



ΓΕΩΠΟΝΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ

AGRICULTURAL UNIVERSITY OF ATHENS

Φυσιολογία Καταπονήσεων των Φυτών

Ενότητα 13:

Η Άμυνα των Φυτών Έναντι
Βιοτικών Παραγόντων
Καταπόνησης (3/5), 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 1/16

- Η επαγόμενη άμυνα προτάσσει την ύστατη-και αποτελεσματική-αντίσταση: **Επαγόμενη άμυνα έναντι παθογόνων.**
- Η διαδικασία προσβολής, αποικισμού και αναπαραγωγής του παθογόνου ονομάζεται παθογένεση. Στα φυσικά οικοσυστήματα, μόνο ένα μικρό ποσοστό προσβολών παθογόνων προκαλεί τελικά παθογενείς καταστάσεις στα φυτά-ξενιστές. Οι κυριότεροι λόγοι για τους οποίους τα περισσότερα παθογόνα αποτυγχάνουν τελικά να προκαλέσουν νοσηρές καταστάσεις είναι οι εξής:



Επαγόμενη Άμυνα 2/16

1. Η θεμελιώδης άμυνα την οποία προτάσσουν οι φυτικοί ιστοί είναι αποτελεσματική.
2. Το φυτικό είδος το οποίο προσβάλλεται δεν εκπληρώνει τις απαιτήσεις για την υποστήριξη ή/και ολοκλήρωση του βιολογικού κύκλου του παθογόνου.



Επαγόμενη Άμυνα 3/16

3. Κατά τη διάρκεια της προσβολής οι συνθήκες του περιβάλλοντος μεταβάλλονται πριν το παθογόνο προλάβει να ξεπεράσει το κρίσιμο εκείνο στάδιο πέραν του οποίου οι δυσμενείς συνθήκες του περιβάλλοντος δεν το επηρεάζουν πλέον.
4. Στη περίπτωση αυτή και εφόσον ο ξενιστής αναγνωρίσει τη προσέγγιση του παθογόνου, ενεργοποιούνται οι μηχανισμοί της επαγόμενης άμυνας ώστε η προσβολή να περιοριστεί ή να εξαλειφτεί.



Επαγόμενη Άμυνα 4/16

- Η πλήρης ολοκλήρωση της προσβολής εξαρτάται από την ικανότητα του παθογόνου να καταστρέψει τα κύτταρα του ξενιστού πριν ακόμη προβάλλουν αντίσταση και/ή να εξουδετερώσει τους μηχανισμούς μέσω των οποίων γίνεται αντιληπτή η εισβολή.



Επαγόμενη Άμυνα 5/16

- Επομένως η προσβολή του παθογόνου είναι επιτυχής και εκδηλώνεται ασθένεια (δηλ. παρατηρείται συμβατότητα) μόνον όταν οι συνθήκες του περιβάλλοντος είναι ευνοϊκές, η θεμελιώδης άμυνα του ξενιστή ανεπαρκής, το παθογόνο δεν γίνει αντιληπτό ή/και η επαγόμενη άμυνα δεν είναι αποτελεσματική και τελικά ο ξενιστής εκπληρώνει τις απαιτήσεις του βιολογικού κύκλου του παθογόνου.



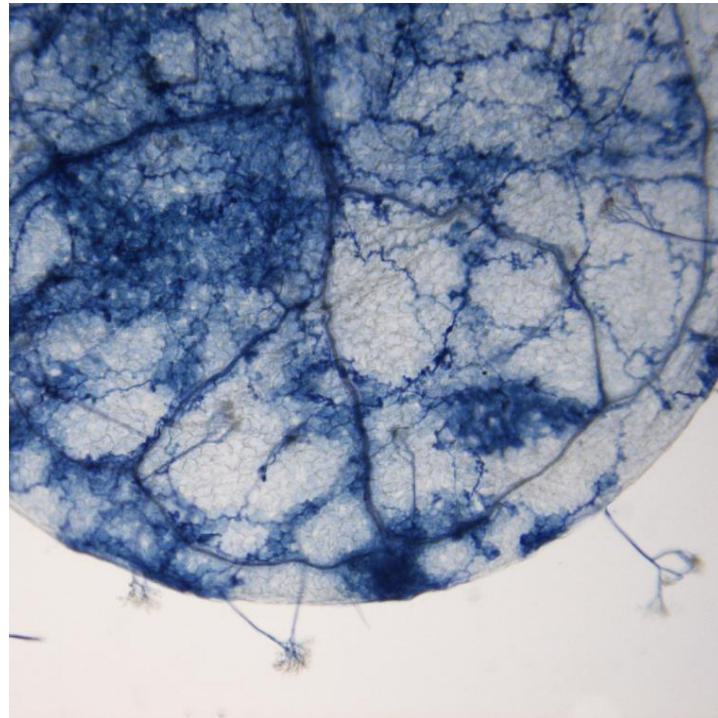
Επαγόμενη Άμυνα 6/16

- Το στέλεχος του παθογόνου το οποίο είναι ικανό να προκαλέσει παθογένεση ονομάζεται **παθογενές** ή **μολυσματικό στέλεχος**.



Συμβατότητα Παθογόνου - Ξενοιστή


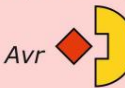


- Αλληλεπίδραση του φυτού *Arabidopsis thaliana* με τον ωομύκητα *Hyaloperonospora arabidopsidis* που οδηγεί στην ασθένεια 'περονόσπορος'.





Ικανότητα Πρόκλησης Παθογένεσης 1/2

- Η ικανότητα πρόκλησης παθογένεσης δεν εξαρτάται μόνο από το γενετικό χαρακτήρα του παθογόνου αλλά και από αυτόν του ξενιστή.

γονότυπος παθογόνου	γονότυπος ξενιστή	
	R_1	r_1
<i>Avr</i>	ασυμβατότητα παθογόνου-ξενιστή  δεν εκδηλώνεται ασθένεια	συμβατότητα παθογόνου-ξενιστή  εκδηλώνεται ασθένεια
<i>avr</i>	συμβατότητα παθογόνου-ξενιστή  εκδηλώνεται ασθένεια	συμβατότητα παθογόνου-ξενιστή  εκδηλώνεται ασθένεια

- Τα προϊόντα των γονιδίων ανθεκτικότητας R, οι πρωτεΐνες R, εκτελούν δύο κυρίως λειτουργίες: α. Παίρνουν μέρος σε μηχανισμούς διαβίβασης σήματος οι οποίοι είναι υπεύθυνοι για την ενεργοποίηση των αμυντικών μηχανισμών του ξενιστή. β. Συμμετέχουν στο μηχανισμό επιτήρησης του ξενιστή και στην αναγνώριση των διεγερτών τους οποίους παράγουν τα γονίδια *Avr* του παθογόνου.



Ικανότητα Πρόκλησης Παθογένεσης 2/2

- Η ικανότητα πρόκλησης παθογένεσης δεν εξαρτάται μόνο από το γενετικό χαρακτήρα του παθογόνου αλλά και από αυτόν του ξενιστή.

γονότυπος παθογόνου	γονότυπος ξενιστή	
	R_1	r_1
<i>Avr</i>	ασυμβατότητα παθογόνου-ξενιστή δεν εκδηλώνεται ασθένεια	συμβατότητα παθογόνου-ξενιστή εκδηλώνεται ασθένεια
<i>avr</i>	συμβατότητα παθογόνου-ξενιστή εκδηλώνεται ασθένεια	συμβατότητα παθογόνου-ξενιστή εκδηλώνεται ασθένεια

- Τα προϊόντα των μη μολυσματικών γονιδίων *Avr* των παθογόνων είναι διεγέρτες ή παράγουν προϊόντα μέσω των οποίων τα φυτικά κύτταρα αντιλαμβάνονται τη προσέγγιση των παθογόνων και ενεργοποιούν την επαγόμενη άμυνα.



Επαγόμενη Άμυνα 7/16

- Βασική προϋπόθεση για την επιτυχή και έγκαιρη ενεργοποίηση των μηχανισμών επαγόμενης άμυνας από το ανοσοποιητικό σύστημα των φυτικών κυττάρων αποτελεί η ύπαρξη ενός **συστήματος επιτήρησης ενδεχόμενων προσβολών.**
- Πράγματι, τα φυτά αντιλαμβάνονται συνήθως τη προσβολή μέσω εξειδικευμένων σημάτων, των **διεγερτών.**



Επαγόμενη Άμυνα 8/16

- Διεγέρτες οι οποίοι συνοδεύουν το λεγόμενο μοριακό πρότυπο του παθογόνου (pathogen-associated molecular pattern, PAMP).
- τελεστές (effectors) τους οποίους εκκρίνουν τα παθογόνα μέσα στα κύτταρα του ξενιστή προκειμένου να εξουδετερώσουν ή να εξασθενήσουν την πρώτη γραμμή άμυνας των κυττάρων. Σε αντίθεση με τους διεγέρτες του PAMP, οι τελεστές παρουσιάζουν τεράστια ποικιλία και εξειδίκευση, αφού κάθε παθογόνο διαθέτει το δικό του «προφίλ» τελεστών.



Επαγόμενη Άμυνα 9/16

- Μοριακά πρότυπα που συνδέονται με ζημιές (damage-associated molecular patterns, DAMPs).



Επαγόμενη Άμυνα 10/16

- Σχέση μεταξύ διεγερτών και αισθητηρίων πρωτεϊνών.

αισθητήρες	διεγέρτες		
διαμεμβρανικοί αισθητήρες (Pattern Recognition Receptors, <u>PRR</u>)	PAMPs		
ενδοκυτταρικοί αισθητήρες <u>NBS-LRR</u> (πρωτεΐνες R)		ΤΕΛΕΣΤΕΣ	
πρωτεΐνες R			DAMPs



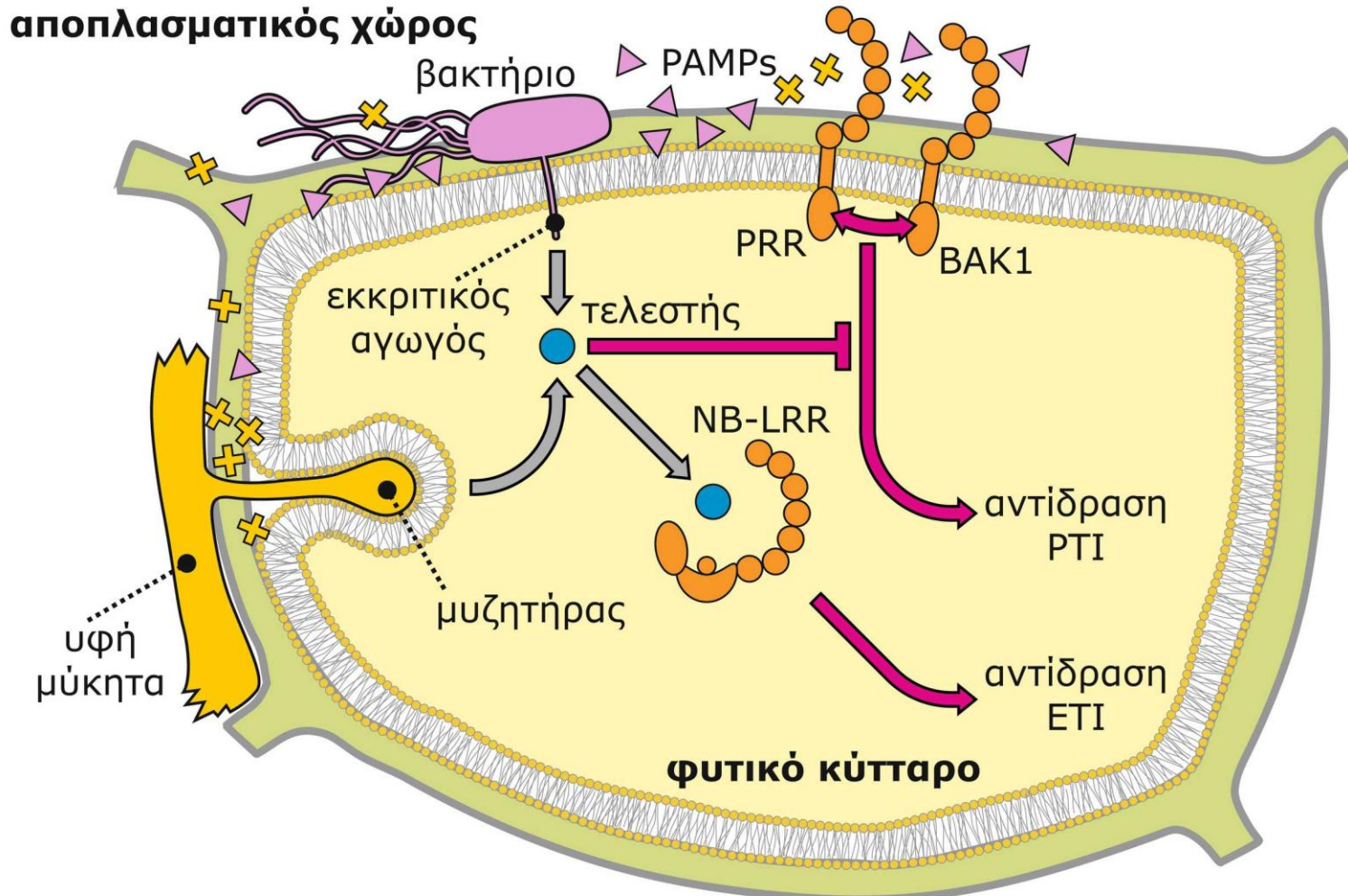
Επαγόμενη Άμυνα 11/16

- Ορισμένοι διεγέρτες που συνοδεύουν τα μοριακά πρότυπα παθογόνων (PAMPs).

βακτήρια	μύκητες	ωομύκητες
flg22	ξυλανάση	per13
elf18 (πεπτίδιο προερχόμενο από τον παράγοντα επιμήκυνσης Tu)	χιτίνη	ελισιτίνη
λιποπολυσακχαρίδια	χιτοζάνη (παράγωγο της χιτίνης)	γλυκάνη
πεπτιδογλυκάνη	εργοστερόλη	
Ax21		



Επαγόμενη Άμυνα: Το Στάδιο της Διαβίβασης Σήματος





Επαγόμενη Άμυνα: Το Στάδιο της Απάντησης 1/3

- Το ανοσοποιητικό σύστημα των φυτικών κυττάρων αναπτύσσεται σε δύο γραμμές άμυνας οι οποίες ενεργοποιούνται από τους κατάλληλους διεγέρτες.
- Η πρώτη γραμμή άμυνας ενεργοποιείται από τους διαμεμβρανικούς αισθητήρες PRR και ονομάζεται άμυνα που ενεργοποιείται από τα PAMPs (PAMP-Triggered Immunity, PTI, ή basal resistance).



Επαγόμενη Άμυνα: Το Στάδιο της Απάντησης 2/3

- Ορισμένα παθογόνα απεκκρίνουν τελεστές εντός των φυτικών κυττάρων ώστε να εξουδετερώσουν τη ΡΤΙ.
- Η αναγνώριση των διεγερτών αυτών από τις πρωτεΐνες R ενεργοποιεί τη δεύτερη γραμμή άμυνας που ονομάζεται **άμυνα που ενεργοποιείται από τελεστές (Effector-Triggered Immunity, ETI**, ή race-specific resistance).
- Η άμυνα αυτή παρουσιάζει υψηλή εξειδίκευση, δηλ. απευθύνεται σε συγκεκριμένα παθογόνα.



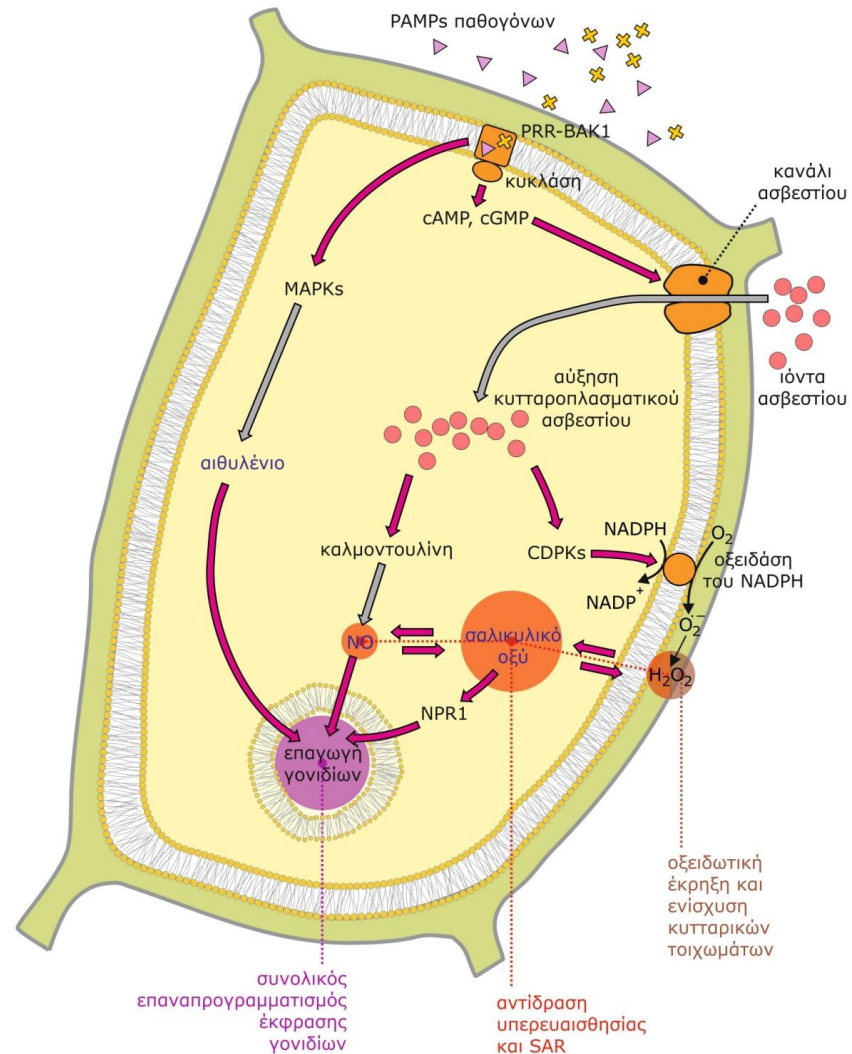
Επαγόμενη Άμυνα: Το Στάδιο της Απάντησης 3/3

- Και οι δύο γραμμές άμυνας χρησιμοποιούν συνήθως τους ίδιους μηχανισμούς για την εξουδετέρωση των παθογόνων, ωστόσο η δεύτερη είναι κατά πολύ ταχύτερη και ισχυρότερη έναντι της πρώτης.



Η Επαγόμενη Άμυνα Περιλαμβάνει 1/2

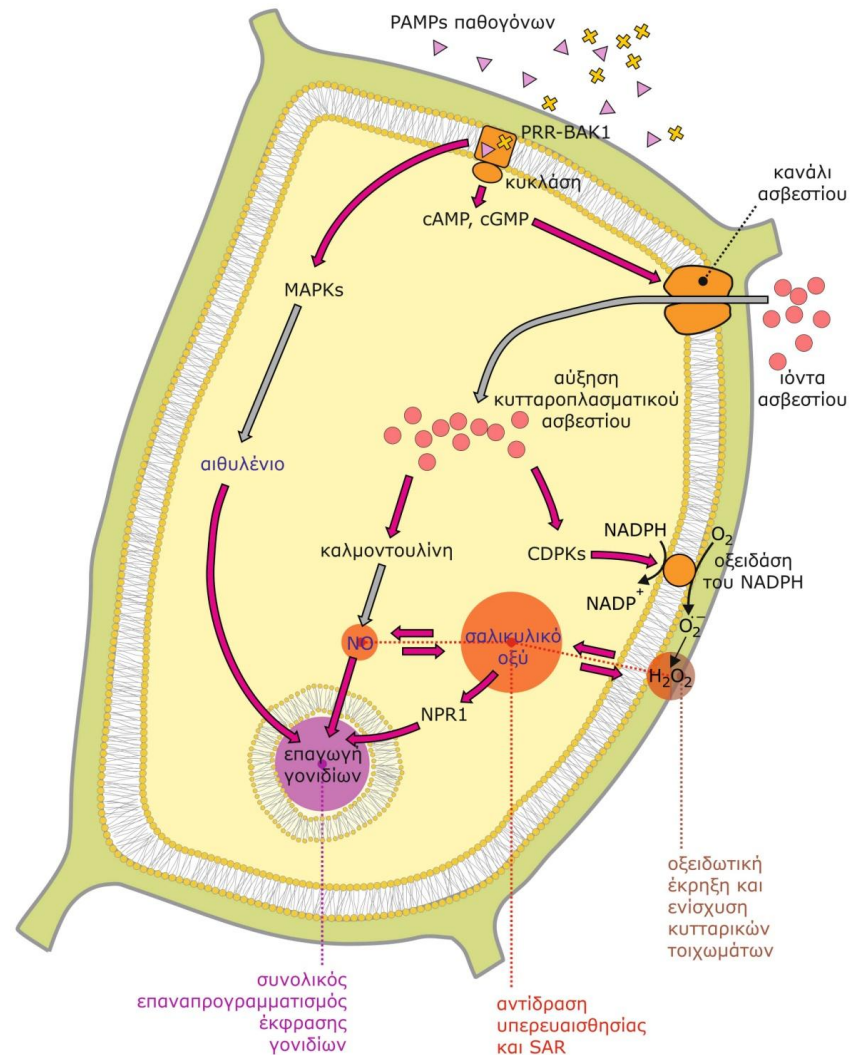
- 1) Την οξειδωτική έκρηξη.
- 2) Το συνολικό επαναπρογραμματισμό της μεταγραφής γονιδίων.
- 3) Τη σύνθεση μορίων-σημάτων συναγερμού.





Η Επαγόμενη Άμυνα Περιλαμβάνει 2/2

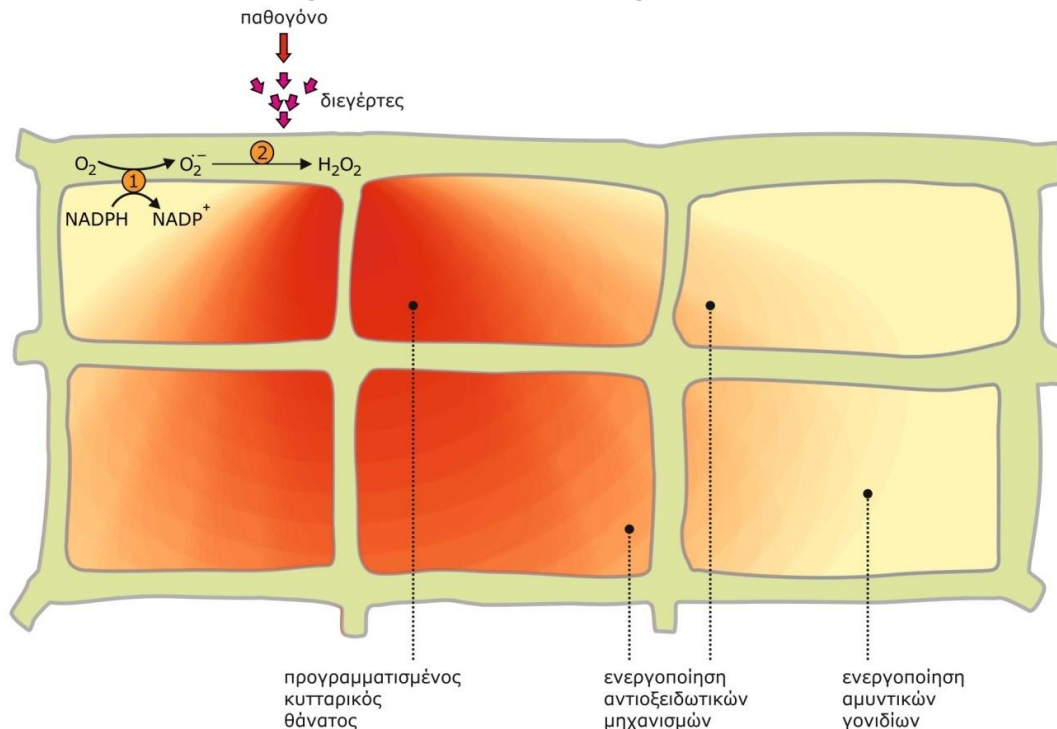
- 4) Την ισχυροποίηση των κυτταρικών τοιχωμάτων και
- 5) Το κλείσιμο των στομάτων.





Επαγόμενη Άμυνα: Οξειδωτική Έκρηξη

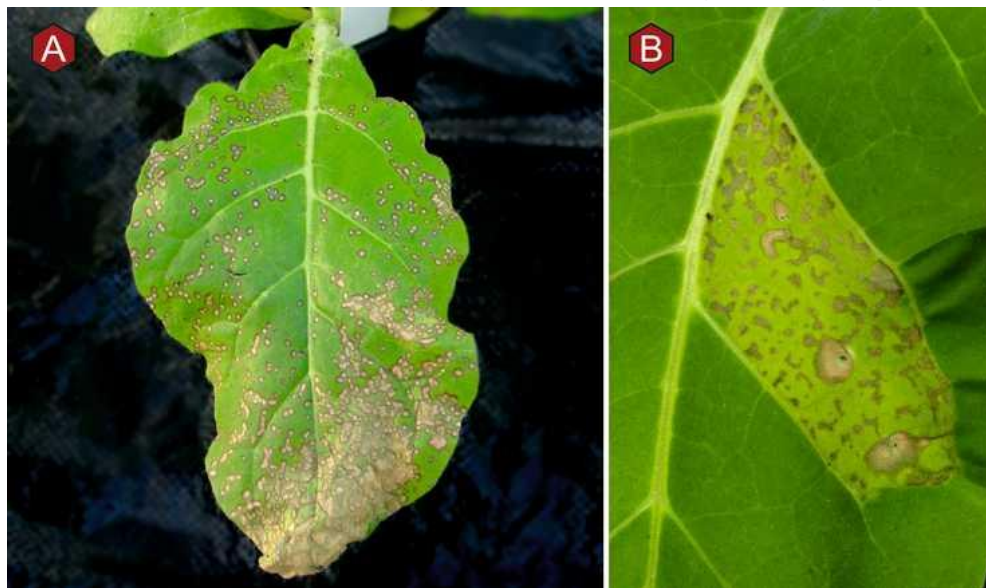
- Το δεύτερο κύμα συνήθως έχει ως τελικό αποτέλεσμα την αντίδραση υπερευαισθησίας. Στην περιοχή της προσβολής δημιουργείται νεκρωτική κηλίδα, λόγω επιλεκτικής νέκρωσης των κυττάρων της περιοχής.





Μηχανισμός Προγραμματισμένου Κυτταρικού Θανάτου

- Ο μηχανισμός του προγραμματισμένου κυτταρικού θανάτου έχει τρεις επιπτώσεις:
 - I. Τον περιορισμό εξεύρεσης τροφής από το παθογόνο, εφόσον βέβαια το παράσιτο είναι βιοτροφικό (δηλ. στη περίπτωση αυτή τα κύτταρα του ξενιστή ακολουθούν την τακτική της «καμένης γης»).

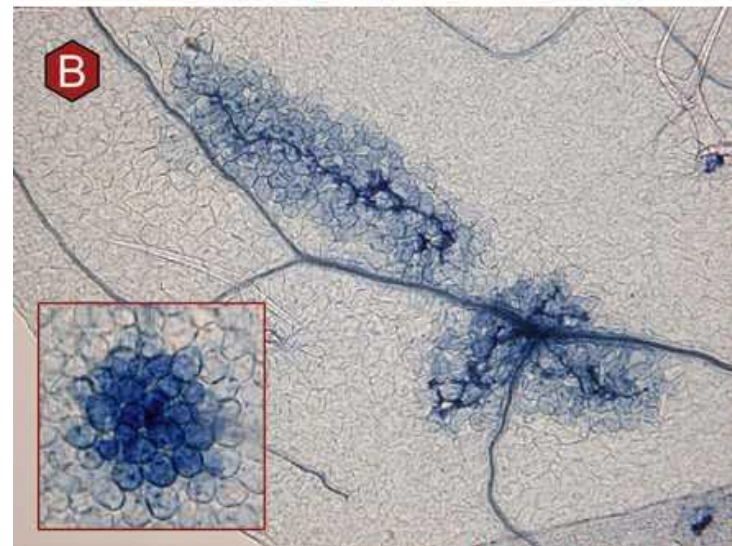
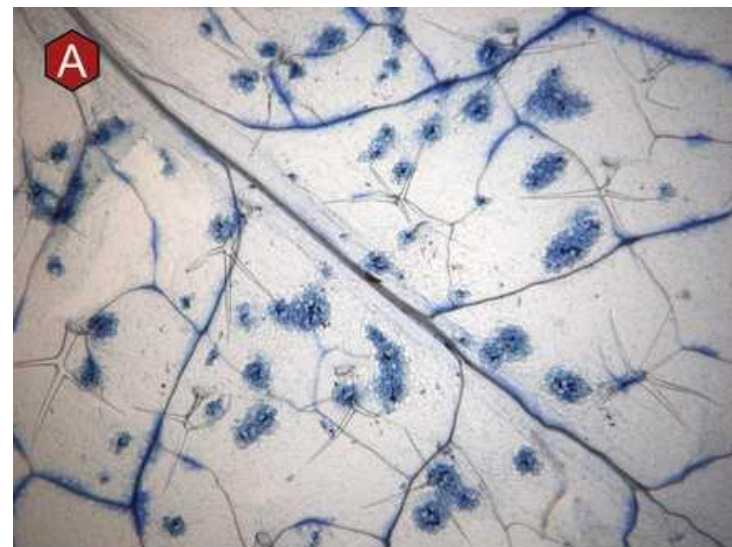


Μη συμβατή αλληλεπίδραση καπνού που φέρει το γονίδιο ανθεκτικότητας N με τον ιό του μωσαϊκού του καπνού (TMV).



Ασυμβατότητα Παθογόνου - Ξενοιστή

- Αλληλεπίδραση του φυτού *Arabidopsis* (Col-0) με φυλή του παθογόνου ωομύκητα *Hyaloperonospora arabidopsidis* που οδηγεί στην εκδήλωση της Αντίδρασης Υπερευαισθησίας (ανάπτυξη ανθεκτικότητας του φυτού).





Επαγόμενη Άμυνα 12/16

- Συνολικός επαναπρογραμματισμός της μεταγραφής γονιδίων.
- Η έκφραση των αμυντικών γονιδίων 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 (λεκτίνες, χητινάσες, παρεμποδιστές πολυγαλακτορουρασών κ.ά).
- Οι PRPs παράγονται συνήθως όχι μόνο σε τοπικό, αλλά και σε διασυστηματικό επίπεδο.

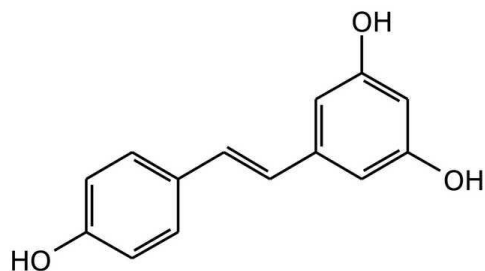


Επαγόμενη Άμυνα 13/16

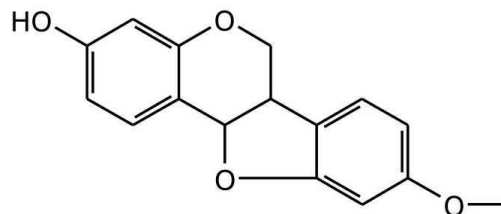
- Συνολικός επαναπρογραμματισμός της μεταγραφής γονιδίων.
- Ο επαναπρογραμματισμός της έκφρασης γονιδίων έχει επιπτώσεις και στο μεταβολικό επίπεδο. Δίδεται πλέον άμεση προτεραιότητα σε βιοσυνθετικές οδούς του δευτερογενούς μεταβολισμού, με στόχο τη δημιουργία αντίξων συνθηκών για τη περαιτέρω εξάπλωση του παθογόνου. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί η σύνθεση φυτοαλεξινών.



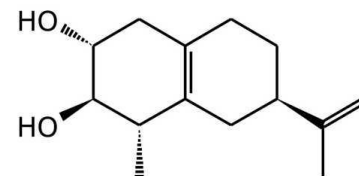
Ορισμένες Αντιπροσωπευτικές Φυτοαλεξίνες



ρεσβερατρόλη
(στιλβένιο)
(από το αμπέλι)



μεντικαρπίνη
(ισοφλαβονοειδές)
(από τη μηδική)

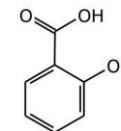


ριστίνη
(σεσκιτερπένιο)
(από καπνό ή πατάτα)

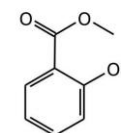


Επαγόμενη Άμυνα 14/16

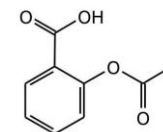
- Σύνθεση σαλικυλικού οξέος και άλλων μορίων-σημάτων συναγερμού (οξειδίου του αζώτου, γιασμονικού οξέος (στη περίπτωση των νεκροτροφικών παθογόνων), διυδροβενζοϊκού οξέος (γεντισικό οξύ, υδροξυλιωμένη μορφή του σαλικυλικού) καθώς και αιθυλενίου.



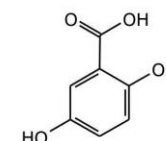
σαλικυλικό οξύ



μεθυλο-σαλικυλικό οξύ



ασπιρίνη



διϋδροξυ-βενζοϊκό οξύ



Επαγόμενη Άμυνα 15/16

- Σύνθεση σαλικυλικού οξέος και άλλων μορίων-σημάτων συναγερμού.
- Το πρώτο κύμα ROS προκαλεί τη σύνθεση σαλικυλικού, το οποίο ενισχύει τη παραγωγή H_2O_2 επειδή παρεμποδίζει τη δραστηριότητα της καταλάσης και της υπεροξειδάσης του ασκορβικού (ένζυμα που εμπλέκονται στη διάσπαση του H_2O_2).
- Η αύξηση στα επίπεδα του H_2O_2 επάγει περαιτέρω τη σύνθεση του σαλικυλικού οξέος και επομένως λειτουργεί ένας αυτοτροφοδοτούμενος βιοχημικός κύκλος που έχει ως τελικό αποτέλεσμα την οξειδωτική έκρηξη και τον κυτταρικό θάνατο.



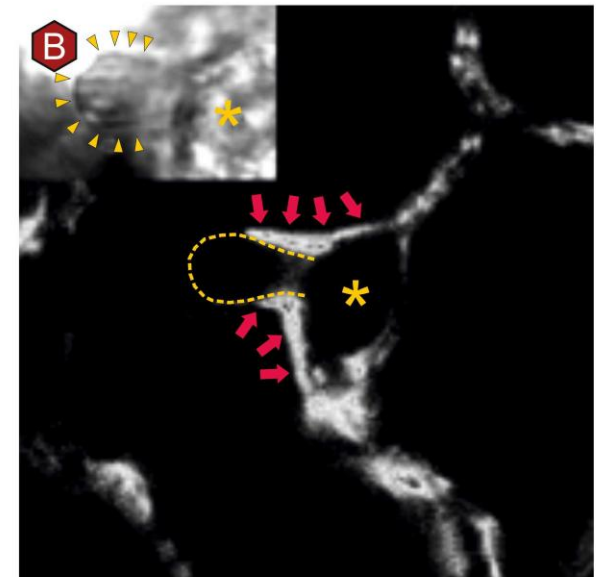
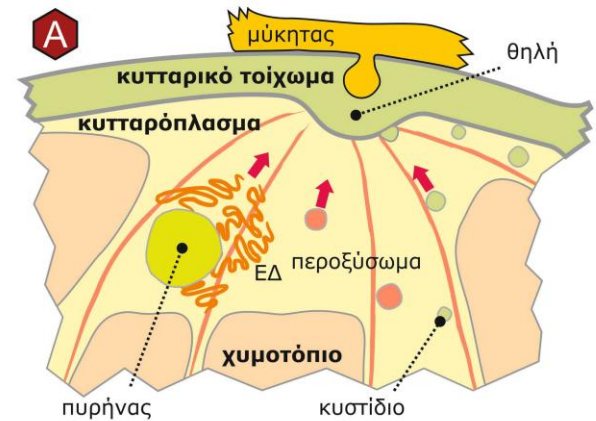
Επαγόμενη Άμυνα 16/16

- Σύνθεση σαλικυλικού οξέος και άλλων μορίων-σημάτων συναγερμού.
- Επομένως η ορμόνη αυτή συμβάλλει στη συσσώρευση H_2O_2 και στην εκδήλωση της αντίδρασης υπερευαισθησίας.
- Το σαλικυλικό επίσης εμπλέκεται στην επαγωγή αμυντικών γονιδίων, προκαλώντας τη μετατροπή στο κυτταρόπλασμα της πρωτεΐνης NPR1 (Nonexpressor of Pathogenesis-related Genes1) από τη τριμερή της μορφή στη μονομερή. Τα μονομερή τμήματα της πρωτεΐνης μεταφέρονται στο πυρήνα, όπου και προκαλούν την επαγωγή αμυντικών γονιδίων.



Επαγόμενη Άμυνα: Ισχυροποίηση των Κυτταρικών Τοιχωμάτων

- Η συμπεριφορά του κυτταρικού τοιχώματος και του κυτταροσκελετού στο σημείο της προσβολής παθογόνου. Στο κυτταρικό τοίχωμα δημιουργείται θηλή, ενώ τα νημάτια του κυτταροσκελετού επαναπροσανατολίζονται και εστιάζονται προς το σημείο που βρίσκεται σε επαφή με το παθογόνο, κατευθύνοντας τα υποκυτταρικά οργανίδια προς τη περιοχή αυτή.





Επαγόμενη Άμυνα: Κλείσιμο Στομάτων

- Σε ορισμένες περιπτώσεις η αναγνώριση του παθογόνου, προκαλεί κλείσιμο των στομάτων. Τα ανοικτά στόματα αποτελούν τις κύριες πύλες εισόδου ορισμένων παθογόνων, κυρίως βακτηρίων.
- Ορισμένα παθογόνα παράγουν τοξίνες οι οποίες προκαλούν άνοιγμα των στομάτων, όπως η κορονατίνη και η φουσικοκκίνη που παράγεται από το μύκητα *Fusicoccum amygdali*.



Επαγόμενη Άμυνα: Σύνοψη των Γεγονότων

		
άμεσες αντιδράσεις των προσβεβλημένων κυττάρων (λεπτά)	αντιδράσεις σε τοπικό επίπεδο (λεπτά-ώρες)	αντιδράσεις σε διασυστηματικό επίπεδο (ώρες)
<ol style="list-style-type: none">1. Παραγωγή ROS2. Σύνθεση μορίων-σημάτων συναγερμού3. Διαρροή ηλεκτρολυτών4. Παρεμπόδιση ή ενεργοποίηση υπαρχόντων ενζυμικών μορίων5. Επαναδιευθέτηση κυτταροσκελετού6. Επαγωγή γονιδίων	<ol style="list-style-type: none">1. Συνολικός επαναπρογραμματισμός της μεταγραφής γονιδίων2. Ρυθμίσεις σε επίπεδο δευτερογενούς μεταβολισμού3. Προγραμματισμένος κυτταρικός θάνατος-αντίδραση υπερευαισθησίας4. Σύνθεση PRPs5. Κλείσιμο στοματίων6. Ισχυροποίηση κυτταρικών τοιχωμάτων	Επαγωγή γονιδίων και σύνθεση νέων PRPs σε διασυστηματικό επίπεδο



Εμπειρία μιας Προσβολής 1/2

- Η εμπειρία 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, Systemic Acquired Resistance, SAR).
- Γόμωση ή ευαισθητοποίηση: μια μορφή εγκλιματισμού που έχει ως αποτέλεσμα οι απρόσβλητοι ιστοί να είναι περισσότερο «ετοιμοπόλεμοι» σε μια επόμενη προσβολή.



Εμπειρία μιας Προσβολής 2/2

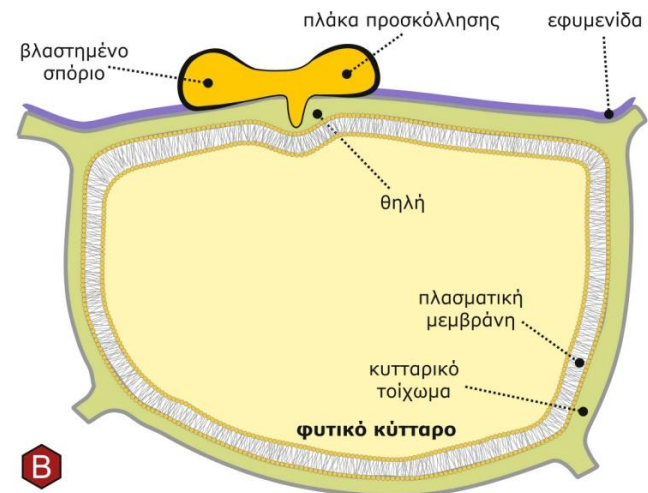
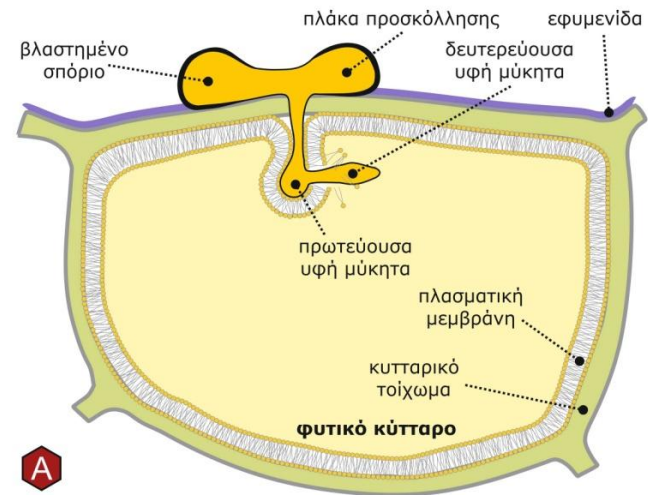
- Η εμπειρία μιας προσβολής προκαλεί ενδυνάμωση του φυτικού οργανισμού.
- Γόμωση μπορεί να παρατηρηθεί όχι μόνο μετά από την αλληλεπίδραση με παθογόνα, αλλά και με συμβιωτικούς μικροοργανισμούς. Στη περίπτωση αυτή αναφέρεται ο όρος επαγόμενη **διασυστηματική ανθεκτικότητα (Induced Systemic Resistance, ISR).**



Το Φαινόμενο της Γόμωσης Αποδίδεται σε Τρεις Κυρίως Παράγοντες 1

- I. Στη συσσώρευση μιτωτικών κινασών σε λανθάνουσα κατάσταση, ώστε η διαβίβαση σήματος σε περίπτωση νέας προσβολής να είναι ταχύτερη.

Συμβατότητα (A) και ασυμβατότητα (B) παθογόνου-ξενιστή. Κύτταρα τα οποία παρουσιάζουν το φαινόμενο της γόμωσης (B) σχηματίζουν τάχιστα θηλή και ενισχύουν τα κυτταρικά τους τοιχώματα στη περιοχή της προσβολής

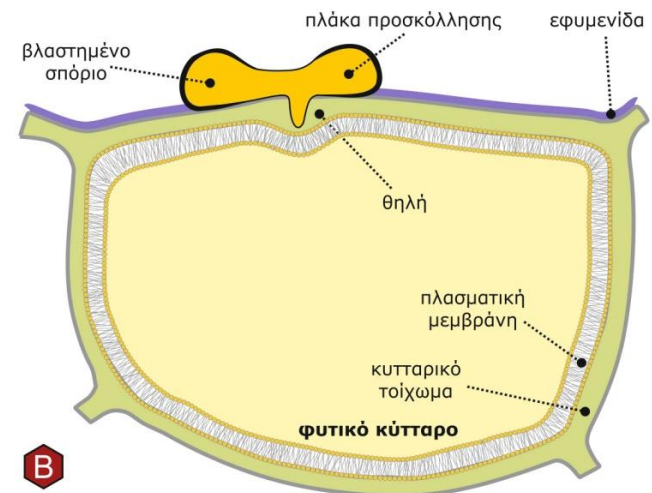
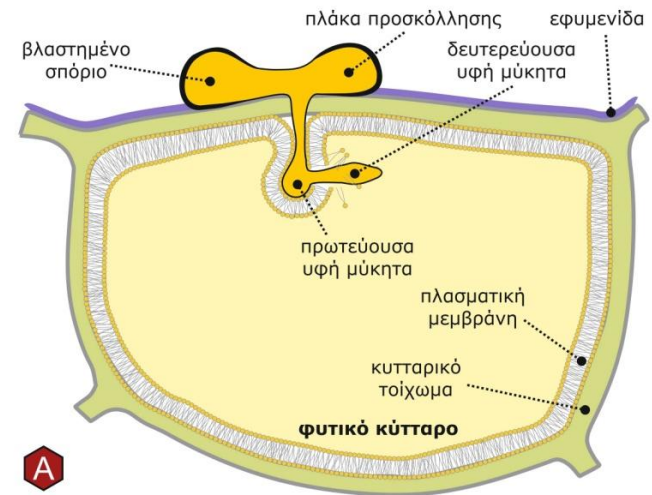




Το Φαινόμενο της Γόμωσης Αποδίδεται σε Τρεις Κυρίως Παράγοντες 2

II. Σε τροποποιήσεις της χρωματίνης οι οποίες συμβάλλουν σε ταχύτερη μεταγραφή αμυντικών γονιδίων.

Συμβατότητα (A) και ασυμβατότητα (B) παθογόνου-ξενιστή. Κύτταρα τα οποία παρουσιάζουν το φαινόμενο της γόμωσης (B) σχηματίζουν τάχιστα θηλή και ενισχύουν τα κυτταρικά τους τοιχώματα στη περιοχή της προσβολής

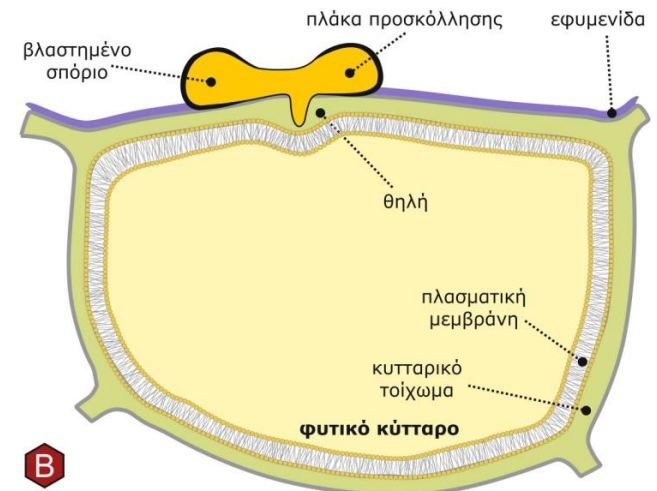
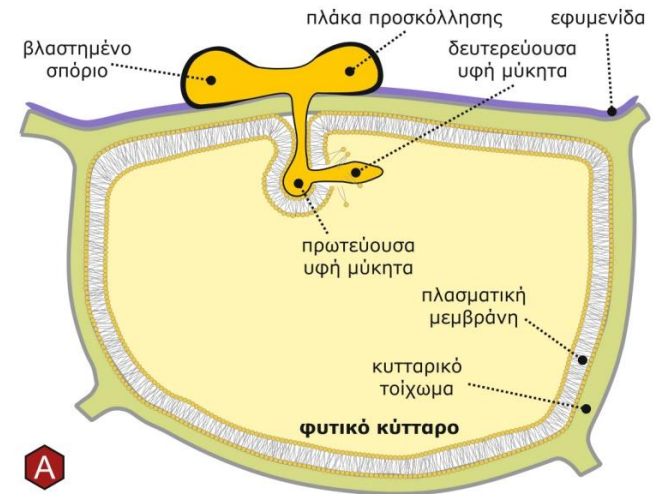




Το Φαινόμενο της Γόμωσης Αποδίδεται σε Τρεις Κυρίως Παράγοντες 3

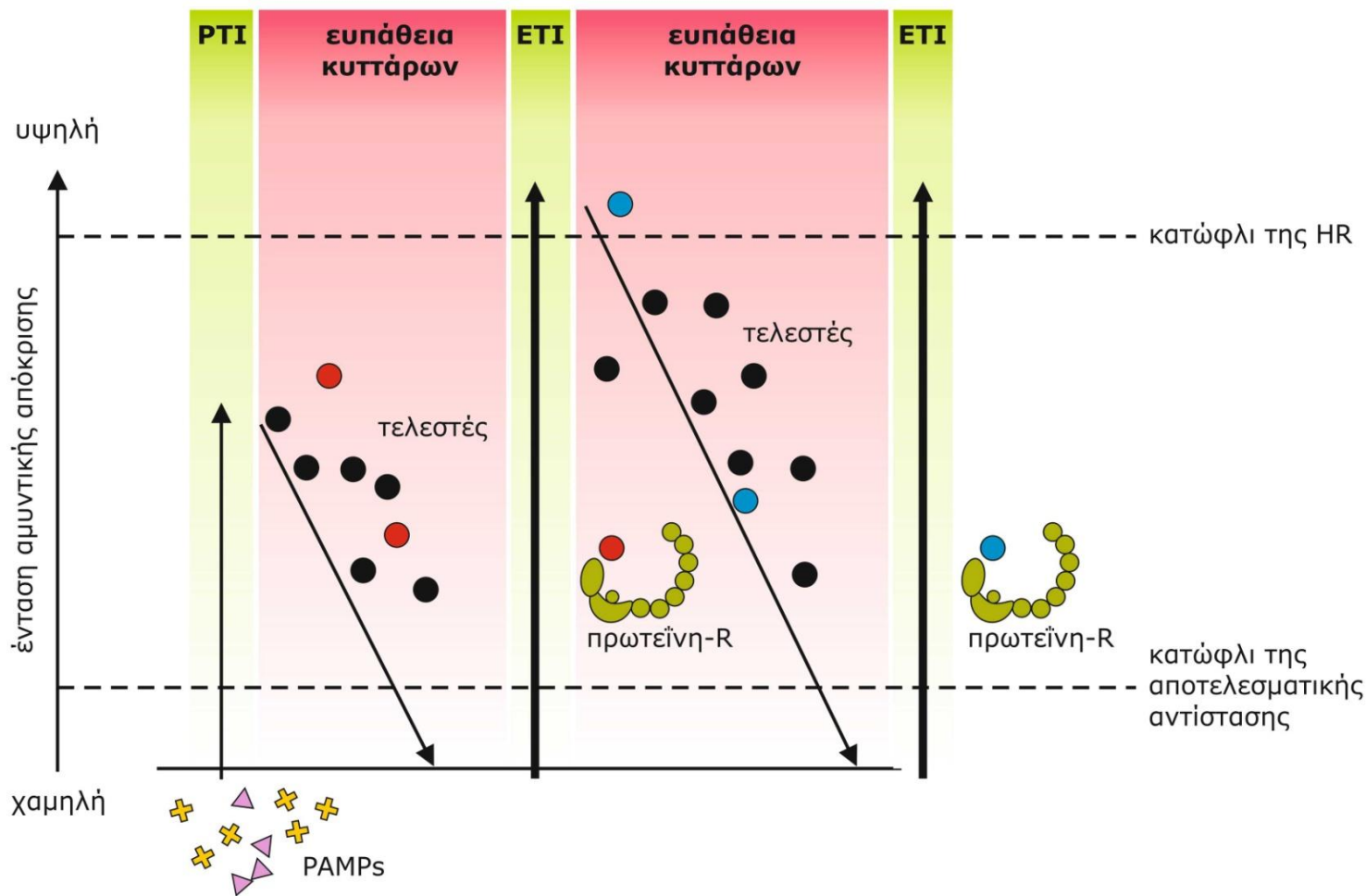
II. Σε τροποποιήσεις του πρωτογενούς μεταβολισμού εις τρόπον ώστε να υπάρχουν συνεχώς αποθέματα ενέργειας με τη μορφή του ATP.

Συμβατότητα (A) και ασυμβατότητα (B) παθογόνου-ξενιστή. Κύτταρα τα οποία παρουσιάζουν το φαινόμενο της γόμωσης (B) σχηματίζουν τάχιστα θηλή και ενισχύουν τα κυτταρικά τους τοιχώματα στη περιοχή της προσβολής





Αλληλεπίδραση Φυτών- Παθογόνων μια Ξέφρενη Κούρσα Εξοπλισμών



Το μοντέλο zigzag της αλληλεπίδρασης φυτών-παθογόνων.



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*



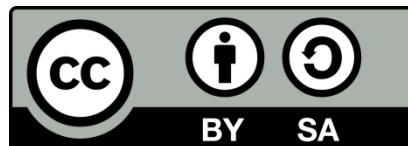
Βιβλιογραφία 12/12

- 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



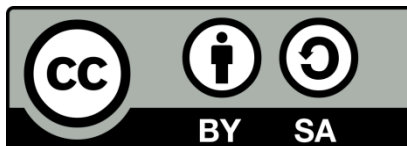
Σημείωμα Αναφοράς

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.