



ΓΕΩΠΟΝΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ

AGRICULTURAL UNIVERSITY OF ATHENS

Φυσιολογία Καταπονήσεων των Φυτών

Ενότητα 13:

Η Άμυνα των Φυτών Έναντι
Βιοτικών Παραγόντων
Καταπόνησης (4/5), 2ΔΩ

Τμήμα: Επιστήμης Φυτικής Παραγωγής

Διδάσκοντες: Γεώργιος Καραμπουρνιώτης

Γεώργιος Λιακόπουλος



Ευρωπαϊκή Ένωση
Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο



ΥΠΟΥΡΓΕΙΟ ΠΑΙΔΕΙΑΣ & ΘΡΗΣΚΕΥΜΑΤΩΝ, ΠΟΛΙΤΙΣΜΟΥ & ΑΘΛΗΤΙΣΜΟΥ
ΕΙΔΙΚΗ ΥΠΗΡΕΣΙΑ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗΣ

Με τη συγχρηματοδότηση της Ελλάδας και της Ευρωπαϊκής Ένωσης





Μαθησιακοί Στόχοι 1/4

- Ποιες λειτουργίες του ξενιστή επηρεάζουν τα παθογόνα.
- Μέσω ποιων στρατηγικών τα φυτά αντιμετωπίζουν τα παθογόνα.
- Ποια είναι η διάκριση μεταξύ προϋπάρχουσας και επαγόμενης άμυνας.
- Ποιους μηχανισμούς προϋπάρχουσας άμυνας χρησιμοποιούν τα φυτά στα πλαίσια της στρατηγικής της αποφυγής.
- Ποια μορφολογικά, ανατομικά και βιοχημικά χαρακτηριστικά των φυτών συμβάλουν στην προϋπάρχουσα άμυνα.
- Ποιους ρόλους επιτελούν στα πλαίσια της προϋπάρχουσας άμυνας οι δευτερογενείς μεταβολίτες.
- Γιατί η επαγόμενη άμυνα αποτελεί την ύστατη και πλέον αποτελεσματική αντίσταση στα παθογόνα.



Μαθησιακοί Στόχοι 2/4

- Τι είναι η ικανότητα πρόκλησης παθογένεσης και από ποιους παράγοντες εξαρτάται.
- Τα στάδια της επαγόμενης άμυνας και πως αυτά υλοποιούνται.
- Τι είναι η οξειδωτική έκρηξη, πως προκαλείται και πως συμβάλει στην επαγόμενη άμυνα.
- Ποια είναι τα μόρια συναγερμού και πως λειτουργούν.
- Τι είναι οι φυτοαλεξίνες.
- Τι είναι η ενδυνάμωση ενός φυτικού οργανισμού και πως βοηθάει την ανθεκτικότητά του έναντι των παθογόνων.
- Γιατί η αλληλεπίδραση μεταξύ φυτών και παθογόνων εξελίσσεται ως κούρσα εξοπλισμών.
- Τι είναι η επαγόμενη άμυνα έναντι φυτοφάγων και πως υλοποιείται.



Μαθησιακοί Στόχοι 3/4

- Τα στάδια της επαγόμενης άμυνας έναντι φυτοφάγων και πως αυτά υλοποιούνται.
- Ποιες είναι οι αντιδράσεις άμεσου και έμμεσου χαρακτήρα των φυτών έναντι των φυτοφάγων.
- Πως η προϋπάρχουσα και η επαγόμενη άμυνα των φυτών σχετίζονται με τον επιμερισμό των πόρων.
- Πως τα φυτά ταυτοποιούν επιτυχώς τον εισβολέα, πως προστατεύονται τα ίδια από τους τοξικούς μεταβολίτες που παράγουν και πως ορισμένα φυτοφάγα εξουδετερώνουν την άμυνα των φυτών.



Μαθησιακοί Στόχοι 4/4

- Σε ποιες άλλες λειτουργίες συμμετέχουν οι δευτερογενείς μεταβολίτες.
- Τι είναι ο παρασιτισμός φυτών από φυτά, ποια η σχέση μεταξύ ξενιστή και παρασιτικού φυτού, ποιες οι επιπτώσεις του παρασιτισμού στον ξενιστή και ποιους αμυντικούς μηχανισμούς διαθέτουν τα φυτά.
- Τι είναι το φαινόμενο της αλληλοπάθειας και πως υλοποιείται. Οι μαθησιακοί στόχοι του 13ου κεφαλαίου



Λέξεις Κλειδιά 1/6

- ξενιστής,
- παθογόνο,
- τύλωση,
- θεμελιώδης προϋπάρχουσα άμυνα,
- επαγόμενη άμυνα,
- σύστημα επιτήρησης,
- λιγνίνη,
- αδενώδεις τρίχες,
- μη-αδενώδεις τρίχες,
- αιθέρια έλαια,
- γαλακτώδης χυμός,
- εκτοανθικά νεκτάρια,
- τροφосώματα, δωμάτια,
- ταννίνες,
- συμπυκνωμένες ταννίνες,
- υδρολυώμενες ταννίνες,
- προ-οξειδωτικοί παράγοντες,
- φουρανοκουμαρίνες,
- πυρεθροειδή,



Λέξεις Κλειδιά 2/6

- σεσκιτερπενικές λακτόνες,
- φυτοεκδυσόνες,
- λιμονοειδή,
- καρδιακά γλυκοσίδια,
- σαπωνίνες,
- αλκαλοειδή,
- Κυανογόνα γλυκοσίδια,
- θειογλυκοσίδια,
- μη-πρωτεϊνικά αμινοξέα,
- παθογένεση,
- ασυμβατότητα παθογόνου-ξενιστή,
- υπόθεση 'γονίδιο προς γονίδιο',
- γονίδια ανθεκτικότητας,
- γονίδια αμολυσματικότητας,
- μολυσματικό στέλεχος,
- γονίδια μολυσματικότητας,



Λέξεις Κλειδιά 3/6

- μολυσματικοί παράγοντες,
- προϋποθέσεις εκδήλωσης συμβατότητας ξενιστή-παθογόνου και εκδήλωσης ασθένειας,
- διεγέρτες,
- μοριακό πρότυπο του παθογόνου,
- τελεστές,
- μοριακό πρότυπο που συνδέεται με ζημιές,
- βιοτροφικά παθογόνα,
- νεκροτροφικά παθογόνα,
- ημιβιοτροφικά παθογόνα,
- πρωτεΐνες NB-LRR,
- διαμεμβρανικοί αισθητήρες PRR,
- κινάσες των πρωτεϊνών των οποίων η δραστηριότητα ρυθμίζεται από τα ιόντα ασβεστίου,
- εκκριτικός αγωγός τύπου III,
- μυζητήρας,



Λέξεις Κλειδιά 4/6

- άμυνα που ενεργοποιείται από τα PAMPs,
- άμυνα που ενεργοποιείται από τελεστές,
- προγραμματισμένος κυτταρικός θάνατος,
- αντίδραση υπερευαισθησίας,
- φυτοαλεξίνες, πρωτεΐνες που σχετίζονται με την παθογένεση,
- αμυντίνες,
- πρωτεΐνη NPR1,
- επίκτητη διασυστηματική ανθεκτικότητα,
- επαγόμενη διασυστηματική ανθεκτικότητα,
- μοντέλο zig-zag,
- επιφυτικοί μικροοργανισμοί,
- γόμωση ή ευαισθητοποίηση,



Λέξεις Κλειδιά 5/6

- αρμοστικότητα, μοριακό πρότυπου του φυτοφάγου,
- διεγέρτες που σχετίζονται με φυτοφάγα,
- λιπαρά οξέα συζευγμένα με αμινοξέα,
- σελιφερίνες, ινσεπτίνες,
- συστεμίνη,
- πρωτεΐνες NBS-LRR,
- γιασμονικό οξύ,
- γιασμονοϋλ-ισολευκίνη,
- πρωτεΐνες JAZ,
- λεκτίνες,
- χιτινάσες,
- παρεμποδιστές των πρωτεϊνασών,
- παρεμποδιστές των αμυλασών,
- τριτροφικές σχέσεις,
- παροχή πληροφορίας μέσω της σύνθεσης πτητικών μορίων,



Λέξεις Κλειδιά 6/6

- πτητικά συστατικά των πράσινων φύλλων,
- ανθοκυανίνες,
- ανθοκυανιδίνες,
- οδηγός νέκταρος,
- οσμοφόρα,
- θερμογόνο αναπνοή,
- παρασιτικά φυτά,
- επίφυτα,
- ολοπαράσιτα,
- ημιπαράσιτα,
- υποχρεωτικά παρασιτικά φυτά,
- προαιρετικά παρασιτικά φυτά,
- παράσιτα ρίζας,
- παράσιτα βλαστού,
- θεμελιώδη είδη,
- ξενογνωσίνες,
- στριγκολακτόνες,
- μυζητήρας παρασιτικών φυτών,
- αλληλοπάθεια.



Επαγόμενη Άμυνα Έναντι Εντόμων

- Όπως και στη περίπτωση των παθογόνων, η κατάρρευση των μηχανισμών 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** σε ένα ευρύ φάσμα ειδών εντόμων.



Το Στάδιο της Αντίληψης 1/2

- Το ανοσοποιητικό σύστημα των φυτών έναντι προσβολών εντόμων στηρίζεται στην ύπαρξη ενός **συστήματος επιτήρησης** του κάθε κυττάρου που αντιλαμβάνεται σήματα κινδύνου, ενεργοποιεί την επαγόμενη άμυνα και παράλληλα μεταδίδει τη πληροφορία σε διασυστηματικό επίπεδο ώστε ο οργανισμός να είναι έτοιμος σε μελλοντική εισβολή.
- Το στάδιο της αντίληψης είναι εξαιρετικά κρίσιμο, διότι συνδέεται τόσο με τη ταχύτητα εκδήλωσης της επαγόμενης άμυνας, όσο και με την αποφυγή άστοχης εκδήλωσής της.



Το Στάδιο της Αντίληψης 2/2

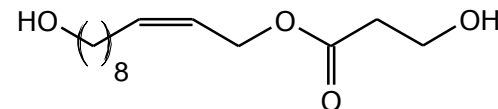
- Η διάκριση μεταξύ κατανάλωσης ιστών από έντομα και απλών μηχανικών τραυματισμών γίνεται μέσω της αντίληψης του **μοριακού προτύπου του φυτοφάγου (Herbivore-Associated Molecular Pattern, HAMP)** στο οποίο συμπεριλαμβάνονται οι κατάλληλοι διεγέρτες (**διεγέρτες που σχετίζονται με φυτοφάγα-herbivore associated elicitors, HAEs**).



Διεγέρτες που Σχετίζονται με Φυτοφάγα 1/3

Herbivore Associated Elicitors, Haes

- Οι διεγέρτες αυτοί διακρίνονται σε δύο κατηγορίες:
 - I. Μόρια τα οποία προέρχονται από τα φυτοφάγα και εντοπίζονται στα υγρά της ωτοκίας (όπως η **βρουσίνη**, προκαλεί το σχηματισμό κάλου στα φυτικά όργανα που γίνεται η ωοθέτηση) ή στις εκκρίσεις των σιελογόνων αδένων. Περιλαμβάνονται επίσης και ένζυμα (π.χ. οξειδάση της γλυκόζης, β-γλυκοσιδάση).
 - II. Στη δεύτερη κατηγορία περιλαμβάνεται μια ποικιλία μοριακών δομών που περιλαμβάνονται στο μοριακό πρότυπο που σχετίζεται με ζημιές (DAMP).



βρουσίνη



Διεγέρτες που Σχετίζονται με Φυτοφάγα 2/3

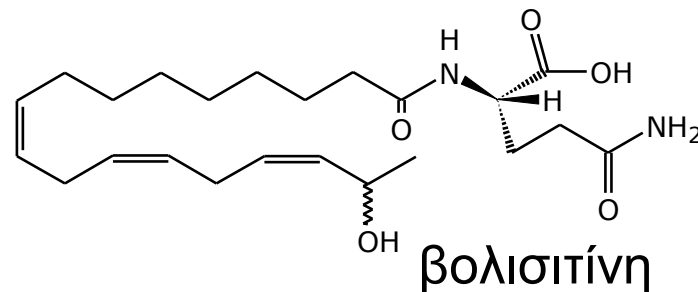
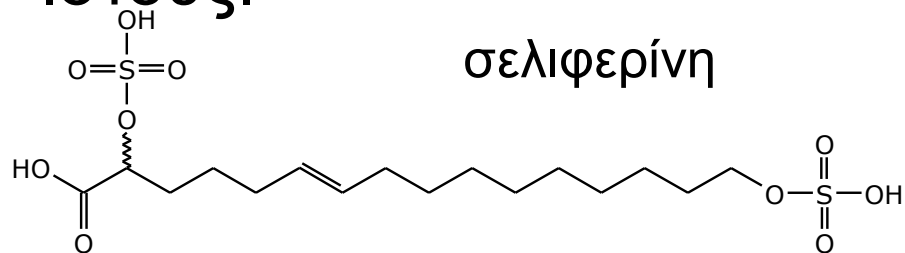
Herbivore Associated Elicitors, Haes

- Στο σάλιο των εντόμων εντοπίζονται τροποποιημένες μορφές λιπιδίων (λιπαρά οξέα ενωμένα με αμινοξέα, Fatty acid-Amino acid Conjugates, FACs) και λιπαρά οξέα που περιέχουν θείο (σελιφερίνες).

Χαρακτηριστικό παράδειγμα FAC αποτελεί η βολισιτίνη, N-(17-υδροξυλινολενοϋλ)-L-γλουταμίνη).

Ας σημειωθεί ότι το λιπαρό οξύ του μορίου προέρχεται από το έντομο, ενώ το αμινοξύ από τους φυτικούς

ιστούς.





Το Στάδιο της Διαβίβασης του Σήματος 1/5

- Η διάκριση μεταξύ κατανάλωσης ιστών από έντομα και απλών μηχανικών τραυματισμών γίνεται μέσω της αντίληψης του μοριακού προτύπου του φυτοφάγου (Herbivore-Associated Molecular Pattern, HAMP) στο οποίο συμπεριλαμβάνονται οι κατάλληλοι διεγέρτες (διεγέρτες που σχετίζονται με φυτοφάγα-herbivore associated elicitors, HAEs).



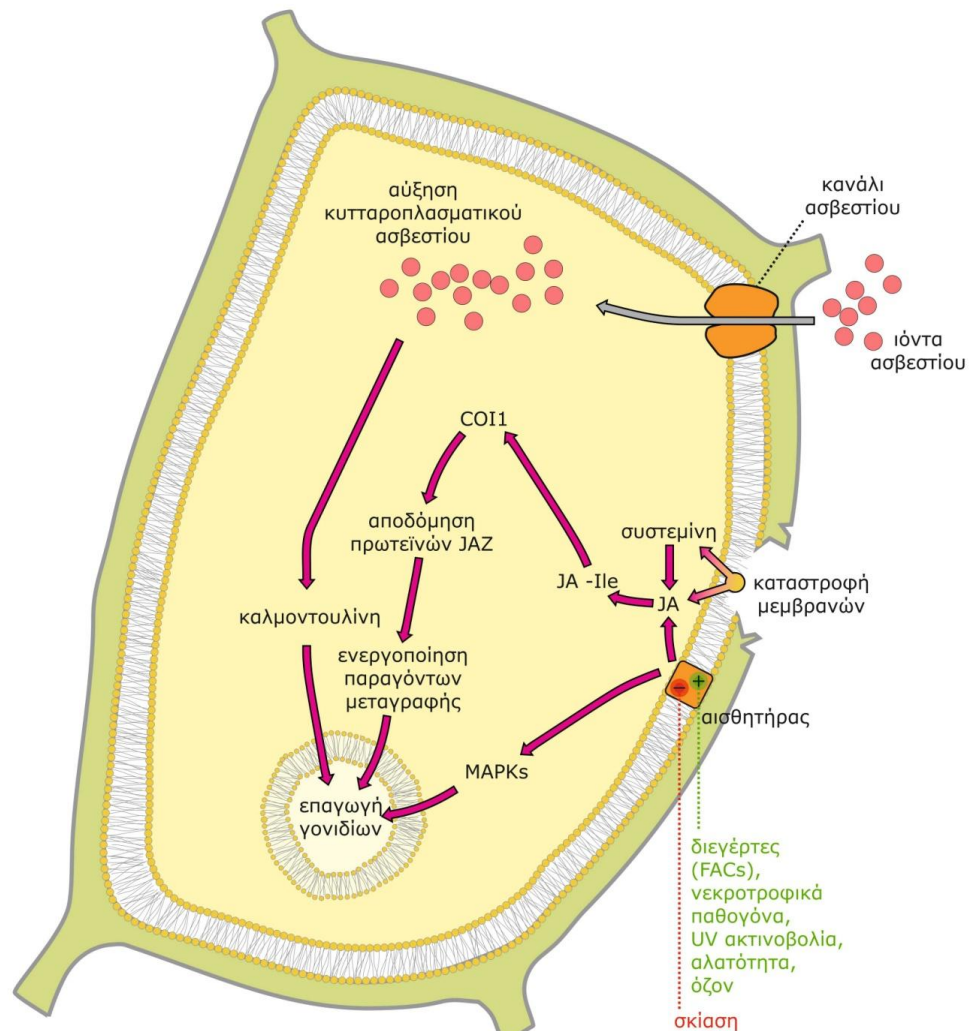
Το Στάδιο της Διαβίβασης του Σήματος 2/5

- **Συστεμίνη**, μια πρωτεΐνη που παίζει τον εξειδικευμένο ρόλο του εσωτερικού διεγέρτη. Πρόκειται για ένα πολυπεπτίδιο 18 αμινοξέων το οποίο μετά από τραυματισμό των κυττάρων απελευθερώνεται από το μόριο μιας πρόδρομης πρωτεΐνης (προσυστεμίνη) η οποία απαρτίζεται από 200 αμινοξέα. Η απελευθέρωση της συστεμίνης συνοδεύεται και από απελευθέρωση λινολενικού οξέος από τις μεμβράνες, το οποίο με τη σειρά του μετατρέπεται ενζυμικά σε γιασμονικό οξύ.



Το Στάδιο της Διαβίβασης του Σήματος 3/5

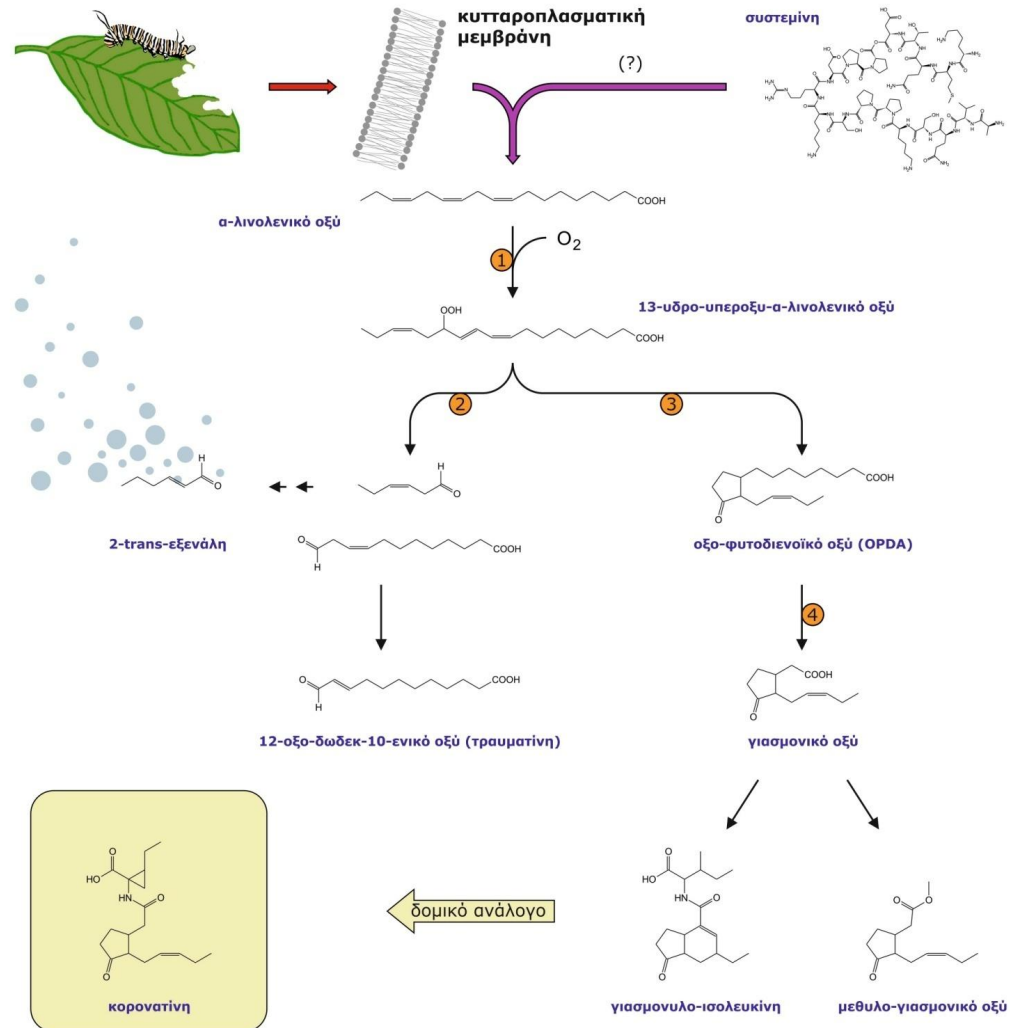
- Η αντίληψη των ερεθισμάτων και η διαβίβαση σήματος ώστε να ενεργοποιηθεί η επαγόμενη άμυνα έναντι εντόμων.





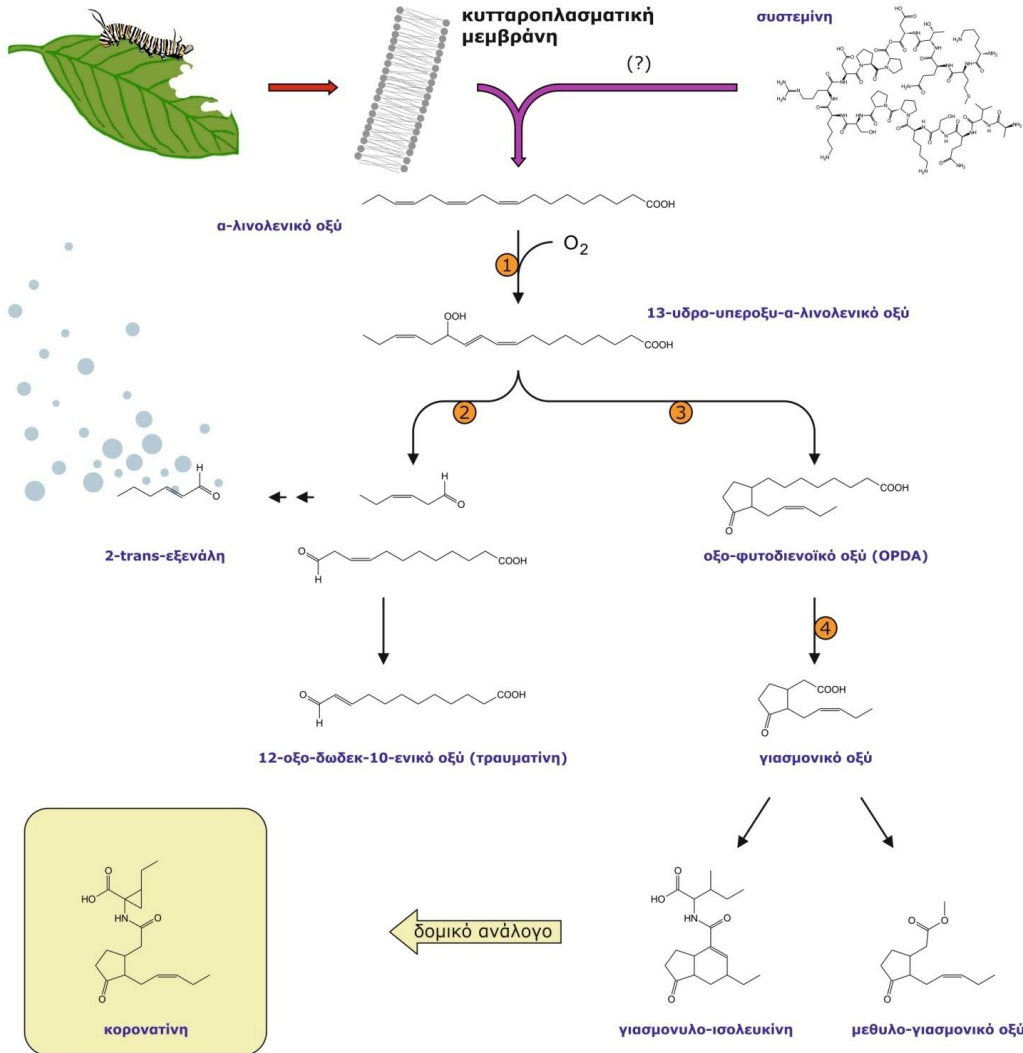
Το Στάδιο της Διαβίβασης του Σήματος 4/5

- Η πορεία οξειδωτικής διάσπασης του λινολενικού οξέος σε περίπτωση τραυματισμού ή/και προσβολής από έντομα ή παθογόνα των φυτικών ιστών.





Το Στάδιο της Διαβίβασης του Σήματος 5/5





Σύνοψη 1/2

- Το γιασμονικό οξύ παίζει το ρόλο του κεντρικού σήματος διαβίβασης στην επαγώμενη άμυνα έναντι εντόμων, προκαλώντας την έκφραση εκατοντάδων αμυντικών γονιδίων. Τόσο η συστεμίνη, όσο και το γιασμονικό οξύ μεταφέρονται διασυστηματικά μέσω του ηθμού και ενεργοποιούν την έκφραση γονιδίων τα οποία είναι υπεύθυνα για τη παραγωγή των παρεμποδιστών των πρωτεϊνών, των πτητικών σημάτων και των δευτερογενών μεταβολιτών.



Σύνοψη 2/2

- Το γιασμονικό οξύ φαίνεται ότι:
 1. παίζει ζωτικό ρόλο στην ενεργοποίηση των μηχανισμών επαγόμενης άμυνας έναντι εντόμων, αλλά και έναντι νεκροτροφικών παθογόνων.
 2. Παίζει ρόλο κεντρικού ρυθμιστή ο οποίος δίδει την απάντηση στο δίλλημα «ανάπτυξη ή άμυνα» υπό συνθήκες καταπονήσεων. Η ορμόνη αυτή επάγει την έκφραση γονιδίων που σχετίζονται με την άμυνα και καταστέλλει την έκφραση γονιδίων που σχετίζονται με την ανάπτυξη.



Το Στάδιο της Απάντησης

- Η ενεργοποίηση των αμυντικών μηχανισμών πραγματοποιείται τόσο σε τοπικό, όσο (κυρίως) και σε διασυστηματικό επίπεδο.
- Οι αντιδράσεις αυτές μπορεί να έχουν είτε **άμεσο** (με την ανάπτυξη βιοχημικών κυρίως χαρακτήρων που αποτρέπουν επόμενη προσβολή ή περιορίζουν την δραστηριότητα του εντόμου), είτε **έμμεσο χαρακτήρα**, μέσω της προσέλκυσης «των εχθρών του εχθρού».



Το Στάδιο της Απάντησης (Αντι-δράσεις Άμεσου Χαρακτήρα) 1/3

- I. *De novo* σύνθεση αμυντικών πρωτεϊνών και τραυματικών πρωτεϊνών (Systemic Wound Response Proteins, SWRPs). Η σύνθεση των πρωτεϊνών αυτών επάγεται από το γιασμονικό οξύ. Λεκτίνες, χητινάσες, [αρεμποδιστές των πρωτεϊνών οξειδωτικά ένζυμα του τύπου της οξειδάσης των πολυφαινολών και της λιποξυγενάσης.



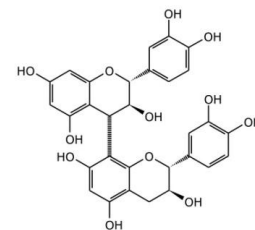
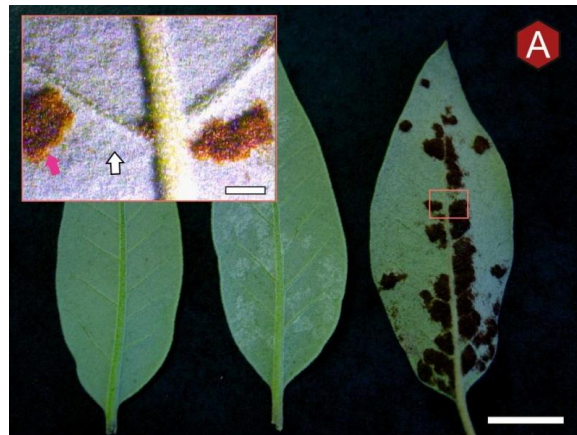
Το Στάδιο της Απάντησης (Αντι-δράσεις Άμεσου Χαρακτήρα) 2/3

- II. Επαγωγή της σύνθεσης τοξικών ουσιών, όπως αλκαλοειδών του τύπου της νικοτίνης στο φυτό *Nicotiana sylvestris*, μονοτερπενίων στα κωνοφόρα και θειογλυκοσιδίων σε φυτά της οικογένειας Brassicaceae.

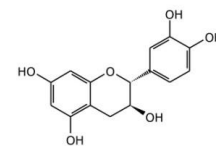


Το Στάδιο της Απάντησης (Αντι-δράσεις Άμεσου Χαρακτήρα) 3/3

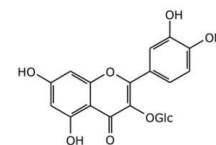
- Η προσβολή νεαρών φύλλων της αριάς (*Quercus ilex*) από ακάρεα του είδους *Aceria ilicis* προκαλεί υπερτροφία των μη αδενωδών τριχών στις οποίες συσσωρεύονται προανθοκυανιδίνη B3, κατεχίνη και 3-γλυκοσίδη της κερκετίνης ως κύρια συστατικά.



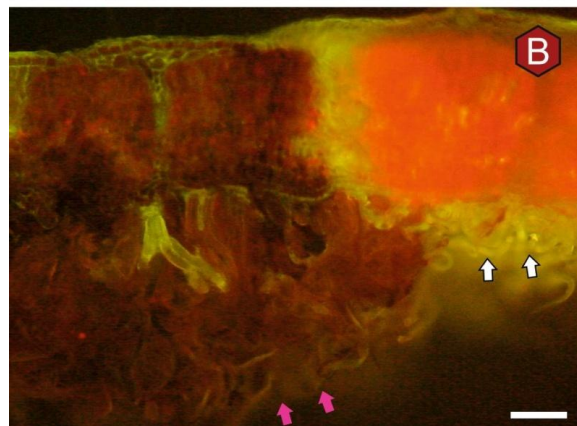
προανθοκυανιδίνη B3



κατεχίνη



3-γλυκοσίδη της κερκετίνης





Το Στάδιο της Απάντησης (Αντι-δράσεις Έμμεσου Χαρακτήρα) 1/3

- 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.
- Παροχή πληροφορίας : μέσω της σύνθεσης πτητικών μορίων στην περιοχή προσβολής τα οποία προσελκύουν εχθρούς των εντόμων-εισβολέων. Πτητικά σήματα, όπως τα μεθυλιωμένα παράγωγα του γιασμονικού και του σαλικυλικού οξέος, αλλά και GLVs, απαρτίζουν συνήθως μίγματα τα οποία εξαπολύονται στο περιβάλλον αμέσως μετά τη προσβολή.



Το Στάδιο της Απάντησης (Αντι-δράσεις Έμμεσου Χαρακτήρα) 2/3

- Πτητικά συστατικά των πράσινων φύλλων, green leaf volatiles-GLVs): ισομερή της εξενάλης, της εξενόλης ή του οξικού εξενυλίου) και προσδίδουν τη χαρακτηριστική οσμή των κομμένων λαχανικών.



Το Στάδιο της Απάντησης (Αντι-δράσεις Έμμεσου Χαρακτήρα) 3/3

- Τα μεθυλιωμένα παράγωγα του γιασμονικού και του σαλικυλικού οξέος, καθώς και άλλες πτητικές ενώσεις στις οποίες περιλαμβάνονται μονοτερπένια (λιμονένιο, οκιμένιο, λιναλόλη), σεσκιτερπένια (περγαμοντένιο, καρυοφυλλένιο, Ε-βήτα-φαρνεσένιο) και άλλου τύπου πτητικές ενώσεις (όπως το αλλυλ-ισοθειοκυανικό, παράγωγο θεογλυκοσιδίων στο Arabidopsis) παράγονται συνήθως 24 ώρες μετά από τη προσβολή.



Προϋπάρχουσα ή Επαγόμενη Άμυνα;

- Στη περίπτωση της επαγομένης άμυνας, το ρίσκο της χρονικής καθυστέρησης στην αντιμετώπιση των παθογόνων εξισορροπείται από το όφελος της εξοικονόμησης πόρων από την άμυνα όταν αυτή δεν είναι αναγκαία.



Επαγόμενη Άμυνα, Αλλά σε Ποια Κατεύθυνση; 1/3

- Τα φυτά διαθέτουν την ικανότητα να οργανώνουν την επαγόμενη άμυνα ανάλογα με τα ιδιαίτερα χαρακτηριστικά του εισβολέα. Αυτό επιτυγχάνεται μέσω αλληλεπίδρασης ορμονών και παραγόντων διαβίβασης σήματος, και κυρίως μέσω του ανταγωνισμού σαλικυλικού (του κεντρικού ρυθμιστή της επαγόμενης άμυνας έναντι βιοτροφικών παθογόνων) και γιασμονικού (έναντι εντόμων και νεκροτροφικών παθογόνων). Η μεταβολική οδός βιοσύνθεσης του γιασμονικού παρεμποδίζεται από το σαλικυλικό και αντίστροφα.



Επαγόμενη Άμυνα, Αλλά σε Ποια Κατεύθυνση; 2/3

- Γιατί η επαγόμενη άμυνα έναντι νεκροτροφικών παθογόνων ανατίθεται στο γιασμονικό;
- Η ρύθμιση της άμυνας (αντιμετώπιση εντόμων ή νεκροτροφικών παθογόνων) επιτελείται μέσω της ανταγωνιστικής αλληλεπίδρασης των μεταγραφικών παραγόντων ERF1 (νεκροτροφικά παθογόνα) και MYC2 (έντομα).



Επαγόμενη Άμυνα, Αλλά σε Ποια Κατεύθυνση; 3/3

- Οξειδωτική έκρηξη συμβαίνει κατά τη διάρκεια της προσέγγισης τόσο των παθογόνων, όσο και των συμβιωτικών μικροοργανισμών. Ωστόσο το δεύτερο και εντονότερο κύμα ROS δεν παρατηρείται στη δεύτερη περίπτωση.
- Οι αντιδράσεις αυτές πιθανόν δικαιολογούν και το γεγονός ότι η εποίκιση των συμβιωτικών βακτηρίων προσδίδει ανθεκτικότητα έναντι προσβολών παθογόνων.



Φυτικοί Ιστοί

- Οι φυτικοί ιστοί διαθέτουν μηχανισμούς προστασίας έναντι των τοξικών αμυντικών μεταβολιτών που οι ίδιοι παράγουν.
- Κατά κανόνα οι αμυντικές ουσίες παρουσιάζουν τοξικότητα όχι μόνο έναντι των εχθρικών, αλλά και έναντι των φίλιων κυττάρων.
- Στην απλούστερη περίπτωση η αδρανοποίησή τους επιτελείται με τον περιορισμό τους σε κατάλληλους απομονωμένους χώρους (χυμοτόπιο, αδένες).
- Σε άλλες περιπτώσεις ο μεταβολισμός εμφανίζεται τροποποιημένος, ώστε να αναγνωρίζει τους ημετέρους μηχανισμούς άμυνας (π.χ. τα μη πρωτεϊνικά αμινοξέα).



Ορισμένοι Εχθροί Διαθέτουν Μηχανισμούς Εξουδετέρωσης 1/5

της άμυνας των φυτικών ιστών.

- Οι μηχανισμοί της θεμελιώδους άμυνας παρουσιάζονται ευάλωτοι για ορισμένα παθογόνα τα οποία εισχωρούν από εκτεθειμένες περιοχές τραυμάτων, μέσω των στοματικών πόρων, ή απ' ευθείας με πέψη της εφυμενίδας και των κυτταρικών τοιχωμάτων των επιδερμικών κυττάρων από εξειδικευμένα ένζυμα (κουτινάσες, κυτταρινάσες κ.ά).
- Μηχανική παραβίαση εφυμενίδας-επιδερμίδας, απρεσσόρια.



Ορισμένοι Εχθροί Διαθέτουν Μηχανισμούς Εξουδετέρωσης 2/5

της άμυνας των φυτικών ιστών.

- Οι τελεστές παράγονται από παθογόνα ή φυτοφάγα και τροποποιούν τους αμυντικούς μηχανισμούς των φυτικών ιστών. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί η κορονατίνη που παράγεται από το *Pseudomonas syringae* pv. *tomato*. Η ουσία αυτή μιμείται το γιασμονικό οξύ και προκαλεί έναρξη αμυντικών μηχανισμών έναντι εντόμων, ενώ παράλληλα παρεμποδίζεται η σύνθεση πρωτεϊνών που σχετίζονται με τη παθογένεση (PRPs).



Ορισμένοι Εχθροί Διαθέτουν Μηχανισμούς Εξουδετέρωσης 3/5

της άμυνας των φυτικών ιστών.

- Εξουδετέρωση ταννινών από πρωτείνες πλούσιες σε προλίνη
- Ο σχηματισμός της τοξικής μορφής των φωτοενεργοποιούμενων φουρανοκουμαρινών αποφεύγεται από έντομα τα οποία προκαλούν κυλινδρισμό των φύλλων ούτως ώστε να επιβιώνουν στην επιφάνεια η οποία δεν είναι εκτεθειμένη στο ηλιακό φώς (και επομένως στην UV-A ακτινοβολία).



Ορισμένοι Εχθροί Διαθέτουν Μηχανισμούς Εξουδετέρωσης 4/5

της άμυνας των φυτικών ιστών.

- Έντομα τα οποία τρέφονται με σπέρματα τα οποία περιέχουν μη πρωτεϊνικά αμινοξέα, είτε διαθέτουν το κατάλληλο ένζυμο μεταγραφής, το οποίο διακρίνει το πρωτεϊνικό από το μη πρωτεϊνικό αμινοξύ, είτε διασπούν το τοξικό αμινοξύ.
- Ορισμένα έντομα αποθηκεύουν τα τοξικά και με δυσάρεστη γεύση μόρια σε κατάλληλα όργανα, ώστε να αμύνονται αποτελεσματικά έναντι των θηρευτών τους.



Ορισμένοι Εχθροί Διαθέτουν Μηχανισμούς Εξουδετέρωσης 5/5

της άμυνας των φυτικών ιστών.

- Αποφυγή του τοξικού περιεχομένου των γαλακτοφόρων σωλήνων από ορισμένα έντομα.
- Ο μεταξοσκώληκας διαθέτει ένζυμα διάσπασης σακχάρων (όπως της β-φρουκτοφουρανοσιδάσης) που η δραστηριότητά τους δεν παρεμποδίζεται από τις υψηλές συγκεντρώσεις αλκαλοειδών.



Ο Δευτερογενής Μεταβολισμός Επιδέχεται Πολύπλοκη Ρύθμιση 1/3

- Η επαγωγή της σύνθεσης ορισμένων τουλάχιστον δευτερογενών μεταβολιτών φαίνεται ότι αποτελεί μια γενικευμένη αντίδραση των φυτών σε κάθε είδους καταπόνηση, βιοτική ή αβιοτική ή και σε συνδυασμό τους.
- Η συγκέντρωση κάθε δευτερογενούς μεταβολίτη σε ένα φυτικό οργανισμό είναι το αποτέλεσμα της δυναμικής ισορροπίας μεταξύ σύνθεσης, αποθήκευσης και αποδόμησης. Ο χρόνος ημιζωής των περισσότερων μορίων του είδους αυτού είναι μεταξύ 6 και 24 ωρών.



Ο Δευτερογενής Μεταβολισμός Επιδέχεται Πολύπλοκη Ρύθμιση 2/3

- Ο έλεγχος των βιοσυνθετικών οδών των δευτερογενών μεταβολιτών επιτελείται τόσο σε μεταγραφικό, όσο και μέτα-μεταγραφικό επίπεδο.
- Τα περισσότερα δεδομένα προέρχονται από τη ρύθμιση της βιοσύνθεσης των φαινολικών ενώσεων και ιδιαίτερα από το ένζυμο-κλειδί, την αμμώνιο-λυάση της φαινυλαλανίνης. Η δραστηριότητα του ενζύμου ρυθμίζεται μέσω ενός μεγάλου αριθμού παραγόντων.



Ο Δευτερογενής Μεταβολισμός Επιδέχεται Πολύπλοκη Ρύθμιση 3/3

- Εκτός όμως από το ένζυμο αυτό, ορισμένα ένζυμα που καταλύουν αντιδράσεις της οδού του σικιμικού οξέος (όπως η συνθετάση του DAHP) ή της οδού του μεβαλονικού (όπως η ρεδουκτάση του HMG-CoA) ρυθμίζονται από παράγοντες του περιβάλλοντος όπως η επάρκεια σε άζωτο, η φωτεινή ακτινοβολία, κ.λπ., αλλά και από το στάδιο ανάπτυξης του συγκεκριμένου οργάνου ή ιστού.



Οι Δευτερογενείς Δεταβολίτες Συμμετέχουν και σε άλλες Λειτουργίες 1/3

1. Εμπλέκονται ως εξειδικευμένα σήματα σε συμβιωτικές σχέσεις.
2. Προστατεύουν τους ιστούς έναντι της UV-ακτινοβολίας.
3. Επηρεάζουν την ανάπτυξη άλλων φυτών (φαινόμενο αλληλοπάθειας).
4. Παίζουν σημαντικό ρόλο στη διαδικασία αναπαραγωγής. Ορισμένες χρωστικές (κυρίως ανθοκυάνες) προσδίδουν στα άνθη τους χαρακτηριστικούς χρωματισμούς, μέσω των οποίων προσελκύονται οι επικονιαστές.



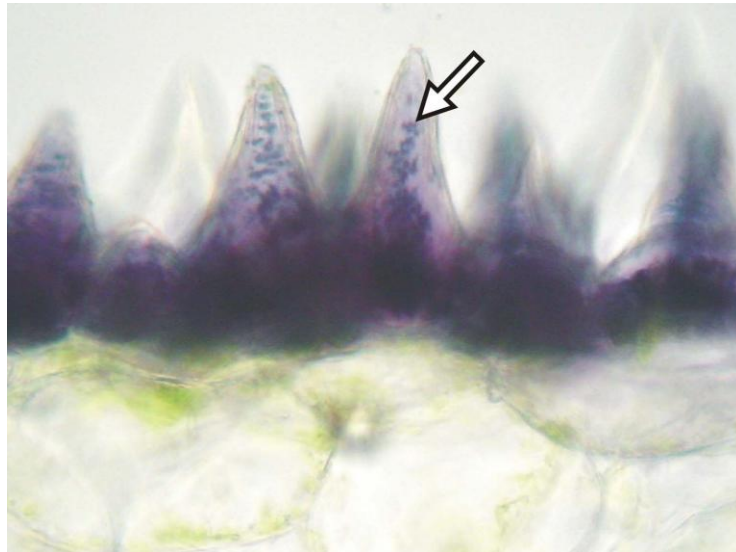
Οι Δευτερογενείς Δεταβολίτες Συμμετέχουν και σε άλλες Λειτουργίες 2/3

5. Το σαλικυλικό οξύ παίζει τον ρόλο του εξειδικευμένου σήματος το οποίο προκαλεί την έναρξη της θερμογένεσης σε ορισμένα φυτά.
6. Ορισμένα φλαβονοειδή χρησιμεύουν ως εξειδικευμένα σήματα τα οποία προσανατολίζουν την προβολή του γυρεόκοκκου προς την σπερματική βλάστη.



Οι Δευτερογενείς Δεταβολίτες Συμμετέχουν και σε άλλες Λειτουργίες 3/3

- Εγκάρσια τομή γλωσσαρίου του φυτού *Ophrys arifera*, όπως εμφανίζεται στο κοινό οπτικό μικροσκόπιο. Ο μελανός χρωματισμός του γλωσσαρίου οφείλεται σε συσσωματώματα ανθοκυανών–πρωτεϊνών (λευκό βέλος) τα οποία εντοπίζονται στα χυμοτόπια των ιδιόμορφων επιδερμικών κυττάρων.





Βιβλιογραφία 1/12

- 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.
- Ahmad S, Gordon-Weeks R, Pickett J, Ton J. 2010. Natural variation in priming of basal resistance: from evolutionary origin to agricultural exploitation. *Molecular Plant pathology* 11: 817-827.
- 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*, in press.
- Bennett, R. N. and Wallsgrave, R. M. 1994. Secondary metabolites in plant defence mechanisms. *New Phytol.* 127: 617-633.



Βιβλιογραφία 2/12

- 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.
- Bruin, J., Sabelis, M. W. and Dicke, M. 1995. Do plants tap SOS signals from their infested neighbours? *Trees* 10: 167-170.
- Bennett, R. N. and Wallsgrave, R. M. 1994. Secondary metabolites in plant defence mechanisms. *New Phytol.* 127: 617-633.



Βιβλιογραφία 3/12

- 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.
- Bruin, J., Sabelis, M. W. and Dicke, M. 1995. Do plants tap SOS signals from their infested neighbours? *Trees* 10: 167-170.
- Bryant JP, Chapin FS III, Klein DR. 1983. Carbon/Nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357-368.



Βιβλιογραφία 4/12

- Cardoso, C., Ruyter-Spira, C., Bouwmeester H.J. 2011. Strigolactones and root infestation by plant-parasitic *Striga*, *Orobanche* and *Phelipanche* spp. *Plant Science* 180: 414-420.
- Coley, P., Bryant, J. and Chapin III, F. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895–899.
- Conrath U. 2011. Molecular aspects of defence priming. *Trends in Plant Science* 16: 524-531.
- 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



Βιβλιογραφία 5/12

- Fahn, A. 1988. Secretory tissues in vascular plants. *New Phytol.* 108: 229-257.
- Felton GW, Tumlinson JH. 2008. Plant-insect dialogs: complex interactions at the plant-insect interface. *Current Opinion in Plant Biology* 11: 457-463.
- Hagel JM, Yeung EC, Facchini PJ. 2008. Got milk? The secret life of laticifers. *Trends in Plant Science* 13: 631-639.
- Hammerschmidt R. 2009. Systemic acquired resistance. *Advances in Botanical research* 51: 174-222.
- Hawes, M.C., Curlango-Rivera, G., Wen, F., White, G.J., VanEtten, H.D., Xiong, Z. 2011. Extracellular DNA: The tip of root defences? *Plant Science* 180: 741-745.
- Heil M. and Bostock R.M. 2002. Induced systemic resistance (ISR) against pathogens in the context of induced plant defences. *Annals Bot.* 89: 503-512.



Βιβλιογραφία 6/12

- Heil M. 2008. Indirect defence via tritrophic interactions. *New Phytologist* 178: 41-61.
- Heil M, Ton J. 2008. Long-distance signaling in plant defence. *Trends in Plant Science* 13: 264-272.
- Higaki T, Kurusu T, Hasezawa S, Kuchitsu K. 2011. Dynamic intracellular reorganization of cytoskeletons and the vacuole in defense responses and hypersensitive cell death in plants. *Journal of Plant research* 124: 315-324.
- 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.
- Jones JDG, Dangl JL. 2006. The plant immune system. *Nature* 444: 323-329.



Βιβλιογραφία 7/12

- Kazan K, Manners JM. 2008. Jasmonate signaling: toward an integrated view. *Plant Physiology* 146: 1459-1468.
- Kazan K, Manners JM. 2011. The interplay between light and jasmonate signaling during defence and development. *Journal of Experimental Botany* 62: 4087-4100
- Kerstiens, G. 1996. Signalling across the divide: a wide perspective of cuticular structure-function relationships. *Trends Plant Sci.* 1: 125-129.
- Kessler A. and Baldwin I.T. 2002. Plant responses to insect herbivory: The emerging molecular analysis. *Annu. Rev. Plant Biol.* 53: 299-329.
- Kessler A., and Heil M. 2011. The multiple faces of indirect defences and their agents of natural selection. *Functional Ecology* 25: 348-357.



Βιβλιογραφία 8/12

- Keyes, W.J. Taylor J.V. Apkarian R.P. and Lynn D.G. 2001. Dancing together. Social controls in parasitic plant development. *Plant Physiology* 127: 1508-1512.
- Kolattukudi, P. E. 1980. Biopolyester membranes of plants: cutin and suberin. *Science* 208: 990-999.
- Konno K. 2011. Plant latex and other exudates as plant defense systems: Roles of various defense chemicals and proteins contained therein. *Phytochemistry* 72: 1510-1530.
- Ma W. 2011. Roles of Ca²⁺ and cyclic nucleotide gated channel in plant innate immunity. *Plant Science* 181: 342-346.
- McKey D. 1974. Adaptive patterns in alkaloid physiology. *American Naturalist* 108: 305-320.
- Nanda AK, Andrio E, marino D, Pauly N, Dunand C. 2010. Reactive oxygen species during plant-microorganism early interactions. *Journal of Interactive Plant Biology* 52: 195-204.



Βιβλιογραφία 9/12

- Oliver RP, Solomon PS. 2010. New developments in pathogenicity and virulence of necrotrophs. *Current Opinion in Plant Biology*. 13: 415-419.
- Press, M.C. and Phoenix, G.K. 2005. Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist* 166: 737-751.
- Salminen J-P., and Karonen M. 2011. Chemical ecology of tannins and other phenolics: we need a change in approach. *Functional Ecology* 25: 325-338.
- Schroeder, F. 1998. Induced chemical defences in plants. *Angew. Chem. Int. Ed.* 37: 1213-1216.
- Segonzac C, Zipfel C. 2011. Activation of plant pattern-recognition receptors by bacteria. *Current opinion in Microbiology* 14: 54-61.
- Shah J. 2009. Plants under attack: systemic signals in defence. *Current Opinion in Plant Biology* 12: 459-464.



Βιβλιογραφία 10/12

- Svoboda J, Boland W. 2010. Plant defence elicitors: Analogues of jasmonoyl-isoleucine conjugate. *Phytochemistry* 71: 1445-1449
- Takemoto, D., Jones, D.A., Hardham, A.R. 2003. GFP-tagging of cell components reveals the dynamics of subcellular reorganization in response to infection of Arabidopsis by oomycete pathogens. *The Plant Journal* 33: 775-792.
- Tena G, Boudsocq M, and Sheen J. 2011. Protein kinase signaling networks in plant innate immunity. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 519-529.
- Wagner, G. J. 1991. Secreting glandular trichomes: More than just hairs. *Plant Physiol.* 96: 675-679.
- Weaver, L. M. and Herrmann, K. M. 1997. Dynamics of the shikimate pathway in plants. *Trends Plant Sci.* 2: 346- 351.



Βιβλιογραφία 11/12

- Verhage A, van Wees SCM, Pieterse CMJ. 2010. Plant immunity: It's the hormones talking, but what do they say? *Plant Physiology* 154: 536-540.
- Vlot AC, Dempsey D'MA, Klessig DF. 2009. Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease. *Annual review of Phytopathology* 47: 177-206.
- Vranova, V., Rejsek, K., Skene K.R. and Formanek P. 2011. Non-protein amino acids: plant, soil and ecosystem interactions. *Plant Soil* 342: 31-48.
- Yoder, J.I., Scholes, J.D. 2010. Host plant resistance to parasitic weeds; recent progress and bottlenecks. *Current Opinion in Plant Biology* 13: 478-484.
- Yoneyama, K., Awad, A.A., Xie, X., Yoneyama, K., Takeuchi, Y. 2010. Strigolactones as germination stimulants for root parasitic plants. *Plant and Cell*



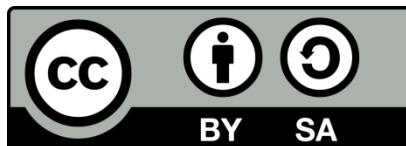
Βιβλιογραφία 12/12

- Physiology 51: 1095-1103.
- Zagrobelny M, Moller BL. 2011. Cyanogenic glucosides in the biological warfare between plants and insects: The Burnet moth-Birdsfoot trefoil model system. *Phytochemistry* 72: 1585-1592.
- Zeng W, Melotto M, He SY. 2010. Plant stomata: a checkpoint of host immunity and pathogen virulence. *Current opinion in Biotechnology* 21: 599-603.
- Zhang J, Zhou J-M. 2010. Plant immunity triggered by microbial molecular signatures. *Molecular Plant* 1-11.



Άδειες Χρήσης

- Το παρόν εκπαιδευτικό υλικό υπόκειται σε άδειες χρήσης Creative Commons.
- Για εκπαιδευτικό υλικό, όπως εικόνες, που υπόκειται σε άλλου τύπου άδεια χρήσης, η άδεια χρήσης αναφέρεται ρητώς.





Χρηματοδότηση

- Το παρόν εκπαιδευτικό υλικό έχει αναπτυχθεί στο πλαίσιο του εκπαιδευτικού έργου του διδάσκοντα.
- Το έργο «**Ανοικτά Ακαδημαϊκά Μαθήματα Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών**» έχει χρηματοδοτήσει μόνο την αναδιαμόρφωση του εκπαιδευτικού υλικού.
- Το έργο υλοποιείται στο πλαίσιο του Επιχειρησιακού Προγράμματος «Εκπαίδευση και Δια Βίου Μάθηση» και συγχρηματοδοτείται από την Ευρωπαϊκή Ένωση (Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο) και από εθνικούς πόρους.



Ευρωπαϊκή Ένωση
Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο



ΕΠΙΧΕΙΡΗΣΙΑΚΟ ΠΡΟΓΡΑΜΜΑ
ΕΚΠΑΙΔΕΥΣΗ ΚΑΙ ΔΙΑ ΒΙΟΥ ΜΑΘΗΣΗ
επένδυση στην κοινωνία της γνώσης
ΥΠΟΥΡΓΕΙΟ ΠΑΙΔΕΙΑΣ ΚΑΙ ΘΡΗΣΚΕΥΜΑΤΩΝ
ΕΙΔΙΚΗ ΥΠΗΡΕΣΙΑ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗΣ

Με τη συγχρηματοδότηση της Ελλάδας και της Ευρωπαϊκής Ένωσης



ΕΣΠΑ
2007-2013
πρόγραμμα για την ανάπτυξη
ΕΥΡΩΠΑΪΚΟ ΚΟΙΝΩΝΙΚΟ ΤΑΜΕΙΟ



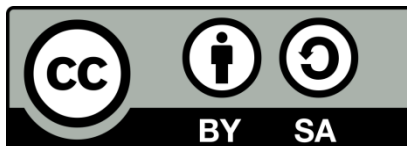
Σημείωμα Αναφοράς

Copyright Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών 2014. Τμήμα Επιστήμης Φυτικής Παραγωγής, Γεώργιος Καραμπουρνιώτης/ Γεώργιος Λιακόπουλος. «Φυσιολογία Καταπονήσεων των Φυτών». Έκδοση: 1.0. Αθήνα 2014. Διαθέσιμο από τη δικτυακή διεύθυνση: <https://mediasrv.aua.gr/eclass/courses/OCDCS100/>



Σημείωμα Αδειοδότησης

Το παρόν υλικό διατίθεται με τους όρους της άδειας χρήσης Creative Commons Αναφορά, Παρόμοια Διανομή 4.0 [1] ή μεταγενέστερη, Διεθνής Έκδοση. Εξαιρούνται τα αυτοτελή έργα τρίτων, π.χ. φωτογραφίες, διαγράμματα κ.λ.π., τα οποία εμπεριέχονται σε αυτό και τα οποία αναφέρονται μαζί με τους όρους χρήσης τους στο «Σημείωμα Χρήσης Έργων Τρίτων».



Η άδεια αυτή ανήκει στις άδειες που ακολουθούν τις προδιαγραφές του Ορισμού Ανοικτής Γνώσης [2], είναι ανοικτό πολιτιστικό έργο [3] και για το λόγο αυτό αποτελεί ανοικτό περιεχόμενο [4].

[1] <http://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>

[2] <http://opendefinition.org/okd/ellinika/>

[3] <http://freedomdefined.org/Definition/EI>

[4] <http://opendefinition.org/buttons/>



Διατήρηση Σημειωμάτων

Οποιαδήποτε αναπαραγωγή ή διασκευή του υλικού θα πρέπει να συμπεριλαμβάνει:

- το Σημείωμα Αναφοράς
 - το Σημείωμα Αδειοδότησης
 - τη δήλωση Διατήρησης Σημειωμάτων
 - το Σημείωμα Χρήσης Έργων Τρίτων (εφόσον υπάρχει)
- μαζί με τους συνοδευόμενους υπερσυνδέσμους.