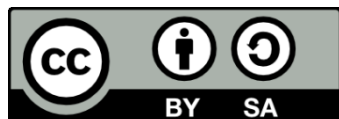




# Δευτερογενείς μεταβολίτες: βιοσυνθετικές οδοί και βιολογικός ρόλος

Ενότητα 6: Χημική άμυνα I (άμυνα απέναντι σε έντομα και μικροοργανισμούς).

Αικατερίνη Καραμανώλη  
Τμήμα Γεωπονίας



Ευρωπαϊκή Ένωση  
Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο



ΥΠΟΥΡΓΕΙΟ ΠΑΙΔΕΙΑΣ ΚΑΙ ΘΡΗΣΚΕΥΜΑΤΩΝ  
ΕΙΔΙΚΗ ΥΠΗΡΕΣΙΑ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗΣ

Με τη συγχρηματοδότηση της Ελλάδας και της Ευρωπαϊκής Ένωσης



ΕΥΡΩΠΑΪΚΟ ΚΟΙΝΩΝΙΚΟ ΤΑΜΕΙΟ

# Άδειες Χρήσης

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



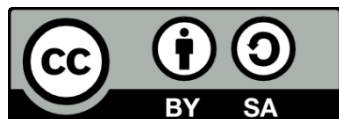
# Χρηματοδότηση

- Το παρόν εκπαιδευτικό υλικό έχει αναπτυχθεί στα πλαίσια του εκπαιδευτικού έργου του διδάσκοντα.
- Το έργο «Ανοικτά Ακαδημαϊκά Μαθήματα στο Αριστοτέλειο Πανεπιστήμιο Θεσσαλονίκης» έχει χρηματοδοτήσει μόνο τη 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.





# Χημική άμυνα I (άμυνα απέναντι σε έντομα και μικροοργανισμούς).



Ευρωπαϊκή Ένωση  
Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο



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

# Περιεχόμενα ενότητας (1)

1. Άμυνες των φυτών - Αποφυγή και ανθεκτικότητα.
2. Φυτό – παθογόνο.
3. Παθογόνα που μπορεί να προσβάλλουν ένα φυτό.
4. Πιθανές αντιδράσεις των φυτών μετά από προσβολή από παθογόνα.



# Περιεχόμενα ενότητας (2)

5. Αντίδραση υπερευαισθησίας (HR).
6. Οξειδωτική έκρηξη-μεταβίβαση σήματος.
7. Ισχυροποίηση κυτταρικών τοιχωμάτων.
8. Φυτοαλεξίνες.
9. Παραγωγή μορίων-σημάτων συναγερμού.
10. Διασυστηματική επίκτητη ανθεκτικότητα.



# Περιεχόμενα ενότητας (3)

11. Φυτό – φυτοφάγο.

- i. Μορφές ανθεκτικότητας και αντίδρασης των φυτών.
- ii. Διαδικασία ευαισθητοποίησης των φυτών.

12. Θεωρίες σχετικά με την ανάπτυξη αμυντικών μηχανισμών των φυτών στα φυτοφάγα.

13. Αλληλεπιδράσεις παραγόντων καταπόνησης.

14. Αντιδράσεις φυτοφάγων και παθογόνων.



# Εισαγωγή

---

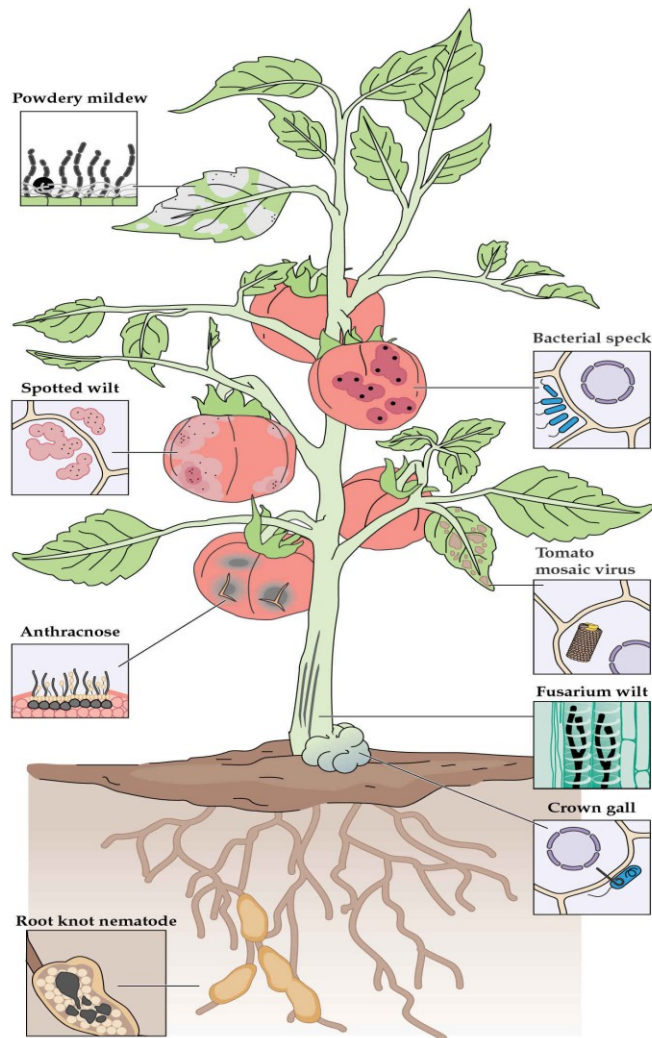
***“Plants have evolved with pathogens and insect pests for millions of years. It is therefore not surprising that a particular plant is resistant to most of them.”***

**N.T. Keen, 1992**





# Παθογόνα που μπορεί να προσβάλλουν ένα φυτό



Η μείωση της παραγωγής μιας καλλιέργειας οφείλεται κατά 15% σε προσβολές από παθογόνα, όπως βακτήρια, μύκητες, ιοί, νηματώδεις, έντομα.

# Γιατί το φυτό χρειάζεται αμυντικούς μηχανισμούς;

- Οι μικροοργανισμοί εκτός από τα ορατά συμπτώματα ή/και φυλλόπτωση ή/και κατάρρευση ιστών (ολόκληρου φυτού) προκαλούν διαταραχές στις φυσιολογικές λειτουργίες:
    - Φωτοσύνθεση.
    - Μετακίνηση νερού και θρεπτικών στοιχείων.
    - Διαπνοή.
    - Αναπνοή.
    - Μεταγραφή και μετάφραση.
    - Περρατότητα κυτταρικών μεμβρανών (κίνηση ηλεκτρολυτών)
- κ.λπ.





ΑΡΙΣΤΟΤΕΛΕΙΟ  
ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ  
ΘΕΣΣΑΛΟΝΙΚΗΣ

---

# Αποφυγή και ανθεκτικότητα

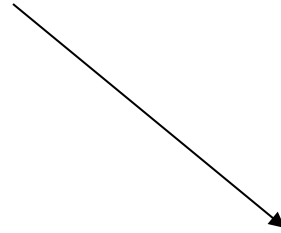
# Αποφυγή (1)

Η στρατηγική της αποφυγής περιλαμβάνει:

Μορφολογικούς και βιοχημικούς μηχανισμούς θεμελιώδους προϋπάρχουσας άμυνας



Φυσικό τείχος προστασίας.



- Είτε εκδηλώνουν άμεσα τοξική δράση.
- Είτε διαμορφώνουν ακατάλληλες συνθήκες ανάπτυξης για τον εισβολέα.

**Συνδέεται με φυτά πολυετή και όργανα που έχουν μεγάλη διάρκεια ζωής**

**Συνδέεται με αντίξοα περιβάλλοντα και περιορισμένη διαθεσιμότητα πόρων**



# Αποφυγή (2)

Μορφολογικοί ανατομικοί μηχανισμοί.

Εξαρτήματα επιδερμίδας.

Υμενίνη (κουτίνη) και κηροί εφυμενίδας.

Φελλίνη (σουβερίνη) υπόγειων οργάνων.

Ρύθμιση νερού.

Αναστολή ανάπτυξης παθογόνων.

Επικάθηση ρυπαντών.

Μηχανικές πιέσεις.

Εισχώρηση υφών μυκήτων & μυζητήρων εντόμων.

Είσοδος ακτινοβολίας.

Αντίληψη σημάτων.



# Αποφυγή (3)

Τρίχωμα      Αδενώδεις τρίχες  
                  Νύσσουσες τρίχες

Κυτταρικό τοίχωμα επιδερμικών κυττάρων –  
ισχυροποίηση με λιγνίνη.

Σκληρογυματικοί ιστοί: μηχανικό φράγμα,  
δύσπεποι, φτωχοί σε θρεπτική αξία.

Ακανθώδη εξαρτήματα



# Αποφυγή (4)

Βιοχημικοί μηχανισμοί προϋπάρχοντες (ιδιοσυστάτοι) δευτερογενείς μεταβολίτες.

Ειδικά για την άμυνα έναντι παθογόνων μπορούμε να τις διακρίνουμε σε:

- φυτοαντισιπίνες (phytoanticipins).
- defensins (πεπτίδια με κιστεΐνη με αντιμυκητιακή δράση).



# Αποφυγή (5)

## Φυτό -παθογόνο

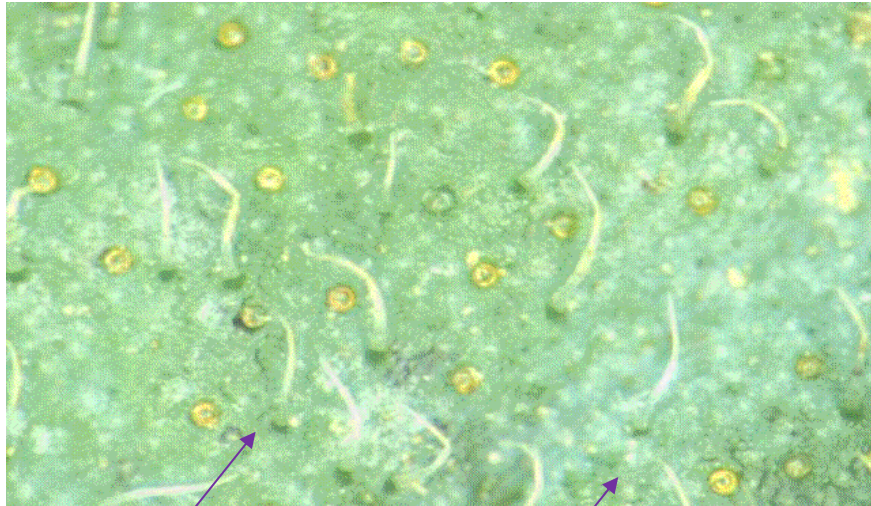
Προϋπάρχουσα χημική άμυνα.

- Διάφορα τερπENOειδή (σεσκιτερπένια, σαπωνίνες, λιμονοειδή κ.λπ.)
- Αιθέρια έλαια.
- Φαινολικές ενώσεις (τανίνες, λιγνίνη κ.λπ.).
- Αλκαλοειδή.





# Τρίχωμα των φυτών



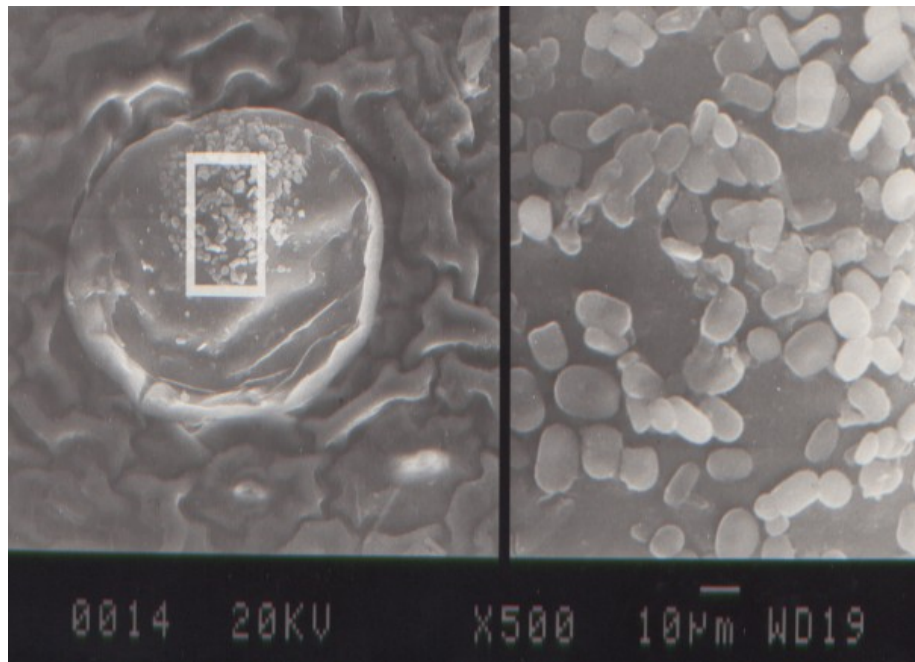
Το τρίχωμα των φυτών μπορεί να είναι θέσεις:

- Συσσώρευσης θρεπτικών.
- Συσσώρευσης υψηλής σχετικής υγρασίας.
- Συσσώρευσης δευτερογενών μεταβολιτών.
- Συσσώρευσης αμυντικών πρωτεϊνών.

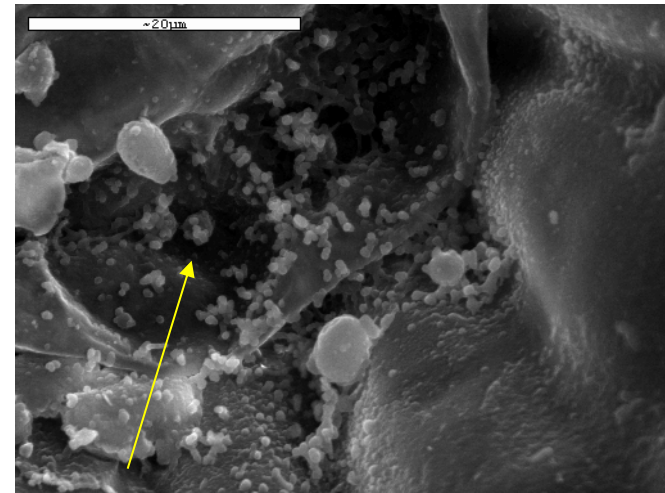
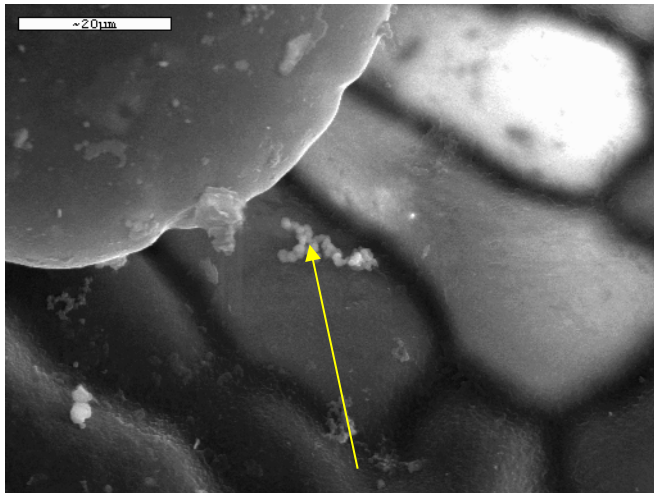
Ποιος ο ρόλος τους στην εποίκιση της φυλλόσφαιρας;;;



# Εποίκιση βακτηρίων σε αδενώδη τριχίδια ρίγανης (1)



# Εποίκιση βακτηρίων σε αδενώδη τριχίδια ρίγανης (2)

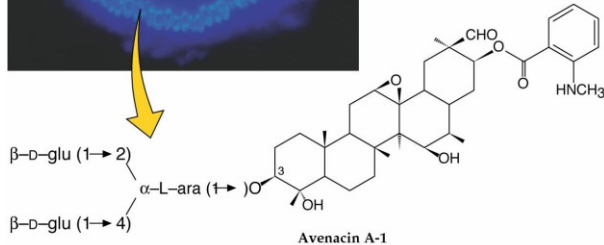
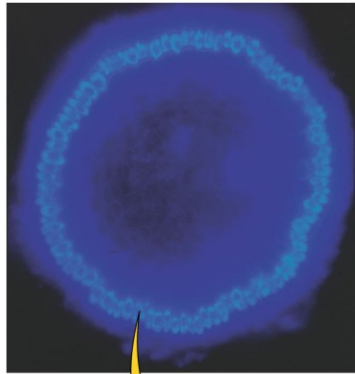


Ο μικροοργανισμός που αναγνωρίστηκε είναι στέλεχος του  
βακτηρίου *Pseudomonas putida*.



# Άμυνα από προϋπάρχοντες δευτερογενείς μεταβολίτες

(A)



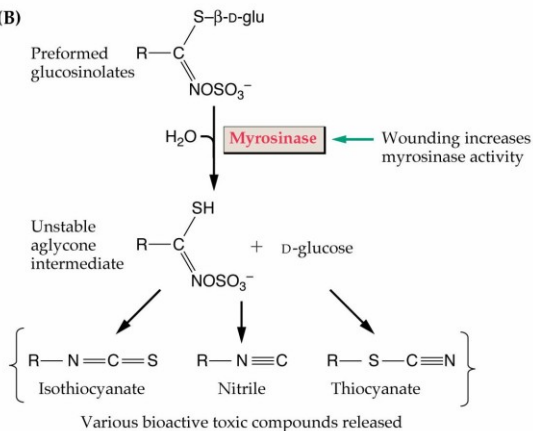
## Σαπωνίνη

*Gaeumannomyces graminis* var. *Avenae*.

*Gaeumannomyces graminis* var. *Thritici*.

Non host παθογόνο για βρώμη.

(B)



## Γλυκοσινολίδια.



Δευτερογενείς μεταβολίτες: Βιοσυνθετικές οδοί και βιολογικός ρόλος

Τμήμα Γεωπονίας





ΑΡΙΣΤΟΤΕΛΕΙΟ  
ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ  
ΘΕΣΣΑΛΟΝΙΚΗΣ

---

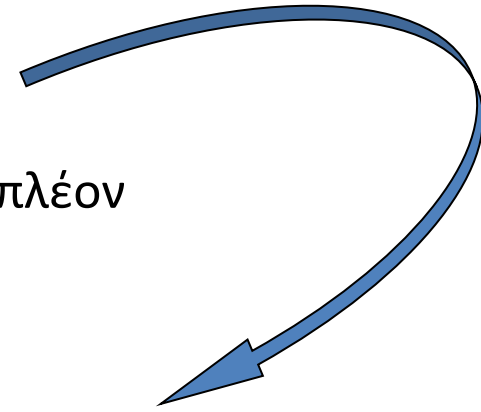
# Ανθεκτικότητα

# Φυτό - παθογόνο (1)

Ο αριθμός των παθογόνων που έρχονται σε επαφή με το φυτό είναι πολύ μεγάλος. Οι περισσότεροι αποτυγχάνουν να προκαλέσουν ασθένεια στο φυτό, διότι είτε είναι:

- Αποτελεσματική η θεμελιώδης άμυνα.
- Αφιλόξενο το φυτικό είδος.
- Περιβαλλοντικές αντιξοότητες.

επιπλέον



Το φυτό – ξενιστής μπορεί να:

Αναγνωρίζει την προσέγγιση παθογόνου.

Ενεργοποιεί μηχανισμούς επαγόμενης άμυνας.



# Φυτό - παθογόνο (2)

Ποσοστό μικρότερο από 2% των μέχρι τώρα περίπου 1,5 εκατ. ειδών μυκήτων μπορούν να εποικήσουν τα φυτά και να προκαλέσουν ασθένειες.

**Τα βακτήρια μπορεί να φτάσουν σε πληθυσμούς  $>10^6-10^7$  ανά  $cm^2$  φύλλου χωρίς να προκαλούν ασθένεια.**

Επιτυχής προσβολή από παθογόνο και εκδήλωση ασθένειας συμβαίνει μόνο όταν:

Οι περιβαλλοντικές συνθήκες είναι κατάλληλες.

Οι προϋπάρχουσες άμυνες των φυτών είναι ανεπαρκείς.

Αν το φυτό αποτύχει στον εντοπισμό του παθογόνου.

Οι επαγόμενες άμυνες είναι αναποτελεσματικές.



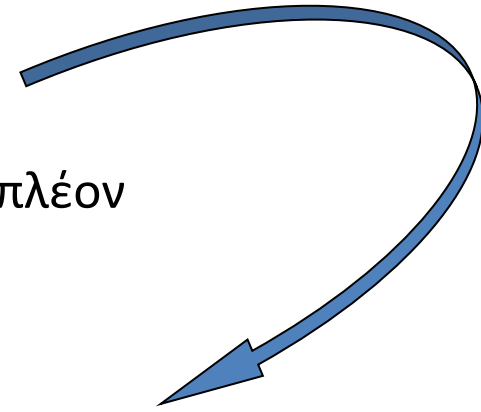


# Φυτό - παθογόνο (3)

Ο αριθμός των παθογόνων που έρχονται σε επαφή με το φυτό είναι πολύ μεγάλος. Οι περισσότεροι αποτυγχάνουν να προκαλέσουν παθογένεση στο φυτό ξενιστή, διότι:

- Αποτελεσματική η θεμελιώδης άμυνα.
- Αφιλόξενο το φυτικό είδος.
- Περιβαλλοντικές αντιξοότητες.

επιπλέον



Γίνεται αναγνώριση από το φυτό - ξενιστή της προσέγγισης παθογόνου.

Ενεργοποίηση μηχανισμών επαγόμενης άμυνας.



# Φυτό - παθογόνο (4)

## Διεγέρτης (Elicitor)

Χημική ουσία ή βιοπαράγοντας που σε μικρές συγκεντρώσεις προκαλεί ή εντείνει λειτουργία βιοσυνθετικών μηχανισμών αβιοτική ή βιοτική / ενδογενής ή εξωγενής.

Στην περίπτωση του συστήματος φυτό – παθογόνο, ρόλο διεγέρτη μπορεί να έχουν: πολυσακχαρίτες, τμήματα κυτταρικών τοιχωμάτων, γλυκοπρωτεΐνες, ένζυμα, πεπτίδια, λιπαρά οξέα παθογόνου ή/ και τμήματα του προσβληθέντος ιστού.

## Σύστημα επιτήρησης

Υποδοχείς φυτικών κυττάρων όπου γίνεται διαχωρισμός ενδογενών σημάτων/σήματα παθογόνων και σήματα παθογόνων/σήματα ωφέλιμων μικροοργανισμών.



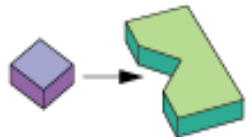
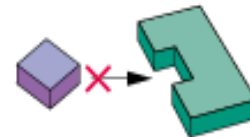
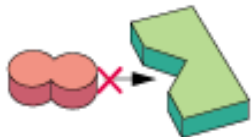
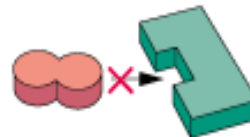
# Φυτό - παθογόνο (5)

Θεωρία «γονίδιο προς γονίδιο» (Flor, 1946)

γονίδιο ανθεκτικότητας ..... 

γονίδιο αμολυσματικότητας → 

γονίδιο μολυσματικότητας → 

Pathogen genotype	Host plant genotype	
	.....▶ <i>R1</i>	<i>r1</i>
<i>Avr1</i>	 Avr1 R1 protein No disease (Plant and pathogen are <b>incompatible</b> .)	 Avr1 r1 protein Disease (Plant and pathogen are <b>compatible</b> .)
<i>avr1</i>	 avr1 R1 protein Disease (Plant and pathogen are <b>compatible</b> .)	 avr1 r1 protein Disease (Plant and pathogen are <b>compatible</b> .)



# Φυτό - παθογόνο (6)

Η αναγνώριση ενός μη μολυσματικού γονιδίου Ανr του παθογόνου από προϊόντα των R γονιδίων (R πρωτεΐνες) του φυτού οδηγεί τελικά στην εκδήλωση αμυντικών αντιδράσεων στο φυτό.



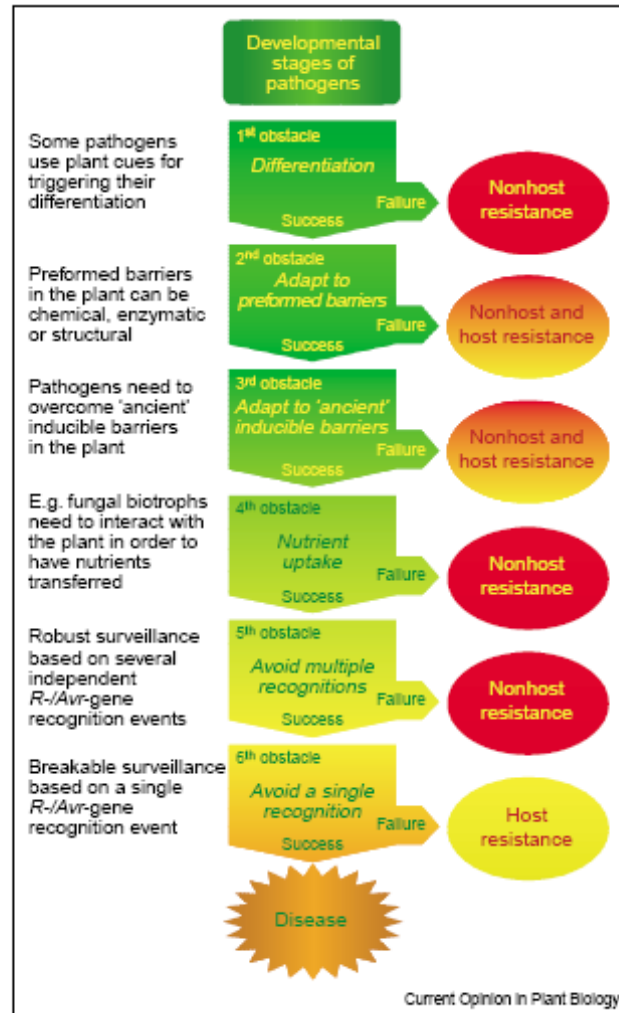
# Φυτό - παθογόνο (7)

- **Διεγέρτες (Elicitors)**

1. Διεγέρτες συνδεόμενοι με το μοριακό πρότυπο του παθογόνου (pathogen – associated molecular pattern, PAMPs): τμήματα κυτταρικού τοιχώματος, φλαγγελίνη, χητίνη, παράγοντας επιμήκυνσης Tu.
2. Τελεστές (Effectors): πρωτεϊνικά μόρια που εκκρίνονται από τους μικροοργανισμούς για να ανακόψουν την πρώτη γραμμή άμυνας του ξενιστή.
3. Πρωτεΐνες ή συστατικά των φυτικών κυττάρων που δέχονται τη προσβολή (DAMPs).

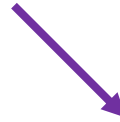


# Φυτό - παθογόνο (8)



# Φυτό - παθογόνο (9)

1. Άμυνα που ενεργοποιείται από τα PAMPs σε 10-30min από την επαφή (PT1).



Ηπια γενικού τύπου αντίδραση.

2. Άμυνα που ενεργοποιείται από τους τελεστές σε 2-3 h από την επαφή (ET1).

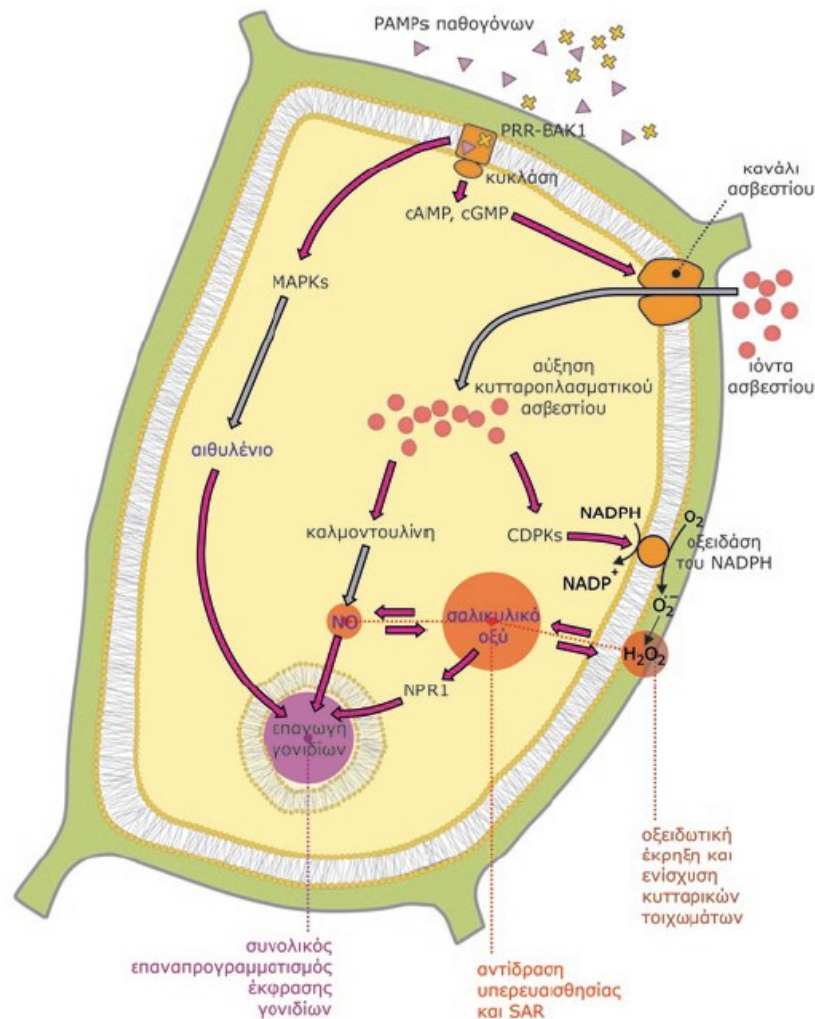


Εμπλοκή των R πρωτεϊνών για αναγνώριση διεγερτών και υψηλής εξειδίκευσης άμυνα.



# Η διαβίβαση του σήματος και η επαγωγή αμυντικών γονιδίων κατά την προσβολή από παθογόνα

PRR:  
διαμεμβρανικοί  
αισθητήρες  
BAK1: κινάσες με  
λευκίνη





# Πιθανές αντιδράσεις των φυτών μετά από προσβολή από παθογόνα

## Άμεσες αντιδράσεις προσβεβλημένων ιστών.

Παραγωγή ROS.

Σύνθεση NO.

Διαρροή ηλεκτρολυτών.

Φωσφορυλίωση/αποφωσφορυλίωση πρωτεϊνών.

Επαναδιαθέτηση κυτταροσκελετού.

Αντίδραση υπερευαισθησίας.

Επαγωγή γονιδίων.

## Αντιδράσεις σε τοπικό επίπεδο.

Ρύθμιση δευτερογενούς μεταβολισμού.

Προγραμματισμένος κυτταρικός θάνατος.

Σύνθεση αμυντικών πρωτεϊνών.

Συσώρευση βενζοϊκού και σαλικυλικού οξέος.

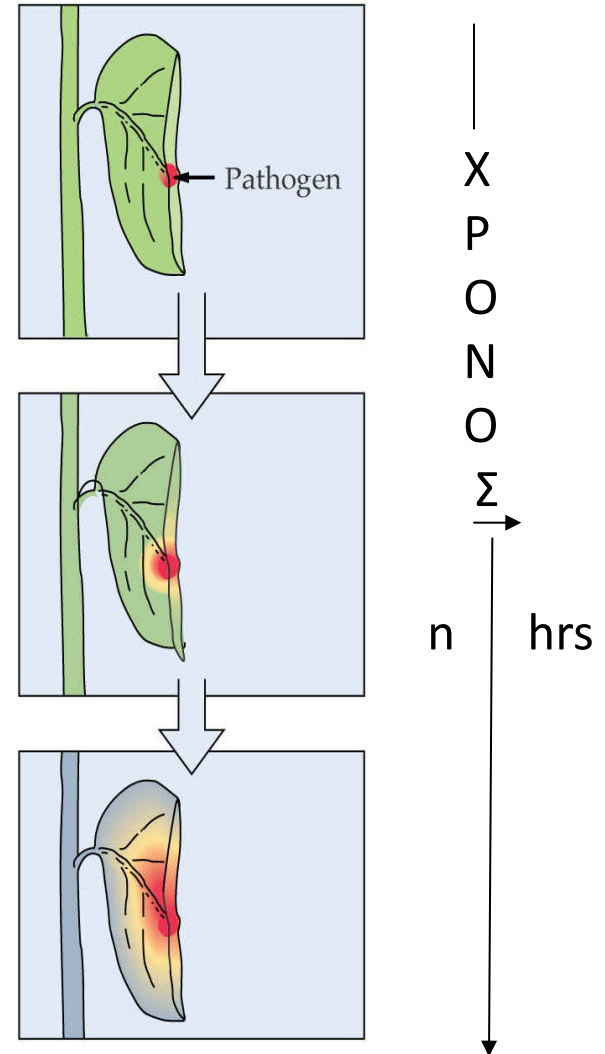
Παραγωγή αιθυλενίου και ιασμονικού οξέος.

Ισχυροποίηση κυτταρικών τοιχωμάτων.

## Αντιδράσεις σε διασυστηματικό επίπεδο.

Σύνθεση νέων αμυντικών πρωτεϊνών.

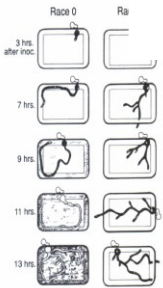
Χητινάσες, υπεροξειδάσες κ.λπ.



Δευτερογενείς μεταβολίτες: Βιοσυνθετικές οδοί και βιολογικός ρόλος

# Αντίδραση υπερευαισθησίας (HR)

HR      όχι HR



Διαβάθμιση  $H_2O_2$  στην περιοχή.

\*Μεγάλη αύξηση συγκέντρωσης ενεργοποιεί προγραμματισμένο κυτταρικό θάνατο.

\*Μικρή αύξηση συγκέντρωσης ενεργοποιεί αντιοξειδωτικούς μηχανισμούς.

1. Περιορισμό τροφής στα βιοτροφικά παθογόνα.
2. Καταστροφή διαμερισματοποίησης, ενεργοποίηση τοξικών ουσιών.
3. Αύξηση ROS σε παθογόνα.

Δεν συμβαίνει πάντα ως αμυντική αντίδραση.

Δεν προσφέρει πάντα ικανοποιητική άμυνα.



# Οξειδωτική έκρηξη-μεταβίβαση σήματος

ROS: κεντρικός ρυθμιστής δικτύου διαβίβασης σημάτων.

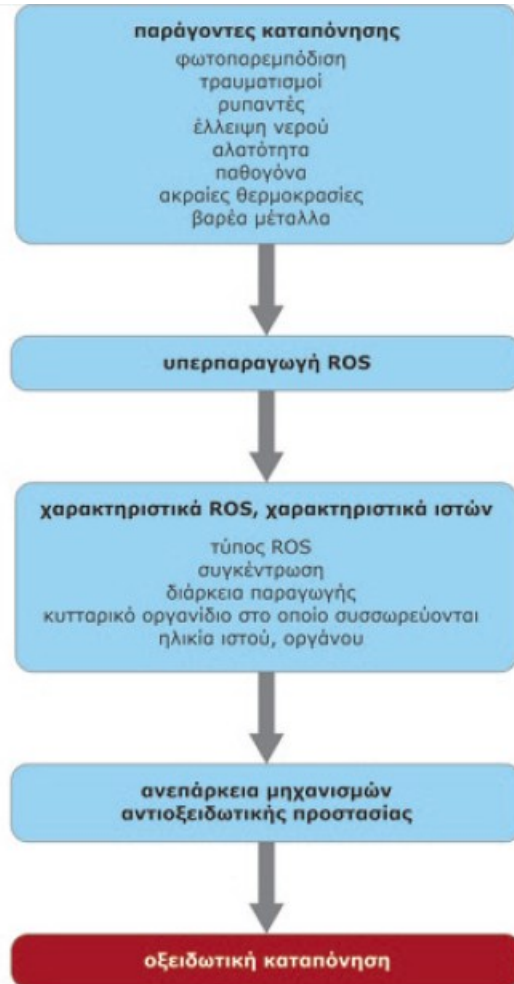
ROS: Αλληλεπιδρούν με άλλα δίκτυα διαβίβασης σημάτων,  
π.χ. μιτωτικές κινάσες,  $Ca^{2+}$ , ορμόνες, οξειδωτική κατάσταση πρωτεϊνών.

**ROS + άλλος μηχανισμό διαβίβασης σήματος  $\Rightarrow$  ασφαλέστερη πληροφορία.**

**Εξαπλούμενο αυτοτροφοδοτούμενο διακυτταρικό κύμα ROS:  
8,4 cm/min σε *Arabidopsis*.**



# Οξειδωτική έκρηξη



Παράγοντες που επηρεάζουν την εμφάνιση οξειδωτικής έκρηξης στους φυτικούς ιστούς.  
(Καραμπουρνιώτης, 2011)



# Ισχυροποίηση κυτταρικών τοιχωμάτων

Εναπόθεση:

- Φαινολικών ουσιών (τανινών).
- Καλλόζης.
- Λιγνίνης.
- Αμυντικών γλυκοπρωτεϊνών (πλούσιες σε προλίνη και υδροξυπρολίνη)

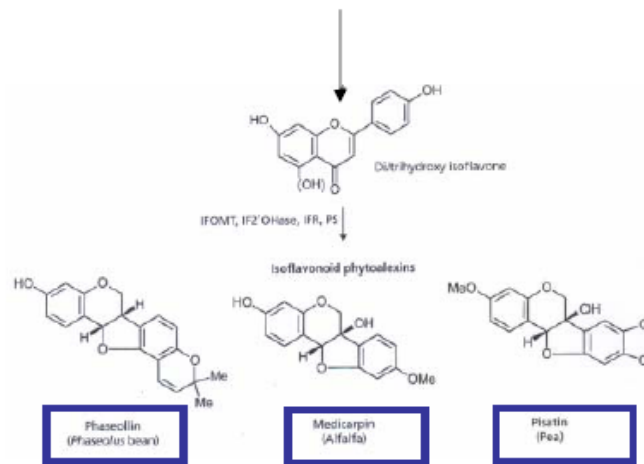
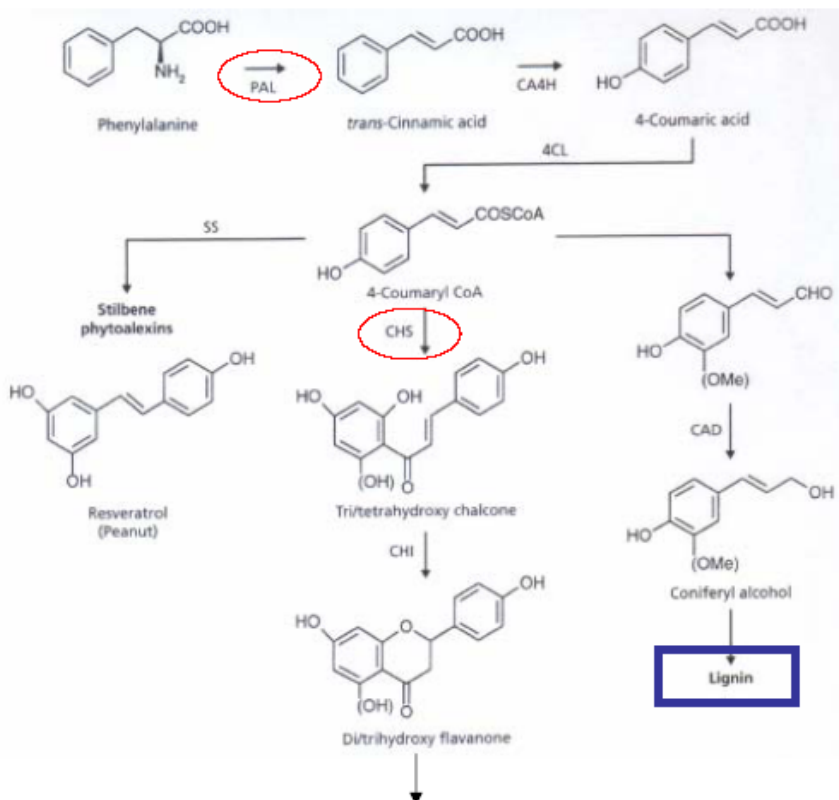
Σχηματισμός εσωτερικών προεκβολών στα κυτταρικά τοιχώματα.  
Επαναπροσανατολισμός νηματίων ακτίνης του κυτταροσκελετού.

## Κλείσιμο στομάτων

**Η αναγνώριση του παθογόνου μπορεί να προκαλέσει κλείσιμο στομάτων (εμπλοκή ABA, μιτωτικής κινάσης και σαλικυλικού οξέος).**



# Βιοσύνθεση αμυντικών φαινυλπροπανοειδών



PAL: Phenylalanine ammonia lyase  
CHS: Chalcone synthase

- Pathway for biosynthesis of phenylpropanoid defense metabolites



# Φυτοαλεξίνες (1)

Αντιμικροβιακή δράση όχι εξειδικευμένη.

Σχετική εξειδίκευση ως προς τις οικογένειες φυτών όπου συντίθενται.

Fabaceae ισοφλαβονοειδή.

Solanaceae σεσκιτερπένια.

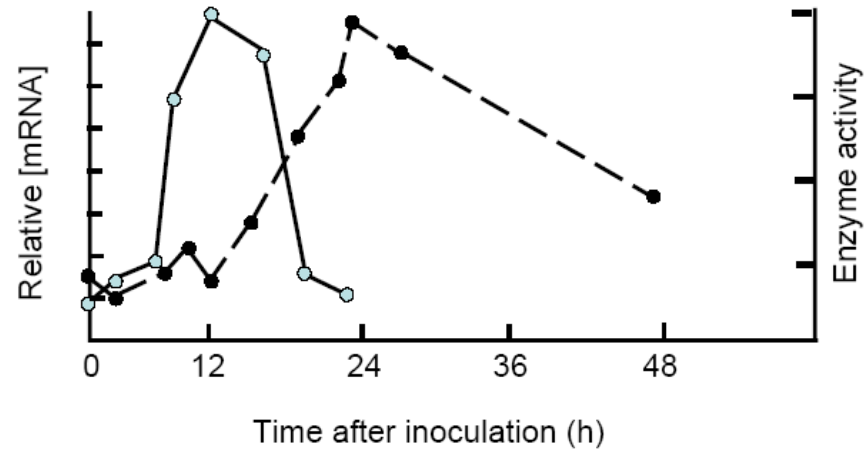
Έχουν εντοπιστεί σε 17 οικογένειες φυτών.

de novo σύνθεση των απαραίτητων ενζύμων.



# Φυτοαλεξίνες (2)

PAL



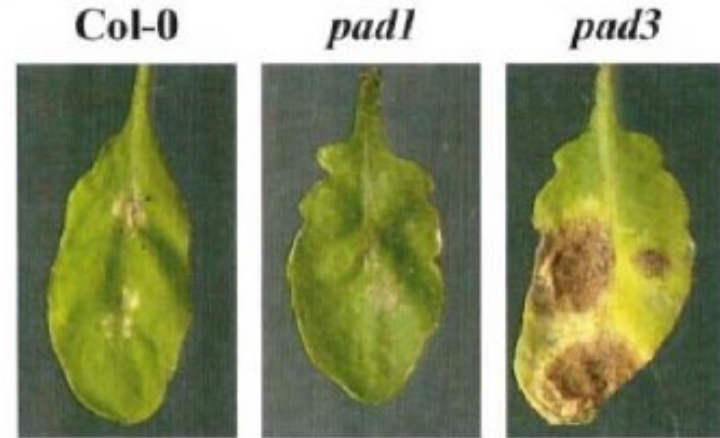
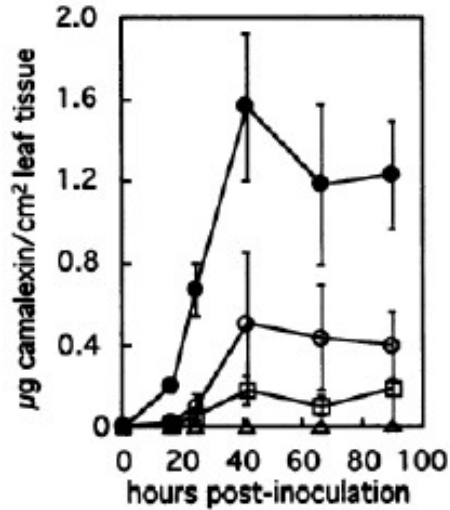
○ mRNA

● ενζυμική δράση





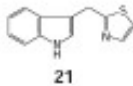
# Φυτοαλεξίνες (3)



*Alternaria brassicicola*  
fungal pathogen

FIG. 2. Accumulation of camalexin in wild-type (●) and *pad1* (○), *pad2* (□), or *pad3* (Δ) after infection with *Psm* ES4326 at  $10^5$  cfu/cm<sup>2</sup>. Similar results were obtained in several independent experiments.

Camalexin-deficient

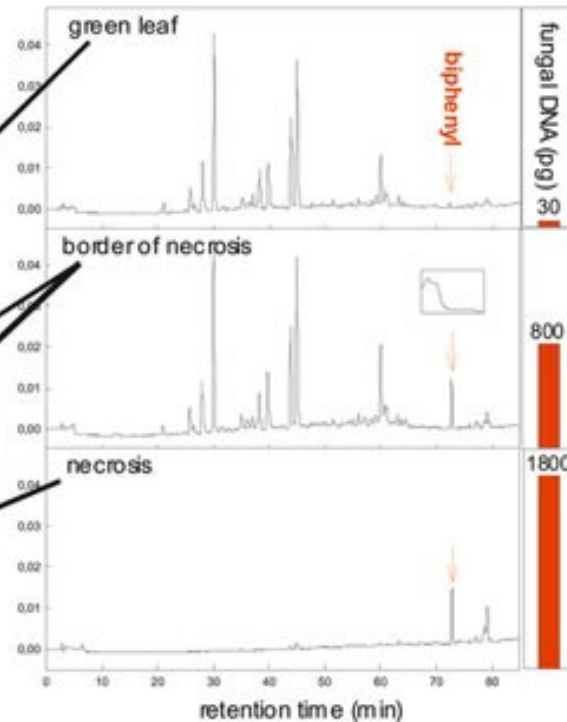
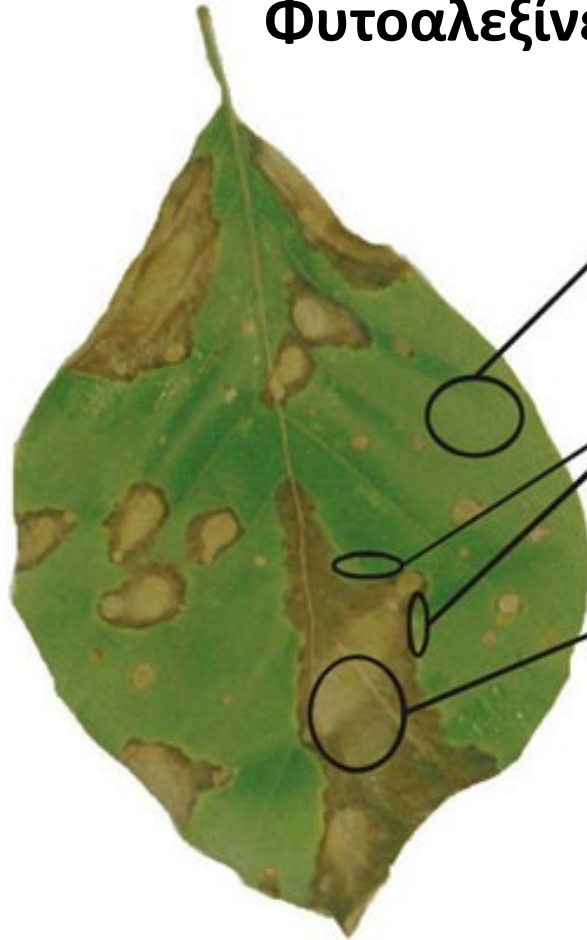


Glazebrook and Ausubel, 1994

Glazebrook et al, 1997

# Φυτοαλεξίνες (4)

## Φυτοαλεξίνες σε φύλλα οξυάς



Shade leaf of European beech (August 2002) heavily infested by *Apiognomonia errabunda* and showing typical necrotic lesions, irregularly shaped and uneven in size and often delimited by leaf veins. Parallel analyses of green leaf parts, borders of necroses (approx. 2 mm) and necroses indicated that 3,3',4,4' tetramethoxybiphenyl occurred exclusively in heavily infected leaf parts.



# Οι φυτοαλεξίνες συμμετέχουν στην άμυνα των φυτών;

- Συσσωρεύονται μετά τη προσβολή.
- Συσσωρεύονται γρηγορότερα σε αλληλεπιδράσεις ασυμβατότητας φυτό-παθογόνο.
- Τοπικές συγκεντρώσεις στους ιστούς επαρκούν για αναστολή ανάπτυξης παθογόνου.
- Η αναστολή σύνθεσής τους αυξάνει την ευαισθησία του φυτού.
- Φυτά που δε συνθέτουν φυτοαλεξίνες (γενετικώς τροποποιημένα) επιτρέπουν ανάπτυξη παθογόνου.
- Στελέχη που διασπούν φυτοαλεξίνες είναι περισσότερο μολυσματικά από αυτά που δε διασπούν.



# Παραγωγή μορίων-σημάτων συναγερμού (1)

**Οξειδίο του αζώτου:** Συνδέεται με τη παραγωγή ελευθέρων ριζών και τη συσσώρευση mRNA από γονίδια που εμπλέκονται σε αμυντικούς μηχανισμούς.

**Ιασμονικό οξύ:** Αύξηση της συγκέντρωσης τόσο σε τοπικό όσο και σε διασυστηματικό επίπεδο μετά από επιθέσεις .

Συνδέεται με ανθεκτικότητα σε κάποια νεκροτροφικά βακτήρια.

**Αιθυλένιο:** Η παρουσία του έχει καταγραφεί σε αλληλεπιδράσεις φυτού – παθογόνου συμβατές, αλλά και μη συμβατών

**Ιασμονικό οξύ + αιθυλένιο για την ενεργοποίηση πρωτεϊνών και άλλων PRPs**

**Βενζοϊκό οξύ:** Προέρχονται και τα δύο από την οδό βιοσύνθεσης των φαινυλπροπανοειδών.

**Σαλικιλικό οξύ:** Συσσωρεύονται πολύ κοντά στα σημεία προσβολής.

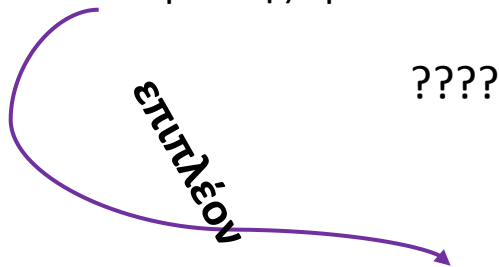


# Παραγωγή μορίων-σημάτων συναγερμού (2)

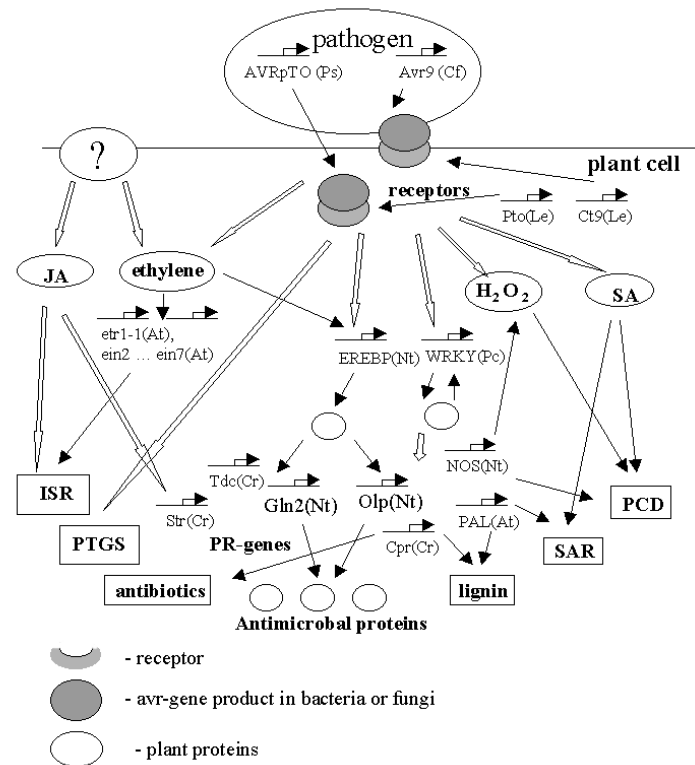
## Σαλικυλικό οξύ

Η βιοσύνθεσή του αυξάνεται τοπικά κατά τη διάρκεια της εκδήλωσης άμυνας των φυτών σε μικροβιακή προσβολή.

Σήμα συναγερμού το οποίο συνδέεται με την εκδήλωση διασυστηματικής επαγόμενης άμυνας μέσω της συγκέντρωσης H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> και συσσώρευσης πρωτεϊνών παθογένεσης (PRP).



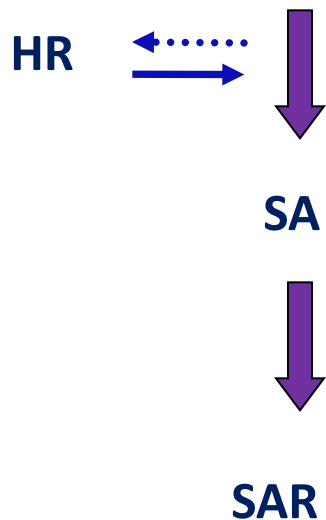
παρουσιάζει αντιμικροβιακές ιδιότητες



# Φυτό - παθογόνο

## Ασυμβατότητα

Φυτό ξενιστής R-γονίδιο  
παθογόνο Avr γονίδιο(α)



νεκρωτικές κηλίδες  
τοπική προσβολή

## Συμβατότητα

παθογόνο  
γονίδια παθογένεσης



προσβολή

Εμφάνιση συμπτωμάτων

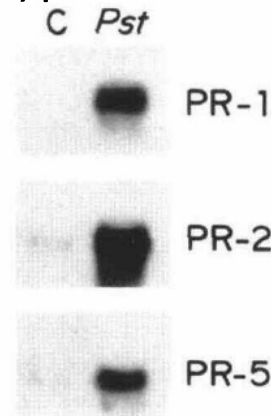


# Πρωτεΐνες παθογένεσης (pathogen related proteins PRPs)

- Επιβραδύνουν το ρυθμό ανάπτυξης του παθογόνου.
- Προϊόντα της δράσης τους στα κυτταρικά τοιχώματα του παθογόνου λειτουργούν ως σήμα ενεργοποίησης αμυντικών μηχανισμών.
- Συσσωρεύονται σε τοπικό αλλά και σε διασυστηματικό επίπεδο.
- Εναποτίθενται στα χυμοτόπια και στους μεσοκυττάριους χώρους.

Some families of Pathogenesis-related (PR) proteins

Family	Function
PR-1	Antifungal
PR-2	$\beta$ -1,3-Glucanase
PR-3	Chitinase
PR-4	Antifungal
PR-5	Antifungal

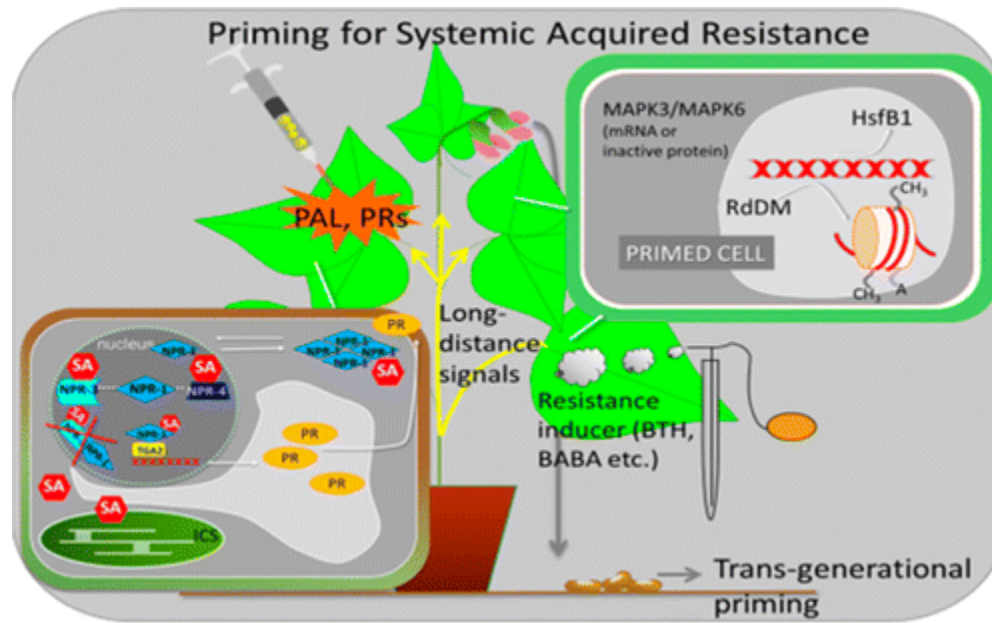


C: control,  
Pst: bacterial infected Arabidopsis

Uknes et al., 1992 The Plant Cell 4 645-656

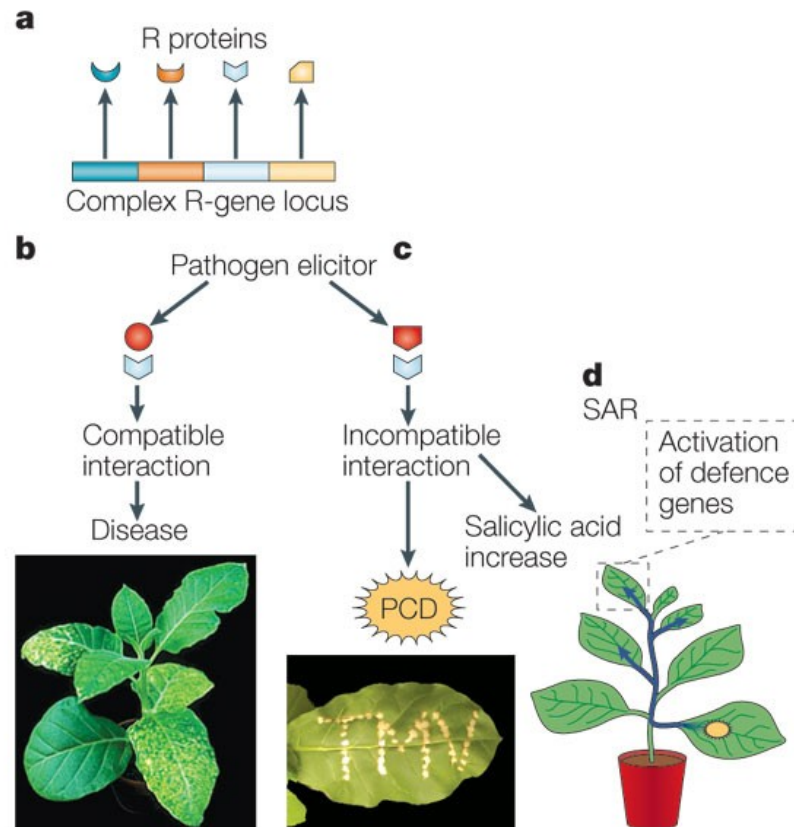
# Διασυστηματική επίκτητη ανθεκτικότητα (1)

**Systemic Acquired Resistance (50 Years after Discovery): Moving from the Lab to the Field** [Franco Gozzo](#) and [Franco Faoro](#)  
J Agriculture and food chemistry 2013





# Διασυστηματική επίκτητη ανθεκτικότητα (2)



Nature Reviews | Genetics



# Φυτό – φυτοφάγο (1)

## Δευτερογενείς μεταβολίτες με διάφορες ιδιότητες:

- δυνατή οσμή: τερπένια, θειογλυκοσίδια.
- κολλώδεις ρητίνες και κόμμεα: τερπένια, υδατάνθρακες.
- ερεθιστικά: φαινολικά.
- δυσάρεστες γεύσεις, δυσπεψία: τανίνες.
- τοξίνες: αλκαλοειδή, κυανογενή γλυκοσίδια, καρδενολίδια.

➡ **Αποφυγή**

**Με ιδιοσυστατους ή επαγόμενους μεταβολίτες.**

➡ **Ανθεκτικότητα**



# Φυτό – φυτοφάγο (2)

Διεγέρτης (Elicitor).

Σύστημα επιτήρησης.

1. Μόρια φυτοφάγου  
υγρά ωοτοκίας, σιέλου, πρωτεΐνες (HAMPs).
2. Μοριακές δομές τραυματισμένων  
φυτικών ιστών π.χ. τμήματα κυτταρικών  
τοιχωμάτων (ολισακχαρίτες – πηκτίνες).

Διάκριση μεταξύ  
μηχανικού τραυματισμού και  
προσβολή από φυτοφάγο.

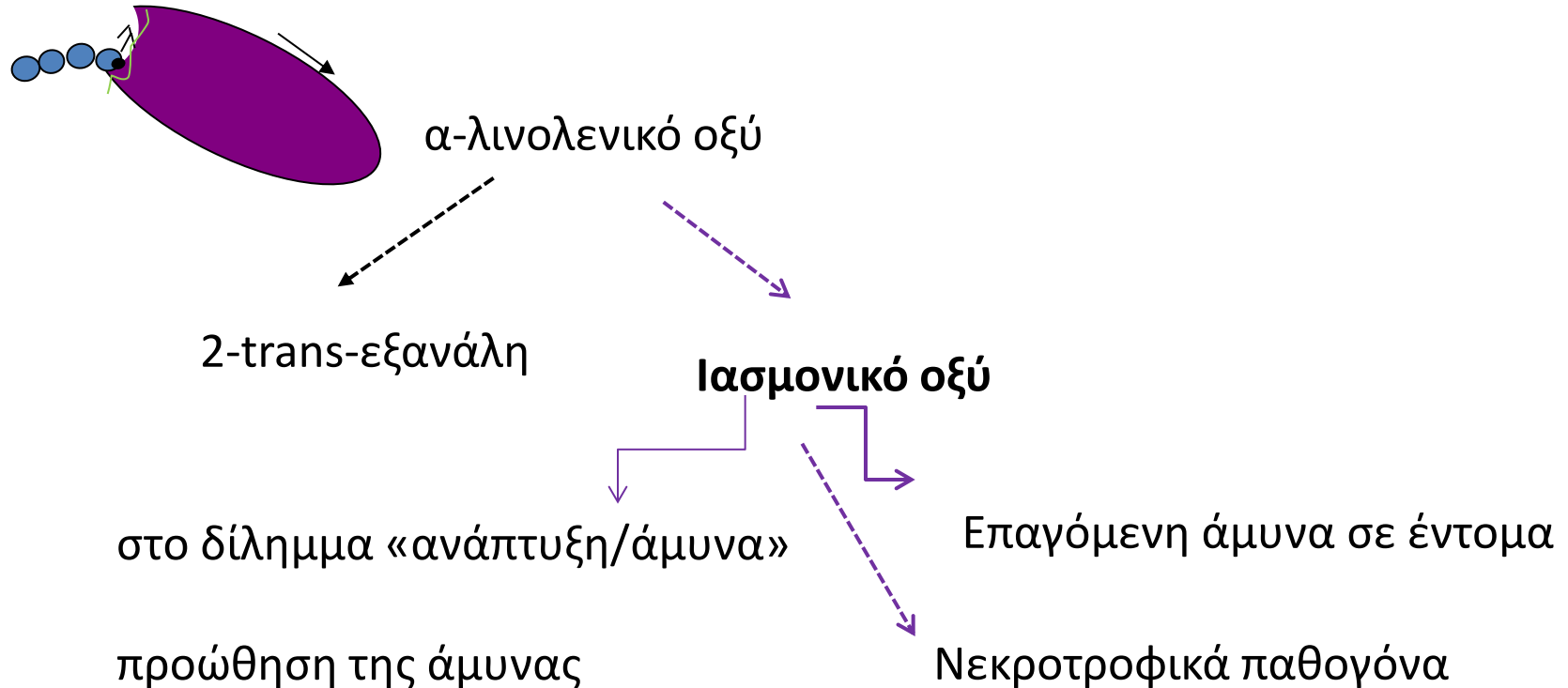
Συχνά εξειδίκευση διεγερτών

συγκεκριμένου φυτικού είδος & συγκεκριμένο είδος εντόμου.



# Φυτό – φυτοφάγο (3)

Διαβίβαση του σήματος:



Έκφραση γονιδίων που σχετίζονται με άμυνα και αναπαραγωγή.  
Καταστολή έκφρασης γονιδίων που σχετίζονται με ανάπτυξη.



# Επαγομένη άμυνα έναντι εντόμων



Σε τοπικό ή διασυστηματικό επίπεδο.

1. De novo σύνθεση αμυντικών πρωτεϊνών, παρεμποδιστών των πρωτεϊνών, αμυλασών, χητινασών, λεκτινών, οξειδωτικών ενζύμων (οξειδάσες πολυφαινολών) κ.λπ.
2. Επαγωγή σύνθεσης τοξικών ουσιών που προϋπάρχουν σε μικρή [ ] πχ αλκαλοειδών (νικοτίνη), μονοτερπενίων στα κωνοφόρα, θειογλυκοζιτών στα σταυρανθή.
3. Σύνθεση και απελευθέρωση πτητικών ουσιών (μεθυλιωμένα παράγωγα ιασημονικού και σαλικιλικού οξέος) για τη προσέλκυση παρασιτοειδών και αρπακτικών.



# Η αναγνώριση και αντίδραση στην επίθεση φυτοφάγων περιλαμβάνει:

Την αντίληψη των διεγερτών και την ενεργοποίηση μέσω αύξησης στη συγκέντρωση του κυτοπλασματικού ασβεστίου με επακόλουθες αλλαγές στο δυναμικό των μεμβρανών και ιδιαίτερα στην ηλεκτροφυσιολογικές διαφοροποιήσεις στην κυτοπλασματική μεμβράνη και στη μεταβίβαση σήματος.

Zebelo & Maffei, 2015



# Διαδρομές λειτουργιών σημάτων ασβεστίου μετά την κατανάλωση από φυτοφάγα

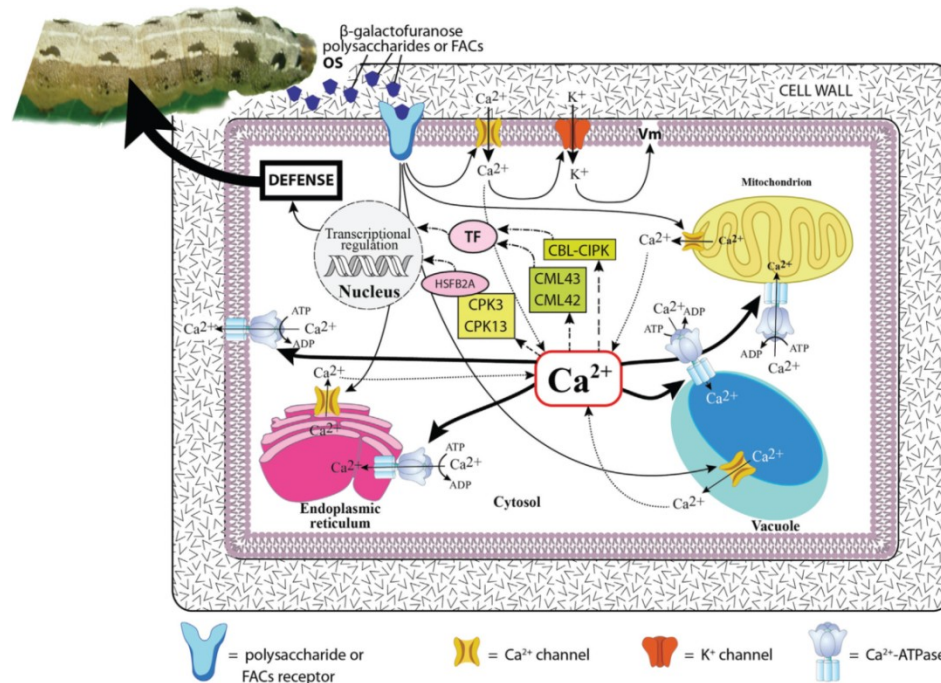
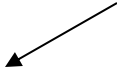

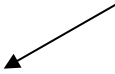


Fig. 1. Calcium-signalling pathways after herbivory. Following herbivory, insect-originated elicitors bind to putative polysaccharide ( $\beta$ -galactofuranose) or FACS receptors, leading to cytosolic  $\text{Ca}^{2+}$  homeostasis. This homeostasis is regulated by influx and efflux channels, as well as by ATP-dependent  $\text{Ca}^{2+}$  pumps. The cytosolic  $\text{Ca}^{2+}$  increase induces the release of  $\text{Ca}^{2+}$  from cellular stores (mitochondria, vacuoles, and the endoplasmic reticulum) via  $\text{Ca}^{2+}$ -channels. The cytosolic  $\text{Ca}^{2+}$  increase triggers two cascades of signalling events: (i) the activation of inward  $\text{K}^{+}$  channels, which cause *Vm depolarization*, and (ii) the activation of CBL-interacting protein kinases (CBL-CIPK), calmodulin-like protein (CML42 and CML43), and calcium-dependent protein kinase (CPK3 and CPK13) signalling pathways, which are involved in the activation of transcription factors (e.g. HSF2A) that lead to the expression of defence genes in the nucleus. Broken arrows indicate the calcium pathways contributing to the increased cytosolic calcium concentrations. (This figure is available in colour at

JXB online.)



# Θεωρίες σχετικά με την ανάπτυξη αμυντικών μηχανισμών των φυτών στα φυτοφάγα (1)

- Θεωρίες σχετικά με την ανάπτυξη αμυντικών μηχανισμών των φυτών στα φυτοφάγα:
  - **Abiotic/environmental stress hypothesis.**
  - **Toxin-digestibility continuum hypothesis.**
  - **Plant apparency hypothesis.**
  - **Biotic stress hypothesis.**
  - **Optimal defense hypothesis.** 
  - **Latitudinal pest pressure hypothesis.**
  - **Guild defense hypothesis.**
  - **Resource availability hypothesis.**
  - **Carbon/nutrient balance hypothesis.** 
  - **Growth differentiation hypothesis.** 

Δευτερογενείς μεταβολίτες: Βιοσυνθετικές οδοί και βιολογικός ρόλος





# Θεωρίες σχετικά με την ανάπτυξη αμυντικών μηχανισμών των φυτών στα φυτοφάγα (2)

## Ερώτημα:

Γιατί αναπτύχθηκαν τόσες πολλές θεωρίες σχετικά με τις άμυνες των φυτών και υπάρχει η αντιπαράθεση και η διατύπωση νέων υποθέσεων;

...καθεμία περικλείει ένα μέρος της αλήθειας.

... δεν είναι μεταξύ τους αμοιβαία αποκλειόμενες.

...καθεμία δίνει πληροφορίες για κάποια από τα πολλά ζητήματα που αφορούν τις άμυνες των φυτών.



# Ισορροπία άνθρακα/θρεπτικών (CNBH) (1)

- Θεωρία: το είδος και η ποσότητα άμυνας στα φυτά σχετίζεται με τη διαθεσιμότητα πόρων (θρεπτικών & ηλιακής ακτινοβολίας) και είναι αποτέλεσμα της ισορροπίας μεταξύ άνθρακα και διαθέσιμων θρεπτικών.
- Παραδοχή: η ανάπτυξη έχει προτεραιότητα απέναντι στη σύνθεση δευτερογενών μεταβολιτών.

Σε αντίθεση με άλλες θεωρίες δεν υποστηρίζει απλοποιημένα ότι το είδος και η ποσότητα των δευτερογενών μεταβολιτών στα φυτά είναι αποτέλεσμα μόνο της φυσικής επιλογής λόγω ύπαρξης φυτοφάγων.

Προβλέπει ότι αλλαγές στο λόγο C/N μπορεί να οδηγήσει σε μεταβολές στη σχέση μεταξύ των αμυντικών ουσιών με N ή χωρίς που περιέχει κάποιο φυτό.

Επιπλέον διαχωρίζει τους απαραίτητους πόρους σε αυτούς που βρίσκονται πάνω από αυτούς που βρίσκονται κάτω από το έδαφος.



# Ισορροπία άνθρακα/θρεπτικών (C/NBΗ) (2)

**Η υπόθεση προτείνει ότι:**

- Περιορισμένη διαθεσιμότητα θρεπτικών περιορίζει την ανάπτυξη περισσότερο από τη φωτοσύνθεση και μειωμένη συγκέντρωση N έχει διαφορετικά αποτελέσματα από ότι μειωμένη συγκέντρωση C.
- Σε συνθήκες υψηλής διαθεσιμότητας θρεπτικών ( C/N μικρό), τα φυτά μπορούν άμεσα να συνθέσουν αμυντικές ουσίες με N.
- Σε συνθήκες υψηλού φωτισμού και χαμηλών διαθέσιμων θρεπτικών τα φυτά συνθέτουν μεταβολίτες που βασίζονται στον άνθρακα.
- Τα φυτά μπορούν να ξεφύγουν από τα φυτοφάγα είτε μέσω άμυνας είτε μέσω ανάπτυξης.



# Ισορροπία άνθρακα/θρεπτικών (CNBH) (3)

- Η λίπανση στα φυτά θα έχει διαφορετικές επιπτώσεις στα φυτοφάγα αναλόγως με το αν τα φυτά εξαρτώνται από αμυντικές ουσίες με N ή χωρίς.

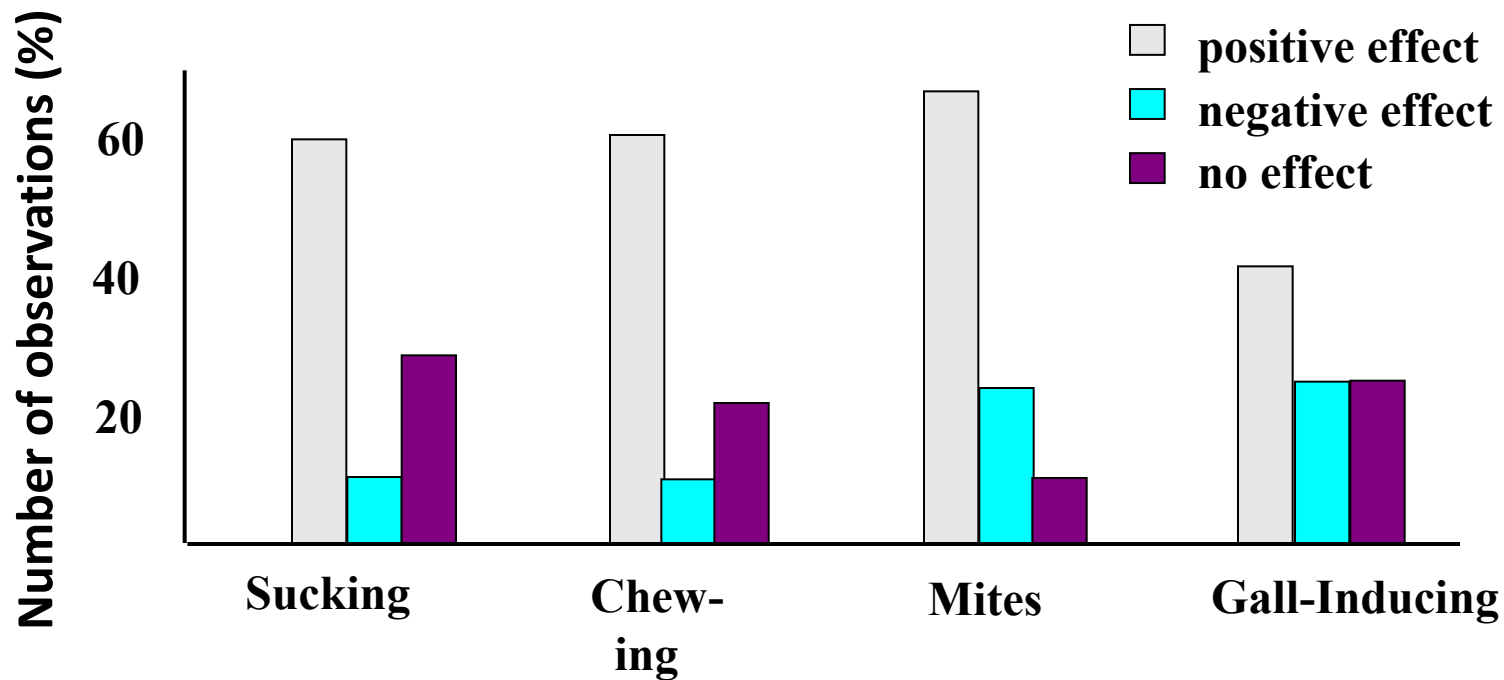
- Η λίπανση συνδέεται με διοχέτευση του C στην ανάπτυξη και δε «περισεύει» για να χρησιμοποιηθεί για τη σύνθεση αμυντικών ουσιών, ενώ μπορεί να αυξηθούν οι N- αμυντικές ουσίες.
- Σε συνθήκες περιορισμένου N (μειωμένη λίπανση) εφόσον ο άνθρακας δεν μπορεί να χρησιμοποιηθεί σε διεργασίες ανάπτυξης χρησιμοποιείται για C- αμυντικές ουσίες.

Η διερεύνηση εφαρμογών της υπόθεσης αυτής είναι σημαντική εφόσον σε διαχειριζόμενα οικοσυστήματα π.χ. γεωργικά έχει ενδιαφέρον το αν η λίπανση N θα προκαλέσει μείωση ή αύξηση του πληθυσμού των φυτοφάγων.



# Οι επιπτώσεις της λίπανσης μπορεί να εξαρτώνται από το είδος του φυτοφάγου

Στοιχεία από 185 ερευνητικές εργασίες.



# Θεωρία της βέλτιστης άμυνας (ODH) (1)

Η υπόθεση θεωρεί ότι:

- Οι διαθέσιμοι πόροι του φυτού για άμυνα είναι περιορισμένοι και απαιτούνται για την κάλυψη και άλλων αναγκών του φυτού (π.χ. ανάπτυξη).
- Χημικοί και ανατομικοί αμυντικοί μηχανισμοί έχουν υψηλό κόστος και μπορούν να διαφοροποιηθούν (εξελιχθούν) μόνο αν το όφελος που προσφέρουν ισοφαρίζει ή υπερβαίνει το κόστος.

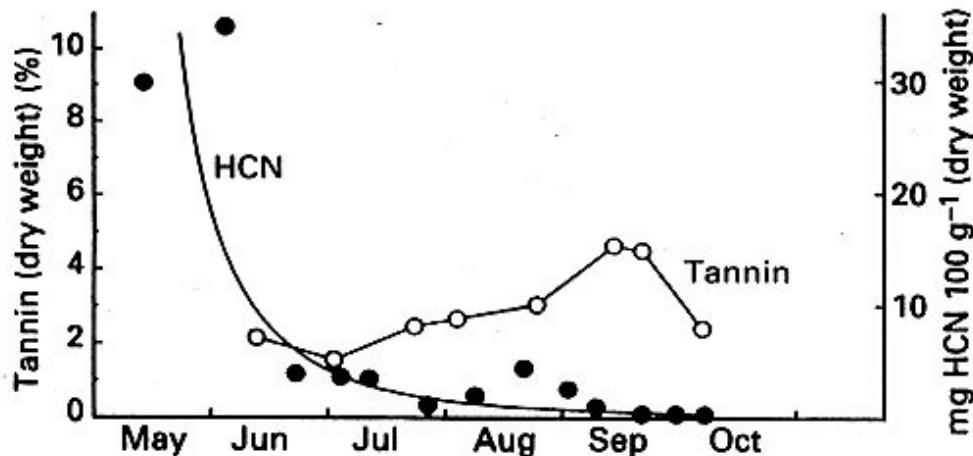


# Θεωρία της βέλτιστης άμυνας (ΟΔΗ) (2)

Η επένδυση σε άμυνες μεταβάλλεται σύμφωνα με την παρουσία φυτοφάγων και τον κίνδυνο που συνεπάγονται.

Τα φυτά εξελίσσουν τις άμυνες τους σε αντίστροφη σχέση με το κόστος τους.

Τα μέρη του φυτού που θεωρούνται πολύτιμα η/και συνεισφέρουν στην καλύτερη προσαρμογή του φυτού είναι πιο αποτελεσματικά προστατευμένα.



Η φτέρη (*Pteridium aquilinum*) μεταβάλλει την άμυνα της με το χρόνο.

# Θεωρία της βέλτιστης άμυνας (ODH) (3)

Η αξιολόγηση της θεωρίας είναι σύνθετη.

- Ο ενδεχόμενος κίνδυνος για τους φυτικούς ιστούς δεν είναι συγκρίσιμος μεταξύ των ειδών, ενδαιτημάτων, εποχών κ.λπ.
- Πως μπορεί ένα φυτό να «εκτιμήσει» τον κίνδυνο από κάποιο φυτοφάγο;
- Πολλοί δευτερογενείς μεταβολίτες έχουν πολλαπλούς ρόλους στο φυτό και η παρουσία τους στους ιστούς μπορεί να μη συνδέεται με άμυνα απέναντι σε φυτοφάγα.

Υπάρχουν δεδομένα υποστηρικτικά της θεωρίας .

Θετική συσχέτιση ανάμεσα σε πιθανότητα επίθεσης από φυτοφάγο και επαγωγή σύνθεσης δευτερογενών μεταβολιτών

Θυμηθείτε την περίπτωση των φουρανοκουμαρινών στο *Pastinaca sativa*.





# Θεωρία της βέλτιστης άμυνας (ODH) (4)

**Μπορεί να γίνει πρόβλεψη για την κατανομή χημικής άμυνας στους διαφορετικούς φυτικούς ιστούς;**

McCall & Fordyce 2010

νεαρά φύλλα / γερασμένα φύλλα

άνθη / φύλλα

«...We found that tissues with higher assumed value had significantly higher concentrations of defence chemicals than tissues with lower value. In particular, we found that younger leaves had higher concentrations of defence chemicals than older leaves, consistent with the predictions of ODT. The magnitude of this difference was higher in the younger leaf / older leaf comparison than in the flower / leaf comparison, with no evidence that flowers were more defended than leaves..»



# Ένα φυτό που απέφυγε τον εχθρό του για περισσότερα από 250 χρόνια (1)

Το φυτό *Pastinaca sativa* ήρθε στην Αμερική με τους Ευρωπαίους αποίκους και καλλιεργήθηκε ευρέως γύρω στο 1609.

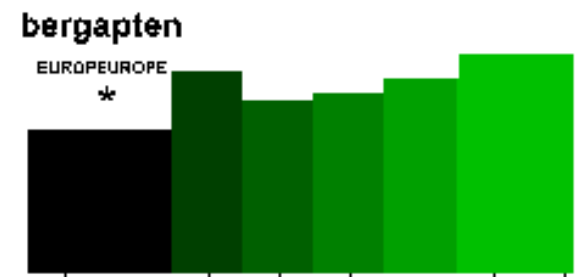
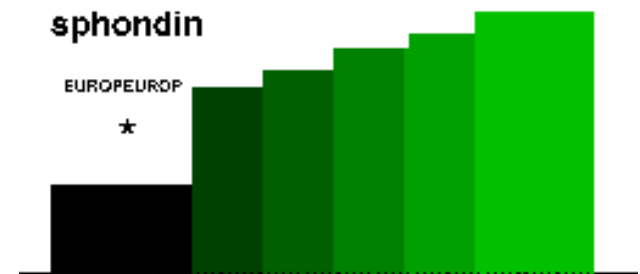
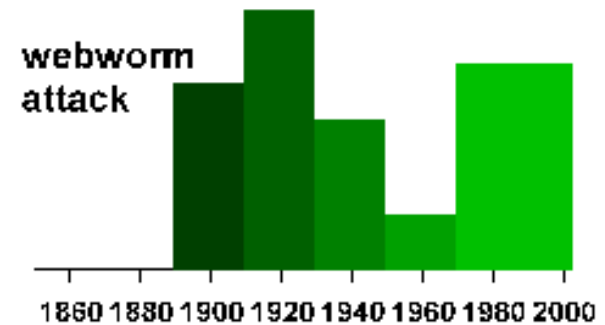
Οι άποικοι όμως δε μετέφεραν και τη κάμπια που αποτελεί τον κύριο εχθρό του φυτού τουλάχιστον μέχρι το 1869, όταν η παρουσία του εντόμου καταγράφηκε για πρώτη φορά στο Οντάριο του Καναδά.

Το φυτό επιβίωσε για περίπου 250 χρόνια χωρίς τον εχθρό του. Μετά το 1909 όμως άρχισαν να καταγράφονται πολλές προσβολές στα καλλιεργούμενα φυτά (φωτογραφία).



# Ένα φυτό που απέφυγε τον εχθρό του για περισσότερα από 250 χρόνια (2)

- Δείγματα φυτών που συλλέχθηκαν την περίοδο 1889 -1909 δε δείχνουν προσβολή από κάμπια. Τα επόμενα χρόνια οι προσβολές αυξάνονται (σχήμα α). Αντίστοιχα αυξάνεται και η συγκέντρωση δύο φουρανοκουμαρινών, στους ιστούς των φυτών που ελέγχθηκαν (σχήμα β, γ), η παρουσία των οποίων συνδέεται με την χημική άμυνα του φυτού. Η συγκέντρωση των φουρανοκουμαρινών ήταν σταθερά χαμηλή όσο δε δεχόταν προσβολή από την κάμπια, αλλά άρχισε να αυξάνεται σταθερά μετά την εισβολή του εντόμου.
- Η απουσία της κάμπιας για τόσο μεγάλη χρονική περίοδο μείωσε τη μεταβολική δραστηριότητα για σύνθεση φουρανοκουμαρινών. Η επανεμφάνισή της, προκάλεσε εκ νέου την ανάπτυξη χημικής άμυνας με φουρανοκουμαρίνες από το φυτό.



# Ισορροπία ανάπτυξης – διαφοροποίησης (GDBH) (1)

- Φυτοκεντρική υπόθεση με και βασίζεται σε ένα σχήμα όπου ανάπτυξη και διαφοροποίηση χωρίζονται σε 3 φάσεις: κυτταροδιαίρεση, κυτταρική αύξηση, και κυτταρική ωρίμανση και διαφοροποίηση.
- Συνδέει τις θεωρίες the optimal defense και carbon/nutrient balance (εν μέρει και the resource availability) με την προϋπόθεση ότι οι θεωρίες δεν είναι αμοιβαία αποκλειόμενες.
- Εφόσον η ανάπτυξη και η διαφοροποίηση εξαρτώνται από τα προϊόντα της φωτοσύνθεσης έχουν γενικώς αρνητική συσχέτιση μεταξύ τους.



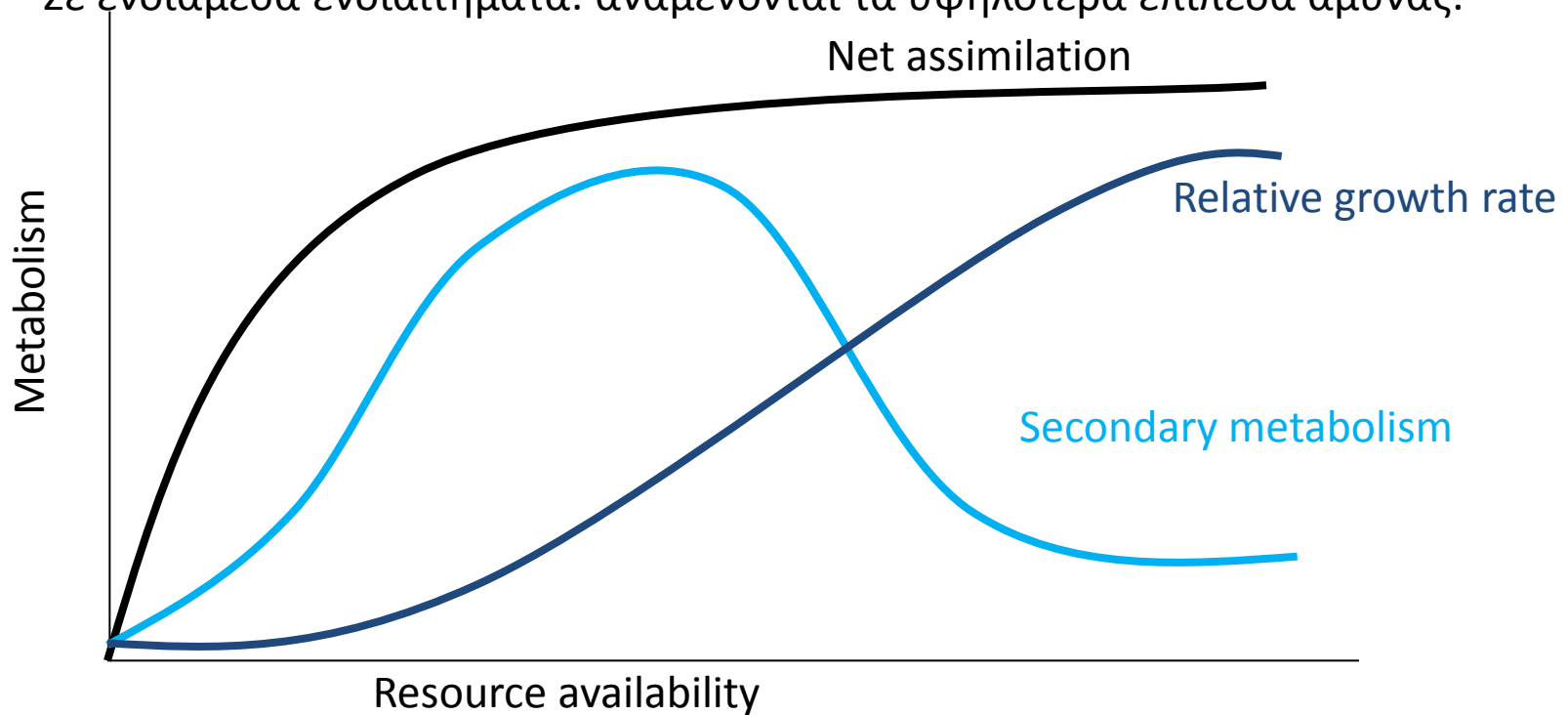
# Ισορροπία ανάπτυξης – διαφοροποίησης (GDBH) (2)

- Η ανάπτυξη υπερισχύει σε κατάλληλες συνθήκες ενώ η διαφοροποίηση όταν οι συνθήκες είναι μη ικανοποιητικές για ανάπτυξη (χωρίς να μειώνονται τα φωτοσυνθετικά προϊόντα).
  - π.χ., περιορισμένη έλλειψη νερού, η οποία περιορίζει την ανάπτυξη αλλά όχι και τη φωτοσύνθεση μπορεί να ευνοήσει τη διαφοροποίηση, φάση κατά την οποία παράγονται δευτερογενείς μεταβολίτες.
- Η κυριότερη διαφορά της από την CNBH είναι ότι η CNBH εστιάζεται σε διαφορές των πόρων τοπικά, ενώ η GDBH σε χρονική διαφοροποίηση.
- Έτσι η υπόθεση θα μπορούσε να προβλέψει πότε και που η ανάπτυξη περιορίζεται περισσότερο από τη φωτοσύνθεση και τα φυτά οδηγούνται στη διαφοροποίηση και στη συσσώρευση αμυντικών ουσιών που περιέχουν κυρίως C.



# Ισορροπία ανάπτυξης – διαφοροποίησης (GDBH) (3)

- Σε πλούσια ενδαιτήματα αναμένεται: μικρή κατανομή σε άμυνες ή εξάρτηση της από μεγάλη ζημιά.
- Σε φτωχά ενδαιτήματα αναμένεται χαμηλή επένδυση σε προϋπάρχουσες άμυνες.
- Σε ενδιάμεσα ενδαιτήματα: αναμένονται τα υψηλότερα επίπεδα άμυνας.



# Η συζήτηση συνεχίζεται (1)

Παρόλο ότι περισσότερες από 200 ερευνητικές εργασίες υποστηρίζουν τη CNBH, **δεν** μπορεί να εφαρμοστεί σε όλες οι αλληλεπιδράσεις φυτών – φυτοφάγων.

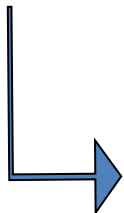
Άρθρο επισκόπησης με δεδομένα μετά το 1998 κατέδειξε ότι φυτά είτε που είχαν δεχτεί λίπανση N είτε ήταν σκιασμένα μπορούσαν να εφαρμοστούν και οι δύο υποθέσεις (CNBH, GDBH).

Υπάρχουν δεδομένα που υποστηρίζουν ότι η ανάπτυξη δεν έχει πάντα προτεραιότητα σε σχέση με την άμυνα, ακόμα κι όταν έχει υψηλό κόστος. Τίθεται ζήτημα επανεκτίμησης της GDBH.



# Η συζήτηση συνεχίζεται (2)

- Οι Koricheva et al. (1998) υποστήριξαν ότι μόνο οι ουσίες που προέρχονται από τη μεταβολική οδό των φαινυλπροπανοειδών μεταβάλλονται όπως αναμένεται από τις θεωρίες CNBH, GDBH.
- Η υψηλή ανταπόκριση των φαινυλπροπανοειδών μπορεί να οφείλεται στο γεγονός ότι οι ουσίες αυτές, όπως και οι πρωτεΐνες μοιράζονται κοινή πρόδρομη ουσία, το αμινοξύ φαινυλαλανίνη.



Κάθε παράγοντας που επιδρά στην ανάπτυξη των φυτών και στη σύνθεση των πρωτεϊνών επηρεάζει επίσης τη διαθεσιμότητα του αμινοξέος για τη σύνθεση των φαινυλπροπανοειδών.





# Η συζήτηση συνεχίζεται (3)

- Οι Hamilton et al. (2001) υποστηρίζουν ότι η θεωρία CNBH υπεραπλουστεύει τη χημική άμυνα των φυτών διακρίνοντας μόνο δύο ομάδες της υψηλής διαφορετικότητας αμυντικές ενώσεις, C-ενώσεις και N-ενώσεις. Δημιουργούνται προβλήματα αφού:
  - Πολλές N-ενώσεις μπορεί να περιέχουν περισσότερο C από C-ενώσεις μικρότερου μοριακού βάρους.
  - Αντιστοίχως, πολλές C-ενώσεις απαιτούν περισσότερο N για τη σύνθεση και αποθήκευσή τους από ότι άλλες N- ενώσεις.



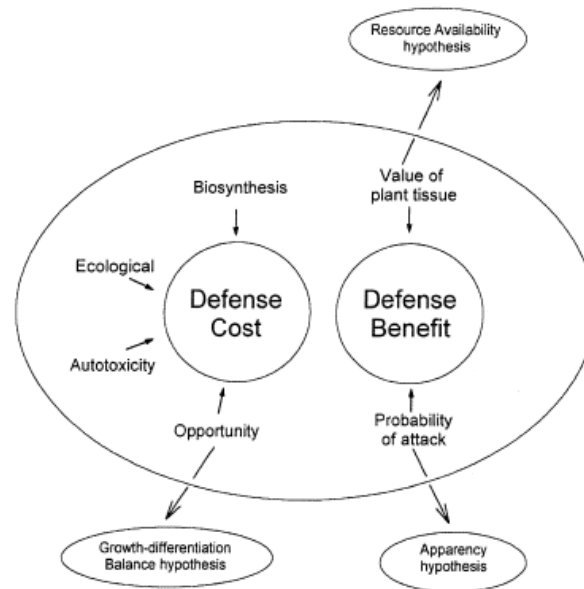
# Η συζήτηση συνεχίζεται (4)

- Η προτεραιότητα της ανάπτυξης έναντι του δευτερογενούς μεταβολισμού μπορεί να μην ισχύει πάντα εφόσον συγκεκριμένες λειτουργίες τέτοιων ουσιών μπορεί να έχουν μεγαλύτερη αξία για την επιβίωση και εμμέσως στην ανάπτυξη π.χ. προστασία απέναντι σε φυτοφάγα και παθογόνα μπορεί σε περιπτώσεις να είναι περισσότερο επείγουσα διεργασία από την ανάπτυξη.
- Η ρύθμιση μεταβολικών διεργασιών από τη παρουσία διεγερτών που προέρχονται από τα φυτοφάγα ανεξαρτήτου κόστους ακόμα και σε συνθήκες μειωμένων πόρων, υποδεικνύει ότι η ανάπτυξη δεν έχει πάντα προτεραιότητα.



# Η συζήτηση συνεχίζεται (5)

Εναλλακτικά προτείνεται ότι η θεωρία που μπορεί επιτυχώς να εφαρμοστεί για τις σχέσεις φυτό – φυτοφάγο και τη σύνθεση δευτερογενών μεταβολιτών άμυνας πρέπει να έχει ένα έρεισμα εξελικτικό με την έννοια ότι η αξία της υιοθετούμενης άμυνας να αντιστοιχεί σε ένα όφελος προσαρμογής σχετικό με το κόστος προσαρμογής.



**Optimal Defense Theory**

# Η συζήτηση συνεχίζεται (6)

## Μοντέλο περιορισμένων πόρων

### Limiting resource model

**Υπό διερεύνηση το μοντέλο που εξετάζει τόσο την παρουσία φυτοφάγων όσο και την εκδήλωση αμυντικών μηχανισμών και αντίστοιχη προσαρμοστικότητα των φυτών με περιοριστικό παράγοντα τους διαθέσιμους πόρους.**

Εξετάζεται η επικείμενη ζημιά σε φτωχά και πλούσια ενδιαιτήματα.



# Μοντέλο περιορισμένων πόρων

Ζημιά ακραίου μεριστώματος σε φυτά *Arabidopsis thaliana* από διαφορετικούς πληθυσμούς σε φτωχά ή πλούσια ενδιαιτήματα (Banta et al, 2010) υποδεικνύει ότι:

.... We show that, in different populations of this species, basic responses to nutrients and damage are best described by different models, which are based on different assumptions and make different predictions. This demonstrates the need for complexity in our explanations, and suggests that no one existing model can account for all relationships between tolerance ...and nutrients... (Oikos 119:359, 2010).



# Παράγοντες που προβλέπουν την ανθεκτικότητα στα φυτά

Μορφολογία  
Κύκλος ζωής  
Ανατομικά χαρακτηριστικά



Καθοριστικοί παράγοντες για τις προτιμήσεις των φυτοφάγων.

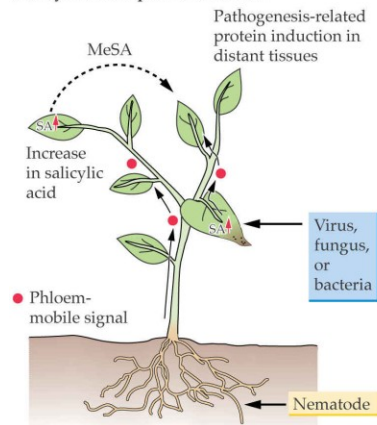
Μικρότερη η συμβολή των δευτερογενών μεταβολιτών.

(Carmona et al. 2011, Functional Ecology)

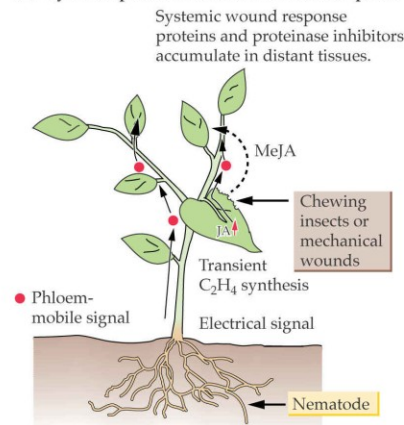


# Μορφές ανθεκτικότητας και αντίδρασης των φυτών

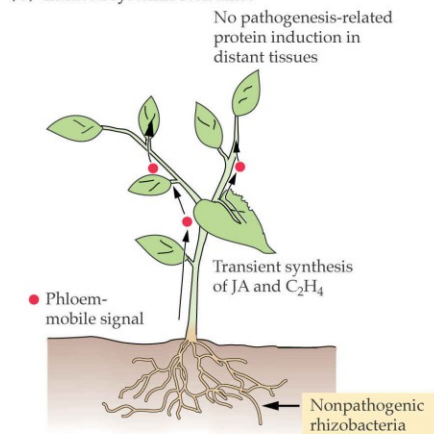
(A) Systemic acquired resistance



(B) Systemic proteinase inhibitor/wound response



(C) Induced systemic resistance



(A) Διασυστηματική επίκτητη ανθεκτικότητα μετά από δράση παθογόνου (SAR).

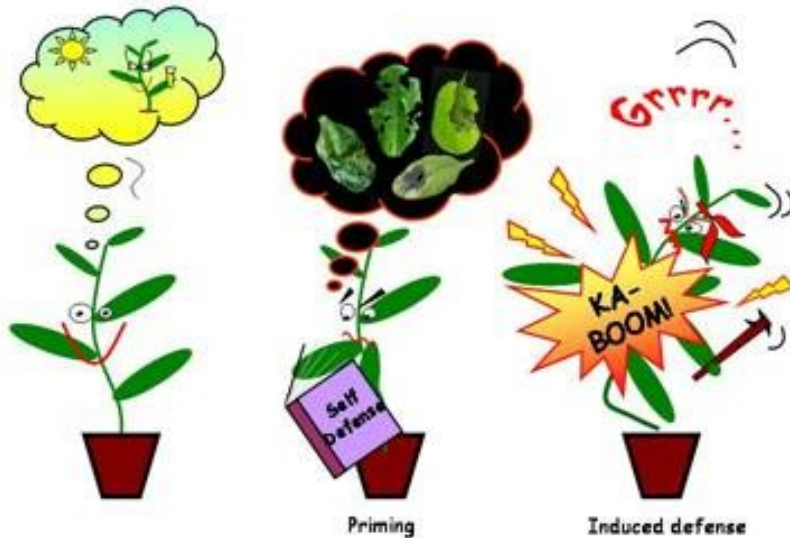
(B) Αμυντική αντίδραση σε διασυστηματικό επίπεδο μετά από επίθεση μασητικού εντόμου ή μηχανική ζημιά.

(Γ) Επαγομένη διασυστηματική ανθεκτικότητα προκαλούμενη από δράση μη παθογόνων ριζοβακτηρίων που εποίκουν τις ρίζες (ISR).



# Διαδικασία ευαισθητοποίησης των φυτών

Η διαδικασία ευαισθητοποίησης (γόμωσης-priming) ενεργοποιεί τους αμυντικούς μηχανισμούς γρηγορότερα βοηθώντας στην καλύτερη αξιοποίηση των πόρων προσφέροντας τη λύση στο δίλημμα μεταξύ του κόστους της άμυνας και του πλεονεκτήματος της αποτελεσματικής άμυνας.



1. Συσσώρευση μιτωτικών κινασών σε λανθάνουσα κατάσταση για γρήγορη διαβίβαση σήματος.
2. Τροποποίηση χρωματίνης για ταχύτερη μεταγραφή αμυντικών γονιδίων.
3. Τροποποίηση πρωτογενούς μεταβολισμού για να υπάρχουν συνεχώς αποθέματα ATP.





# Αλληλεπιδράσεις παραγόντων καταπόνησης (1)

Η επίθεση από φυτοφάγα συνδέεται με ανάπτυξη επαγόμενων μηχανισμών άμυνας:

«These include ...**i)** increase the physical barrier to insect feeding ...with the up-regulation of genes involved in cell wall remodelling ,  
**ii)** the induction of anti-nutritive compounds including protease inhibitors, protein cross-linking polyphenol oxidases ...and other enzymes ...  
**iii)** and the induction of a range of toxic secondary metabolites...»



# Αλληλεπιδράσεις παραγόντων καταπόνησης (2)

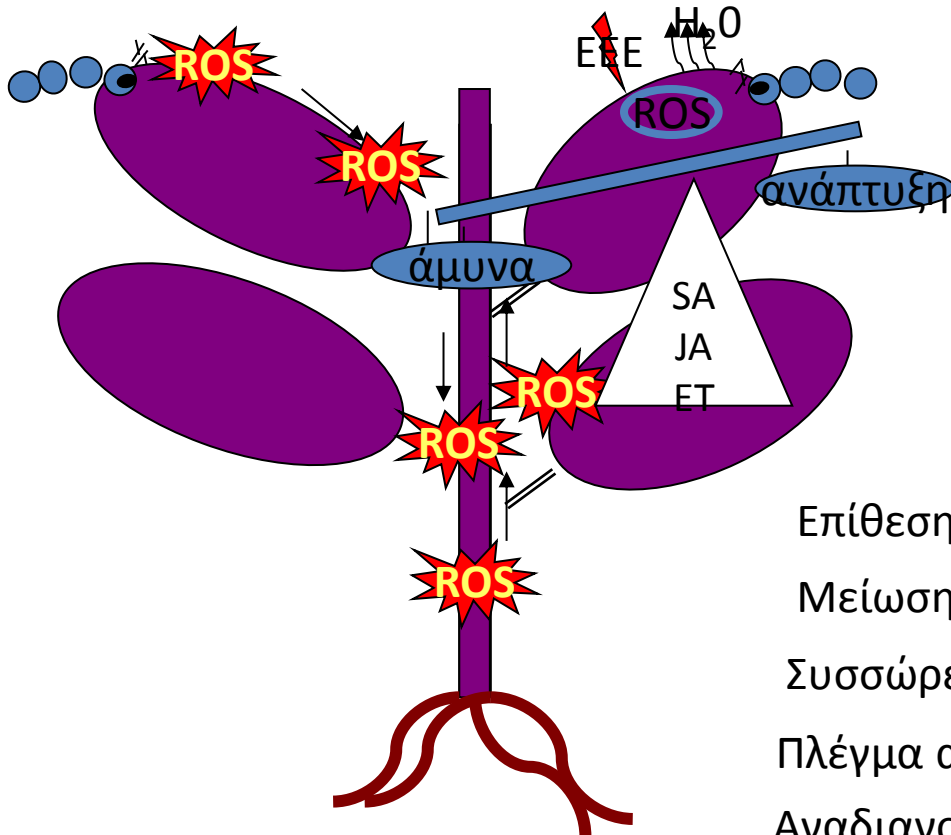
Κι ενώ η ανάγκη σε ενέργεια και δομικά συστατικά είναι μεγάλες παρατηρείται μείωση του φωτοσυνθετικού ρυθμού:

«...in the majority of cases defense responses are associated with a reduction in photosynthesis .... In the case of insect infestation, decreased photosynthesis has been associated with reduced leaf water potentials caused by severed vasculature ..*enhanced water loss from wound sites ...stomatal closure ...and higher non-photochemical quenching* in photosystem II ...  
***There is also accumulating evidence to suggest that reduced photosynthesis is a genetically programmed plant response.»***

Kerchev et al, 2011



# Αλληλεπιδράσεις παραγόντων καταπόνησης (3)



Επίθεση από φυτοφάγα.

Μείωση φωτοσυνθετικού ρυθμού.

Συσσώρευση ROS.

Πλέγμα ανάμεσα σε ROS και ορμονικά σήματα.

Αναδιανομή πόρων προς την ενίσχυση της άμυνας  
εις βάρος της ανάπτυξης.

Kerchev et al. 2011





ΑΡΙΣΤΟΤΕΛΕΙΟ  
ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ  
ΘΕΣΣΑΛΟΝΙΚΗΣ

---

# Επίδοχοι θηρευτές/παράσιτα

# Επίδοξοι θηρευτές/παράσιτα (1)

**Αποφυγή**



**εύρεση άλλου ξενιστή/τροφής.**

**Αντοχή**



**διάσπαση/αποτοξίνωση  
μεταβολίτη.  
π.χ. πιερίδα του λάχανου  
χρησιμοποιεί τα γλυκοσινολίδια  
στη διατροφή της.**



# Επίδοξοι θηρευτές/παράσιτα (2)

## Φυτοφάγα

- Αποφυγή τοξικών φυτών, πλην του φυτού – ξενιστή.
- Άνοιγμα γαλακτοφόρων και ρητινοφόρων αγωγών.
- Επιτάχυνση ή προσαρμογή της διαδικασίας πέψης της τροφής.
- Αναρρόφηση με ακόλουθη αποτοξίνωση (εμπλοκή πρωτεϊνών, αντιοξειδωτικών μηχανισμών, μεταβολή pH).
- Αναρρόφηση και συσσώρευση σε ειδικές απομονωμένες θέσεις.



Χρησιμοποίηση των δευτερογενών προϊόντων ως άμυνα ή/και ως χημικά σήματα.

## Μικροοργανισμοί

- Απενεργοποίηση των τοξικών ουσιών (μεταβολική τροποποίηση).
- Εξουδετέρωση ενδιάμεσων σημάτων.
- Τροποποίηση του φυτικού αμυντικού μηχανισμού.



Ενεργοποίηση λάθος συναγερμού.



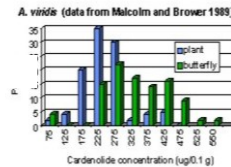
# Επίδοξοι θηρευτές/παράσιτα (3)

Θυμηθείτε:

- I Την πεταλούδα που συσσωρεύει καρδενολίδια ως λάρβα και ως ενήλικο τα χρησιμοποιεί στην άμυνα.



Milkweed and Monarch  
Cardenolide Concentrations



- II (α) Η πιερίδα του λάχανου αναζητάει τους θειογλυκοζίτες στην τροφή της και  
(β) η αφίδα χρησιμοποιεί τους θειογλυκοζίτες στην άμυνα της.



The cabbage aphid: a walking mustard oil bomb  
Eleanna Kazana et al. Proc. R. Soc. B (2007) 274, 2271–2277



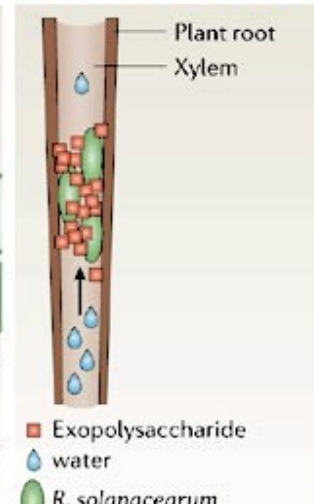
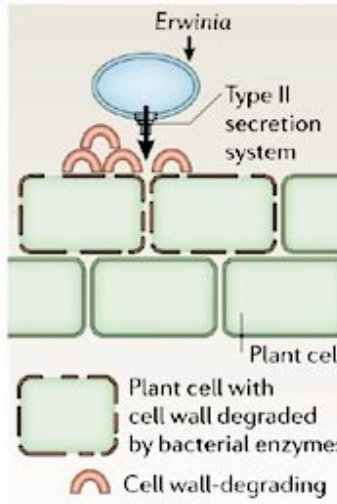
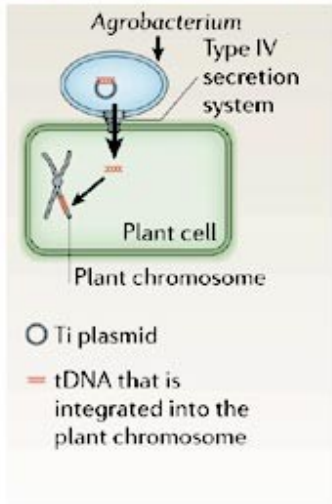
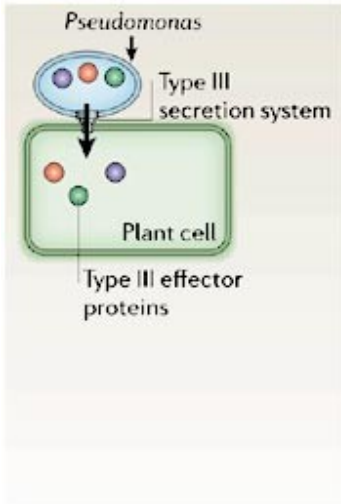
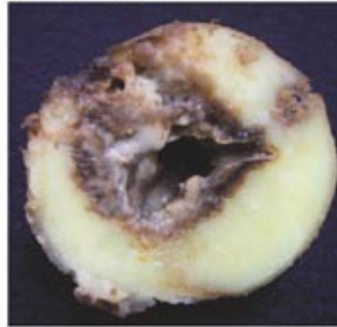
# Επίδοξοι θηρευτές/παράσιτα (4)

Bacterial speck

Crown gall

Blackleg

Bacterial wilt



Στρατηγικές που χρησιμοποιούνται από τα βακτηριακά παθογόνα.

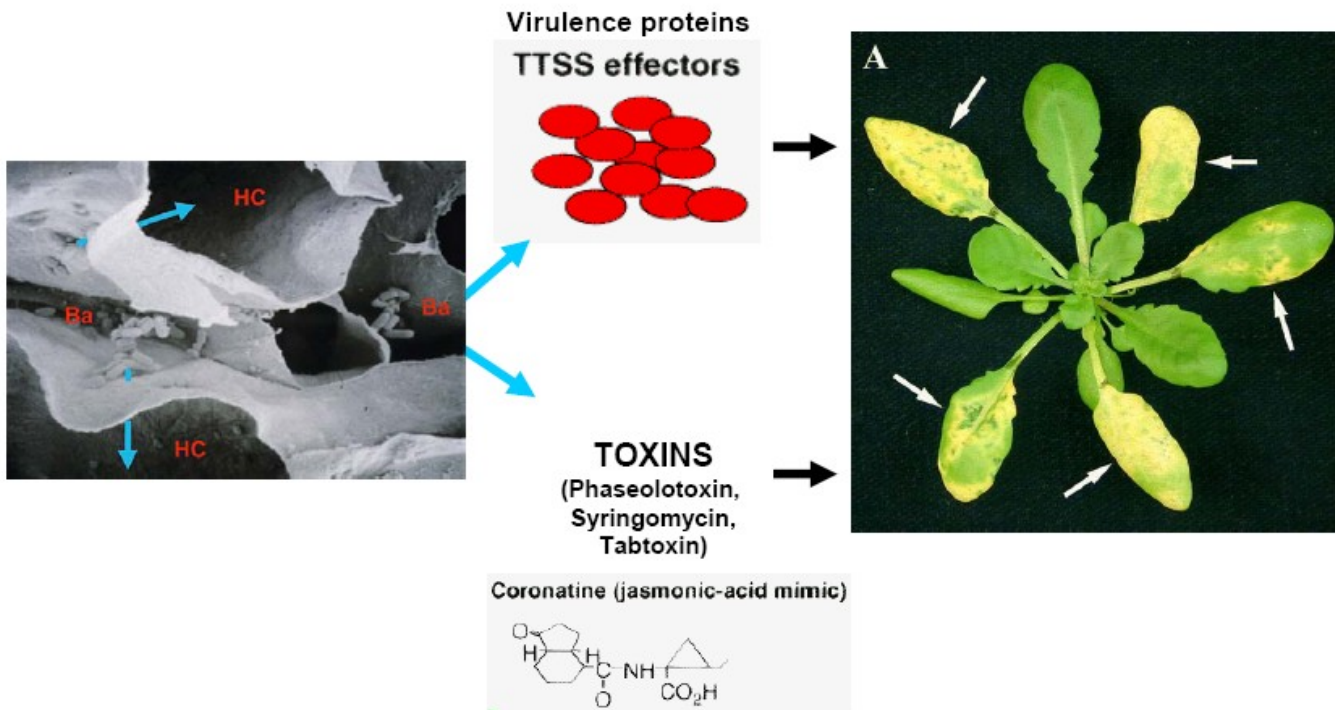
Copyright © 2006 Nature Publishing Group  
Nature Reviews | Molecular Cell Biology



# Επίδοξοι θηρευτές/παράσιτα (5)

## *P. Syringae* attacks with toxins and virulence proteins

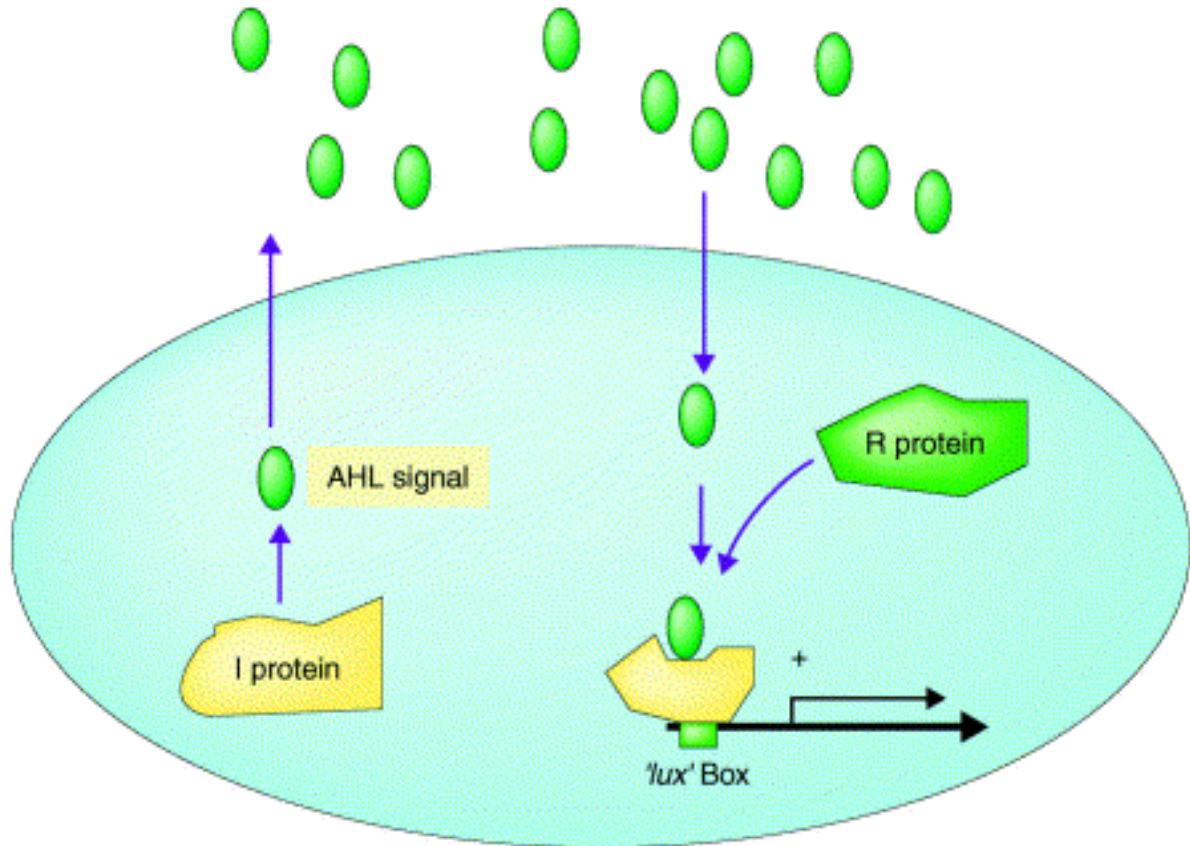
TTSS: Type III Secretion System



*P. syringae*  
επιτίθεται με  
τοξίνες και  
μολυσματικές  
πρωτεΐνες.



# Αίσθηση απαρτίας – quorum sensing (1)



Current Opinion in Plant Biology

Αναπαράσταση της αυτεπαγωγής μέσω των AHLs με τις I και R πρωτεΐνες. Στα κύτταρα των βακτηρίων (μπλε οβάλ) υπάρχουν οι πρωτεΐνες που είναι υπεύθυνες για τη σύνθεση των χημικών μορίων/σημάτων AHLs (πράσινα οβάλ). Σε υψηλούς πληθυσμούς βακτηρίων, το σήμα συσσωρεύεται και αλληλεπιδρά με την R πρωτεΐνη. Η αλληλεπίδραση προκαλεί αλλαγή διαμόρφωσης στην R πρωτεΐνη, η οποία αυξάνει τη συγγένεια με κάποιες αλληλουχίες DNA, γνωστές ως κουτιά lux, τα οποία εντοπίζονται ανάμεσα στους υποκινητές των γονιδίων που ρυθμίζονται από τις AHLs.



# Αίσθηση απαρτίας – quorum sensing (2)

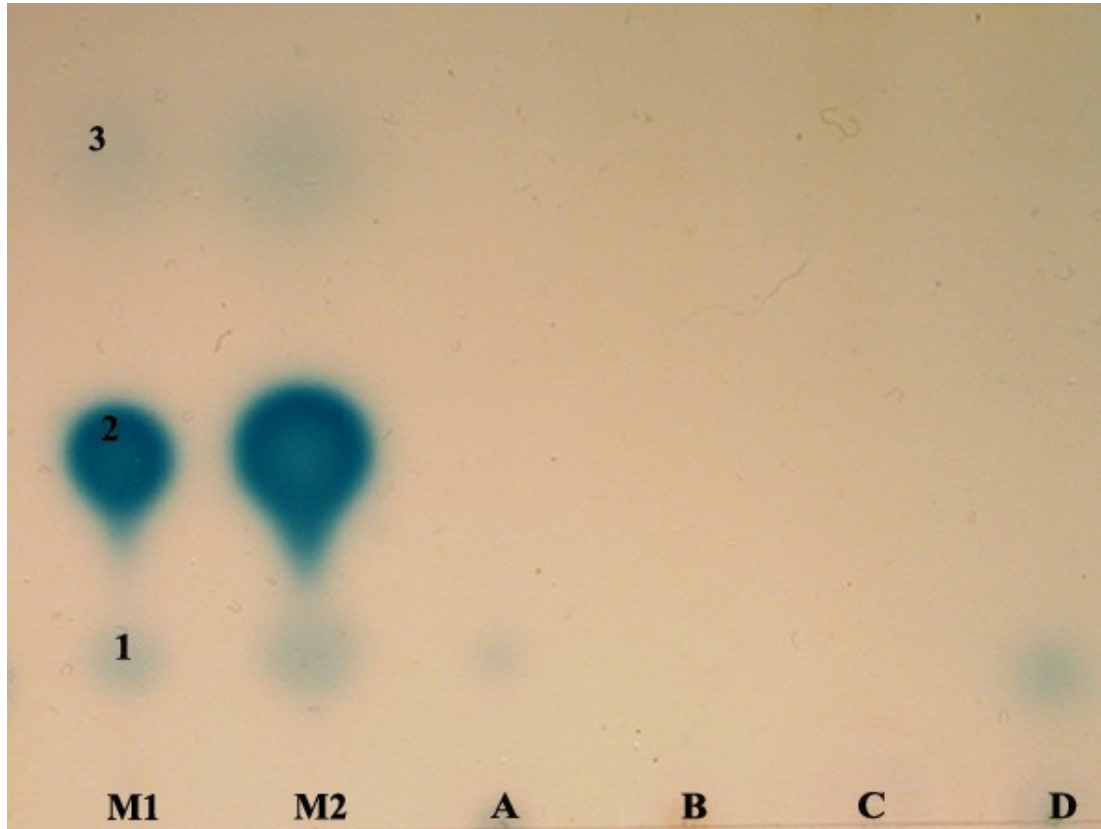
Στα βακτήρια το χημικό σήμα για την εκδήλωση κάποιας συμπεριφοράς μέσω της αίσθησης απαρτίας είναι συνήθως παράγωγα **λακτονών**:

## Λακτόνες

Κυκλικοί εστέρες των υδροξυ-οξέων που προέρχονται από την αφαίρεση μορίου νερού μεταξύ της υδρόξυ- και καρβοξυ- ομάδας.



# Αίσθηση απαρτίας – quorum sensing (3)



Βιοδοκιμή σε πλάκα TLC όπου ελέγχεται η παρεμβολή φυτικών εκχυλισμάτων στην αίσθηση απαρτίας επίφυτων βακτηρίων.

Καραμανώλη, 2003



# Συμπεριφορές που εκδηλώνονται από αποικία βακτηρίων και όχι από μεμονωμένα κύτταρα

Bacterial species	Molecular class	Phenotype affected
<b>Gram-negative</b>		
<i>Agrobacterium tumefaciens</i>	N-(3-oxooctanoyl)-HL*	conjugation
<i>Erwinia carotovora</i>	N-(3-oxohexanoyl)-HL	synthesis of carbapenem (antibiotic)
<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	N-(3-oxododecanoyl)-HL	virulence enzyme production, biofilm formation
<i>Vibrio fischeri</i>	N-(3-oxohexanoyl)-HL	bioluminescence
<i>Vibrio harveyi</i>	N-(3-hydroxybutanoyl)-HL	bioluminescence
<i>Erwinia stewartii</i>	N-(3-oxohexanoyl)-HL	exopolysaccharide synthesis
<i>Ersinia pseudotuberculosis</i>	N-(3-oxohexanoyl)-HL	motility
<i>Pseudomonas aureofaciens</i>	N-hexanoyl-HL	phenazine antibiotic production
<i>Pseudomonas carboxydoflava</i>	alkyl oxybenzenes	hypometabolism
<b>Gram-positive</b>		
<i>Bacillus subtilis</i>	oligopeptides	sporulation, competence
<i>Enterococcus faecalis</i>	oligopeptides	conjugation, gene exchange
<i>Myxococcus</i> sp.	amino acids, fatty acids	fruiting body formation
<i>Staphylococcus aureus</i>	cyclic octapeptides	virulence
<i>Streptococcus griseus</i>	butyrolactone	sporulation, antibiotic production
<i>Streptococcus pneumoniae</i>	heptadecapeptide	competence
<i>Micrococcus luteus</i>	Rpf protein	growth stimulation, cell vitalization
<i>Bacillus</i> sp.	siderophores	growth stimulation
<i>Xanthomonas maltophilia</i>	membrane-associated 48-kD protein	growth stimulation



# Παθογένεση από βακτήρια;

- Σε σύγκριση με τον μεγάλο αριθμό βακτηρίων στη φύση, ένας σχετικά μικρός αριθμός καταφέρνει να προσβάλλει τα φυτά, διότι:
  - Τα βακτήρια πρέπει να είναι εφοδιασμένα με ιδιαίτερα χαρακτηριστικά για να εκδηλώσουν παθογόνα δράση.
  - Τα φυτά είναι εξοπλισμένα με αποτελεσματικούς μηχανισμούς άμυνας.



# Σημείωμα Χρήσης Έργων Τρίτων (1/9)

- Το Έργο αυτό κάνει χρήση των ακόλουθων έργων:
- Εικόνες/Φωτογραφίες
- Εικόνα 1: Παθογόνα που μπορεί να προσβάλλουν ένα φυτό. <http://slideplayer.es/slide/1030785/>
- Εικόνα 2: Τα αγκάθια στο μίσχο της βατομουριάς, χρησιμεύουν ως ένας μηχανισμός άμυνας έναντι στη φυτοφαγία. [http://www.wikiwand.com/en/Plant\\_defense\\_against\\_herbivory](http://www.wikiwand.com/en/Plant_defense_against_herbivory)
- Εικόνα 3: Τρίχωμα των φυτών. Φωτογραφικό αρχείο Α. Καραμανώλη.
- Εικόνα 4: Τύποι τριχωμάτων. <http://www.protocol-online.org/biology-forums-2/posts/17227.html>
- Εικόνα 5: Εποίκιση βακτηρίων σε αδενώδη τριχίδια ρίγανης. Φωτογραφικό αρχείο Α. Καραμανώλη.



# Σημείωμα Χρήσης Έργων Τρίτων (2/9)

- Εικόνα 6,7: Το βακτήριο αναγνωρίστηκε ως στέλεχος *Pseudomonas putida*. Karamanoli et al, 2011.
- Εικόνα 8: Avenacin A-1. <http://slideplayer.com/slide/1405218/>
- Εικόνα 9: Θεωρία «γονίδιο προς γονίδιο». <http://slideplayer.es/slide/3900998/>
- Εικόνα 10: Η διαβίβαση του σήματος και η επαγωγή αμυντικών γονιδίων κατά την προσβολή από παθογόνα. Καραμπουρνιώτης, 2011.





# Σημείωμα Χρήσης Έργων Τρίτων (3/9)

- Εικόνα 11: Στάδια ανάπτυξης των παθογόνων. Current Opinion in Plant Biology.
- Εικόνα 12: Πιθανές αντιδράσεις των φυτών μετά από προσβολή από παθογόνα. <http://slideplayer.com/slide/1405218/>
- Εικόνα 13: Παράγοντες που επηρεάζουν την εμφάνιση οξειδωτικής έκρηξης στους φυτικούς ιστούς. Καραμπουρνιώτης, 2011.
- Εικόνα 14: Βιοσύνθεση αμυντικών φαινυλπροπανοειδών. [http://www.chemicalbook.com/ChemicalProductProperty\\_EN\\_CB0402424.htm/](http://www.chemicalbook.com/ChemicalProductProperty_EN_CB0402424.htm/)
- Εικόνα 15: Φυτοαλεξίνες. Slusarenko et al, 1991.



# Σημείωμα Χρήσης Έργων Τρίτων (4/9)

- Εικόνα 16: Συσσώρευση φυτοαλεξινών μετά από μόλυνση με Psm ES 4326. Glazebrook et al, 1997.
- Εικόνα 17: Φυτοαλεξίνη σε φύλλο οξυάς. Bahnweg et al. 2005, Plant Biology 7.
- Εικόνα 18: Σχηματική απεικόνιση των μοριακών γεγονότων που συμβαίνουν κατά τη διάρκεια παθογένεσης των φυτών.  
<http://www.mgs.bionet.nsc.ru/mgs/papers/goryachkovsky/plant-trrd/pathogen1.htm>
- Εικόνα 19: Διασυστηματική επίκτητη ανθεκτικότητα. J Agriculture and food chemistry 2013.
- Εικόνα 20: Διασυστηματική επίκτητη ανθεκτικότητα.  
[http://www.nature.com/nrg/journal/v6/n3/box/nrg1555\\_BX3.html](http://www.nature.com/nrg/journal/v6/n3/box/nrg1555_BX3.html)



# Σημείωμα Χρήσης Έργων Τρίτων (5/9)

- Εικόνα 21: Σχηματική απεικόνιση των μοριακών γεγονότων που συμβαίνουν κατά τη διάρκεια παθογένεσης των φυτών.  
<http://www.mgs.bionet.nsc.ru/mgs/papers/goryachkovsky/plant-trrd/pathogen1.htm>
- Εικόνα 22: Διασυστηματική επίκτητη ανθεκτικότητα. J Agriculture and food chemistry 2013.
- Εικόνα 23: Διασυστηματική επίκτητη ανθεκτικότητα.  
[http://www.nature.com/nrg/journal/v6/n3/box/nrg1555\\_BX3.html](http://www.nature.com/nrg/journal/v6/n3/box/nrg1555_BX3.html)
- Εικόνα 24: Μορφές ανθεκτικότητας και αντίδρασης των φυτών.  
<http://slideplayer.com/slide/1405218/>



# Σημείωμα Χρήσης Έργων Τρίτων (6/9)

- Εικόνα 25: Διαδικασία ευαισθητοποίησης.  
<http://www.rothamsted.bbsrc.ac.uk/bch/CEGroup/ChemEcolGroupArea9.html>
- Εικόνα 26: *Pastinaca sativa*.  
<http://www.life.illinois.edu/berenbaum/parsnip.htm>
- Εικόνα 27,28: *Parsnip webworm*.  
<http://www.life.illinois.edu/berenbaum//>
- Εικόνα 29: Η συγκέντρωση των φουρανοκουμαρινών αυξήθηκε σημαντικά με την εμφάνιση της κάμπιας.  
<http://www.life.illinois.edu/berenbaum/herbariu.htm>
- Εικόνα 30: Θεωρία βέλτιστης άμυνας.  
<http://www.life.illinois.edu/berenbaum/opdef.htm>



# Σημείωμα Χρήσης Έργων Τρίτων (7/9)

- Εικόνα 31: Παρεμβολές μεταξύ των αποκρίσεων στην καταπόνηση. Φωτογραφικό αρχείο Α. Καραμανώλη.
- Εικόνα 32: Στρατηγικές που χρησιμοποιούνται από τα βακτηριακά παθογόνα. Abramovitch et al. Nature Reviews Molecular Cell Biology 7, 601–611 (August 2006) | doi:10.1038/nrm1984.
- Εικόνα 33: *P. syringae* επιτίθεται με τοξίνες και μολυσματικές πρωτεΐνες. <http://slideplayer.com/slide/4673099/>
- Εικόνα 34: Αναπαράσταση της αυτεπαγωγής μέσω των AHLs με τις I και R πρωτεΐνες. Lohn et al, 2002. Current Opinion in Plant Biology. 285-290.
- Εικόνα 35: Έλεγχος επίδρασης φυτικών εκχυλισμάτων στην αίσθηση απαρτίας επίφυτων βακτηρίων. Φωτογραφικό αρχείο Α. Καραμανώλη.



# Σημείωμα Χρήσης Έργων Τρίτων (8/9)

- Το Έργο αυτό κάνει χρήση των ακόλουθων έργων:
- Πίνακες
- Πίνακας 1: Οικογένειες πρωτεϊνών παθογένεσης. Uknes et al, 1992, The Plant Cell, 4, 645-656.



# Σημείωμα Χρήσης Έργων Τρίτων (9/9)

- Το Έργο αυτό κάνει χρήση των ακόλουθων έργων:
- Διαγράμματα:
- Διάγραμμα 1: Οι επιπτώσεις της λίπανσης μπορεί να εξαρτώνται από το είδος του φυτοφάγο. Πειραματικά δεδομένα Α. Καραμανώλη.
- Διάγραμμα 2: Η φτέρη (*Pteridium aquilinum*) μεταβάλλει την άμυνα της με το χρόνο.  
[http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S0100-40422010000700018&script=sci\\_arttext](http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S0100-40422010000700018&script=sci_arttext)
- Διάγραμμα 3: Ισορροπία ανάπτυξης – διαφοροποίησης (GDBH). Πειραματικά δεδομένα Α. Καραμανώλη.



# Σημείωμα Αναφοράς

Copyright Αριστοτέλειο Πανεπιστήμιο Θεσσαλονίκης, Αικατερίνη Καραμανώλη. «Δευτερογενείς μεταβολίτες: βιοσυνθετικές οδοί και βιολογικός ρόλος. Χημική άμυνα I (άμυνα απέναντι σε έντομα και μικροοργανισμούς).». Έκδοση: 1.0. Θεσσαλονίκη 2014. Διαθέσιμο από τη δικτυακή διεύθυνση: <https://opencourses.auth.gr/courses/OCRS510/>





# Σημείωμα Αδειοδότησης

Το παρόν υλικό διατίθεται με τους όρους της άδειας χρήσης Creative Commons Αναφορά - Παρόμοια Διανομή [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».



Ο δικαιούχος μπορεί να παρέχει στον αδειοδόχο ξεχωριστή άδεια να χρησιμοποιεί το έργο για εμπορική χρήση, εφόσον αυτό του ζητηθεί.

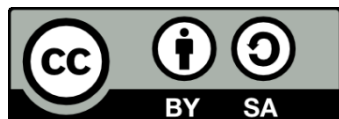
[1] <http://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>





# Τέλος ενότητας

Επεξεργασία: Χρυσάνθη Χαρατσάρη  
Θεσσαλονίκη, Εαρινό εξάμηνο 2013-2014



Ευρωπαϊκή Ένωση  
Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο



ΥΠΟΥΡΓΕΙΟ ΠΑΙΔΕΙΑΣ ΚΑΙ ΘΡΗΣΚΕΥΜΑΤΩΝ  
ΕΙΔΙΚΗ ΥΠΗΡΕΣΙΑ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗΣ

Με τη συγχρηματοδότηση της Ελλάδας και της Ευρωπαϊκής Ένωσης



ΕΥΡΩΠΑΪΚΟ ΚΟΙΝΩΝΙΚΟ ΤΑΜΕΙΟ



ΑΡΙΣΤΟΤΕΛΕΙΟ  
ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ  
ΘΕΣΣΑΛΟΝΙΚΗΣ

---

# Σημειώματα

# 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.

