

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 9

Οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ φυτών και άλλων οργανισμών



Οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ φυτών και άλλων οργανισμών παίζουν κεντρικό ρόλο στη λειτουργία των οικοσυστημάτων του πλανήτη, και φυσικά και στις καλλιέργειες. Η κατανόηση της Βιολογίας των Φυτών είναι αδιανόητη εάν δεν ληφθούν υπ' όψιν οι αλληλεπιδράσεις αυτές, οι οποίες δημιουργούν ένα ευρύτατο φάσμα σχέσεων, από αμοιβαία επωφελείς συμβιώσεις που λαμβάνουν χώρα σε φυτικούς ιστούς, έως παρασιτικές που δημιουργούν παθογενείς καταστάσεις, έως και τη φυτοφαγία. Και οι τρεις κατηγορίες αλληλεπιδράσεων αποτελούν προϊόντα συνεξέλιξης, με σημαντική εξειδίκευση σε επίπεδο φυτικών ειδών και των οργανισμών που αλληλεπιδρούν. Ένα κρίσιμο βήμα στις αλληλεπιδράσεις αυτές αποτελεί η ικανότητα των φυτικών κυττάρων να αναγνωρίζουν τους οργανισμούς οι οποίοι τα προσεγγίζουν. Π.χ. τα παθογόνα θα πρέπει να εξουδετερωθούν, ενώ με τους συμβιωτικούς οργανισμούς να αναπτυχθεί συνεργασία.

Ενότητα 1. Η Άμυνα: Φροντίδα για την επιβίωση

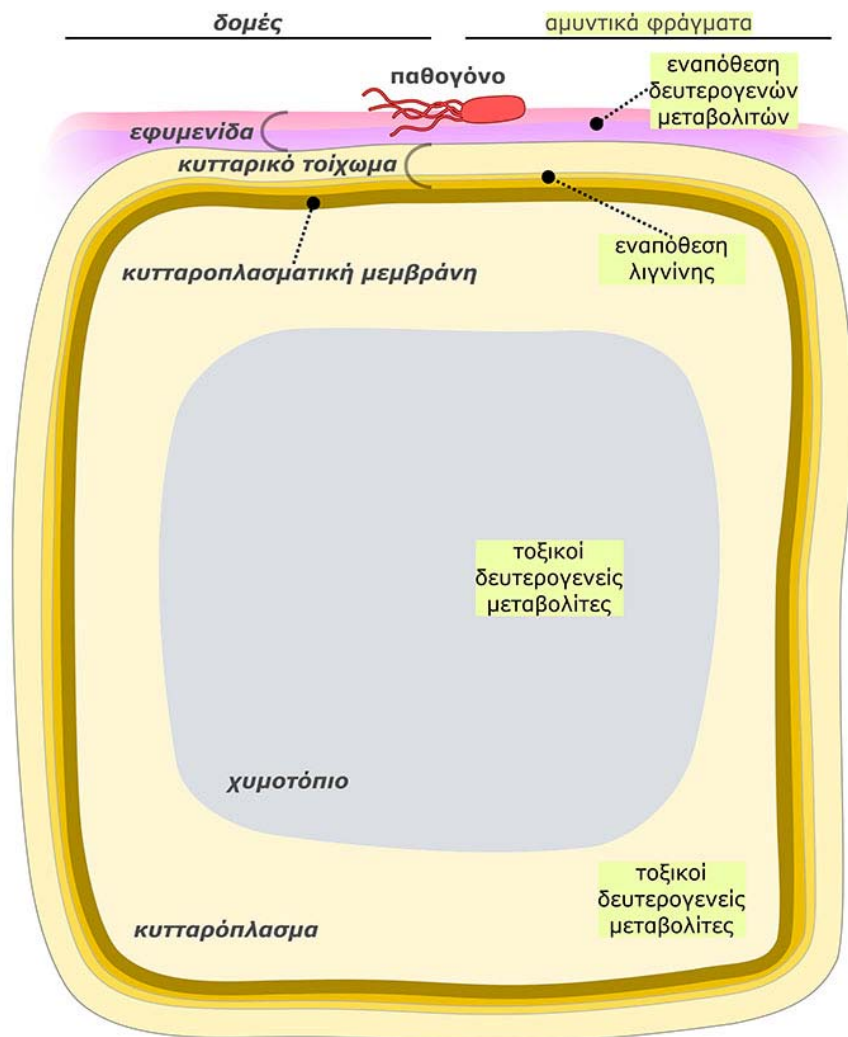
9.1. Τα φυτά οργανώνουν την άμυνά τους έναντι των παθογόνων και των φυτοφάγων σε δύο επίπεδα

Η αμυντική λειτουργία έχει ζωτική σημασία για τους οργανισμούς. Η έλλειψη ή η παρουσία αναποτελεσματικών αμυντικών μηχανισμών οδηγεί αναπόφευκτα σε εξαφάνιση του είδους. Τα χερσαία φυτά είναι καθηλωμένα στο έδαφος, αδυνατούν να αντεπεξέλθουν τις αντίξοες συνθήκες του βιοτικού περιβάλλοντος με τη φυγή και επομένως είναι αναγκασμένα να αντιμετωπίσουν επί τόπου κάθε πρόκληση. Σταδιακά, μέσω της εξέλιξης τα φυτά εφοδιάστηκαν αφενός μεν με τις κατάλληλες αμυντικές δομές, αφετέρου με ένα χημικό οπλοστάσιο τοξικών ενώσεων που αποτρέπει ή εξοντώνει τους εισβολείς και τους καταναλωτές.

Η άμυνα συγκροτείται σε δύο κυρίως επίπεδα:

Στο πρώτο επίπεδο παρεμβάλλεται η **θεμελιώδης προϋπάρχουσα άμυνα (εικόνα 9.1)**. Είναι ένα σύνολο αμυντικών μηχανισμών οι οποίοι έχουν αναλάβει την μόνιμη προστασία των φυτικών ιστών και οργάνων. Περιλαμβάνει:

1. Δομές οι οποίες παρέχουν κυρίως μηχανική προστασία, (όπως η εφυμενίδα, τα κυτταρικά τοιχώματα, διάφορα εξαρτήματα της επιδερμίδας π.χ. αγκάθια, τρίχες, κ.ά), ή παρέχουν σύνθετη προστασία (όπως αδένες, ρητινοφόροι αγωγοί, γαλακτοφόροι σωλήνες κ.ά.).
2. Ένα εκτεταμένο χημικό οπλοστάσιο τοξικών ενώσεων οι οποίες κατατάσσονται στην κατηγορία των **δευτερογενών μεταβολιτών**. Οι μεταβολίτες αυτοί βρίσκονται συνήθως αποθηκευμένοι στα χυμοτόπια όλων των κυττάρων (με υψηλότερες συγκεντρώσεις στα χυμοτόπια των επιδερμικών) καθώς και στους αδένες, του ρητινοφόρους αγωγούς και τους γαλακτοφόρους σωλήνες.



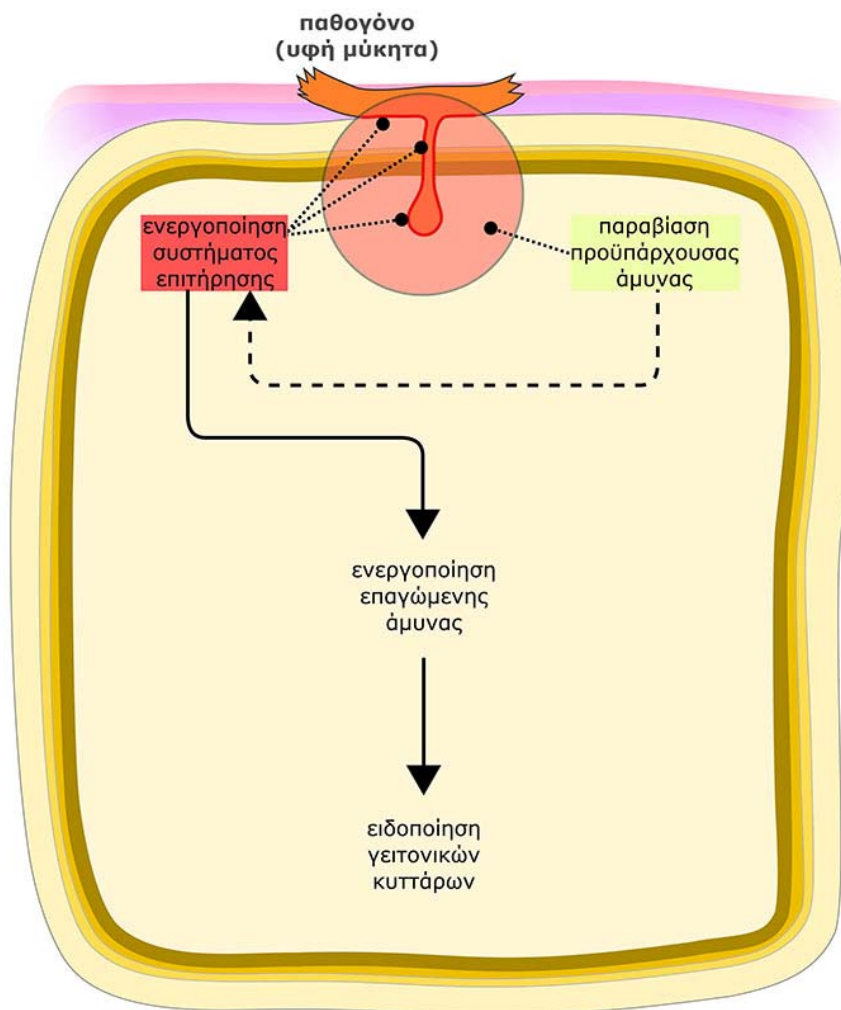
Εικόνα 9.1. Οι δομές (αριστερά) και τα αμυντικά φράγματα (δεξιά) που παρεμβάλλει το χημικό οπλοστάσιο της θεμελιώδους προϋπάρχουσας άμυνας (1^ο επίπεδο άμυνας) σε ένα τυπικό επιδερμικό κύτταρο.

Στο δεύτερο επίπεδο αναπτύσσεται η **επαγόμενη άμυνα**. Η άμυνα αυτή εκδηλώνεται μόνον όταν ανιχνευτεί προσβολή από παθογόνα ή κατανάλωση από φυτοφάγα και αφορά σε βιοχημικούς κυρίως μηχανισμούς. Βασική προϋπόθεση για την ενεργοποίηση των μηχανισμών επαγόμενης άμυνας αποτελεί η έγκαιρη ανίχνευση της προσβολής μέσω ενός **συστήματος επιτήρησης** (εικόνα 9.2). Θα πρέπει στο σημείο αυτό να τονιστεί ότι τα όρια μεταξύ προϋπάρχουσας και επαγόμενης άμυνας δεν είναι πάντα ευδιάκριτα.

Θεμελιώδης προϋπάρχουσα άμυνα: Το σύνολο των αμυντικών μηχανισμών οι οποίοι έχουν αναλάβει την μόνιμη προστασία των φυτικών ιστών και οργάνων. Περιλαμβάνει δομές με αμυντικό χαρακτήρα, καθώς και ένα εκτεταμένο χημικό οπλοστάσιο δευτερογενών μεταβολιτών.

Επαγόμενη άμυνα: Ένα σύνολο αμυντικών βιοχημικών μηχανισμών που εκδηλώνονται μόνον όταν τα φυτικά κύτταρα αντιληφθούν προσβολή ή άλλου είδους καταπόνηση.

Σύστημα επιτήρησης: Ένα δίκτυο δεκτών μέσω του οποίου τα φυτικά κύτταρα αντιλαμβάνονται προσβολές.



Εικόνα 9.2. Οι μηχανισμοί της επαγόμενης άμυνας (2^ο επίπεδο άμυνας). Η έγκαιρη ανίχνευση της προσέγγισης ενός παθογόνου ή της παραβίασης της προϋπάρχουσας άμυνας γίνεται μέσω ενός συστήματος επιτήρησης το οποίο ενεργοποιεί την επαγόμενη άμυνα και ταυτόχρονα ειδοποιεί τα γειτονικά κύτταρα για τον επερχόμενο κίνδυνο.

Βακτήρια, ιοί, μύκητες, νηματώδεις, ακάρεα, έντομα, φυτοφάγα ζώα, συνιστούν μια μόνιμη απειλή για την επιβίωση και διαίωνηση των φυτικών ειδών. Ωστόσο η άμυνα των φυτών έναντι των βιοτικών παραγόντων καταπόνησης είναι εξαιρετικά αποτελεσματική και σπανίως εκδηλώνονται επιδημίες στα φυσικά οικοσυστήματα. Συνεπώς ένα μικρό μόνο ποσοστό των προσβολών παθογόνων προκαλεί τελικά νοσηρές καταστάσεις στα φυτά-**ξενιστές**, ενώ η κατανάλωση φυτικής βιομάζας από τα φυτοφάγα φαίνεται ότι είναι και αυτή ελεγχόμενη. Οι κυριότεροι λόγοι αποτυχίας των παθογόνων είναι οι εξής:

1. Το πρώτο επίπεδο άμυνας των φυτικών ιστών είναι αποτελεσματικό.
2. Ο ξενιστής δεν εκπληρώνει τις απαιτήσεις για την υποστήριξη και ολοκλήρωση του βιολογικού κύκλου του παθογόνου.
3. Κατά τη διάρκεια της προσβολής οι συνθήκες του περιβάλλοντος μεταβάλλονται πριν το παθογόνο προλάβει να εισχωρήσει στο εσωτερικό των ιστών του ξενιστή. Π.χ. η βλάστηση των αναπαραγωγικών δομών (π.χ. σπορίων) των παθογόνων στην επιφάνεια ενός φύλλου απαιτεί ευνοϊκές συνθήκες υγρασίας. Εάν οι σταγόνες νερού στην επιφάνεια του φύλλου εξατμιστούν, τότε το βλαστημένο σπόριο κινδυνεύει άμεσα από αφυδάτωση και νέκρωση, πριν ακόμη εισέλθει στο εσωτερικό του ελάσματος.

4. Η εξουδετέρωση του πρώτου επιπέδου άμυνας συνήθως ανιχνεύεται με επιτυχία από τα κύτταρα του ξενιστή, οπότε ενεργοποιούνται οι μηχανισμοί της επαγόμενης άμυνας και η προσβολή περιορίζεται ή εξαλείφεται.

Συνοψίζοντας, για να εκδηλωθεί μια ασθένεια (εκδήλωση συμβατότητας παθογόνου-ξενιστή) θα πρέπει οι συνθήκες του περιβάλλοντος είναι ευνοϊκές, η θεμελιώδης άμυνα του ξενιστή ανεπαρκής, το παθογόνο να μη γίνει αντιληπτό ή/και η επαγόμενη άμυνα να μην είναι αποτελεσματική και τελικά ο ξενιστής να εκπληρώνει τις απαιτήσεις του βιολογικού κύκλου του παθογόνου.

Ξενιστής: Ο φυτικός οργανισμός στον οποίον είτε παρασιτεί ένας παθογόνος οργανισμός είτε αναπτύσσει σχέση ένας συμβιώτης.

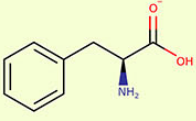
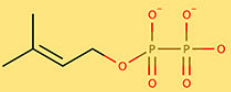
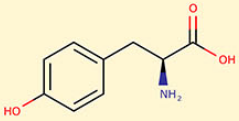
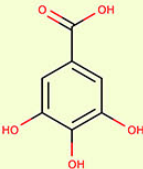
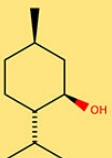
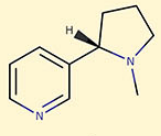
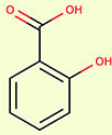
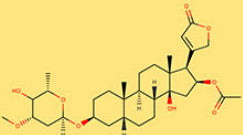
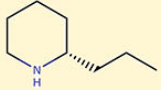
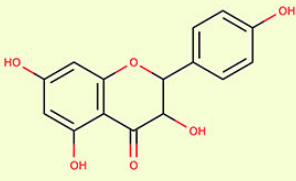
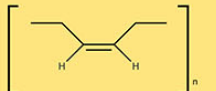
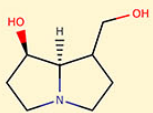
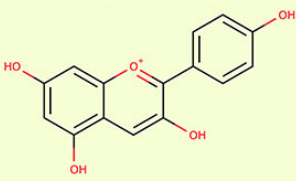
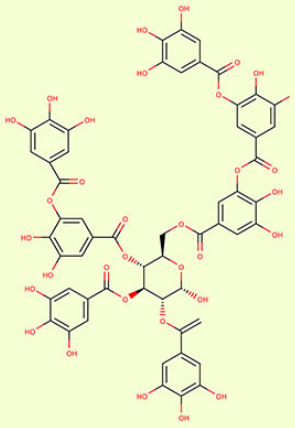
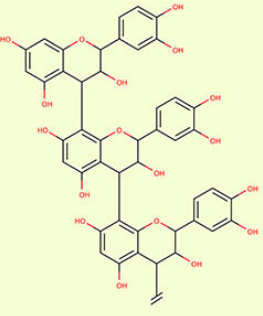
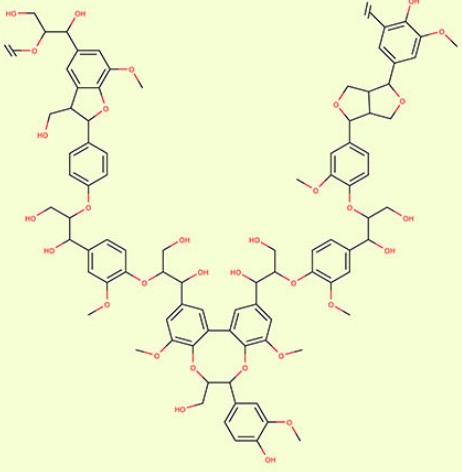
9.2. Τι είναι οι δευτερογενείς μεταβολίτες;

Οι δευτερογενείς μεταβολίτες είναι οργανικά μόρια τα οποία δεν εμπλέκονται ευθέως σε «βασικές» λειτουργίες των φυτικών κυττάρων (π.χ. αναπνοή, φωτοσύνθεση), αλλά στις αλληλεπιδράσεις των φυτών με το βιοτικό και αβιοτικό τους περιβάλλον (κυρίως στην άμυνα). Ο χαρακτηρισμός τους είναι ατυχής (διότι η άμυνα αποτελεί μια εξ ίσου «βασική» λειτουργία), ωστόσο έχει επικρατήσει.

Πρωτογενείς μεταβολίτες θεωρούνται τα μόρια τα οποία εντοπίζονται σε όλα ανεξαιρέτως τα κύτταρα και διαδραματίζουν ζωτικής σημασίας ρόλους σε λειτουργίες όπως η αναπνοή και η φωτοσύνθεση (αμινοξέα, λιπίδια, νουκλεοτίδια, υδατάνθρακες, οργανικά οξέα κ.ά.). Ο αριθμός των δευτερογενών μεταβολιτών είναι κατά πολύ μεγαλύτερος του αριθμού των αντίστοιχων πρωτογενών. Ο αμυντικός τους ρόλος είναι σημαντικός διότι παρουσιάζουν τοξική ή απωθητική δράση έναντι των παθογόνων και των φυτοφάγων.

Οι δευτερογενείς μεταβολίτες κατατάσσονται σε τρεις μεγάλες ομάδες, τις **φαινολικές ενώσεις**, τα **τερπένια** και τις **αζωτούχες ενώσεις** (Πίνακας 9.1). Η κατάταξή τους γίνεται με κριτήριο τη δομή του μορίου και την βιοσυνθετική οδό από την οποία προέρχονται. Οι φαινολικές ενώσεις χαρακτηρίζονται από την ύπαρξη ενός τουλάχιστον αρωματικού δακτυλίου στο μόριό τους ο οποίος περιλαμβάνει ένα τουλάχιστον υδροξύλιο, και προέρχονται από το αμινοξύ φαιnyλαλανίνη το οποίο μετατρέπεται αρχικά σε σικιμικό οξύ, χάνοντας την αμινομάδα (πίνακας 9.1). Τα τερπένια είναι υδρογονάνθρακες και προέρχονται από το ακετύλο συνένζυμο Α μέσω του οποίου συντίθεται η βασική τους δομική μονάδα, το πυροφωσφορικό διμεθυλαλλύλιο. Οι αζωτούχες ενώσεις περιέχουν άζωτο στο μόριό τους και προέρχονται κυρίως από αμινοξέα.

Πίνακας 9.1. Τα κύρια πρόδρομα μόρια από τα οποία προκύπτουν οι τρεις ομάδες δευτερογενών μεταβολιτών, και ορισμένοι εκπρόσωποι της κάθε ομάδας.

φαινολικές ενώσεις	τερπένια	αζωτούχες ενώσεις
πρόδρομο μόριο		
 <p>φαινυλαλανίνη</p>	 <p>πυροφωσφορικό διμεθυλαλλύλιο</p>	 <p>τυροσίνη</p>
χαρακτηριστικοί εκπρόσωποι		
 <p>γαλλικό οξύ</p>	 <p>μενθόλη (μονοτερπένιο)</p>	 <p>νικοτίνη (πυριδινικό αλκαλοειδές)</p>
 <p>σαλικυλικό οξύ</p>	 <p>ολεανδρίνη (τριτερπένιο)</p>	 <p>κωνίνη (πιπεριδινικό αλκαλοειδές)</p>
 <p>αρωμαδενρίνη (φλαβονοειδές)</p>	 <p>καουτσούκ (πολυμερές του ισοπρενίου)</p>	 <p>ρετρονεσίνη (πυρρολιζιδικό αλκαλοειδές)</p>
 <p>πελαγρονιδίνη (προανθοκυανιδίνη)</p>		
 <p>υδρολύομενη ταννίνη</p>	 <p>συμπυκνωμένη ταννίνη</p>	 <p>λιγνίνη</p>

Οι δευτερογενείς μεταβολίτες δεν συμβάλλουν μόνο στην αμυντική προστασία των φυτικών ιστών, αλλά ορισμένοι από αυτούς συμμετέχουν και σε μια σειρά από άλλες σημαντικές λειτουργίες:

1. Διαδραματίζουν σημαντικούς ρόλους στη διαδικασία αναπαραγωγής. Ορισμένες φαινολικές ενώσεις, οι ανθοκυάνες (βλ....), προσδίδουν στα άνθη και στους καρπούς τους χαρακτηριστικούς χρωματισμούς, μέσω των οποίων προσελκύονται οι επικονιαστές ή οι καταναλωτές.
2. Προστατεύουν τους ιστούς από τη ζημιογόνο επίδραση της υπεριώδους ακτινοβολίας (κυρίως τα φλαβονοειδή, μια ομάδα φαινολικών ενώσεων).

3. Παίζουν το ρόλο των εξειδικευμένων σημάτων στην εγκαθίδρυση των συμβιωτικών σχέσεων (ορισμένα φλαβονοειδή και οι στριγγολακτόνες, βλ...., οι οποίες παίζουν και σημαντικό ορμονικό ρόλο, βλ....).

Πρωτογενείς μεταβολίτες: Μόρια τα οποία εντοπίζονται σε όλα ανεξαιρέτως τα κύτταρα και διαδραματίζουν ζωτικής σημασίας ρόλους σε λειτουργίες όπως η αναπνοή και η φωτοσύνθεση

Δευτερογενείς μεταβολίτες: Μόρια τα οποία δεν εμπλέκονται ευθέως σε βασικές λειτουργίες των φυτικών κυττάρων (π.χ. αναπνοή, φωτοσύνθεση), αλλά στις αλληλεπιδράσεις των φυτών με το βιοτικό τους περιβάλλον (κυρίως στην άμυνα).

Φαινολικές ουσίες: Δευτερογενείς μεταβολίτες οι οποίοι χαρακτηρίζονται από την ύπαρξη ενός τουλάχιστον αρωματικού δακτυλίου ο οποίος φέρει μια τουλάχιστον υδροξυλομάδα και προέρχονται από το αμινοξύ φαινολαλανίνη.

Τερπένια: Δευτερογενείς μεταβολίτες των οποίων ο βασικός σκελετός είναι ένα μόριο υδρογονάνθρακα με 5 άτομα άνθρακα (ισοπεντάνιο) και προέρχονται κυρίως από το ακέτυλο συνένζυμο A.

Άζωτοχοι δευτερογενείς μεταβολίτες: Ενώσεις του δευτερογενούς μεταβολισμού που περιέχουν άζωτο στο μόριό τους και προέρχονται κυρίως από αμινοξέα

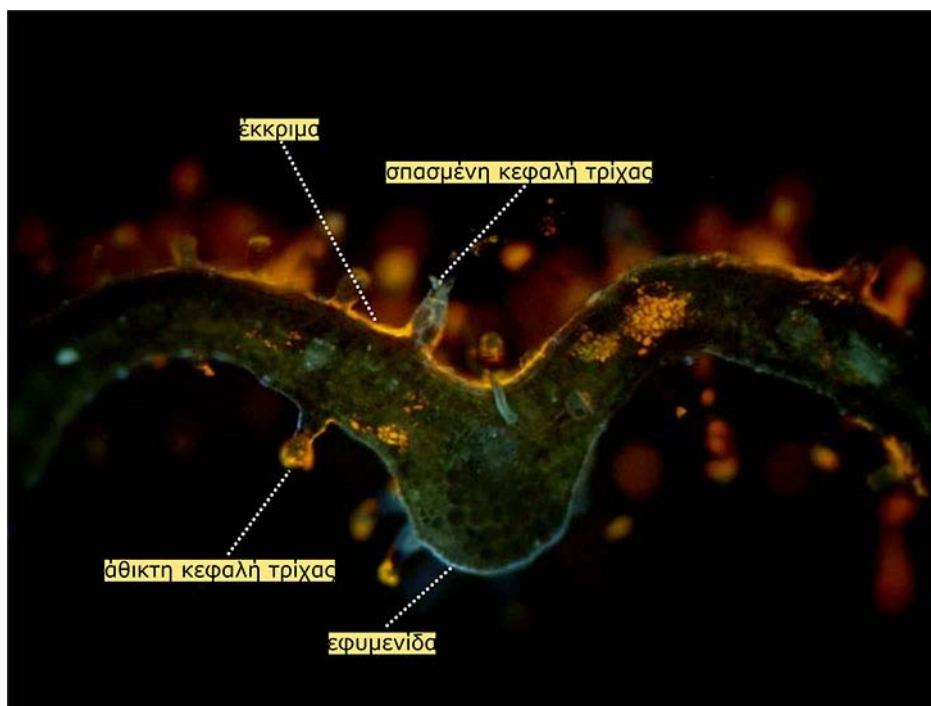
9.3. Η συγκρότηση της θεμελιώδους προϋπάρχουσας άμυνας προϋποθέτει τη δημιουργία αμυντικών δομών εξοπλισμένων με δευτερογενείς μεταβολίτες

Η συγκρότηση της θεμελιώδους προϋπάρχουσας άμυνας δίδει προτεραιότητα στην αμυντική θωράκιση των επιφανειών οι οποίες είναι εκτεθειμένες στο εξωτερικό περιβάλλον (και επομένως και στους εχθρούς). Η επιδερμίδα, η εφυμενίδα και τα επιδερμικά εξαρτήματα (αδενώδεις τρίχες, ακάθια κ.ά.), συνιστούν το βασικό τμήμα της θεμελιώδους άμυνας. Οι περισσότερες από τις δομές αυτές εξοπλίζονται με μείγματα δευτερογενών μεταβολιτών που απωθούν ή είναι τοξικά για τα παθογόνα και τα φυτοφάγα. Οι δευτερογενείς μεταβολίτες εντοπίζονται επίσης στα κυτταρικά τοιχώματα και τα χυμοτόπια όλων των κυττάρων, αλλά και σε υψηλές συγκεντρώσεις σε εξειδικευμένες αμυντικές δομές όπως αδένες, ρητινοφόρους αγωγούς, γαλακτοφόρους σωλήνες. Η συσσώρευσή τους ή η απέκκρισή των μειγμάτων αυτών από εξειδικευμένα κύτταρα ή δομές γίνεται με κατάλληλο τρόπο, ώστε οι τοξικές ιδιότητές τους να αξιοποιούνται όσο το δυνατό αποδοτικότερα, χωρίς να εκδηλώνονται παρενέργειες στους φυτικούς ιστούς. Με τον τρόπο αυτό επιτυγχάνεται άριστη συνεργασία μεταξύ των δομών και των λειτουργιών.

Ορισμένα παραδείγματα του αμυντικού ρόλου των δευτερογενών μεταβολιτών:

1. Όσον αφορά στις φαινολικές ενώσεις, οι **ταννίνες (πίνακας 9.1)** αποτελούν πολυμερή φαινολικών ουσιών. Εντοπίζονται κυρίως στα χυμοτόπια και η συγκέντρωσή τους είναι συνήθως υψηλότερη σε εξωτερικές στοιβάδες κυττάρων, όπως π.χ. στους ανώριμους καρπούς. Σε περίπτωση τραυματισμού του φυτικού ιστού, οι ταννίνες των χυμοτοπιών έρχονται σε επαφή με τις υπόλοιπες πρωτεΐνες του ιστού, αλλά και τα ένζυμα πέψης του φυτοφάγου, σχηματίζοντας αδρανή συσσωματώματα. Αυτό έχει ως συνέπεια να δυσχεραίνεται η υδρόλυση και η πέψη της τροφής, μειώνοντας τη θρεπτική της αξία. Οι ταννίνες λειτουργούν και ως απωθητικές ουσίες, προσδίδοντας στυφή γεύση στη τροφή. Επίσης ορισμένες φαινολικές ουσίες αποτελούν τις δομικές μονάδες της **λιγνίνης (πίνακας 9.1)**, του πολυμερούς συστατικού το οποίο εναποτίθεται στα κυτταρικά τοιχώματα και τα ισχυροποιεί μηχανικά έναντι των αβιοτικών καταπονήσεων και των προσβολών.

2. Όσον αφορά στα τερπένια, ορισμένα εξ αυτών είναι πτητικά και αποτελούν τοξικούς παράγοντες για τα έντομα. Πολυάριθμα τερπένια (**πίνακας 9.1**), μαζί με άλλα συστατικά σχηματίζουν τα **αιθέρια έλαια** τα οποία απεκκρίνονται από **αδενώδεις τρίχες** ή αδένες και δίνουν τη χαρακτηριστική οσμή σε άνθη ή άλλα φυτικά όργανα (**εικόνα 9.3**).



Εικόνα 9.3. Εγκάρσια τομή φύλλου *Dittrichia viscosa* όπως εμφανίζεται σε μικροσκόπιο φθορισμού. Οι κεφαλές των αδενωδών τριχών περιέχουν έκκριμα ρητινώδους υφής με χαρακτηριστική οσμή. Το έκκριμα αποτελείται από ένα μίγμα τερπενίων και φαινολικών ουσιών (που ευθύνονται για τον κιτρινο-πορτοκαλί φθορισμό) με τοξική δράση έναντι παθογόνων. Στη διάρκεια του καλοκαιριού οι κεφαλές των τριχών σπάνε και το έκκριμα εξαπλώνεται στην επιφάνεια του φύλλου. (Σταυριανάκου Σ., διδακτορική διατριβή). Ο μπλε φθορισμός της εφυμενίδας υποδηλώνει εναπόθεση διαφορετικών φαινολικών ουσιών.

3. Όσον αφορά στις αζωτούχες ενώσεις, οι περισσότερες εξ αυτών παρουσιάζουν ισχυρή τοξική δράση έναντι κυρίως φυτοφάγων ζώων. Τα **αλκαλοειδή** (πίνακας 9.1) αποτελούν ίσως την περισσότερο διαδεδομένη ομάδα αμυντικών μορίων (έχουν αναφερθεί περισσότερα από 50000 μέλη της ομάδας αυτής), με τοξική δράση έναντι κυρίως ζωικών οργανισμών, συμπεριλαμβανομένου και του ανθρώπου. Η τοξική δράση εξαρτάται από το είδος του αλκαλοειδούς και από το είδος του ζωικού οργανισμού. Ορισμένα αλκαλοειδή επηρεάζουν την περατότητα των μεμβρανών, άλλα την πρωτεϊνοσύνθεση ή την δραστηριότητα ενζύμων και αντλιών των μεμβρανών, άλλα προκαλούν τερατογενέσεις σε θηλαστικά και άλλα επηρεάζουν το κεντρικό νευρικό σύστημα. Φαρμακευτικά φυτά τα οποία περιέχουν αλκαλοειδή ήταν γνωστά από την αρχαιότητα. Σε χαμηλή δοσολογία οι ουσίες αυτές χρησιμοποιούνται ακόμη και σήμερα ως φάρμακα, διεγερτικά ή καταπραϋντικά. Ωστόσο σε υψηλές δόσεις ορισμένα αλκαλοειδή αποτελούν ισχυρά δηλητήρια. Η μορφίνη, η κωδεΐνη και η εφεδρίνη χρησιμοποιούνται σε χαμηλές δόσεις ως παυσίπονα. Η καφεΐνη, η νικοτίνη και η κοκαΐνη χρησιμοποιούνται ως διεγερτικά ή καταπραϋντικά. Η στρυχνίνη, η ατροπίνη, η σολανίνη, όπως και η κωνιΐνη σε υψηλές δόσεις αποτελούν ισχυρά δηλητήρια. Ο θάνατος του Σωκράτη επήλθε από τη λήψη κωνιΐνης (πίνακας 9.1), του δραστικού συστατικού των φύλλων του φυτού *Conium maculatum*.

Αλκαλοειδή: Αζωτούχοι δευτερογενείς μεταβολίτες με τοξική δράση έναντι κυρίως ζωικών οργανισμών. Οι περισσότεροι εξ αυτών επηρεάζουν το κεντρικό νευρικό σύστημα λόγω της ικανότητάς τους να προσδένονται σε θέσεις νευροδιαβιβαστών.

Ταννίνες: Πολυμερή δομικών μονάδων φαινολικών ουσιών με αμυντικούς, απωθητικούς και αντιοξειδωτικούς ρόλους.

Λιγνίνη: Πολυμερές που αποτελείται κυρίως από δομικές μονάδες φαινολοαλκοολών και εναποτίθεται στα κυτταρικά τοιχώματα κατά τη δευτερογενή πάχυνση. Παρέχει προστασία έναντι μηχανικών καταπονήσεων, διείδυσης παθογόνων, και απωλειών νερού και μειώνει την ικανότητα πέψης των φυτικών ιστών από τα φυτοφάγα.

Αδενώδεις τρίχες: Επιδερμικά εξαρτήματα τα οποία συσσωρεύουν ή εκκρίνουν μίγματα δευτερογενών μεταβολιτών.

Αιθέρια έλαια: Πτητικά μίγματα δευτερογενών μεταβολιτών, κυρίως μονοτερπενίων και διτερπενίων, τα οποία παράγονται από αδενώδεις τρίχες ή εσωτερικούς αδένες και έχουν αμυντικό ρόλο ή προσελκύουν επικονιαστές.

9.4. Η επαγόμενη άμυνα στηρίζεται στην έγκαιρη ενεργοποίηση ορισμένων αμυντικών μηχανισμών

Όπως τονίστηκε προηγουμένως, βασική προϋπόθεση για την ενεργοποίηση των μηχανισμών επαγόμενης άμυνας αποτελεί η έγκαιρη ανίχνευση της προσβολής μέσω ενός συστήματος επιτήρησης. Το σύστημα αυτό θα πρέπει να είναι συνεχώς σε λειτουργία σε κάθε κύτταρο και να έχει την δυνατότητα να διακρίνει τα σήματα που προέρχονται από το παθογόνο, από τα σήματα που προέρχονται από τα φυτικά κύτταρα ή από οργανισμούς οι οποίοι αναπτύσσουν αμοιβαία επωφελείς σχέσεις με το φυτό (αζωτοδεσμευτικά βακτήρια και μυκόριζες). Πράγματι, το σύστημα επιτήρησης αντιλαμβάνεται τη προσβολή μέσω εξειδικευμένων σημάτων, των **διεγερτών**. Οι διεγέρτες μπορούν να διακριθούν σε τρεις κατηγορίες.

1. Μη εξειδικευμένοι διεγέρτες οι οποίοι συνοδεύουν το λεγόμενο **μοριακό πρότυπο του παθογόνου** (pathogen-associated molecular pattern, PAMP). Οι διεγέρτες αυτοί είναι μόρια τα οποία είναι απαραίτητα για ορισμένες ζωτικές λειτουργίες των παθογόνων (π.χ. κίνηση, προστασία) και επομένως είναι αναντικατάστατα. Τα μόρια αυτά παραμένουν αναλλοίωτα εδώ και εκατομμύρια χρόνια και περιλαμβάνουν τμήματα του κυτταρικού τοιχώματος του παθογόνου, λιποπολυσακχαρίδια, τη φλαγγελίνη, και τη χητίνη (δομική μονάδα του κυτταρικού τοιχώματος των μυκήτων).

2. Μόρια τα οποία εκκρίνουν τα παθογόνα μέσα στα κύτταρα του ξενιστή προκειμένου να εξουδετερώσουν ή να εξασθενήσουν την πρώτη γραμμή επαγόμενης άμυνας των φυτικών κυττάρων (βλ. παρακάτω). Τα μόρια αυτά ονομάζονται **τελεστές** (effectors). Σε αντίθεση με τους διεγέρτες του μοριακού προτύπου του παθογόνου, οι τελεστές παρουσιάζουν τεράστια ποικιλία και εξειδίκευση, αφού κάθε παθογόνο διαθέτει το δικό του «προφίλ» τελεστών που εκκρίνει.

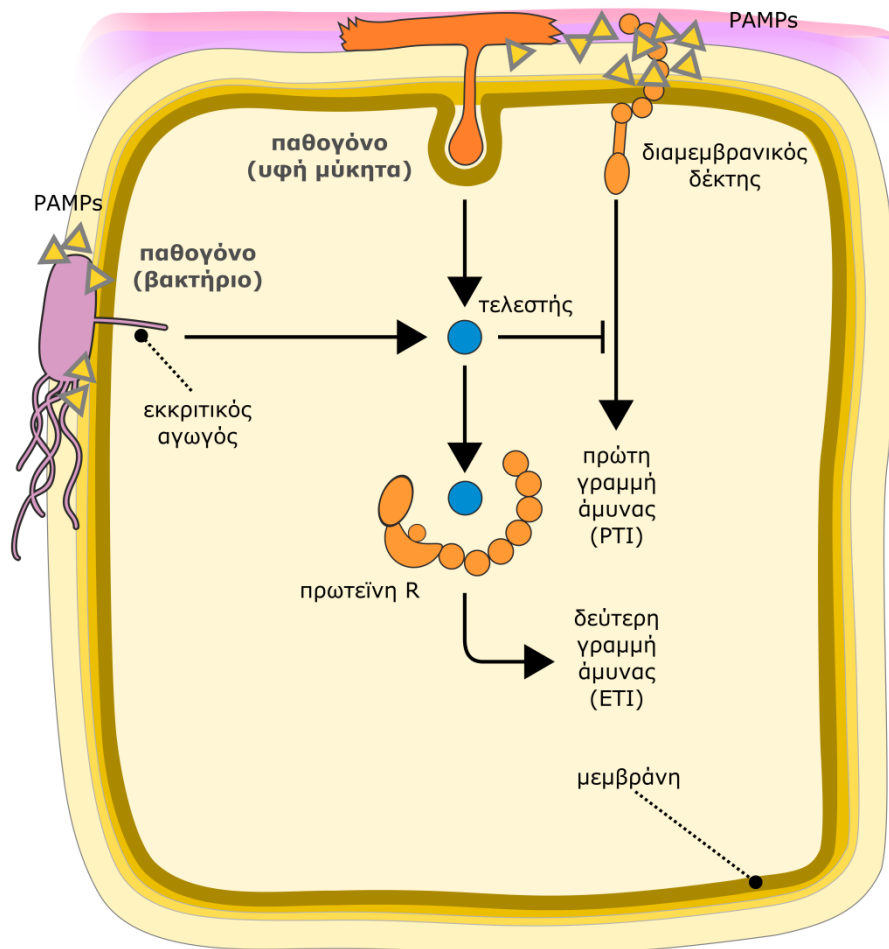
3. Πρωτεΐνες ή συστατικά των φυτικών κυττάρων, των οποίων όμως η δομή έχει αλλοιωθεί από τη δράση του παθογόνου. Ονομάζονται **μοριακά πρότυπα που συνδέονται με ζημιές** (damage-associated molecular patterns, DAMPs). Στη περίπτωση αυτή οι διεγέρτες προκύπτουν από τη δράση υδρολυτικών ενζύμων του παθογόνου και παρέχουν αλάνθαστη πληροφορία για ζημιές που έχουν προκύψει λόγω της προσβολής.

Οι διεγέρτες αναγνωρίζονται από εξειδικευμένες πρωτεΐνες των φυτικών κυττάρων οι οποίες και ενεργοποιούν το ανοσοποιητικό σύστημα ώστε να εξουδετερωθεί το παθογόνο. Τα PAMPs αναγνωρίζονται από **διαμεμβρανικούς δέκτες** στους αποπλάσματικούς χώρους των φυτικών κυττάρων, πριν δηλ. τη διείσδυση του παθογόνου. Οι τελεστές και τα DAMPs αναγνωρίζονται από **πρωτεΐνες ανθεκτικότητας** (πρωτεΐνες R) στο κυτταρόπλασμα.

Η ανίχνευση των διεγερτών έχει ως αποτέλεσμα την ενεργοποίηση του ανοσοποιητικού συστήματος των φυτικών κυττάρων που περιλαμβάνει δύο γραμμές άμυνας (εικόνα 9.4).

Η πρώτη γραμμή άμυνας σχετίζεται με τους διαμεμβρανικούς δέκτες και ονομάζεται άμυνα που ενεργοποιείται από τα PAMPs (PAMP-Triggered Immunity, PTI). Η άμυνα αυτή έχει ως αποτέλεσμα μια ήπια αντίδραση, η οποία ωστόσο επαρκεί για να εξουδετερώσει ή να επιβραδύνει την εισβολή πολυάριθμων παθογόνων και μη παθογόνων μικροοργανισμών. Αντιπροσωπεύει επίσης μια γενική και όχι εξειδικευμένη αντίδραση.

Ορισμένα παθογόνα ωστόσο απεκκρίνουν τελεστές εντός των φυτικών κυττάρων ώστε να εξουδετερώσουν την πρώτη γραμμή άμυνας (εικόνα 9.4). Η αναγνώριση των τελεστών από τις πρωτεΐνες R πυροδοτεί τη δεύτερη γραμμή άμυνας που ονομάζεται άμυνα που ενεργοποιείται από τελεστές (Effector-Triggered Immunity, ETI). Η άμυνα αυτή παρουσιάζει υψηλή εξειδίκευση, δηλ. απευθύνεται σε συγκεκριμένα παθογόνα. Και οι δύο γραμμές άμυνας χρησιμοποιούν συνήθως τους ίδιους μηχανισμούς για την εξουδετέρωση των παθογόνων, ωστόσο η δεύτερη είναι κατά πολύ ταχύτερη και ισχυρότερη της πρώτης.



Εικόνα 9.4. Η ανίχνευση των διεγερτών και η ενεργοποίηση των δύο γραμμών άμυνας του ανοσοποιητικού συστήματος των φυτικών κυττάρων. Η ανίχνευση των PAMPs (κίτρινα τρίγωνα) από τους διαμεμβρανικούς δέκτες έχει ως αποτέλεσμα την ενεργοποίηση της πρώτης γραμμής επαγώμενης άμυνας (PTI). Ωστόσο τα βακτήρια μέσω εκκριτικών αγωγών ή οι μύκητες μέσω των υφών τους απεκκρίνουν τελεστές (μπλε κύκλοι) εντός των φυτικών κυττάρων ώστε να εξουδετερώσουν τη PTI. Η αναγνώριση των τελεστών από τις πρωτεΐνες R ενεργοποιεί τη δεύτερη γραμμή άμυνας (ETI).

Η ανίχνευση των διεγερτών προκαλεί την αντίδραση του ανοσοποιητικού συστήματος που περιλαμβάνει μια σειρά βιοχημικών αμυντικών μηχανισμών ως εξής (εικόνα 9.5):

1. Την οξειδωτική έκρηξη. Περιλαμβάνει τη ταχύτερη παραγωγή ενεργών μορφών οξυγόνου (βλ...) στο σημείο της προσβολής. Η οξειδωτική έκρηξη ολοκληρώνεται σε δύο κύματα, εκ των οποίων το πρώτο αποτελεί μέρος της άμυνας που ενεργοποιείται από τα PAMPs και είναι σχετικά ήπιο, ενώ το δεύτερο (μετά από ορισμένες ώρες) το προκαλεί η άμυνα που ενεργοποιείται από τελεστές και είναι ισχυρό. Το πρώτο κύμα ενεργών μορφών οξυγόνου προκαλεί ισχυροποίηση των κυτταρικών τοιχωμάτων και ενεργοποίηση αμυντικών γονιδίων. Το δεύτερο κύμα συνήθως έχει ως τελικό αποτέλεσμα την **αντίδραση υπερευαισθησίας**. Στην περιοχή της προσβολής δημιουργείται νεκρωτική κηλίδα, λόγω επιλεκτικής νέκρωσης των κυττάρων της. Ουσιαστικά οι ενεργές μορφές οξυγόνου ενεργοποιούν τη διαδικασία του **προγραμματισμένου κυτταρικού θανάτου**. Ο μηχανισμός αυτός έχει τρεις επιπτώσεις: **1.** Τον περιορισμό εξεύρεσης τροφής από το παθογόνο. **2.** Την καταστροφή της ενδοκυτταρικής διαμερισματοποίησης και την απελευθέρωση και οξείδωση τοξικών δευτερογενών μεταβολιτών οι οποίοι βρίσκονται αποθηκευμένοι στα χυμοτόπια και **3.** Την παρεμπόδιση της ανάπτυξης του παθογόνου λόγω της υψηλής συγκέντρωσης ενεργών μορφών οξυγόνου.

Προγραμματισμένος κυτταρικός θάνατος: Ένα είδος θανάτου που τα φυτικά κύτταρα έχουν προγραμματιστεί να εκτελούν προκειμένου να επιβιώσει το φυτό σε συνθήκες καταπόνησης, όπως η διείσδυση ενός παθογόνου.

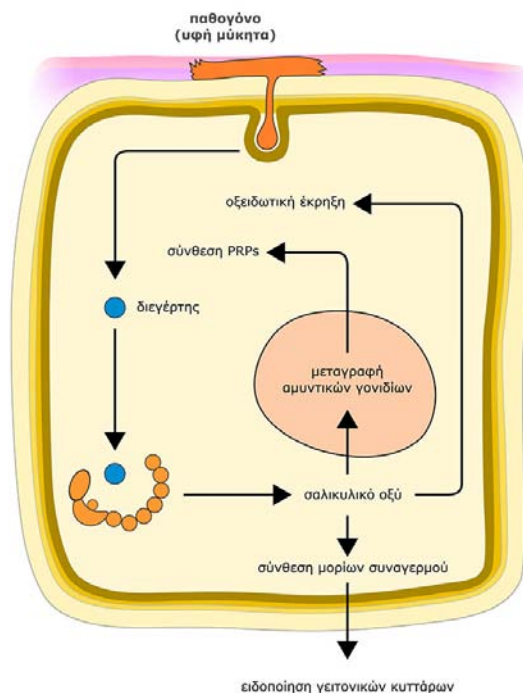
Αντίδραση υπερευαισθησίας: Μια αντίδραση που έχει ως αποτέλεσμα την ταχύτατη νέκρωση των κυττάρων μιας περιοχής, όταν αυτή προσβληθεί από παθογόνο. Περιλαμβάνει μια σειρά διαδικασιών, μεταξύ των οποίων και το προγραμματισμένο κυτταρικό θάνατο.

Φυτοαλεξίνες: Δευτερογενείς μεταβολίτες με τοξική δράση έναντι παθογόνων, των οποίων η συγκέντρωση αυξάνεται δραματικά όταν τα φυτικά κύτταρα αντιληφθούν την προσβολή.

Πρωτεΐνες που σχετίζονται με την παθογένεση (Pathogenesis-Related Proteins, PRPs): Πρωτεΐνες αμυντικού χαρακτήρα, η σύνθεση των οποίων γίνεται *de novo* όταν τα φυτικά κύτταρα αντιληφθούν την προσβολή.

2. Την ενεργοποίηση γονιδίων που σχετίζονται με την άμυνα. Η έκφραση των γονιδίων αυτών έχει ως αποτέλεσμα τη σύνθεση νέων πρωτεϊνών (πρωτεΐνες που σχετίζονται με την παθογένεση, Pathogenesis-Related Proteins, PRPs), η δράση των οποίων στοχεύει στην εξουδετέρωση του παθογόνου. Σε συνθήκες προσβολής στο *δίλημμα άμυνα ή ανάπτυξη*, η απάντηση είναι σαφής: Δίδεται προτεραιότητα στην άμυνα (π.χ. στη βιοσύνθεση τοξικών ενώσεων), ενώ παράλληλα οι διαδικασίες ανάπτυξης καταστέλλονται. Τα κύτταρα τα οποία έχουν προσβληθεί, αλλά και αυτά που βρίσκονται σε μια ακτίνα από την περιοχή της προσβολής συνθέτουν **φυτοαλεξίνες**, δευτερογενείς μεταβολίτες εξαιρετικά τοξικούς για τα παθογόνα, με στόχο την εξουδετέρωσή τους. Οι ουσίες αυτές δεν ανιχνεύονται ή παραμένουν σε πολύ χαμηλά επίπεδα σε υγιείς ιστούς.

3. Τη σύνθεση μορίων-σημάτων συναγερμού. Η ανίχνευση των διεγερτών και η αρχική οξειδωτική έκρηξη έχουν ως αποτέλεσμα τη σύνθεση σαλικυλικού οξέος, της ορμόνης η οποία παίζει το ρόλο του κεντρικού ρυθμιστή στην επαγόμενη άμυνα έναντι παθογόνων (ας σημειωθεί ότι το ακετυλοσαλικυλικό οξύ είναι η **γνωστή ασπιρίνη, βλ...**). Η ορμόνη αυτή συμβάλλει στην επαγωγή της έκφρασης αμυντικών γονιδίων, στη συσσώρευση ενεργών μορφών οξυγόνου και στην εκδήλωση της αντίδρασης υπερευαισθησίας. Εκτός από το σαλικυλικό η προσβολή από παθογόνα προκαλεί τη σύνθεση και άλλων μορίων τα οποία παίζουν ανάλογους ρόλους, όπως του οξειδίου του αζώτου, του ιασημονικού οξέος καθώς και του αιθυλενίου. Τα μόρια αυτά αποτελούν σήματα συναγερμού τα οποία μεταφέρονται διασυστηματικά (**βλ. παρακάτω**) και ειδοποιούν τα υγιή κύτταρα για την προσβολή (**εικόνα 9.5**).



Εικόνα 9.5. Η ανίχνευση των διεγερτών και οι αντιδράσεις του ανοσοποιητικού συστήματος των φυτών όταν προσβάλλονται από παθογόνα.

9.5. Η αντιμετώπιση μιας προσβολής προκαλεί ενδυνάμωση του φυτικού οργανισμού

Η εξουδετέρωση του παθογόνου προσδίδει επίκτητη ανθεκτικότητα, που σε ορισμένες περιπτώσεις δεν περιορίζεται στην περιοχή της προσβολής, αλλά χαρακτηρίζει πλέον όλο το σώμα του φυτού, είναι δηλ. διασυστηματική (**διασυστηματική επίκτητη ανθεκτικότητα**). Αποτελεί μια μορφή εγκλιματισμού (αλλά και μνήμης) και έχει ως αποτέλεσμα οι απρόσβλητοι ιστοί να είναι περισσότερο «ετοιμοπόλεμοι» σε μια επόμενη προσβολή. Π.χ. η σύνθεση φυτοαλεξινών ή η επαγωγή αμυντικών γονιδίων συμβαίνει σε αυτούς ταχύτερα από ότι κατά τη πρώτη προσβολή. Η επίκτητη διασυστηματική ανθεκτικότητα επάγεται από σήματα συναγερού τα οποία είτε είναι πτητικά, είτε μεταφέρονται μέσω του αγγειακού συστήματος.

Επίκτητη διασυστηματική ανθεκτικότητα: Η λειτουργία ή ενίσχυση των μηχανισμών επαγόμενης άμυνας σε απρόσβλητους ιστούς. Προκαλείται από μια προσβολή παθογόνου και ενεργοποιείται από σήματα συναγερού που μεταφέρονται από τη περιοχή της προσβολής.

Ιασμονικό οξύ: Ορμόνη η οποία συντίθεται ως απάντηση σε προσβολές εντόμων και είναι υπεύθυνη για την ενεργοποίηση των μηχανισμών άμυνας.

9.6. Η επαγόμενη άμυνα έναντι των εντόμων παρουσιάζει κοινά χαρακτηριστικά με εκείνη έναντι των παθογόνων, αλλά και χαρακτηριστικές διαφορές

Όπως και στη περίπτωση των παθογόνων, τα φυτά μέσω του συστήματος επιτήρησης ανιχνεύουν τον τραυματισμό των κυττάρων τους και την επαφή με το φυτοφάγο έντομο μέσω διεγερτών και αντιδρούν κατάλληλα, ενώ η κατάρρευση της προϋπάρχουσας άμυνας ενεργοποιεί τους μηχανισμούς επαγόμενης άμυνας, σε μια ύστατη προσπάθεια αντιμετώπισης του εισβολέα. Ο επιτυχής συνδυασμός προϋπάρχουσας και επαγόμενης άμυνας έχει ως αποτέλεσμα την εκδήλωση ανθεκτικότητας έναντι πολυάριθμων ειδών εντόμων.

Η προσβολή από έντομα παρουσιάζει δυσκολίες αντιμετώπισης, διότι τα έντομα κινούνται και αλλάζουν θέσεις συνεχώς, ενώ προκαλούν και τραυματισμούς που το σύστημα επιτήρησης θα πρέπει να διαχωρίσει από ένα απλό μηχανικό τραύμα. Επίσης, η προσβολή από έντομα απαιτεί εκτεταμένες μεταβολές σε μοριακό και φυσιολογικό επίπεδο ώστε να αντιμετωπιστεί όχι μόνο ο τραυματισμός, αλλά και το ίδιο το έντομο. Η διάκριση μεταξύ κατανάλωσης ιστών από έντομα και απλών μηχανικών τραυματισμών γίνεται μέσω της αντίληψης διεγερτών του **μοριακού προτύπου του φυτοφάγου**. Πρόκειται για μόρια τα οποία προέρχονται από τα φυτοφάγα έντομα και εντοπίζονται συνήθως στα υγρά της ωτοκίας ή στις εκκρίσεις των σιελογόνων αδένων.

Όπως και στη περίπτωση των παθογόνων, τα φυτικά κύτταρα μπορούν και ανιχνεύουν το **μοριακό πρότυπο που σχετίζεται με ζημιές** (DAMP, βλ. **ενότητα** ...). Πρόκειται για μόρια που προέρχονται από τους τραυματισμένους φυτικούς ιστούς, αλλά έχουν τροποποιηθεί από τη δράση των φυτοφάγων, όπως π.χ. τμήματα των κυτταρικών τοιχωμάτων.

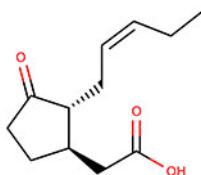
Για την ενεργοποίηση των μηχανισμών επαγόμενης άμυνας είναι υπεύθυνο ένα μόριο συναγερού, η ορμόνη **ιασμονικό οξύ** (**εικόνα 9.6**). Η ταχεία συσσώρευση του ιασμονικού οξέος επάγει την έκφραση εκατοντάδων αμυντικών γονιδίων (συνήθως διαφορετικών από εκείνα που επάγονται μετά από προσβολή παθογόνων). Η ορμόνη αυτή μεταφέρεται διασυστηματικά μέσω του ηθμού και επάγει την έκφραση των γονιδίων αυτών σε διασυστηματικό πλέον επίπεδο.

Η αντίληψη της προσβολής από φυτοφάγα έντομα και η συσσώρευση και διακίνηση ιασμονικού οξέος έχει ως τελικό αποτέλεσμα την πυροδότηση των μηχανισμών επαγόμενης άμυνας. Η ενεργοποίηση των αμυντικών μηχανισμών πραγματοποιείται τόσο σε τοπικό, όσο (κυρίως) και σε διασυστηματικό επίπεδο. Οι αντιδράσεις αυτές είναι δύο ειδών (**εικόνα 9.7**):

1. Αντιδράσεις άμεσου χαρακτήρα. Περιλαμβάνουν τη σύνθεση νέων μορίων πρωτεϊνών οι οποίες

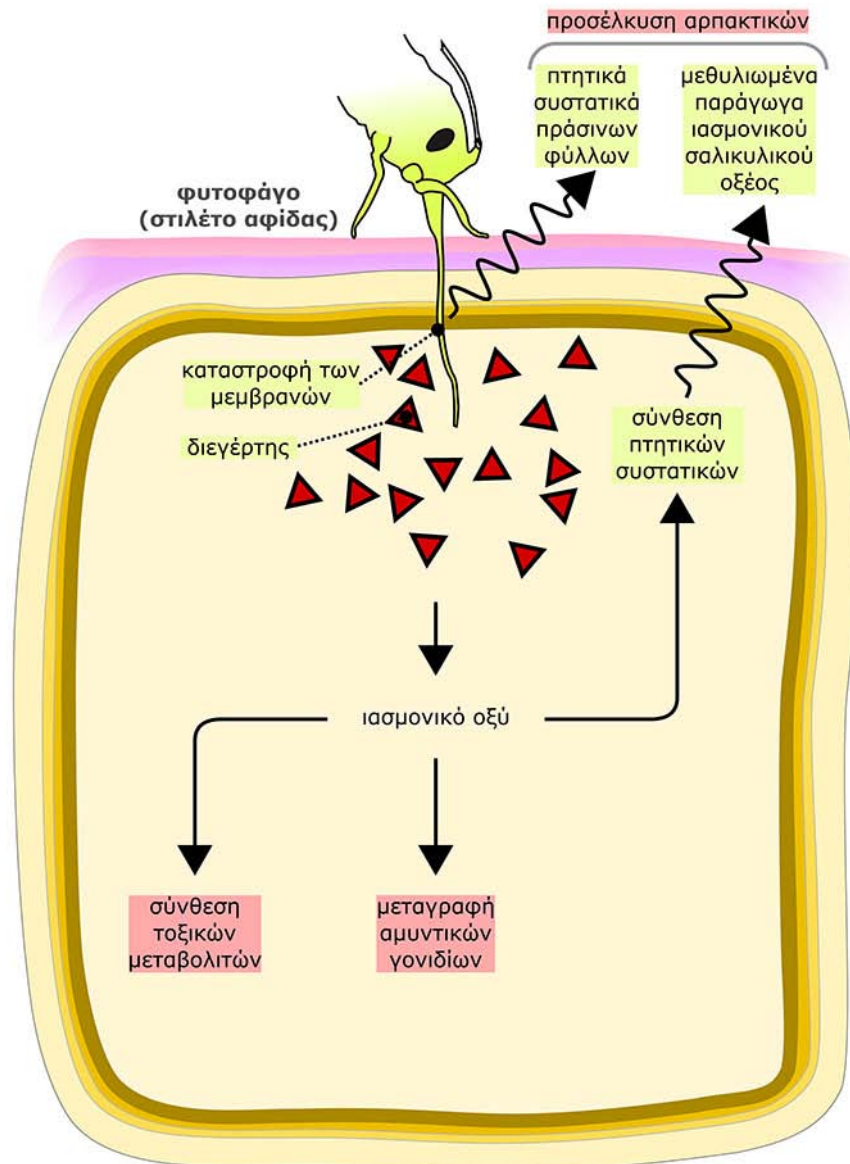
είναι εξειδικευμένοι παρεμποδιστές ενζύμων ή προκαλούν ζημιές στο πεπτικό σύστημα των φυτοφάγων εντόμων και δρουν σε εξαιρετικά χαμηλές συγκεντρώσεις. Περιλαμβάνουν επίσης τη σύνθεση τοξικών ουσιών, όπως π.χ. αλκαλοειδών. Οι ουσίες αυτές ανιχνεύονται σε χαμηλές συγκεντρώσεις και πριν από την προσβολή, αλλά συσσωρεύονται όταν το φυτό αντιληφθεί τη προσβολή.

2. Αντιδράσεις έμμεσου χαρακτήρα. Στη περίπτωση αυτή τα φυτά που προσβάλλονται παρέχουν είτε τη πληροφορία, είτε τροφή, είτε τη στέγη σε αρπακτικά προκειμένου να απαλλαγούν από τα φυτοφάγα έντομα. Η πιο ενδιαφέρουσα περίπτωση επαγωγής έμμεσων αμυντικών μηχανισμών αφορά στη παροχή πληροφορίας μέσω της σύνθεσης πτητικών μορίων στην περιοχή προσβολής. Τα μόρια αυτά προσελκύουν τους εχθρούς των εντόμων-εισβολέων. Τα σήματα του είδους αυτού, όπως τα μεθυλιωμένα παράγωγα του ιασμονικού και του σαλικυλικού οξέος, αλλά και τα πτητικά συστατικά των πράσινων φύλλων (βλ. επόμενη παράγραφο), απαρτίζουν συνήθως μίγματα τα οποία εξαπολύονται στο περιβάλλον αμέσως μετά τη προσβολή. Τα αντιλαμβάνονται όχι μόνο τα αρπακτικά-εχθροί των εντόμων (ως σήματα προσέλκυσης), αλλά και τα γειτονικά φυτά (ως σήματα συναγερμού), ώστε να προετοιμαστούν κατάλληλα να αντιμετωπίσουν επικείμενη προσβολή. Άλλες πτητικές ενώσεις απελευθερώνονται αμέσως μετά από τραυματισμό (και καταστροφή των μεμβρανών) και προσδίδουν τη χαρακτηριστική οσμή των κομμένων λαχανικών (ονομάζονται **πτητικά συστατικά των πράσινων φύλλων**). Ο τύπος της προσβολής καθορίζει και τη σύσταση του μίγματος των πτητικών ενώσεων που παράγονται, επομένως τα αρπακτικά είναι σε θέση να γνωρίζουν όχι μόνο το είδος του φυτού που προσβάλλεται, αλλά και το είδος του φυτοφάγου που προκαλεί τη προσβολή.



ιασμονικό οξύ

Εικόνα 9.6. Η χημική δομή του ιασμονικού οξέος.



Εικόνα 9.7. Σύνοψη των μηχανισμών επαγόμενης άμυνας έναντι φυτοφάγων. Το μέγεθος της αφίδας δεν ανταποκρίνεται στην πραγματικότητα.

9.7. Τα φυτικά κύτταρα διαθέτουν μηχανισμούς προστασίας έναντι των τοξικών αμυντικών μεταβολιτών που παράγουν

Κατά κανόνα οι αμυντικές ουσίες παρουσιάζουν τοξικότητα όχι μόνο έναντι των εχθρικών, αλλά και έναντι των φυτικών κυττάρων. Στην απλούστερη περίπτωση η αδρανοποίησή τους στα μη προσβεβλημένα κύτταρα επιτελείται με τον περιορισμό τους σε κατάλληλους απομονωμένους χώρους. Τα υδατοδιαλυτά προϊόντα του δευτερογενούς μεταβολισμού, όπως φαινολικές ουσίες, αλκαλοειδή και άλλες αζωτούχες ενώσεις εναποτίθενται με ασφάλεια στο χυμοτόπιο. Με τον τρόπο αυτόν επιτυγχάνεται η έμμεση αδρανοποίηση των μεταβολιτών αυτών αφού δεν έρχονται σε επαφή με περιοχές έντονης μεταβολικής δραστηριότητας (κυτταρόπλασμα, οργανίδια). Λιπόφιλοι δευτερογενείς μεταβολίτες, όπως τα τερπένια, συσσωρεύονται σε εξειδικευμένες ανατομικές δομές όπως η εφυμενίδα, οι αδενώδεις τρίχες, οι ρητινοφόροι αγωγοί, κ.ά.

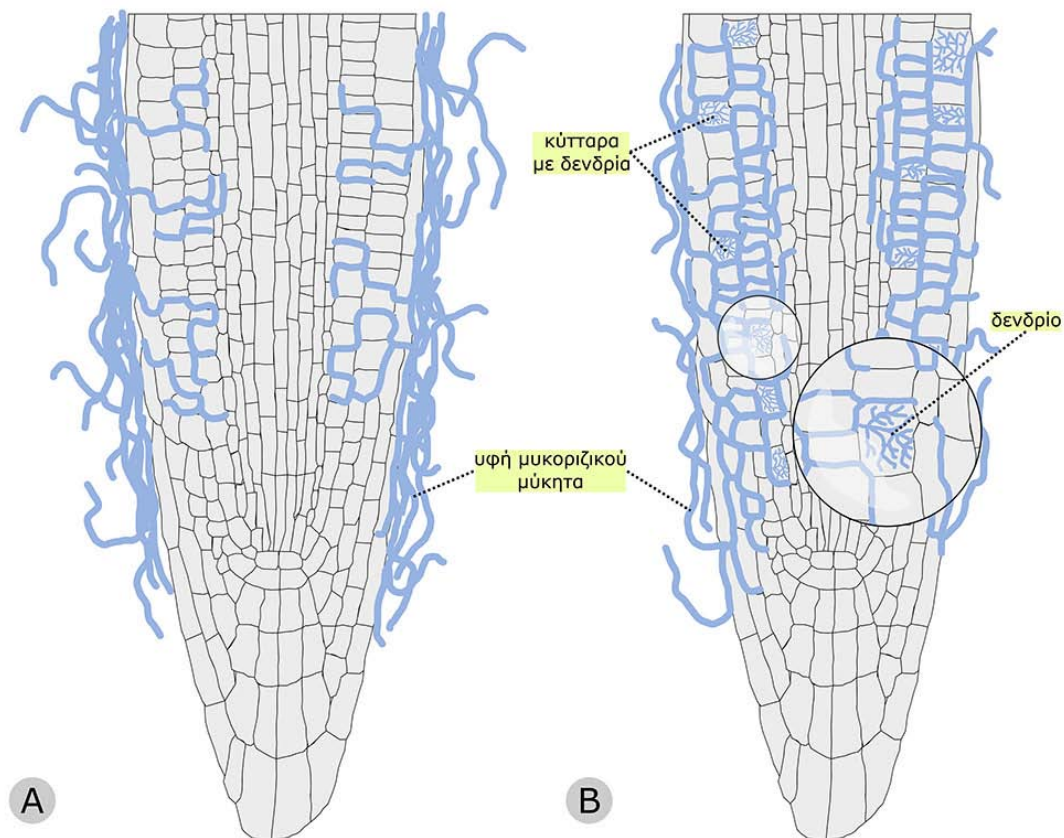
9.8. Η άμυνα των φυτικών ιστών δεν είναι πάντα αποτελεσματική

Η συνεξέλιξη των φυτικών ειδών με τους εχθρούς τους οδήγησε όχι μόνο στην συνεχή αναπροσαρμογή του αμυντικού οπλοστασίου των φυτικών οργανισμών, αλλά και στην ανάπτυξη νέων μηχανισμών εξουδετέρωσής του από τους εχθρούς. Με άλλα λόγια, ένα 'ξέφρενο κυνήγι εξοπλισμών'. Ορισμένα παθογόνα και έντομα διαθέτουν τον κατάλληλο εξοπλισμό εξουδετέρωσης της άμυνας των φυτικών ιστών και γι αυτό άλλωστε εκδηλώνονται ασθένειες. Ο τρόπος εξουδετέρωσης της άμυνας εξαρτάται από το είδος του παθογόνου ή του εντόμου, και από το είδος του φυτού. Π.χ. ορισμένα παθογόνα παρακάμπτουν αμυντικά φράγματα όπως η εφυμενίδα και η επιδερμίδα, εισχωρώντας από εκτεθειμένες περιοχές τραυμάτων ή μέσω των στοματικών πόρων. Άλλα παραβιάζουν τα φράγματα αυτά είτε με υδρόλυση της εφυμενίδας και των κυτταρικών τοιχωμάτων των επιδερμικών κυττάρων από εξειδικευμένα ένζυμα (κουτινάσες, κυτταρινάσες κ.ά) είτε σχηματίζοντας εξειδικευμένες δομές, τα απρεσσόρια, οι οποίες διευκολύνουν την απευθείας είσοδο του μυκηλίου μέσω του επιδερμικού ιστού με εφαρμογή πίεσης. Σε άλλες περιπτώσεις τα παθογόνα εξουδετερώνουν τα ενδιάμεσα σήματα συναγερμού, οπότε δεν ενεργοποιούνται οι αμυντικοί μηχανισμοί των φυτικών ιστών. Ορισμένα επίσης έντομα και παθογόνα διαθέτουν την ικανότητα εξουδετέρωσης των τοξικών δευτερογενών μεταβολιτών των φυτικών ιστών μέσω της ενζυμικής διάσπασης ή τροποποίησης της δομής τους.

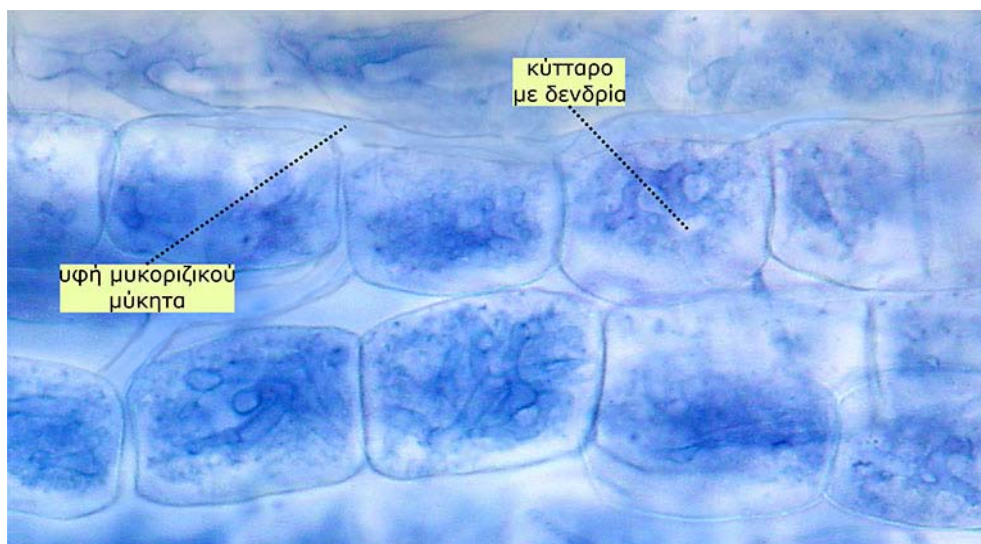
Ενότητα 2. Οι συμβιωτικές σχέσεις προσδίδουν οφέλη και στα δύο συνεργαζόμενα μέρη

9.9. Οι συμβιωτικές σχέσεις των μυκορριζών βελτιώνουν εντυπωσιακά την απορρόφηση θρεπτικών στοιχείων

Οι μυκόριζες είναι εξειδικευμένοι μύκητες οι οποίοι αναπτύσσουν συμβιωτικές σχέσεις με το ριζικό σύστημα των φυτών. Οι συμβιωτικές αυτές σχέσεις παρουσιάζουν τεράστια εξάπλωση, αφού εκτιμάται ότι λειτουργούν στο 90% των φυτικών ειδών και συμμετέχουν σε αυτές περίπου 6.000 είδη μυκήτων. Οι μυκόριζες διακρίνονται σε **εκτομυκόριζες** και **ενδομυκόριζες**, ανάλογα με το αν οι υφές του μύκητα εισχωρούν εντός των κυττάρων της ρίζας ή παραμένουν στους μεσοκυττάριους χώρους (**εικόνες 9.8 και 9.9**).



Εικόνα 9.8. **A.** Σχεδιάγραμμα μιας ρίζας με εκτομυκόριζα. Οι υφές του μύκητα σχηματίζουν πυκνό περίβλημα (μανδύα) και εισχωρούν και στους μεσοκυττάριους χώρους του φλοιώδους παρεγχύματος της ρίζας. **B.** Ρίζα με ενδομυκόριζα. Οι υφές του μύκητα αναπτύσσονται στους μεσοκυττάριους χώρους του φλοιώδους παρεγχύματος, αλλά εισχωρούν και σε μεμονωμένα κύτταρα και δημιουργούν δομές που ονομάζονται δενδρίδια. Τα δενδρίδια δεν καταστρέφουν τις μεμβράνες των κυττάρων της ρίζας και διευκολύνουν την ανταλλαγή υλικών μεταξύ του ξενιστή και του συμβιώτη.



Εικόνα 9.9. Η ανάπτυξη του ενδομυκοριζικού μύκητα *Rhizophagus irregularis* σε κύτταρα φλοιώδους παρεγχύματος ρίζας καλαμποκιού. Διακρίνονται οι τυπικές υφές του μύκητα και τα δενδρία εντός των κυττάρων της ρίζας. Χρώση: trypan blue. Χορηγός εικόνας: Στυλιανή Χωριανοπούλου, Επίκουρος Καθηγήτρια, ΓΠΑ.

Η μυκοριζική σχέση είναι αμοιβαία επωφελής για τους δύο συμβιώτες (τον ξενιστή και τον μύκητα). Ο μύκητας προσλαμβάνει από τα κύτταρα του φυτού σάκχαρα, ενώ ο ξενιστής απορροφά από το μυκήλιο ανόργανα θρεπτικά στοιχεία τα οποία έχει προηγουμένως απορροφήσει ο μύκητας από το έδαφος. Οι υφές των ενδομυκοριζών σχηματίζουν εντός των κυττάρων του φλοιώδους παρεγχύματος της ρίζας δενδρία τα οποία διευκολύνουν την ανταλλαγή υλικών μεταξύ του ξενιστή και του μύκητα. Η ανταλλαγή των υλικών πραγματοποιείται μέσω διαύλων που εντοπίζονται και στις δύο κυτταροπλασματικές μεμβράνες (αυτή του κυττάρου της ρίζας και αυτή του μυκήλιου). Οι υφές του μύκητα αφενός μεν επεκτείνονται σε περιοχές εδάφους πέραν της ζώνης εξάντλησης (βλ....), αφετέρου αναπτύσσουν τεράστια επιφάνεια (εκμεταλλεύονται μεγαλύτερο όγκο εδάφους) με υψηλή ικανότητα απορρόφησης θρεπτικών στοιχείων. Τα χαρακτηριστικά αυτά βελτιώνουν θεαματικά την τροφοδοσία των ριζών με απαραίτητα θρεπτικά στοιχεία, κυρίως φωσφόρο και ορισμένα ιχνοστοιχεία όπως χαλκό και ψευδάργυρο (Πίνακας 9.2). Μπορεί επίσης να συμβάλλουν στη τροφοδοσία των ριζών με νερό, μετρίζοντας τον κίνδυνο αφυδάτωσης. Όπως είναι φυσικό, οι μυκορίζες παίζουν καθοριστικό ρόλο σε φτωχά εδάφη, ενώ σε πλούσια ή επαρκώς λιπασμένα εδάφη η συμβιωτική σχέση μπορεί να μετατραπεί σε παρασιτική διότι μόνο ο μύκητας συνεχίζει να επωφελείται.

Εκτομυκορίζες: Μύκητες οι οποίοι αναπτύσσουν συμβιωτικές σχέσεις με τις ρίζες. Οι υφές των μυκήτων αυτών περιβάλλουν τη ρίζα με τη μορφή κολεού και εισχωρούν εντός του φλοιού, αλλά δεν εισέρχονται εντός των κυττάρων της ρίζας, παραμένοντας στους μεσοκυττάριους χώρους.

Ενδομυκορίζες: Μύκητες οι οποίοι αναπτύσσουν συμβιωτικές σχέσεις με τις ρίζες. Οι υφές των μυκήτων αυτών εισχωρούν εντός του φλοιού, επεκτείνονται στους μεσοκυττάριους χώρους και εισέρχονται εντός μεμονωμένων κυττάρων της ρίζας μέσα στα οποία σχηματίζουν δομές που διευκολύνουν την ανταλλαγή ουσιών.

Παράγοντες Μγc: Ουσίες τις οποίες εκκρίνει ο μύκητας και αναγνωρίζει η ρίζα προκειμένου να εγκαθιδρυθούν οι συμβιωτικές σχέσεις των μυκοριζών

Προκειμένου να εγκαθιδρυθεί η συμβιωτική σχέση, η ρίζα και ο μύκητας ανταλλάσσουν χημικά σήματα (εικόνα 9.10). Η ρίζα εκκρίνει στριγγολακτόνες (οι οποίες παρουσιάζουν και φυτορμονική δράση, βλ...) τις οποίες αναγνωρίζει ο μύκητας και ξεκινά τη διαδικασία εισχώρησης. Η ρίζα αντιλαμβάνεται την προσέγγιση και ενεργοποιεί την πρώτη γραμμή άμυνας (άμυνα που ενεργοποιείται από τα PAMPs, βλ...). Παράλληλα ο μύκητας εκκρίνει ουσίες οι οποίες ονομάζονται **παράγοντες Μγc**, τις οποίες αναγνωρίζει η ρίζα και επιτρέπει την εισχώρηση των υφών του μύκητα

χωρίς να ενεργοποιήσει την καθοριστική δεύτερη γραμμή άμυνας (άμυνα που ενεργοποιείται από τελεστές, βλ...).

Εφαρμογή

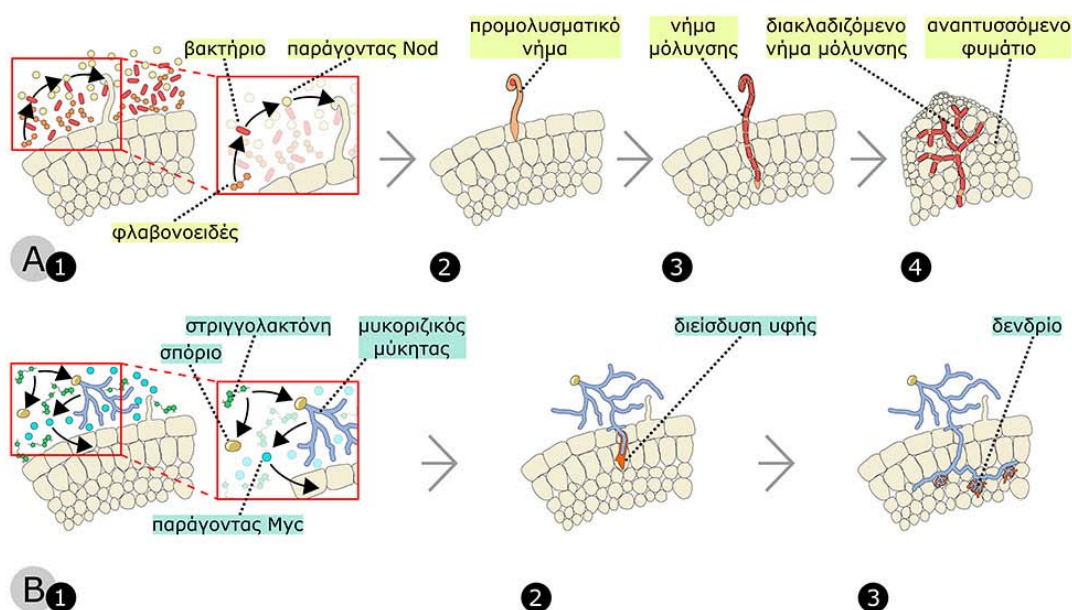
Οι αγρονομικές πρακτικές (χρήση μυκητοκτόνων, συχνή χρήση φωσφορικών λιπασμάτων κλπ) είναι δυνατόν να μειώσουν τον πληθυσμό των μυκοριζικών μυκήτων στο έδαφος και συνεπώς τη δυνατότητα δημιουργίας της συμβίωσης. Ευτυχώς τα τελευταία χρόνια οι παραγωγοί που ασχολούνται με εντατικές καλλιέργειες έχουν αναγνωρίσει τη σπουδαιότητα των μυκοριζών και προσπαθούν να εμβολιάσουν τα εδάφη με σκευάσματα στελεχών μυκοριζικών μυκήτων.

Σε πολλές περιπτώσεις η αποτυχία των αναδασώσεων ή άλλων δενδροφυτεύσεων οφείλεται στην απουσία μυκοριζών από τα αρτίβλαστα που μεταφυτεύονται. Στον πίνακα 9.2 φαίνεται η επίδραση της εγκαθίδρυσης μυκοριζικών σχέσεων στην ανάπτυξη μεταφυτευμένων σπορόφυτων ενός γυμνοσπέρμου.

Έχει επίσης διαπιστωθεί ότι τα φυτά στα οποία λειτουργούν συμβιωτικές σχέσεις είναι ανθεκτικότερα σε προσβολές έναντι των υπολοίπων, διότι στα πρώτα έχει ήδη ενεργοποιηθεί το πρώτο επίπεδο επαγόμενης άμυνας (άμυνα που ενεργοποιείται από τα PAMPs).

Πίνακας 9.2. Η εγκαθίδρυση εκτομυκόριζας κατά την εγκατάσταση των σποροφύτων *Pinus ellioti* επηρεάζει δραματικά την παραγόμενη βιομάζα και τη ποσότητα των θρεπτικών στοιχείων ανά φυτό.

μεταχείριση	ανάπτυξη (g ξ.β. ανά φυτό)	συγκέντρωση στοιχείων (mg ανά φυτό)		
		N	P	K
χωρίς εκτομυκόριζα	0,26	2,4	0,22	2,27
με εκτομυκόριζα	2,81	38,9	3,9	35,6



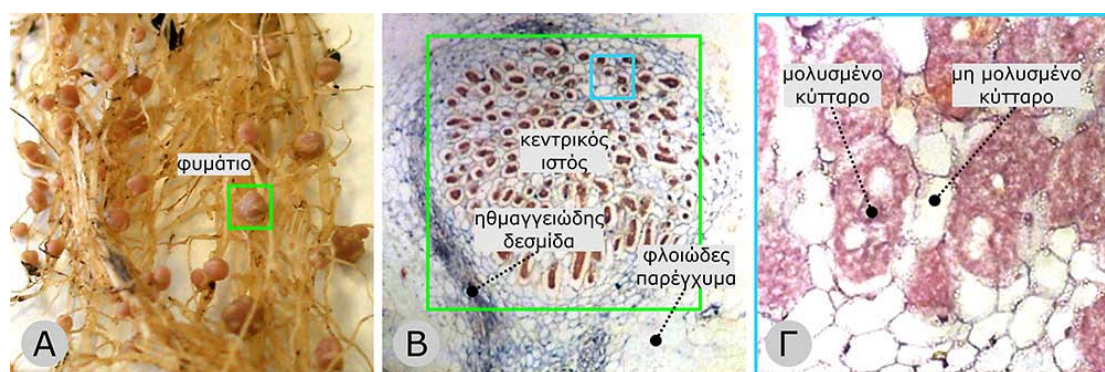
Εικόνα 9.10. Η διαδικασία εγκαθίδρυσης των συμβιωτικών σχέσεων των αζωτοδεσμευτικών βακτηρίων (A) και των μυκοριζών (B). Και στις δύο περιπτώσεις προηγείται ανταλλαγή σημάτων μεταξύ του συμβιώτη και της ρίζας. Λεπτομέρειες στο κείμενο. Τροποποιημένο από Oldroyd (2013).

9.10. Οι συμβιωτικές σχέσεις των ριζών με αζωτοδεσμευτικά βακτήρια οδηγούν στο σχηματισμό φυματίων

Όπως αναφέρθηκε στο κεφάλαιο, παρ' όλων ότι η ατμόσφαιρα αποτελείται από 80% περίπου άζωτο, τα σπερματόφυτα δεν διαθέτουν τον απαραίτητο βιοχημικό εξοπλισμό που να επιτρέπει την απευθείας δέσμευση και αφομοίωσή του. Τον εξοπλισμό αυτό διαθέτουν μόνον ορισμένα αζωτοδεσμευτικά βακτήρια και κυανοβακτήρια. Οι μικροοργανισμοί αυτοί μετατρέπουν το ατμοσφαιρικό άζωτο (N_2) σε αμμωνιακά ιόντα (NH_4^+) τα οποία μπορούν να αφομοιωθούν σε

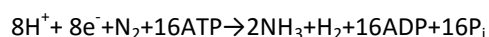
οργανικές ενώσεις. Τα πιο σημαντικά αζωτοδεσμευτικά βακτήρια ανήκουν στα γένη *Rhizobium* και *Bradyrhizobium*, τα οποία αναπτύσσουν συμβιωτικές σχέσεις με φυτά της οικογένειας Fabaceae, σν. (Leguminosae, ψυχανθή). Η συμβιωτική αζωτοδέσμευση αποτελεί μια λειτουργία ζωτικής σημασίας σε πλανητικό επίπεδο διότι αναπληρώνει συνεχώς το διαθέσιμο άζωτο σε όλη τη βιόσφαιρα.

Προκειμένου να εγκαθιδρυθεί η συμβιωτική σχέση, οι ρίζες των ψυχανθών δημιουργούν κατάλληλες δομές που φιλοξενούν τα αζωτοδεσμευτικά βακτήρια. Οι δομές αυτές ονομάζονται **φυμάτια**, και σχηματίζονται από την αλληλεπίδραση των αζωτοδεσμευτικών βακτηρίων της ριζόσφαιρας με το φλοιώδες παρέγχυμα της ρίζας (εικόνα 9.11). Όπως και στη περίπτωση των μυκοριζών, η εγκαθίδρυση της συμβιωτικής σχέσης προϋποθέτει την ανταλλαγή χημικών σημάτων μεταξύ της ρίζας και των αζωτοδεσμευτικών βακτηρίων. Οι ρίζες εκκρίνουν φλαβονοειδή (φαινολικές ουσίες, βλ. πίνακα 9.1) τα οποία αναγνωρίζονται από τα βακτήρια, ενώ τα βακτήρια από τη πλευρά τους συνθέτουν σήματα αναγνώρισης που ονομάζονται **παράγοντες nod** (εικόνα 9.10). Η ανταλλαγή σημάτων έχει ως αποτέλεσμα αφενός μεν οι ρίζες να μην ενεργοποιήσουν το δεύτερο επίπεδο επαγώμενης άμυνας, αφετέρου να ξεκινήσει η διαδικασία δημιουργίας του φυματίου (εικόνα 9.10). Τα ριζικά τριχίδια συστρέφονται, παγιδεύουν τα βακτήρια και μετατρέπονται σε νήματα μόλυνσης, τα οποία διευκολύνουν την είσοδο των βακτηρίων και τη μόλυνση των κυττάρων του φλοιώδους παρεγχύματος της ρίζας (εικόνα 9.10). Τα φυμάτια σχηματίζονται μετά από συνεχείς διαιρέσεις των παρεγχυματικών κυττάρων, μέσα στα οποία εγκλωβίζονται τα βακτήρια κατά ομάδες και περικλείονται από μεμβράνη (εικόνα 9.11). Τα εγκλωβισμένα πλέον βακτήρια αυξάνουν το μέγεθός τους και χαρακτηρίζονται ως **βακτηριοειδή**.



Εικόνα 9.11. Α. Ριζικό σύστημα φασολιού. Φαίνονται καθαρά τα φυμάτια ως καστανόχρωμα σφαιρίδια. Β. Η δομή του φυματίου του φυτού *Lotus japonicus*. Τα μολυσμένα με τα βακτηριοειδή κύτταρα εντοπίζονται στον κεντρικό ιστό του φυματίου. Γ. Λεπτομέρεια κεντρικού ιστού του φυματίου, όπου καταδεικνύεται η παρουσία μολυσμένων και μη μολυσμένων κυττάρων.

Η δέσμευση του αζώτου από τα συμβιωτικά βακτηριοειδή επιτελείται μέσω του ενζύμου **δινιτρογενάση**, το οποίο περιέχει μολυβδαίνιο. Η απλοποιημένη μορφή της αντίδρασης είναι η εξής:



Ένα βασικό χαρακτηριστικό της αντίδρασης είναι ότι το οξυγόνο αποτελεί ισχυρό παρεμποδιστή της δινιτρογενάσης. Για το λόγο αυτό τα επίπεδα οξυγόνου στις περιοχές των φυματιών που πραγματοποιείται η αζωτοδέσμευση περιορίζονται και ρυθμίζονται αυστηρά. Η ρύθμιση των επιτυγχάνεται μέσω της ψυχανθαιμοσφαιρίνης, μιας πρωτεΐνης που διαθέτει ως προσθετική ομάδα την αίμη και έχει κοινά χαρακτηριστικά με την αιμοσφαιρίνη του αίματος, δηλαδή δεσμεύει το οξυγόνο. Η αμμωνία που παράγεται (ως αμμωνιακό ιόν) αφομοιώνεται σε οργανικές ενώσεις στη μορφή ουρείδων ή αμιδίων. Η συμβιωτική σχέση βασίζεται στη παροχή των ενώσεων αυτών στα φυτά, ενώ τα φυτά παρέχουν στα βακτηριοειδή πηγές άνθρακα και ενέργειας καθώς και προστασία.

Όπως φαίνεται και από την προηγούμενη αντίδραση η μετατροπή του αερίου αζώτου σε αμμωνία είναι μια εξαιρετικά ενεργόβoros διαδικασία, αφού για κάθε μόριο αζώτου που ανάγεται

καταναλώνονται 16 μόρια ATP. Εξ αιτίας αυτού τα φυτά, εάν υπάρχουν άλλες πηγές αζώτου σε επάρκεια στο έδαφος, δεν σχηματίζουν φυμάτια ή σχηματίζουν ελάχιστα.

Τα φυμάτια παίρνουν τη μορφή σφαιρικών έως επίμηκων εξογκωμάτων και σε πολλές περιπτώσεις προσομοιάζουν με τα συμπτώματα των προσβολών των ριζών από νηματώδεις. Ωστόσο τα φυμάτια σε εγκάρσια τομή παρουσιάζουν ρόζ-κόκκινο χρώμα λόγω της παρουσίας της ψυχανθαιμοσφαιρίνης, ενώ οι όγκοι που προκαλούνται από νηματώδεις περικλείουν αυγά ή νεαρούς νηματώδεις.

Εφαρμογή 9.1

Η σημασία της χλωράς λίπανσης

Η παραγωγή βιομηχανικών λιπασμάτων αζώτου φθάνει τα 50 εκατομμύρια τόνους ετησίως και ισοδυναμεί με το 50% περίπου του αζώτου που αφομοιώνεται μέσω της βιολογικής συμβιωτικής δέσμευσης. Η βιομηχανική παραγωγή λιπασμάτων περιλαμβάνει την αντίδραση του ατμοσφαιρικού αζώτου με το υδρογόνο παρουσία καταλυτών σε συνθήκες υψηλής πίεσης και θερμοκρασίας. Η διαδικασία είναι εξαιρετικά δαπανηρή και καταναλώνει τεράστιες ποσότητες ορυκτών καυσίμων.

Από την άλλη πλευρά στα φυτά της οικογένειας των ψυχανθών το αναγκαίο άζωτο αποκτάται μέσω της λειτουργίας των φυματίων, ως εκ τούτου δεν απαιτούνται αζωτούχες λιπάνσεις αν η μόλυνση των ριζών με τα βακτήρια είναι επιτυχής. Μάλιστα καλλιέργειες των φυτών αυτών χρησιμοποιούνται ως «χλωρά λίπανση» σε βιολογικές καλλιέργειες. Η τεχνική αυτή συνίσταται στο ελαφρό όργανο (αναστροφή) καλλιέργειας ψυχανθών πριν από την άνθηση. Το δεσμευμένο άζωτο από την καλλιέργεια των ψυχανθών αποτελεί και την αζωτούχο λίπανση της καλλιέργειας που θα ακολουθήσει. Σε ορισμένες περιπτώσεις μπορεί να παρατηρηθεί έλλειψη αζώτου ακόμη και σε ψυχανθή εάν η μόλυνση της ρίζας με τα αζωτοδεσμευτικά βακτήρια είναι ανεπιτυχής.

Εφαρμογή 9.2

Η σημασία της βιοποικιλότητας στη παραγωγικότητα οικοσυστημάτων και καλλιεργειών

Πρόσφατα βρέθηκε ότι ουσίες οι οποίες εκκρίνονται από τις ρίζες του καλαμποκιού προκαλούν αυξημένη σύνθεση φλαβονοειδών και ευνοούν το σχηματισμό φυματίων στο κουκί. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα την αύξηση της ταχύτητας αφομοίωσης αζώτου από τα φυμάτια του κουκιού και αύξηση της παραγωγικότητας της καλλιέργειας. Τα αποτελέσματα αυτά επιβεβαιώνουν προηγούμενες παρατηρήσεις ότι η αύξηση της βιοποικιλότητας αυξάνει και την παραγωγικότητα των οικοσυστημάτων.

9.11. Οι ωφέλιμοι μικροοργανισμοί: Ένα νέο πεδίο έρευνας

Οι αλληλεπιδράσεις των φυτών με το βιοτικό περιβάλλον δεν περιορίζονται μόνο στη συμβίωση (αμοιβαία επωφέλης) και στη παθογένεση ή στη φυτοφαγία (ζημιογόνες). Ένας μεγάλος αριθμός μικροοργανισμών εντοπίζεται στην επιφάνεια των φυτικών οργάνων (επιφυτικοί μικροοργανισμοί) ή εντός αυτών (ενδοφυτικοί μικροοργανισμοί). Οι μικροοργανισμοί αυτοί μπορεί να είναι ωφέλιμοι για τα φυτά, αλλά ορισμένοι εξ αυτών κάτω από ορισμένες συνθήκες μπορεί να προκαλέσουν ζημιές ή παθογενείς καταστάσεις.

Η πλειοψηφία των ενδοφυτικών μικροοργανισμών αφορούν σε βακτήρια του εδάφους τα οποία μολύνουν τους φυτικούς ιστούς χωρίς να ενεργοποιηθεί η επαγόμενη άμυνα. Από τη στιγμή που εισχωρήσουν στο εσωτερικό μπορεί να εντοπίζονται είτε μέσα στα κύτταρα, είτε στους αποπλασματικούς χώρους. Τα ενδοφυτικά βακτήρια συνήθως απαντώνται σε χαμηλούς πληθυσμούς και δεν προκαλούν ζημιογόνες καταστάσεις στα φυτικά κύτταρα.

Οι ωφέλιμοι μικροοργανισμοί (τόσο οι επιφυτικοί, όσο και οι ενδοφυτικοί) προωθούν την ανάπτυξη των φυτών με διάφορους τρόπους, π.χ. μέσω της παραγωγής φυτορμονών, της προσφοράς αζώτου, της κινητοποίησης και απορρόφησης απαραίτητων στοιχείων (π.χ. φωσφόρου), και του ελέγχου των παθογόνων.

Η μελέτη των αλληλεπιδράσεων μεταξύ φυτών και ωφέλιμων μικροοργανισμών έχει ενταθεί τα τελευταία χρόνια διότι προσφέρει δυνατότητες αύξησης της γεωργικής παραγωγής χωρίς τη χρήση χημικών σκευασμάτων. Ήδη προσφέρονται στην αγορά σκευάσματα με μολύσματα ωφέλιμων μικροοργανισμών τα οποία προκαλούν ταχύτερη ανάπτυξη των καλλιεργούμενων φυτών.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Anderson JP, Gleason CA, Foley RC, Thrall PH, Burdon JB, Singh KB. 2010. Plants versus pathogens: An evolutionary arms race. *Functional Plant Biology* 37: 499-512.
- Ballaré CL. 2011. Jasmonate-induced defences: a tale of intelligence, collaborators and rascals. *Trends in Plant Science* 16: 249-257.
- Barbehenn, R.V. and Constabel C.P. 2011. Tannins in plant-herbivore interactions. *Phytochemistry* 72: 1551-1556.
- Bonaventure G, VanDoorn, Baldwin IT. 2011. Herbivore-associated elicitors: FAC signaling and metabolism. *Trends in Plant Science* 16: 294-299.
- Browse J. 2009. Jasmonate passes muster: A receptor and targets for defence hormone. *Annual Review of Plant Biology* 60: 183-205.
- Bruce TJA, Pickett JA. 2011. Perception of plant volatile blends by herbivorous insects-Finding the right mix. *Phytochemistry* 72: 1605-1611.
- Camejo D, Guzman-Cedeno A, Moreno A. 2016. Reactive oxygen species, essential molecules, during plant-pathogen interactions. *Plant Physiology and Biochemistry* 103: 10-23.
- Conrath U. 2011. Molecular aspects of defence priming. *Trends in Plant Science* 16: 524-531.
- Cui H, Tsuda K, Parker JE. 2015. Effector-triggered immunity: from pathogen perception to robust defense. *Annu Rev Plant Biol.* 66: 487-511
- De Vos M, Jander G. 2010. Volatile communication in plant-aphid interactions. *Current Opinion in Plant Biology* 13: 366-371.
- Dodds PN, Rathjen JP. 2010. Plant immunity: towards an integrated view of plant-pathogen interactions. *Nature reviews* 11: 539-548
- Farrar K, Bryant D, Cope-Selby N. 2014. Understanding and engineering beneficial plant-microbe interactions: plant growth promotion in energy crops. *Plant Biotechnology Journal* 12: 1193-1206.
- Howe GA, Jander G. 2008. Plant immunity to insects herbivores. *Annual Review of Plant Biology* 59: 41-66.
- Huang T, Jander G, de Vos M. 2011. Non-protein amino acids in plant defense against insect herbivores: Representative cases and opportunities for further functional analysis. *Phytochemistry* 72: 1531-1537.
- Li B, Li Y-Y, Wu H-M, Zhang F-F, Li C-J, Li X-X, Lambers H, Li L. 2016. Root exudates drive interspecific facilitation by enhancing nodulation and N₂ fixation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA.* doi/10.1073/pnas.1523580113
- Oldroyd GED. 2013. Speak, friend, and enter: signaling systems that promote beneficial symbiotic associations in plants. *Nature Reviews* 11: 252-263.
- Pastor V, Luna E, Mauch-Mani B, Ton J, Flors V. 2013. Primed plants do not forget. *Environmental and Experimental Botany* 94: 46- 56
- Pierik R, Ballaré CL, Dicke M (2014) Ecology of plant volatiles: taking a plant community perspective. *Plant Cell Environ* 37: 1845-1853.
- Shah J. 2009. Plants under attack: systemic signals in defence. *Current Opinion in Plant Biology* 12: 459-464.