



ΓΕΩΠΟΝΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ

AGRICULTURAL UNIVERSITY OF ATHENS

Φυσιολογία Καταπονήσεων των Φυτών

Ενότητα 15:

Βιοτεχνολογικές Προσεγγίσεις
και Εφαρμογές, 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 1/3

- Ορισμοί και έννοιες της αλληλεπίδρασης παραγόντων καταπόνησης.
- Μελέτη της αλληλεπίδρασης παραγόντων καταπόνησης.
- Πως τα φυτά χρησιμοποιούν με το βέλτιστο τρόπο τους διαθέσιμους αναπτυξιακούς πόρους.
- Τι είναι η βελτιστοποίηση στον επιμερισμό των πόρων, η αντισταθμιστική κατανομή, ο νόμος του ελαχίστου του Liebig και η θεωρία της αντιστάθμισης.
- Γονιδιακή έκφραση και αλληλεπίδραση παραγόντων καταπόνησης.



Μαθησιακοί Στόχοι 2/3

- Πως καταλαβαίνουμε εάν μια αλληλεπίδραση είναι ανταγωνιστική ή συνεργιστική. Τι είναι η διασταυρούμενη ανθεκτικότητα.
- Πως το αμυντικό δυναμικό των φυτών επηρεάζεται από το αβιοτικό περιβάλλον.
- Πως η βιοτεχνολογία σχετίζεται με τη φυσιολογία καταπονήσεων.
- Τι απαιτείται σε επίπεδο γονιδίων ώστε να δημιουργηθεί μια ποικιλία ανθεκτική σε καταπονήσεις.



Μαθησιακοί Στόχοι 3/3

- Γιατί η αλλαγή ενός και μόνο γονιδίου δεν οδηγεί απαραίτητα σε αυξημένη ανθεκτικότητα έναντι ενός παράγοντα καταπόνησης.
- Πως χρησιμοποιούνται τα ρυθμιστικά στοιχεία του γονιδιώματος στην ανάπτυξη ανθεκτικότητας.
- Πως τα φυτά υπερσυσσωρευτές μπορούν να χρησιμοποιηθούν στη φυτοαποκατάσταση και τη φυτοεξόρυξη.
- Πως τα φυτά μπορούν να χρησιμοποιηθούν για την παραγωγή χρήσιμων δευτερογενών μεταβολιτών Οι μαθησιακοί στόχοι της τρίτης ενότητας.



Λέξεις Κλειδιά 1/3

- αλληλεπίδραση παραγόντων καταπόνησης
- βελτιστοποίηση επιμερισμού των πόρων
- αναπτυξιακοί πόροι, νόμος του ελαχίστου του Liebig
- θεωρία της αντιστάθμισης
- κέρδος σε άνθρακα
- Ωσμοτίνη
- γονιδιακή έκφραση
- συνεργισμός, ανταγωνισμός
- διασταυρούμενη ανθεκτικότητα
- Βιοτεχνολογία



Λέξεις Κλειδιά 2/3

- Ανθεκτικότητα
- βελτίωση φυτών
- γενετικά τροποποιημένα φυτά
- καλλιεργούμενες ποικιλίες
- μεταγραφικοί παράγοντες
- πρωτεΐνες διαβίβασης σήματος
- ρυθμιστικά στοιχεία μεταγραφής
- πολλαπλή ανθεκτικότητα
- γονίδια αμολυσματικότητας
- Άμυνα



Λέξεις Κλειδιά 3/3

- αμυντικοί μηχανισμοί
- παρασιτικά φυτά
- Παθογόνα
- φυτά-υπερσυσσωρευτές
- Φυτοαποκατάσταση
- Φυτοεξόρυξη
- δευτερογενείς μεταβολίτες
- Φαρμακευτική
- Βιοαντιδραστήρες



Στόχος της Βιοτεχνολογίας 1/4

- Ένας από τους στόχους της βιοτεχνολογίας είναι η ανάπτυξη ανθεκτικών ποικιλιών έναντι παραγόντων καταπόνησης.
 - Η αντιμετώπιση ενός παράγοντα καταπόνησης απαιτεί τη **συντονισμένη συνεργασία πολλών διαφορετικών γονιδίων** των οποίων η έκφραση ρυθμίζεται από διαφορετικούς εξωτερικούς παράγοντες, μέσω των κατάλληλων κάθε φορά κυτταρικών αισθητήρων.
 - Επομένως δεν πρέπει να φαίνεται παράδοξο το γεγονός ότι η υπερέκφραση **ενός** συγκεκριμένου και **μόνο γονιδίου** δεν οδηγεί απαραίτητα και σε αυξημένη ανθεκτικότητα έναντι των παραγόντων καταπόνησης.



Στόχος της Βιοτεχνολογίας 2/4

- Ένας από τους στόχους της βιοτεχνολογίας είναι η ανάπτυξη ανθεκτικών ποικιλιών έναντι παραγόντων καταπόνησης.
 - Ιδιαίτερο ενδιαφέρον για την αποκρυπτογράφηση των πολύπλοκων μονοπατιών αλληλεπίδρασης φυτικού οργανισμού και περιβάλλοντος σε μοριακό επίπεδο αλλά και την ανάπτυξη επιτυχημένων βιοτεχνολογικών εφαρμογών παρουσιάζει η μελέτη των **μεταγραφικών παραγόντων**.
 - Οι ρυθμιστικές αυτές πρωτεΐνες συμμετέχουν στη **διαβίβαση σήματος** από τους αισθητήρες των ερεθισμάτων και συντονίζουν την έκφραση ομάδων γονιδίων των οποίων τα προϊόντα σχετίζονται με τον **εγκλιματισμό** έναντι αντίστοιχων παραγόντων καταπόνησης.



Στόχος της Βιοτεχνολογίας 3/4

- Ένας από τους στόχους της βιοτεχνολογίας είναι η ανάπτυξη ανθεκτικών ποικιλιών έναντι παραγόντων καταπόνησης.
 - Η ύπαρξη συντηρημένων χαρακτήρων σε γονίδια τα οποία επάγονται σε συνθήκες καταπόνησης δίδει τη δυνατότητα βελτίωσης της ανθεκτικότητας των φυτών με μεθόδους ανασυνδυασμένου DNA.
 - Με κατάλληλους γενετικούς χειρισμούς των **ρυθμιστικών στοιχείων** του γονιδιώματος και μεταφορά γονιδίων μεταξύ -ακόμα και εντελώς διαφορετικών μεταξύ τους- φυτών είναι δυνατή η απόκτηση ποικιλιών με **επιθυμητά χαρακτηριστικά**



Στόχος της Βιοτεχνολογίας 4/4

- Ένας από τους στόχους της βιοτεχνολογίας είναι η ανάπτυξη ανθεκτικών ποικιλιών έναντι παραγόντων καταπόνησης.
 - Σε πολλές περιπτώσεις η έκφραση τέτοιου είδους γονιδίων στα φυτικά κύτταρα **προσέδωσε αυξημένη ανθεκτικότητα** σε αυτά. Ωστόσο σε άλλες περιπτώσεις **δεν επηρέασε την ανθεκτικότητα** των φυτών έναντι του παράγοντα καταπόνησης.
 - Στο σημείο αυτό θα πρέπει να ληφθεί υπόψη ότι ο **επιμερισμός των πόρων** προς την άμυνα, μέσω ενός νέου γονιδίου, απαιτεί ποσά ενέργειας τα οποία αναγκαστικά θα οδηγήσουν σε **πτώση της παραγωγικότητας**.



Ανάπτυξη ανθεκτικών ποικιλιών έναντι παραγόντων καταπόνησης 1/4

- Παραδείγματα

- Η **υπερέκφραση της πρωτεΐνης DREB1/CBF** στο *Arabidopsis* οδήγησε στην έκφραση **40 και πλέον γονιδίων** των οποίων η έκφραση επάγεται σε συνθήκες καταπόνησης, με αποτέλεσμα την **απόκτηση πολλαπλής ανθεκτικότητας** έναντι υδατικής καταπόνησης, υψηλής αλατότητας και παγετού.



Ανάπτυξη ανθεκτικών ποικιλιών έναντι παραγόντων καταπόνησης 2/4

● Παραδείγματα

- Η μεταφορά των **ρυθμιστικών γονιδίων HDG11** (στον καπνό) και **HRD** (στο ρύζι) οδήγησαν στη δημιουργία φυτών με **αυξημένη ανθεκτικότητα στην ξηρασία** μέσω αλλαγών στην αρχιτεκτονική του ριζικού συστήματος, μείωσης της στοματικής πυκνότητας, σύνθεσης ABA και προλίνης, σύνθεσης μεταφορέων ιόντων και τροποποίησης της ευαισθησίας των στομάτων στο ABA.



Ανάπτυξη ανθεκτικών ποικιλιών έναντι παραγόντων καταπόνησης 3/4

- Παραδείγματα

- Η υπερέκφραση των υπομονάδων **NF-ΥΑ** και **NF-ΥΒ** του τριμερούς συμπλόκου **NF-Υ** (Nuclear Factor-Υ) στο *Arabidopsis* και στον αραβόσιτο είχε ως αποτέλεσμα **αυξημένη ανθεκτικότητα** στην ξηρασία και υψηλότερη φωτοσύνθεση και παραγωγικότητα υπό συνθήκες καταπόνησης.



Ανάπτυξη ανθεκτικών ποικιλιών έναντι παραγόντων καταπόνησης 4/4

- Παραδείγματα

- Η εισαγωγή στο σιτάρι του γονιδίου **HVA1** το οποίο κωδικοποιεί μια **πρωτεΐνη της ομάδας 3 των LEA**, είχε ως αποτέλεσμα τη δημιουργία φυτών με **αυξημένη παραγωγικότητα** και **υψηλότερη WUE** υπό συνθήκες υδατικής καταπόνησης.



Απόκτηση Ανθεκτικότητας Διαγονιδιακών Φυτών 1/2

μεταγραφικός παράγοντας	οικογένεια μεταγραφικού παράγοντα	φυτό	καταπόνηση στόχος	επίδραση στη φωτοσύνθεση υπό καταπόνηση
NtTsi1	AP2/EREBP	καπνός	αλατότητα	περιορισμός απώλειας χλωροφύλλης
AtCBF1	AP2/EREBP	τομάτα	χαμηλή θερμοκρασία	χωρίς επίδραση στη φωτοχημική απόδοση του PSII, συσσώρευση χλωροφύλλης
AtCBF1	AP2/EREBP	ρύζι	χαμηλή θερμοκρασία	χωρίς επίδραση στη φωτοχημική απόδοση του PSII
SHN	AP2/EREBP	Arabidopsis	ξηρασία	μείωση πυκνότητας στομάτων
BNCBF5 και BNCBF17	AP2/EREBP	Brassica napus	παγετός	αύξηση αφομοίωσης CO ₂ , αύξηση φωτοχημικής απόδοσης του PSII
AtCBF3	AP2/EREBP	ρύζι	ξηρασία/ αλατότητα/ χαμηλή θερμοκρασία	αύξηση φωτοχημικής απόδοσης του PSII
CaPF1	AP2/EREBP	πέυκο	οξειδωτική καταπόνηση	περιορισμός απώλε ας χλωροφύλλης
TaERF1	AP2/EREBP	καπνός	αλατότητα	συσσώρευση χλωροφύλλης
JcERF	AP2/EREBP	Arabidopsis	αλατότητα/ παγετός	συσσώρευση χλωροφύλλης
HvCBF4	AP2/EREBP	ρύζι	ξηρασία/ αλατότητα/ χαμηλή θερμοκρασία	αύξηση φωτοχημικής απόδοσης του PSII

- Απόκτηση ανθεκτικότητας διαγονιδιακών φυτών σε συγκεκριμένους παράγοντες καταπόνησης μέσω μόνιμης (υπερ)έκφρασης μεταγραφικών παραγόντων.



Απόκτηση Ανθεκτικότητας Διαγονιδιακών Φυτών 2/2

μεταγραφικός παράγοντας	οικογένεια μεταγραφικού παράγοντα	φυτό	καταπόνηση στόχος	επίδραση στη φωτοσύνθεση υπό καταπόνηση
NtOPBP1	AP2/EREBP	καπνός	αλατότητα	περιορισμός απώλειας χλωροφύλλης
AtHRD	AP2/EREBP	ρύζι	ξηρασία/ αλατότητα	μείωση αγωγιμότητας των στομάτων, αύξηση αφομοίωσης CO ₂ και φωτοσυνθετικής απόδοσης
GhDREB1	AP2/EREBP	καπνός	χαμηλή θερμοκρασία	αύξηση αφομοίωσης CO ₂ , αύξηση φωτοχημικής απόδοσης του PSII
AtABP9	bZIP	<i>Arabidopsis</i>	ξηρασία/ θερμική καταπόνηση	αύξηση ικανότητας αφομοίωσης CO ₂
SNAC1	NAC	ρύζι	ξηρασία/ αλατότητα	διατήρηση αφομοίωσης CO ₂ , μείωση απώλειας νερού
AtNFXL1	NF-X1	<i>Arabidopsis</i>	αλατότητα	αύξηση φωτοχημικής απόδοσης του PSII
AtNF-YB1	NF-Y (HAP)	<i>Arabidopsis</i>	ξηρασία	αύξηση δυναμικού νερού, αύξηση αφομοίωσης CO ₂
ZmNF-YB2	NF-Y (HAP)	αραβόσιτος	ξηρασία	Συσσωρευση χλωροφύλλης, αύξηση αφομοίωσης CO ₂ , αύξηση αγωγιμότητας των στομάτων
GmSCOF-1	C ₂ H ₂ zinc finger	καπνός	χαμηλή θερμοκρασία	ταχύτερη ανάκαμψη επιπέδων χλωροφύλλης
OsMY B4	MYB	<i>Arabidopsis</i>	χαμηλή θερμοκρασία/παγετός	αύξηση σταθερότητας PSII, ανθεκτικότητα στη φωτοπαρεμπόδιση

- Απόκτηση ανθεκτικότητας διαγονιδιακών φυτών σε συγκεκριμένους παράγοντες καταπόνησης μέσω μόνιμης (υπερ)έκφρασης μεταγραφικών παραγόντων.



Ανάπτυξη Ανθεκτικών Ποικιλιών Έναντι Παραγόντων Καταπόνησης 1/7

- Η δημιουργία καλλιεργουμένων φυτών **ανθεκτικών σε παθογόνα, εχθρούς και παρασιτικά φυτά** απαιτεί εκτεταμένη μελέτη των γονιδίων και των αντίστοιχων προϊόντων τους τα οποία σχετίζονται με τη λειτουργία **αμυντικών μηχανισμών**.



Ανάπτυξη Ανθεκτικών Ποικιλιών Έναντι Παραγόντων Καταπόνησης 2/7

- Η δημιουργία καλλιεργουμένων φυτών **ανθεκτικών σε παθογόνα, εχθρούς και παρασιτικά φυτά** απαιτεί εκτεταμένη μελέτη των γονιδίων και των αντίστοιχων προϊόντων τους τα οποία σχετίζονται με τη λειτουργία **αμυντικών μηχανισμών**.
- Τα γονίδια τα οποία ενεργοποιούνται μετά την προσβολή (**R-genes**) και τα οποία προσδίδουν την **επίκτητη ανθεκτικότητα**, παρουσιάζουν ιδιαίτερο ενδιαφέρον.



Ανάπτυξη Ανθεκτικών Ποικιλιών Έναντι Παραγόντων Καταπόνησης 3/7

- Εξαιρετικό βιοτεχνολογικό ενδιαφέρον παρουσιάζει η μελέτη τόσο των **γονιδίων αμολυσματικότητας** παθογόνων, όσο και των **γονιδίων ανθεκτικότητας** των φυτών. Τα προϊόντα των **γονιδίων *avr*** αποτελούν ουσιαστικά διεγέρτες, οι οποίοι αναγνωρίζονται από το σύστημα επιτήρησης του ξενιστή.



Ανάπτυξη Ανθεκτικών Ποικιλιών Έναντι Παραγόντων Καταπόνησης 4/7

- Η μεταφορά γονιδίων τα οποία κωδικοποιούν τα ένζυμα βιοσύνθεσης του **κυανογόνου γλυκοσιδίου δουρίνης** από το σόργο στο *Arabidopsis*. Τα διαγονιδιακά φυτά είναι ικανά να συνθέτουν και να συσσωρεύουν το δευτερογενή αυτό μεταβολίτη σε συγκεντρώσεις ικανές ώστε να **προστατεύονται από ορισμένα έντομα**.



Ανάπτυξη Ανθεκτικών Ποικιλιών Έναντι Παραγόντων Καταπόνησης 5/7

- Η ενίσχυση της άμυνας έναντι παθογόνων μπορεί να πραγματοποιηθεί και μέσω κατάλληλων ουσιών οι οποίες επάγουν αμυντικούς μηχανισμούς σε διασυστηματικό επίπεδο.
- Ορισμένες από τις ουσίες αυτές, όπως το **BION** (acibenzolar-S-methyl), μπορούν να χρησιμοποιηθούν ως εμπορικά σκευάσματα και σε συνθήκες αγρού.



Ανάπτυξη Ανθεκτικών Ποικιλιών Έναντι Παραγόντων Καταπόνησης 6/7

- Τα **παρασιτικά φυτά** *Cuscuta* sp. και *Orobanche* sp. σε σοβαρές περιπτώσεις μπορεί να προκαλέσουν σημαντική μείωση της παραγωγής.
- Το **βαμβάκι** μπορεί να χρησιμοποιηθεί ως **‘φυτοπαγίδα’**, αφού μέσω της **στριγκόλης** μπορεί να προκαλέσει τη **βλάστηση των σπερμάτων** του *Striga* sp. σε έναν αγρό, **χωρίς να υπάρχει κίνδυνος να γίνει ξενιστής**.



Ανάπτυξη Ανθεκτικών Ποικιλιών Έναντι Παραγόντων Καταπόνησης 7/7

- Γίνονται προσπάθειες να παραχθούν με χημική σύνθεση **ενώσεις ανάλογης δομής** και δραστικότητας προς τη **στριγγόλη** με σκοπό τη βλάστηση των σπερμάτων των παρασιτικών φυτών ώστε κατά την επόμενη καλλιεργητική περίοδο ο αγρός να είναι περισσότερο **‘καθαρός’** για την **καλλιέργεια ευαίσθητων φυτών-ξενιστών** (π.χ. σόργου).



Άλλοι στόχοι της Βιοτεχνολογίας 1/6

Τα Φυτά ως Μηχανικοί Περιβάλλοντος και ως Χημικοί Μηχανικοί.

- Στη χρήση **φυτών-υπερσυσσωρευτών** βαρέων μετάλλων με σκοπό την αποκατάσταση διαταραγμένων και επιβαρυμένων με βαρέα μέταλλα περιοχών (**φυτοαποκατάσταση**), καθώς και στην εξόρυξη επιλεγμένων μετάλλων (**φυτοεξόρυξη**).



Άλλοι στόχοι της Βιοτεχνολογίας 2/6

Τα Φυτά ως Μηχανικοί Περιβάλλοντος και ως Χημικοί Μηχανικοί.

- Στη παραγωγή **δευτερογενών μεταβολιτών** και υλικών φυτικής προέλευσης με ιδιαίτερα χαρακτηριστικά.
 - Το ενδιαφέρον για τα προϊόντα του δευτερογενούς μεταβολισμού (αναφέρονται και ως **φυτικά φυσικά προϊόντα**) δεν εξαντλείται μόνο στο πεδίο της βασικής έρευνας.



Άλλοι στόχοι της Βιοτεχνολογίας 3/6

Τα Φυτά ως Μηχανικοί Περιβάλλοντος και ως Χημικοί Μηχανικοί.

- Στη παραγωγή **δευτερογενών μεταβολιτών** και υλικών φυτικής προέλευσης με ιδιαίτερα χαρακτηριστικά.
 - Επεκτείνεται κυρίως στον τομέα των βιοτεχνολογικών εφαρμογών, αφού χρησιμοποιούνται είτε ως πρώτες ύλες είτε ως συστατικά στη **φαρμακευτική**, την **κοσμετολογία**, την **υφαντουργία**, τη **χρωματουργία**, την **ελαιουργία**, στον τομέα των **πολυμερών** και αλλού.



Άλλοι στόχοι της Βιοτεχνολογίας 4/6

Τα Φυτά ως Μηχανικοί Περιβάλλοντος και ως Χημικοί Μηχανικοί.

- Στη παραγωγή **δευτερογενών μεταβολιτών** και υλικών φυτικής προέλευσης με ιδιαίτερα χαρακτηριστικά.
 - **Σύνθεση και συσσώρευση** δευτερογενών μεταβολιτών είναι δυνατό να πραγματοποιηθεί και *in vitro*, σε καλλιέργειες **φυτικών κυττάρων** ή **κάλλων**.



Άλλοι στόχοι της Βιοτεχνολογίας 5/6

Τα Φυτά ως Μηχανικοί Περιβάλλοντος και ως Χημικοί Μηχανικοί.

- Στη παραγωγή **δευτερογενών μεταβολιτών** και υλικών φυτικής προέλευσης με ιδιαίτερα χαρακτηριστικά.
 - Το φαρμακευτικό φυτό *Catharanthus roseus* το οποίο παράγει βιοδραστικές ουσίες σε **βιοαντιδραστήρες**, κυρίως της ομάδας των **αλκαλοειδών**. Ορισμένες από αυτές, όπως η **βινβλαστίνη** και η **βινκριστίνη** αποτελούν αποτελεσματικούς **αντικαρκινικούς παράγοντες**.



Άλλοι στόχοι της Βιοτεχνολογίας 6/6

Τα Φυτά ως Μηχανικοί Περιβάλλοντος και ως Χημικοί Μηχανικοί.

- Στη παραγωγή **δευτερογενών μεταβολιτών** και υλικών φυτικής προέλευσης με ιδιαίτερα χαρακτηριστικά.
 - Το πράσινο μονοκύτταρο φύκος *Dunalliella salina* επιβιώνει σε συνθήκες υψηλής αλατότητας, ακόμη και μεταξύ των κρυστάλλων αλατιού που σχηματίζονται στις αλυκές. Ως συμβατό οσμωλύτη συνθέτει **γλυκερίνη**, ενώ επίσης συσσωρεύει **β-καροτένιο** σε υψηλές συγκεντρώσεις. Και οι δύο αυτές ουσίες που παράγει **απομονώνονται** και **αξιοποιούνται εμπορικά**.



Βιβλιογραφία 1/3

- Basra A. S. and Basra R. K. (eds) 1997. Mechanisms of Environmental Stress Resistance in Plants. Harwood Academic Publishers. Amsterdam.
- Chrispeels, M. J. and Sadava, D. E. 1994. Plants, genes and agriculture. Jones and Bartlett publ. Boston.
- Lambers H., Stuart Chapin III F. and Pons T. L. 1998. Plant Physiological Ecology. Springer, N.Y.
- Larcher W. 1995. Physiological Plant Ecology. Springer. Berlin.
- 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.



Βιβλιογραφία 2/3

- 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.
- Close DC, McArthur C. 2002. Rethinking the role of many plant phenolics -protection from photodamage not herbivores? *Oikos* 99: 166-172.
- Haukioja E, Ossipov V, Koricheva J, Honkanen T, Larsson S, Lempa K (1998) Biosynthetic origin of carbon-based secondary compounds: cause of variable responses of woody plants to fertilization? *Chemoecology* 8:133-139.



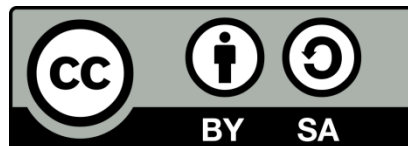
Βιβλιογραφία 3/3

- Herms, D. A. and Mattson, W. J. 1992. The dilemma of plants: To grow or defend. *Quart. Rev. Biol.* 67: 283-335.
- Mittler, R. 2006. Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in Plant Science* 11: 15-19.
- Saibo, N.J.M., Lourenço, T., Oliveira, M.M. 2009. Transcription factors and regulation of photosynthetic and related metabolism under environmental stresses. *Annals of Botany*, 103: 609-623
- 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.



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



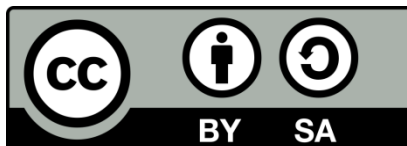
Σημείωμα Αναφοράς

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.