابات الدفاعية فى النباتات ضد مسببات الأمراض (المقاومة النشطة)، نذكر منهم: Kombrink & Somssich (١٩٩٥)، و Birch وآخرون (٢٠٠٠)، و Punja (٢٠٠٤).

تنوع وسائل المقاومة النباتية تبعًا للمراحل التى تمر بها عملية الإصابة

يمكن فهم الوسائل التى تكتسب بها النباتات صفة المقاومة ضد الفطريات التى تنتقل جراثيمها عن طريق الهواء، مثل فطريات الأصداء، والبياض الدقيقى، والبياض الزغبى، والفطر المسبب للندوة المتأخرة فى البطاطس (الفطر *Phytophthora infestans*)، وذلك بتحليل الخطوات التى تتطلبها عملية الإصابة، وهى التى تبدأ بعملية انتقال الجراثيم واستقرارها على الأعضاء النباتية القابلة للإصابة من العائل، وتنتهى بعملية تكوين الممصات، وهى التى قد تتبعها تفاعلات فرط حساسية تقود إلى المقاومة، وذلك كما يلى:

١ - استقرار الجراثيم على الأعضاء النباتية القابلة للإصابة:

تعد عملية انتقال الجراثيم الفطرية واستقرارها على الأعضاء النباتية القابلة للإصابة (spore deposition) عملية سلبية تعتمد على الصدفة وحدها، حيث يعمل الهواء أو رذاذ الماء على وصول الجراثيم إلى النسيج الذى يمكنها بدء الإصابة من خلاله، ولا تمتلك النباتات سوى قليل من الوسائل التى تتمكن بها من تفادى تلك الجراثيم.

ومن بين الصفات التى تتمكن بها النباتات من تفادى عملية وصول الجراثيم الفطرية إليها ما يلى:

أ – صفة الأوراق التى تأخذ وضعًا رأسيًا، مقارنة بالأوراق الأفقية، كما فى حالة صدأ الأوراق – الذى يسببه الفطر *Puccinia striiformis* – فى القمح.

ب – صفة الشعيرات السطحية، وهى التى قد تزيد أو تخفض من فرصة حدوث إصابة ناجحة؛ فهى قد تحجز الجراثيم فيما بينها، وتزيد – بالتالى – من احتمالات الإصابة. أو قد تُبقى على الجراثيم بعيدًا عن سطح الأوراق. فتمنع – بالتالى – أى فرصة لإنباتها.

لكن تبقى الحقيقة فى أن تأثير التباينات فى طبيعة النمو النباتى يكون أكبر على المناخ المحيط بالأعضاء النباتية microclimate منه على استقرار الجراثيم عليها.

٢ – إنبات الجراثيم ونمو الأنابيب الجرثومية:

بعد أن تحط الجراثيم على السطح النباتى القابل للإصابة يتعين عليها أن تبدأ فى الإنبات؛ الأمر الذى يتطلب – غالبًا – توفر رطوبة نسبية عالية أو رطوبة حرة أحيانًا. ويمكن للنبات أن يؤثر فى معدل إنبات الجراثيم بثلاث طرق، هى: عدم توفير محفز للإنبات. وجود مركبات مثبطة للإنبات على سطح الأوراق. والخصائص المورفولوجية التى تؤثر فى فترة بقاء الأوراق مبتلة بعد المطر أو الندى وفى الرطوبة النسبية للهواء المحيط بالنموات الخضرية.

بالنسبة للمركبات التى تحفز إنبات الجراثيم فإنها لا تلزم – غالبًا – فى حالة الفطريات التى تُحمل بواسطة الهواء. مثل فطريات الأصداء والبياض الدقيقى والبياض الزغبى؛ فهى يمكن أن تنبت بسهولة حتى فى الماء المقطر، إلا أن الأمر يختلف بالنسبة لكثير من المسببات المرضية والآفات التى تعيش فى التربة، والتى تجدى فيها التربية للمقاومة بإنتاج أصناف تعوزها محفزات الإنبات تلك.

كذلك لم يُعرف كثير من حالات المركبات التى توجد على الأسطح النباتية وتثبط إنبات الجراثيم. ومن أمثلتها القليلة المعروفة ارتباط المقاومة للفطر *Peronospora*

tabacina بعديد من مستخلصات الكيوتين بالأسطح الورقية فى التبغ. إلا أن التباينات فى هذه الصفة – داخل النوع – ليست بالقدر الذى يسمح بالتعميم وبناء استراتيجية للتربية للمقاومة للفطر على أساسها. وفى حالات مرضية أخرى (مثل المقاومة للفطرين: *Rhynchosporium secalis* فى الشعير، و *Magnaporthe grisea* فى الأرز) حدث تثبيط لإنبات الجراثيم فى بعض الأصناف، لكن لم يمكن عزل مركبات معينة كانت مسئولة عن ذلك.

أما بالنسبة للخصائص المورفولوجية النباتية التى تمنع إنبات الجراثيم، فهى كثيرة ونخص بالذكر تلك المتعلقة بصفات الأسطح الورقية وطبيعة بنيان النمو النباتى plant architecture. فمثلاً .. وجد أن مقاومة الفول السودانى للصدأ ترتبط بزيادة خاصية طرد أو نفض الأوراق للماء، الأمر الذى يحد من بقاء الجراثيم على السطح الورقى، كما يحد من إنباتها. كما أن النموات الخضرية الكثيفة المندمجة تؤدى إلى سوء التهوية حول النمو النباتى وزيادة رطوبة الهواء المحيط به، مما يؤدى إلى زيادة طول فترات الندى، وزيادة شدة الإصابة بكثير من الأمراض.

يلى إنبات الجراثيم تكوينها لجسم يربطها بخلايا العائل يعرف باسم appressorium؛ الأمر الذى يتطلب تعرف الأنبوبة الجرثومية على العائل، وإلاّ فإنها قد لا تتمكن من تكوين ذلك الرابط. يحدث ذلك – على سبيل المثال – فى بعض أصناف الـ *Lolium* حيث تُكَوِّن الشموع التى تغطى طبقة الأديم رقائق تمنع الجراثيم الكونيدية للفطر *Blumeria graminis* من التعرف على سطح ورقة العائل أو الاتصال بها، حيث تستمر فى تكوين عديد من الأنابيب الجرثومية القصيرة دون حدوث أى اتصال لها بالعائل. كذلك وجد أن إصابة أغماد أوراق الأرز بالفطر *Rhizoctonia solani* ترتبط سلبيًّا بكمية الشمع الأديمى المترسبة على السطح الخارجى للأغماد. حيث أعاق الشمع تكوين الـ appressoria ووسائد الإصابة infection cushions، وهى تجمعات من غزل الفطر رايزكتونيا يكونها قبل أن يبدأ بالإصابة.

٣ – العثور على ثغر:

تحتاج عديد من الفطريات إلى ثغور لكى تمر من خلالها إلى الأنسجة الداخلية لعوائلها. ويبدو أن أنابيب الإنبات الجرثومية لبعض المسببات المرضية، مثل *Cladosporium fulvum* (مسبب مرض عفن الأوراق leaf mould فى الطماطم)، و *Mycospharella graminicola* (مسبب مرض لطخة الأوراق السبتورية فى القمح) .. يبدو أنها تصل إلى الثغور من خلال نموها العشوائى، كما أنها قد تمر – أحيانًا – من فوق الثغر دون أن تدخل فيه، وربما يكون مرد ذلك إلى انغلاق الثغر. وفى مثل هذه الفطريات لا يمكن أن يكون للعائل دور واضح فى وصول الفطر إلى الثغور. لكن نجد فى فطريات أخرى مثل الأصداء أن الأنابيب الجرثومية تلتصق أولاً بالسطح الورقى قبل أن تتقدم بعد ذلك فى اتجاه أحد الثغور.

ونجد فى معظم ذوات الفلقتين أن الثغور تتوزع عشوائيًا على سطح الورقة، إلاّ أن كل ثغر يكون محاطًا بدوائر من خلايا البشرة. وقد تبين أن الأنابيب الجرثومية للفطر المسبب للصدأ فى الفاصوليا تجد الثغور بالنمو عموديًا على اتجاه التحام خلايا البشرة المحيطة بالثغر.

وبالنسبة للفطريات التى تصيب عوائلها عن طريق الثغور فهى إما تدخل مباشرة من خلال فتحة الثغر كما فى كل من *Mycosphaerella graminis*، و *Cladosporium fulvum*، وإما أن تكوِّن appressorium أولاً قبل أن تخترق الثغور كما فى معظم فطريات الأصداء. وباعتبار أن كثيرًا من الفطريات المتخصصة يمكنها تعرف الثغور حتى فى غير عوائلها إن لم تختلف كثيرًا مورفولوجيًا عما فى عوائلها، فإن ذلك يعنى أن تعرف الثغور لا يعد أداة من أدوات التخصص الباثولوجى. لكن ذلك الأمر لا ينطبق عند اختلاف الأنواع النباتية. ففى صدأ الفاصوليا – على سبيل المثال – يمكن لجراثيم الفطر المرض *Uromyces appendiculatus* تعرف ثغور أصناف الفاصوليا، بينما تمر فوق ثغور القمح دون أن تتمكن من تمييزها.

٤ – اختراق الجدر الخلوية وتكوين المصات:

تحصل المسببات المرضية على الغذاء من عوائلها – بعد اختراقها لجدرها الخلوية –

إما عن طريق هيفات خلوية وحويصلات إصابة infection vesicles (كما فى كل من *Phytopththora infestans*، و *Bremia lactucae*)، وإما من خلال تكوين أجسام ماصة haustoria (كما فى فطريات البياض والأصداء). وقد تحدث مقاومة العائل بسبب منعه للمسبب المرضى من تكوين الأجسام الماصة، كما فى حالة الجين Ml-g المسئول عن المقاومة للفطر *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* فى الشعير، والمقاومة لفطر الصدأ *Melampsora lini* فى الكتان (والمتحصل عليها من *Linum angustifolium*)، ومقاومة الجين mlo للفطر *B. graminis* f. sp. *graminis* فى الشعير، والجينات L34، و L46. وغيرهما – الخاصة بمقاومة القمح للفطر *Puccinia triticina*.

٥ – استعمار المسبب المرضى للعائل وتجرثمه:

قد تظهر مقاومة العائل أثناء محاولة استعمار المسبب المرض له وتجرثمه، ومن الأمثلة على ذلك ما يلى:

أ – حدوث استجابة فرط حساسية قوية بمجرد اختراق المسبب المرضى للجدر الخلوية وبدء تكوينه لأول ممصاته من الغزل الفطرى الداخلى؛ الأمر الذى يوقف انتشار الإصابة، إلاّ أن هذا الاختراق للجدر الخلوية ليس شرطًا حتميًّا لحدوث استجابة فرط الحساسية فى جميع الفطريات.

ب – تكوين الفيتوألاكسينات التى توقف نمو وانتشار المسببات المرضية.

جـ – تأثر المسبب المرضى سلبيًّا بمركبات الأيض الثانوية التى قد توجد بصورة طبيعية فى العائل.

د – تمثيل بروتينات مضادة لنشاط المسببات المرضية.

هـ – حدوث استجابة ضعيفة بفرط الحساسية. تؤدى إلى حدوث إصابة ضعيفة تظهر على صورة اصفرار وتحلل فى النسيج النباتى المحيط بموقع الإصابة. وفى حالات كهذه يكون تجرثم المسبب المرضى أقل مما يحدث فى النباتات القابلة للإصابة.

و – قد يؤدى منع العائل للمسبب المرضى من تكوين الممصات إلى بطء تطوره وبطء تجرثمه (عن Niks & Rubiales ٢٠٠٢).