



ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ  
ΠΑΤΡΩΝ  
UNIVERSITY OF PATRAS

**ΣΧΟΛΗ ΓΕΩΠΟΝΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ**

**ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ - ΑΜΑΛΙΑΔΑ**

**(πρώην Τμήμα Τεχνολόγων Γεωπόνων)**



**Ο ΤΡΑΥΜΑΤΙΣΜΟΣ ΤΩΝ  
ΦΥΛΛΩΝ ΩΣ  
ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΣ  
ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ ΤΩΝ  
ΦΥΤΩΝ**

**Γαραντζιώτης Γεώργιος Α.Μ. 12502**

**Επιβλέπων Καθηγητής: Γιώργος Ζερβουδάκης**

**ΑΜΑΛΙΑΔΑ 2021**



ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ  
ΠΑΤΡΩΝ  
UNIVERSITY OF PATRAS

## ***LEAVES INJURY AS A PLANT STRESS MECHANISM***

GEORGE GARANTZIOS, 2021

Supervisor Professor: Zervoudakis George

University of Patras, Department of Agriculture

### **Εικόνα 1. Φωτογραφία στο εξώφυλλο: Τραυματισμένοι βασιλικοί**

Η φωτογραφία του εξωφύλλου είναι από πείραμα που διεξάχθηκε στο τμήμα Γεωπονίας του Πανεπιστημίου Πατρών στα πλαίσια πτυχιακής εργασίας. Οι φοιτητές που συμμετείχαν στο πείραμα ήταν οι Κοσκορέλλος Κωνσταντίνος, Κωνσταντής Νικόλαος, Μπάλου Αρετή, Παραβολιδάκη Αθηνά και Γαραντζιώτης Γεώργιος, με επιβλέποντες καθηγητές τους Ζερβουδάκη Γεώργιο και Κουλόπουλο Αθανάσιο.

## Περιεχόμενα

Περίληψη .....	4
Abstract .....	5
Εισαγωγή .....	6
Καταπονήσεις και τραυματισμοί .....	6
Ανατομία φύλλου.....	7
Στάδια για την αντιμετώπιση της καταπόνησης .....	8
Μηχανικές καταπονήσεις.....	9
Στάδιο αντίληψης στους τραυματισμούς μηχανικών καταπονήσεων .....	9
Κανάλια MscS .....	9
Κανάλια συμπληρωματικής δραστηριότητας: MID1 .....	10
Κανάλια TRK.....	11
Στάδιο διαβίβασης σήματος κατά τις μηχανικές καταπονήσεις .....	11
Στάδιο απάντησης μετά τις μηχανικές καταπονήσεις.....	17
Βιοτικές καταπονήσεις.....	23
Στάδιο αντίληψης σήματος στην περίπτωση των φυτοφάγων εντόμων.....	23
Στάδιο διαβίβασης σήματος στην περίπτωση των φυτοφάγων εντόμων.....	28
Αερομεταφερόμενα σήματα από τραυματισμένα φύλλα ως απάντηση στην καταπόνηση .....	29
Ένθετο 1: Λύνοντας μια διαφωνία: Είναι τα βιολογικά τρόφιμα πιο νόστιμα;.....	33
Ο ξεχωριστός ρόλος των ενεργών μορφών οξυγόνου στην αντίληψη και διαβίβαση σήματος.....	34
Ένθετο 2: Εκπομπή ακτινοβολίας από τον τραυματισμό των φύλλων; .....	37
Μία μακροσκοπική οπτική στον τραυματισμό των φύλλων .....	38
Συμπεράσματα .....	40
Ευρετήριο εικόνων.....	41
Ευρετήριο εννοιών.....	42
Βιβλιογραφία .....	45

---

## Περίληψη

Όλοι οι φυτικοί οργανισμοί έχουν κάποια όρια προσαρμογής εντός των οποίων εκτελούν τις βιολογικές τους δραστηριότητες κατά το βέλτιστο δυνατό και ονομάζονται βέλτιστα όρια ανάπτυξης των φυτών. Κάθε απόκλιση των φυσικών συνθηκών και του περιβάλλοντος που ορίζουν τα όρια αυτά δυσχεραίνουν τις λειτουργίες και την εύρυθμη ανάπτυξή τους και ονομάζονται καταπονήσεις. Σε αυτήν την εργασία θα ασχοληθούμε με μία συγκεκριμένη κατηγορία καταπονήσεων τους τραυματισμούς των φύλλων. Οι τραυματισμοί των φύλλων είναι καταπονήσεις που εκκινούν πολύπλοκους μηχανισμούς που μπορούν να επάγουν την άμυνα των φυτών. Εδώ χωρίζονται σε δύο βασικές κατηγορίες, σε αυτούς που προκαλούνται με μηχανικό τρόπο και σε αυτούς που προκαλούνται από τα φυτοφάγα έντομα. Σε κάθε περίπτωση έχουμε ιδιαιτερότητες αλλά μερικές φορές και ομοιότητες στον τρόπο που το φυτό αντιλαμβάνεται το εξωτερικό ερέθισμα, διαβιβάζει το σήμα και τελικά εγκλιματίζεται. Στο τέλος της εργασίας παρουσιάζεται και μία μακροσκοπική οπτική του τραυματισμού των φύλλων, όπως για παράδειγμα η απόκριση του φυτού μετά τον τραυματισμό σε φυσιολογικές διαδικασίες όπως η φωτοσύνθεση.

## **Abstract**

The plants develop some limits of adaption within which they carry out their biological activities to the best of their ability, called optimal plant growth limits. Any deviation from the physical and environmental conditions that define these limits complicates their functions and development and it is called stress. In this paper, we will deal with a specific category of stresses, the leaves injuries. Leaves injuries can initiate complex mechanisms which can induce plant defenses. Injuries are divided into two main categories, those caused mechanically and those caused by herbivorous insects. In each case we have peculiarities but sometimes similarities in the way the plant perceives the external stimulus, transmits the signal and finally acclimatizes. In the end of the paper, we also present a macroscopic view of leaves injuries, such as the plant's response after injury to physiological procedures such as photosynthesis.

# Ο τραυματισμός των φύλλων ως μηχανισμός καταπόνησης των φυτών

---

## Εισαγωγή

### Καταπονήσεις και τραυματισμοί

Όλοι οι φυτικοί οργανισμοί έχουν κάποια όρια προσαρμογής εντός των οποίων εκτελούν τις βιολογικές τους δραστηριότητες κατά το βέλτιστο δυνατό. Τα όρια αυτά ονομάζονται **βέλτιστα όρια ανάπτυξης** των φυτών. Κάθε απόκλιση των φυσικών συνθηκών και του περιβάλλοντος που ορίζουν τα όρια αυτά δυσχεραίνουν τις λειτουργίες και την εύρυθμη ανάπτυξή τους. Αυτές οι δυσμενείς επιδράσεις που μεταβάλλουν τους φυσιολογικούς μηχανισμούς τους ονομάζονται **καταπονήσεις**. Τα βέλτιστα όρια ανάπτυξης δεν είναι τα ίδια για όλα τα φυτά και δεν πρέπει να συγχέονται με τα **όρια βιολογικής δραστηριότητας** τα οποία όταν παραβιάζονται, παρουσιάζονται μόνιμες βλάβες που έχουν ως αποτέλεσμα την αδυναμία του φυτού στην ολοκλήρωση του βιολογικού του κύκλου. Δηλαδή η σημαντική διαφορά είναι πως οι καταπονήσεις παρ' όλο που «δυσκολεύουν» την ανάπτυξη του φυτού **δεν** παρεμποδίζουν την ικανότητά του να δώσει απογόνους (1). Γενικά οι παράγοντες καταπόνησης μπορούν να χωριστούν σε δύο μεγάλες κατηγορίες, τους αβιοτικούς παράγοντες, που προκαλούν «αβιοτική καταπόνηση» (2), και τους βιοτικούς παράγοντες. Οι αβιοτικοί παράγοντες είναι ανθρωπογενείς και μη ανθρωπογενείς. Ως ανθρωπογενείς μπορούν να θεωρηθούν οι ρύποι, τα ξενοβιοτικά (δηλαδή ουσίες άγνωστες στη βιόσφαιρα με τις οποίες δεν υπάρχει ακόμα εξοικείωση από τους φυτικούς οργανισμούς), τα βαρέα μέταλλα, οι ιονίζουσες ακτινοβολίες και τα ηλεκτρομαγνητικά πεδία. Οι μη ανθρωπογενείς παράγοντες διαχωρίζονται με τη σειρά τους σε φυσικούς και χημικούς παράγοντες καταπόνησης. Φυσικοί παράγοντες είναι η ακτινοβολία (ορατή και UV), η θερμοκρασία του περιβάλλοντος, το υδατικό περιβάλλον των φυτών (ξηρό ή υγρό) και μηχανικές καταπονήσεις που μπορεί να προκληθούν από τον άνεμο, το χαλάζι, την κάλυψη από χιόνι ή πάγο. Οι καταπονήσεις που προκαλούνται από χημικούς παράγοντες αφορούν κυρίως το αέριο και το εδαφικό περιβάλλον των φυτών και έχουν σχέση με την έλλειψη οξυγόνου και γενικότερα τις μεταβολές στη σύσταση της ατμόσφαιρας, στην πρώτη περίπτωση, και με τα θρεπτικά στοιχεία (σε περίσσεια ή σε έλλειψη), με την αλατότητα, τις τιμές του pH του εδάφους κλπ, στη δεύτερη περίπτωση.

**Τραυματισμός** ενός φυτικού ιστού γίνεται με την καταστροφή της δομής του και κατ' επέκταση με την καταστροφή της δομής του οργάνου στο οποίο ο ιστός ανήκει. Οι τρόποι με τους οποίους ένας τραυματισμός μπορεί να συμβεί, ανάγονται σε τρεις βασικές περιπτώσεις. Η πρώτη περίπτωση είναι μηχανικές καταπονήσεις μεγάλης έντασης που έχουν ως αποτέλεσμα ακριβώς αυτήν την καταστροφή των ιστών. Μπορεί να προέλθουν από βίαιη κίνηση του ανέμου, από χαλάζι, γενικά από ακραίες κλιματολογικές συνθήκες, αλλά και από παράγοντες

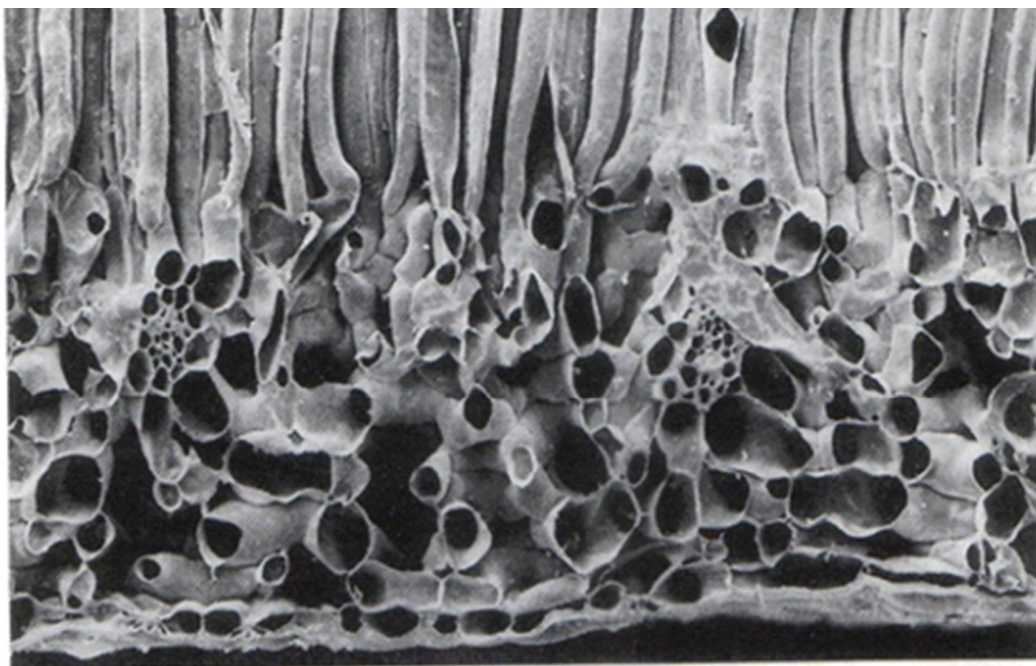
ανθρωπογενούς προέλευσης όπως το κλάδεμα. Οι άλλες δύο αφορούν βιοτικούς παράγοντες καταπόνησης. Δηλαδή τα είδη του ζωικού βασιλείου που καταναλώνουν φυτικούς ιστούς (φύλλα, καρπούς, κλπ) και τα παθογόνα, κυρίως οι μύκητες, που με τη μυκηλιακή τους υφή διατρυπών τους φυτικούς ιστούς τραυματίζοντάς τους. Σε όλες τις περιπτώσεις τα φυτά αναπτύσσουν αμυντικούς μηχανισμούς που μπορεί να είναι κοινοί ή και να διαφέρουν ανά περίπτωση καταπόνησης (1). Επειδή όμως οι τραυματισμοί που μας ενδιαφέρουν είναι αυτοί που λαμβάνουν χώρα στα φύλλα είναι σκόπιμο να εξετάσουμε την ανατομία τους.

### Ανατομία φύλλου

Τα φύλλα είναι όργανα των φυτών με κύρια λειτουργία τη φωτοσύνθεση. Στα ετερόπλευρα φύλλα η άνω πλευρά αποτελείται από μία ή περισσότερες στρώσεις κυττάρων που ονομάζονται επιδερμικά. Τα εξωτερικά τους τοιχώματα καλύπτονται από κηρούς δημιουργώντας ένα στρώμα που ονομάζεται εφυμενίδα. Η εφυμενίδα μειώνει τις απώλειες νερού από το φύλλο και ταυτόχρονα δημιουργεί μία ολισθηρή επιφάνεια που εμποδίζει την προσκόλληση των σπορίων των μυκήτων, τα οποία απλά ξεπλένονται με τη βροχή. Επίσης, η επιδερμίδα μπορεί να φέρει τρίχωμα που επιτελεί πολλές λειτουργίες για την προστασία του φύλλου από διάφορους παράγοντες καταπόνησης. Κάτω από την επιδερμίδα βρίσκεται το δρυφακτοειδές παρέγχυμα. Αποτελείται από επιμήκη κύτταρα τα οποία τοποθετούνται κάθετα στην επιφάνεια του ελάσματος, σε μία ή περισσότερες στρωματώσεις και είναι αυτά που συγκεντρώνουν το μεγαλύτερο μέρος της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας. Κάτω από το δρυφακτοειδές βρίσκεται



Εικόνα 2. Εγκάρσια τομή ετερόπλευρου φύλλου. (3)



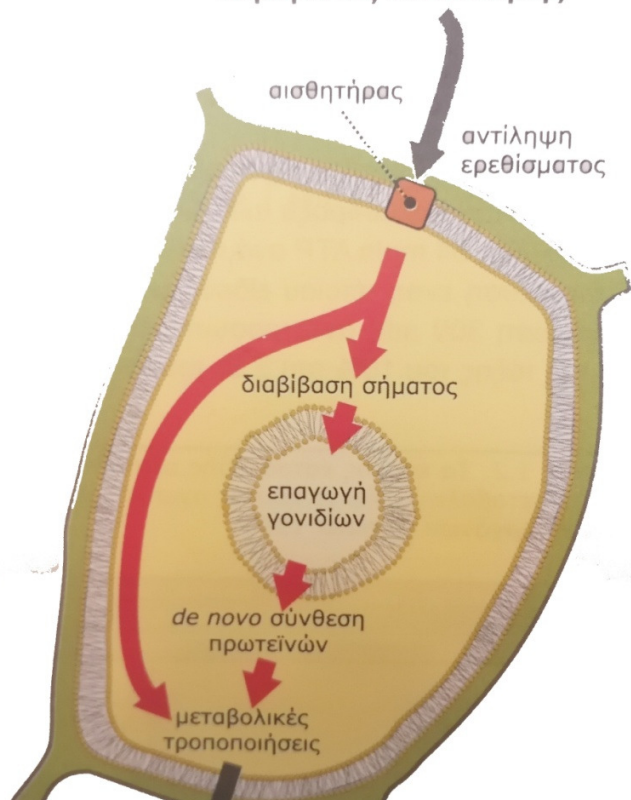
το σπογγώδες παρέγχυμα με μία ακανόνιστη δομή που θυμίζει σφουγγάρι. Είναι ένας αερεγχοματικός ιστός που έχει ως λειτουργία, εκτός από τη φωτοσύνθεση (με μικρότερο αριθμό χλωροπλαστών από το δρυφακτοειδές), την εύκολη και γρήγορη διάχυση του διοξειδίου του άνθρακα στο εσωτερικό του φύλλου. Σε κάποιους τύπους φύλλων ο διαχωρισμός των ιστών του δρυφακτοειδούς και του σπογγώδους δεν είναι ευδιάκριτος ή το σπογγώδες μπορεί να λείπει τελείως. Δεν πρέπει να παραλείψουμε επίσης πως στην κάτω ή και στην πάνω πλευρά των φύλλων υπάρχουν ζεύγη καταφρακτικών κυττάρων που σχηματίζουν στόματα, τα οποία επιτρέπουν την ανταλλαγή αερίων με το περιβάλλον (3).

### Στάδια για την αντιμετώπιση της καταπόνησης

Τα φυτά για την αντιμετώπιση των καταπονήσεων, ακολουθούν μία σειρά από τρία βασικά στάδια: το στάδιο αντίληψης, το στάδιο διαβίβασης του σήματος και το στάδιο απάντησης.

Στο στάδιο της αντίληψης διαθέτουν εξειδικευμένους αισθητήρες και υποδοχείς που «συγκεντρώνουν» τα εξωτερικά ερεθίσματα και μεταβάλλουν τις ιδιότητες του αισθητήρα.

παράγοντας καταπόνησης



Στο δεύτερο στάδιο, της διαβίβασης, δημιουργείται ένα εσωτερικό μήνυμα ακριβώς λόγω της μεταβολής των ιδιοτήτων των αισθητήρων. Αυτό εν συνεχεία μπορεί να μεταβιβαστεί είτε μέσα στο κύτταρο είτε σε άλλα κύτταρα, με τη συμμετοχή πολλών συστατικών του κυττάρου, όπως κατιόντων Ca, νουκλεοτιδίων, πρωτεϊνών και άλλων.

Στο τέλος του σταδίου της διαβίβασης και την έναρξη του σταδίου της απάντησης έχουμε τη σύνθεση νέων πρωτεϊνών που ονομάζουμε πρωτεΐνες καταπόνησης. Τελικά το τρίτο στάδιο ολοκληρώνεται εφόσον η αντίδραση των κυττάρων γίνει ορατή και εξαρτάται, εκτός από το είδος του ερεθίσματος, από την έντασή του και το χρόνο επίδρασης. Κυρίως αυτά τα τρία συνθέτουν και συνολικά την απάντηση (εγκλιματισμός) που θα δώσει το φυτό

Εικόνα 3. Στάδια για την αντιμετώπιση της καταπόνησης. (1)

σε κάθε ερέθισμα (1).



## Μηχανικές καταπονήσεις

Τα φυτά όπως είδαμε και παραπάνω είναι «ευαίσθητα» στα εξωτερικά ερεθίσματα και μπορούν να υπόκεινται σε αλλαγές στη φυσιολογία τους και την ανάπτυξή τους ώστε να εγκλιματίζονται στο περιβάλλον τους (4). Για παράδειγμα ο γεωτροπισμός μπορεί να θεωρηθεί ως μια ειδική κατηγορία της αντίληψης των μηχανικών ερεθισμάτων (4), (1) καθώς οι ρίζες των φυτών μεγαλώνουν με τη φορά του διανύσματος της βαρύτητας, ενώ οι βλαστοί στρέφονται προς την άλλη κατεύθυνση. Μια συνολική απόκριση της ανάπτυξης του φυτού εμφανίζεται μετά από ερεθίσματα όπως ο άνεμος, οι σταγόνες της βροχής ή ένα απλό άγγιγμα που έχουν ως αποτέλεσμα διαφοροποιήσεις στην ανάπτυξή του, όπως στο ύψος του ή να αποκτά πιο χοντρό βλαστό ή πιο ευέλικτο, κλπ. Αυτές οι αναπτυξιακές αλλαγές ονομάζονται θιγμομορφογένεση (thigmomorphogenesis) και επιτρέπουν στα φυτά να αντέχουν μεγάλες περιβαλλοντικές προκλήσεις όπως θυελλώδεις συνθήκες και καταρρακτώδεις βροχές (4). Αντίστοιχα λοιπόν και οι τραυματισμοί όπως έχουμε δει μπορούν να θεωρηθούν ως βίαιες μηχανικές καταπονήσεις.

### **Στάδιο αντίληψης στους τραυματισμούς μηχανικών καταπονήσεων**

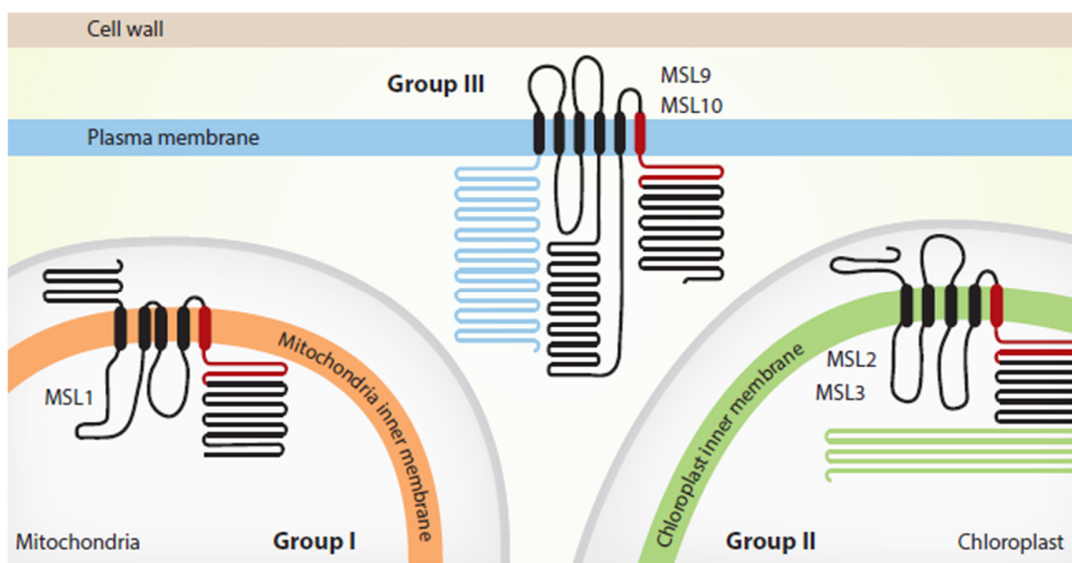
Οι μηχανισμοί με τους οποίους τα φυτά αντιλαμβάνονται τη μηχανική πίεση (δύναμη) αλλά και αποκρίνονται σε αυτή λέγονται κανάλια μηχανικής ευαισθησίας ιόντων (**mechanosensitive ion channels ή MS**). Μέσω αυτών των μηχανισμών η τάση («τέντωμα») στις μεμβράνες του κυττάρου μετατρέπεται σε ροή ιόντων. Γενικά ο ρόλος τους φαίνεται να έχει μεγαλύτερο εύρος, από την αντίληψη του «αγγίγματος» και της βαρύτητας, μέχρι και την οσμωτική ομοιοστάση των ενδοκυτταρικών οργανιδίων.

Τα κανάλια αυτά χωρίζονται σε τρεις μεγάλες κατηγορίες.

#### **Κανάλια MscS**

Η πρώτη κατηγορία είναι τα κανάλια μηχανικής ευαισθησίας **χαμηλής αγωγιμότητας** (Mechanosensitive channels of small conductance) ή **MscS**. Εντοπίστηκε χάρη στην ομοιότητα του καναλιού με αυτού του βακτηρίου *E. coli*, το οποίο έχει επαρκώς διερευνηθεί και λειτουργεί ως πρότυπο για τη μελέτη καναλιών MS, ενώ στο βακτήριο έχει το ρόλο της βαλβίδας ασφαλείας σε συνθήκες υποοσμωτικού σοκ (5). Τα κανάλια αυτά έχουν ως χαρακτηριστικό τις πρωτεΐνες MSL (MechanoSensitive-Like proteins), οι οποίες αποκωδικοποιούνται από τα ομόλογα γονίδια MSL και τοποθετούνται πάνω στις μεμβράνες του κυττάρου. Με μια μικρή μηχανική πίεση οι MSL «εμφανίζουν» έναν πόρο, ο οποίος αποτελεί και στην ουσία το κανάλι μέσω του οποίου διέρχονται ανιόντα Cl (1) ή κατιόντα Ca ή K (5). Τα ομόλογα γονίδια MSL έχουν βρεθεί εκτός από όλα τα φυτά που έχουν μελετηθεί, όπως αναφέραμε σε βακτήρια, και σε πρώτιστα στα οποία συμπεριλαμβάνονται και κάποια παθογόνα πρωτόζωα. Επιπροσθέτως στα χερσαία φυτά οι πρωτεΐνες MSL, εκτός από την κυτταροπλασματική μεμβράνη, βρίσκονται και σε διάφορα

κυτταρικά διαμερίσματα αποδεικνύοντας έτσι την πολλαπλή τους λειτουργία, όπως παράδειγμα στην μιτοχονδριακή μεμβράνη ή στη μεμβράνη των χλωροπλαστών. Η κατανομή τους στο κύτταρο όμως δεν είναι τυχαία. Χωρίζονται σε τρεις ομάδες αναλόγως με τη δομή τους, στην ομάδα I, στην ομάδα II και στην ομάδα III. Οι ομάδες I και II των πρωτεϊνών MSL έχουν 5 έλικες με την τελευταία να είναι η απόληξη της κεντρικής δομής της πρωτεΐνης που περιέχει τον πόρο που συνδέει τα δύο μέρη και βρίσκονται στη μιτοχονδριακή και χλωροπλαστική μεμβράνη. Η ομάδα III των MSL έχουν 6 έλικες αλλά με βρόγχους που βρίσκονται στο κυτόπλασμα διαφόρου μήκους και με αζωτούχες ομάδες, ενώ βρίσκονται στην κυτταροπλασματική μεμβράνη. Το κοινό χαρακτηριστικό και των τριών είναι ένα C-άκρο (5).



Εικόνα3. Οι MSL proteins στο κύτταρο. (5)

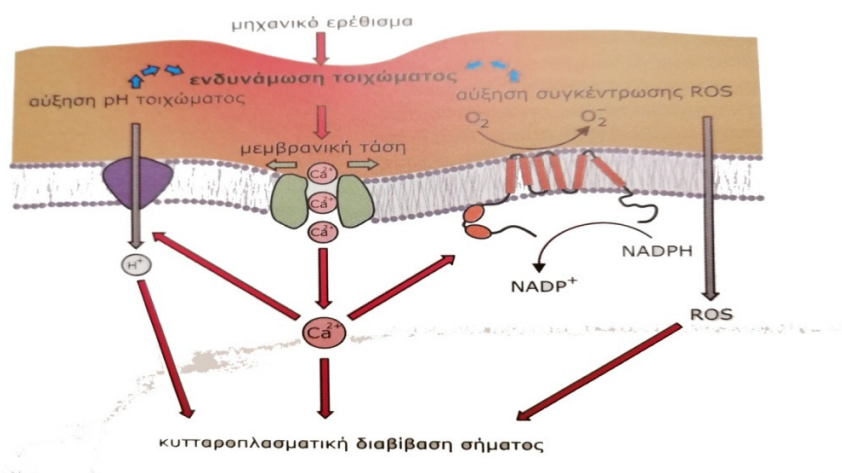
### Κανάλια συμπληρωματικής δραστηριότητας: MID1

Παρ' όλο που τα MscS είναι πολύ βασικά στην αντίληψη του ερεθίσματος, ταυτόχρονα είναι και μη επιλεκτικά. Ωστόσο η ανακάλυψη κάποιων νέων εξειδικευμένων φυτικών πρωτεϊνών, που σχετίζεται με τις μεμβράνες των κυττάρων, των MCAs, έδειξε το δρόμο για την ύπαρξη καναλιών μεταφοράς ιόντων συμπληρωματικής δραστηριότητας, των MID1. Τα κανάλια MID1 ενεργοποιούνται επίσης με την τάση που μπορεί να ασκηθεί στις μεμβράνες και είναι απαραίτητα για τη ροή κατιόντων Ca αλλά και για την επιβίωση του κυττάρου μετά από την έκθεσή του σε φερομόνη φύλου (mating pheromone). Τα ομόλογα γονίδια των MCAs είναι μόνο ένα ή δύο σε κάθε φυτικό είδος που έχει μελετηθεί, ενώ δεν έχουν βρεθεί ούτε σε άγλη ούτε σε ζώα. Η δράση των πρωτεϊνών MCAs παρατηρείται σε όλο το μήκος της και όχι μόνο σε ένα συγκεκριμένο τμήμα της δομής τους όπως στην προηγούμενη περίπτωση. Το ιδρυτικό μέλος της υπερικογένειας αυτής είναι η πρωτεΐνη MCA1 και προσδιορίστηκε αρχικά στο φυτό *A.*

*thaliana*. Έχει παρατηρηθεί ότι σε τρία φυτικά είδη, στην αραβίδοψη, στον καπνό και στο ρύζι, οι MCAs παρουσιάζουν την ίδια συμπεριφορά: εκτός από την αντίδραση στα ερεθίσματα που προκύπτουν από την αύξηση της «μεμβρανικής» τάσης, επίσης συνεισφέρουν στην ομοίωση κατιόντων Ca, κατά την απουσία στρες. Επιπλέον ενδείξεις ότι τα MCAs εμπλέκονται στα ερεθίσματα που προκύπτουν από μεμβρανική πίεση, έρχονται από μελέτες αντιδράσεων των κυττάρων με εφαρμογή του αναστολέα βιοσύνθεσης κυτταρικού τοιχώματος isoxaben που οδηγεί σε κυτταρικό πρήξιμο. Για τη συσσώρευση λιγνίνης απαιτείται η πρωτεΐνη MCA1 και ένα εναλλακτικό μοτίβο έκφρασης των γονιδίων του μεταβολισμού των υδατανθράκων.

### Κανάλια TRK

Η τρίτη ομάδα των MS καναλιών ιόντων είναι τα κανάλια δύο πόρων καλίου (two-pore potassium channels ή TRK). Συνδέονται με αντίστοιχα κανάλια που υπάρχουν και στα θηλαστικά (συγκεκριμένα στα καρδιομυοκύτταρα και στα κύτταρα λείων μυών, όπως του στομάχου και του εντέρου) και όπως συμπεραίνουμε από το όνομά τους έχουν δύο πόρους (κανάλια) στους οποίους επιλεκτικά διέρχονται τα κατιόντα K. Η δράση τους είναι ευαίσθητη στις αλλαγές του pH και ανεξάρτητη από τη διαφορά δυναμικού μεταξύ των δύο χώρων που συνδέουν, ενώ μπορεί να ενεργοποιηθούν από την αύξηση της συγκέντρωσης των κατιόντων Ca. Στα φυτά οι πρωτεΐνες TRK εντοπίζονται στη μεμβράνη του χυμοτοπίου, τον τονοπλάστη, με λειτουργίες αντίστοιχες αυτών των πρωτεϊνών που εντοπίζονται στα κύτταρα της επιδερμίδας. Στην αραβίδοψη η πρωτεΐνη του τονοπλάστη AtTRK1 έχει μελετηθεί πως συνεισφέρει στην κίνηση των καταφρακτικών κυττάρων, στην ομοίωση των κατιόντων K, μέχρι και στη βλάστηση των σπόρων. Τέλος παρ' όλο που και στα φυτικά και στα ζωικά κύτταρα τα κανάλια TRK ενεργοποιούνται με τη μεμβρανική τάση (τέντωμα) παρατηρείται ότι προκύπτει δραστηριότητα και απουσία τάσης. Αυτό θεωρείται ως αυθόρμητη αντίδραση ή κάποια διαρροή (5).



Εικόνα 4. Γενικός θεωρητικός μηχανισμός αντίληψης μηχανικών ερεθισμάτων. (1)

Στάδιο διαβίβασης σήματος κατά τις

μηχανικές καταπονήσεις

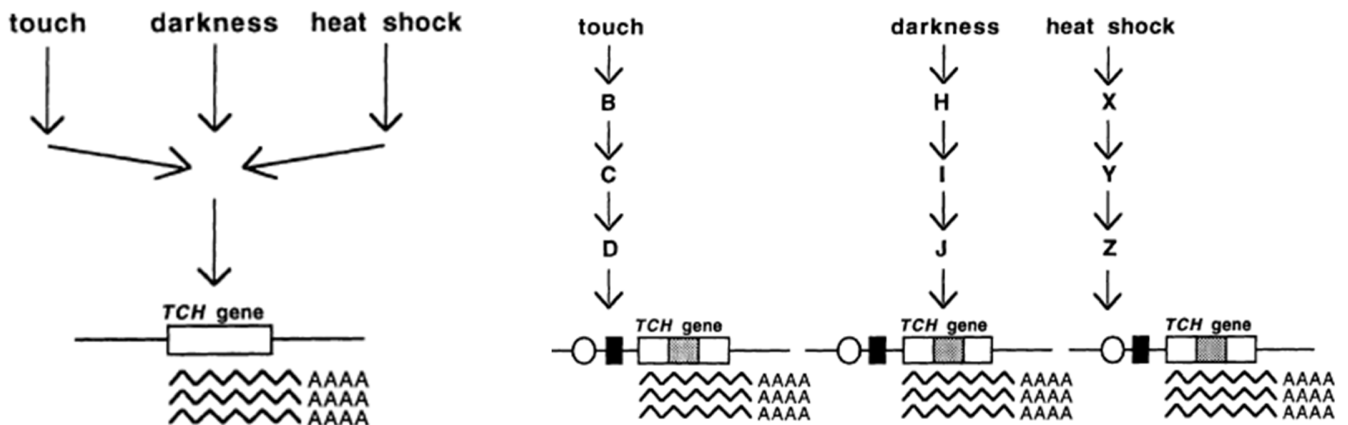
Όπως είδαμε στην προηγούμενη ενότητα τα ερεθίσματα που δέχονται τα φυτά από το εξωτερικό περιβάλλον «αναγνωρίζονται» από εξειδικευμένους μηχανισμούς. Βλέποντας συνολικά τη λειτουργία των μηχανισμών αυτών καταλαβαίνουμε ότι, ανεξάρτητα από το κανάλι που χρησιμοποιείται για την αντίληψη του ερεθίσματος, το αποτέλεσμα είναι η μεταβολή των συγκεντρώσεων του Ca, του Cl (1) ή του K (5). Οι μεταβολές των συγκεντρώσεων του Ca λαμβάνουν χώρα, τόσο χωρικά δηλαδή ως προς την κατανομή του στα διάφορα κυτταρικά διαμερίσματα, αλλά και χρονικά που σχετίζεται με την απότομη αύξηση της συγκέντρωσής του ή την διακύμανσή της. Οι μεταβολές αυτές επιτρέπουν στο κύτταρο να αναγνωρίζει την προέλευση του ερεθίσματος. Για παράδειγμα μία απότομη αλλά παροδική αύξηση της συγκέντρωσης του Ca σημαίνει πως το ερέθισμα προέρχεται από άγγιγμα ή από χαμηλή θερμοκρασία. Μία σταδιακή αύξηση της συγκέντρωσης και στη συνέχεια η μείωσή της σημαίνει πως έχει γίνει εφαρμογή κόκκινου φωτός. Η διακύμανση της συγκέντρωσης του Ca για μισή περίπου ώρα σημαίνει εφαρμογή αυξινών, κλπ. Φυσικά οι μεταβολές αυτές δεν είναι καθολικές αλλά εξαρτώνται και από τα φυτικά είδη στα οποία τα ερεθίσματα εφαρμόζονται (6). Οι μεταβολές λοιπόν των συγκεντρώσεων του Ca που μπορεί να γίνουν στον ελεύθερο χώρο του κυτταρικού τοιχώματος ή σε συγκεκριμένα κυτταρικά διαμερίσματα ή σε ολόκληρο το κύτταρο έχουν ως αποτέλεσμα την ενεργοποίηση των μηχανισμών της διαβίβασης του σήματος, μέσω της κωδικοποίησης θιγμοεπαγόμενων γονιδίων (touch genes) που ονομάζονται γονίδια TCH (1).

Τα γονίδια TCH είναι πανίσχυρα μοριακά εργαλεία τα οποία εμπλέκονται στους μηχανισμούς απόκρισης των φυτών σε εξωτερικά ερεθίσματα (4). Επιπλέον η ρυθμιστική συμπεριφορά των γονιδίων TCH υποδεικνύει ότι παράγωγα προϊόντα που κωδικοποιούνται από τα γονίδια αυτά, όπως η **καλμουντολίνη** και η **ενδοτρανσγλυκοσυλάση της ξυλογλυκάνης**, ενεργοποιούν ένζυμα κλειδιά και μηχανισμούς με στόχο να αλλάξει η φυσιολογία του φυτού με τελικό αποτέλεσμα την καλύτερη προσαρμογή του στο περιβάλλον (4), (1).

Για να ανακαλύψουμε τους μηχανισμούς αυτούς επικεντρωνόμαστε στα γονίδια TCH ως ρυθμιστές ανάπτυξης ενός συγκεκριμένου φυτού, της αραβίδωσης. Τα TCH ανακαλύφθηκαν μετά από πειράματα των οποίων ο στόχος ήταν η αναγνώριση εκείνων των γονιδίων που η έκφρασή τους επάγεται από φαινομενικά αθώα μηχανικά ερεθίσματα όπως ένα άγγιγμα, ο αέρας και οι σταγόνες από πότισμα ή από μικρής έντασης βροχή. Επίσης βρέθηκε ότι η έκφραση αυτών των γονιδίων επάγεται και από ερεθίσματα τα οποία δε διαμοιράζονται μηχανικές ιδιότητες, όπως το σκοτάδι και ένα θερμοκρασιακό σοκ, ή ακόμα και από την εφαρμογή αυξινών ή μπρασσινοστεροειδών.

Υπάρχουν δύο διαφορετικά μοντέλα ενεργοποίησης των γονιδίων TCH. Στην πρώτη περίπτωση έχουμε διαφορετικά ερεθίσματα τα οποία ενεργοποιούν μονοπάτια που όμως συγκλίνουν και γίνονται ένα κοινό πριν από την έκφραση του γονιδίου TCH (εικόνα 5). Στη

Εικόνα 5. Δύο διαφορετικά μοντέλα ενεργοποίησης των TCH γονιδίων (4)



δεύτερη περίπτωση έχουμε διαφορετικά εξωγενή ερεθίσματα από τα οποία επάγονται διαφορετικά και διακριτά μονοπάτια που ενεργοποιούν την έκφραση των γονιδίων TCH, μέσω διαφορετικών ρυθμιστικών στοιχείων (*cis-regulatory elements*) (4).

Σε κάθε περίπτωση τα γονίδια TCH που ενεργοποιούνται είναι τέσσερα (1) ή πέντε και έχουν ονομαστεί με αριθμητική σειρά ως: TCH-1, TCH-2, TCH-3, TCH-4 και TCH-5 (7).

Το **TCH-1** κωδικοποιεί την καλμουντολίνη (CaM). Η καλμουντολίνη έχει τέσσερις θέσεις δέσμευσης του κατιόντος του Ca και έτσι καθίσταται ένας από τους κύριους υποδοχής Ca στα κύτταρα. Όταν η συγκέντρωση των κατιόντων Ca αυξάνεται στο κυτταρόπλασμα, τότε το Ca δεσμεύεται από την CaM και προκαλούνται αλλαγές που διαμορφώνουν ή τροποποιούν τη δράση ενός πλήθους πρωτεϊνών στόχων. Έτσι η CaM μεσολαβεί πριν από τις κυτταρικές αλλαγές που προκαλούνται λόγω της ροής των κατιόντων του Ca, και το τελικό **στάδιο της απάντησης** του φυτού (4).

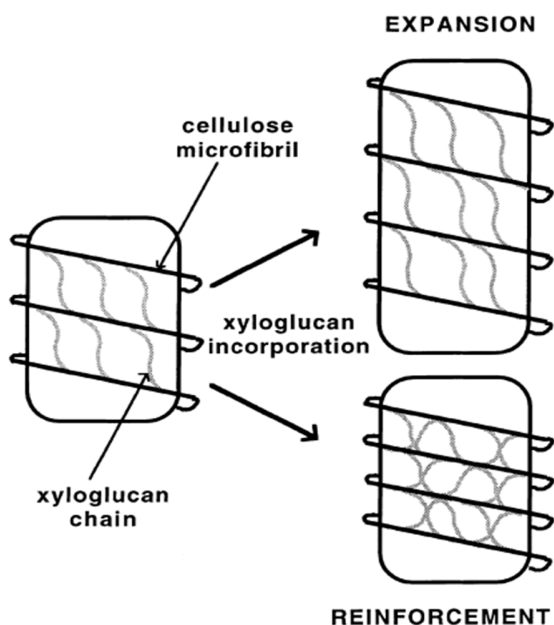
Το **TCH-2** κωδικοποιεί παρόμοια αλληλουχία με την CaM κυρίως στις περιοχές δέσμευσης του  $Ca^{2+}$  (7).

Το γονίδιο **TCH-3** κωδικοποιεί την TCH3 πρωτεΐνη, η οποία επίσης δεσμεύει κατιόντα Ca και μάλιστα μετά από ανάλυση της αλληλουχίας των αμινοξέων της (από TCH3-cDNA) βρέθηκε ότι έχει **έξι** πιθανές θέσεις δέσμευσης του Ca. Κάθε θέση δέσμευσης αποτελείται από τα κατάλληλα εκείνα αμινοξέα τα οποία είναι σε θέση να ευθυγραμμίσουν κάθε κατιόν Ca. Η ειδοποιός διαφορά της TCH3 από την καλμουντολίνη (CaM) είναι ότι οι πρωτεΐνες-στόχοι τις οποίες η TCH3 τροποποιεί ή διαμορφώνει είναι διαφορετικές από αυτές στις οποίες στοχεύει η CaM. Αυτό αποδεικνύεται μελετώντας και πάλι την αλληλουχία αμινοξέων της. Επίσης είναι πιθανό οι λόγοι δέσμευσης του κατιόντος Ca να είναι διαφορετικοί και ενδεχομένως να αφορούν το διαχωρισμό ή τη μεταφορά των ιόντων του. Όμως έχει βρεθεί ότι τέτοιες λειτουργίες έχουν αποδοθεί και σε άλλες πρωτεΐνες που συνδέονται με την CaM (4). Για να καταλάβουμε πώς συνδέεται το στάδιο της **διαβίβασης του σήματος** στην συγκεκριμένη περίπτωση με το **στάδιο της απάντησης**, που θα μελετήσουμε αναλυτικότερα παρακάτω, πρέπει

να αναφέρουμε ότι το TCH3-uidA είναι ένα reporter γονίδιο, το οποίο χρησιμοποιείται για να «παρακολουθεί» ένα άλλο γονίδιο-στόχο ή μία αλληλουχία DNA καθώς η πρωτεΐνη που εκφράζεται από το reporterγονίδιο «ακολουθεί» το στόχο της (8). Έτσι το TCH3-uidA είναι reporter του TCH-3. Η πολύ σημαντική παρατήρηση που συνδέει τις reporter πρωτεΐνες με τις TCH3 είναι ότι οι θέσεις στις οποίες παρατηρείται η συσσώρευσή τους πάνω στο φυτό, παρουσιάζουν μεγάλες μηχανικές καταπονήσεις όπως δευτερεύοντες κλάδοι και έμμισχα φύλλα που «εξέρχονται» από πρωτογενή στελέχη καθώς επίσης και σε κύτταρα που βρίσκονται σε αύξηση. Ως εκ τούτου συμπεραίνουμε ότι οι TCH3 ίσως λειτουργούν επάγοντας αλλαγές στην κυτταρική δομή ή στους ιστούς με αποτέλεσμα να επηρεάζουν την αντοχή και την ευελιξία και από μία συνολική οπτική θα μπορούσαμε να υποθέσουμε πως οι TCH3 παίζουν ρόλο στην τροποποίηση του κυτταρικού τοιχώματος.

Το **TCH-4** κωδικοποιεί την πρωτεΐνη TCH4 η οποία έχει ταυτοποιηθεί ως η **ενδοτρανσγλυκοσυλάση της ξυλογλυκάνης (xyloglucan endotransglycosylase) ή XET**, ένα ένζυμο που τροποποιεί το κυτταρικό τοίχωμα. Από τη στιγμή που οι XETs μπορούν και τροποποιούν ένα μεγάλο μέρος του κυτταρικού τοιχώματος, τότε ίσως να μπορούν και να αλλάζουν τις ιδιότητές του ως απάντηση στις περιβαλλοντικές συνθήκες. Δηλαδή δράση των XETs κατά την αύξηση του κυττάρου χρησιμοποιείται για να «καλύψει» το μέρος του κυττάρου που έχει μεγαλώσει. Εάν όμως οι περιβαλλοντικές συνθήκες το καταστήσουν αναγκαίο τότε

χρησιμοποιείται για την ενίσχυση του κυτταρικού τοιχώματος (εικόνα 6) (4).



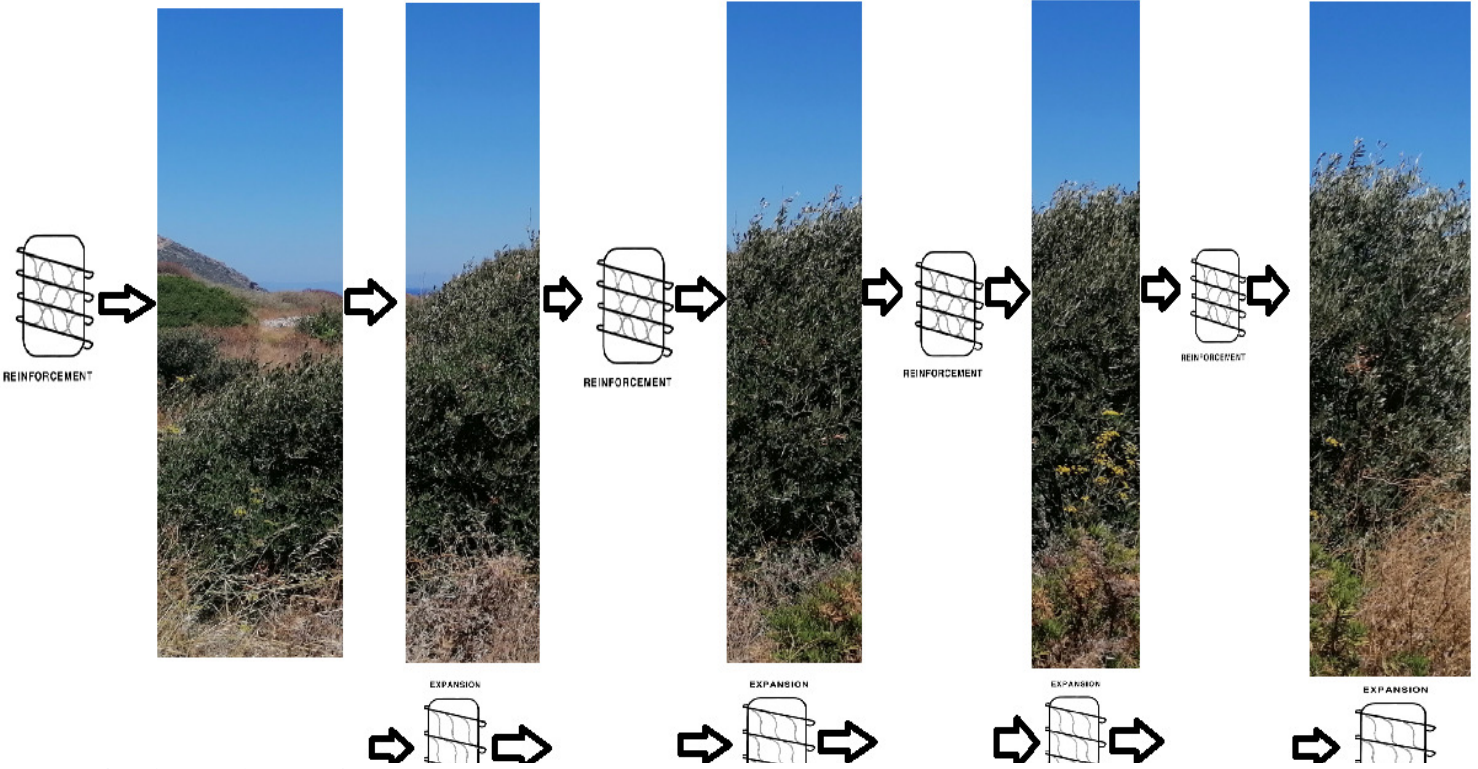
Εικόνα 6. Δράση των XETs για αύξηση και για ενίσχυση. (4)



**Εικόνα 7. Αγριελιά εμφανώς επηρεασμένη από τους ισχυρούς Νότιους ανέμους της περιοχής Άκρον Ταίναρο. Εικόνα από προσωπικό αρχείο.**

Μία χαρακτηριστική περίπτωση στην οποία ίσως εμπλέκεται το γονίδιο TCH-4 μπορούμε να δούμε στην παραπάνω φωτογραφία. Στην περιοχή Άκρον Ταίναρο της Μεσσηνίας πνέουν πολύ ισχυροί Νότιοι άνεμοι. Οι άνεμοι αυτοί έχουν συντελέσει εμφανώς στο φαινόμενο της θιγμομορφογένεσης, δίνοντας «κλίση» στο φυτό αντίστοιχη με τη φορά των ανέμων της περιοχής. Μία εξήγηση που θα μπορούσε να δοθεί είναι η εξής: Τα τμήματα του φυτού που βρίσκονται στα αριστερά της φωτογραφίας είναι εκείνα που στη νεαρότερη ηλικία τους δέχονται και τη μεγαλύτερη σφοδρότητα των ανέμων, έτσι επάγεται η παραγωγή ΧΕΤ για ενίσχυση, άρα το φυτό αποκτά χοντρότερους βλαστούς αλλά παραμένει κοντό. Όσο προχωράμε προς τα δεξιά της φωτογραφίας τα τμήματα του φυτού που βρίσκονται στα δεξιά προστατεύονται από αυτά βρίσκονται στα αριστερά. Έτσι ο άνεμος δεν «χτυπά» με την ίδια σφοδρότητα τα τμήματα που βρίσκονται στα δεξιά. Αυτό δίνει την ευκαιρία για επαγωγή της ΧΕΤ για επιμήκυνση. Φαίνεται ότι όσο πιο δεξιά βρίσκονται τα τμήματα του φυτού τόσο πιο πολύ ψηλώνουν, άρα ίσως τόσο περισσότερο λειτουργεί η ΧΕΤ για επιμήκυνση.

Στην επόμενη εικόνα 8, αναλύεται σε στάδια ο πιθανός τρόπος της δράσης των ΧΕΤs.



Εικόνα 8. Πιθανή ανάλυση της δράσης των ΧΕΤs στο προηγούμενο φυτό της αγριελιάς. Εικόνα από προσωπικό αρχείο.



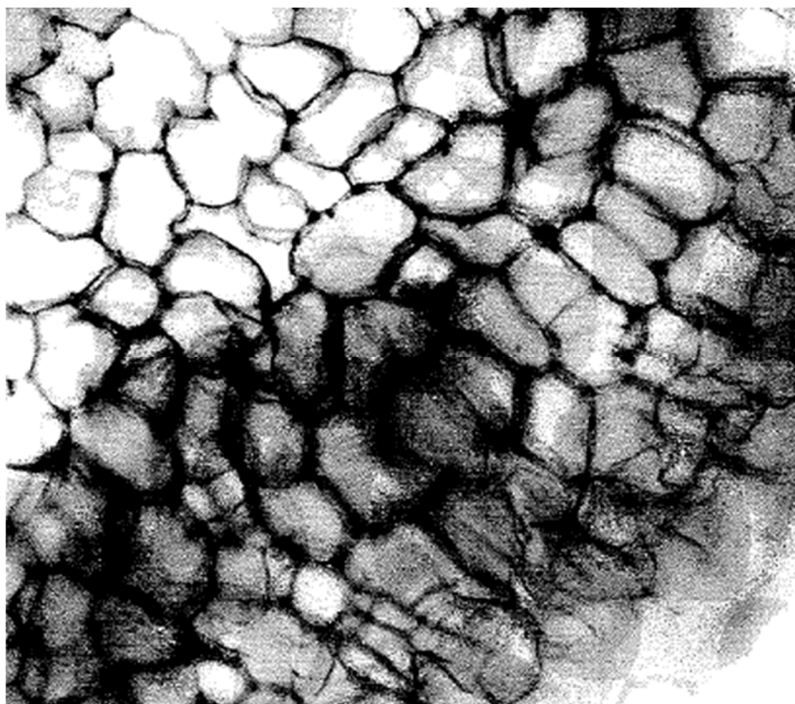
## Στάδιο απάντησης μετά τις μηχανικές καταπονήσεις

Απάντηση ενός φυτού σε ένα ερέθισμα ονομάζουμε το σύνολο εκείνων των βιοχημικών μεταβολών που βοηθούν και οδηγούν να προσαρμοστεί στις νέες συνθήκες (εγκλιματισμός). Όπως έχουμε αναφέρει και παραπάνω εξαρτάται κυρίως από το είδος του ερεθίσματος, την έντασή του και το χρόνο επίδρασης. Όμως στοιχεία που συμμετέχουν επίσης, είναι οι συνθήκες που επικρατούν τη στιγμή του τραυματισμού (π.χ. έλλειψη ή επάρκεια νερού) και φυσικά το είδος του ιστού που τραυματίζεται. Η επούλωση του τραύματος ίσως είναι η σημαντικότερη ενέργεια που πρέπει να γίνει μετά τον τραυματισμό συντονισμένα και να ολοκληρωθεί το γρηγορότερο δυνατό. Άλλοι μηχανισμοί που θα βοηθήσουν στον εγκλιματισμό του φυτού είναι το σφράγισμα των κατεστραμμένων ηθμοσωλήνων, η αναπλήρωση των κατεστραμμένων ιστών, η οξειδωτική έκρηξη και η παραγωγή αιθυλενίου και τραυματίνης (1).

Η επούλωση του τραύματος είναι αποτέλεσμα του ελεγχόμενου κυτταρικού θανάτου των στοιβάδων των κυττάρων που γειτνιάζουν με διερρηγμένα κύτταρα με την ταυτόχρονη εναπόθεση φαινολικών ουσιών (9). Έτσι έχουμε τη δημιουργία ενός κάλου (1) που εμποδίζει την απώλεια νερού ή την είσοδο παθογόνων. Αυτός ο ελεγχόμενος κυτταρικός θάνατος γίνεται μέσω μιας διαδικασίας που ονομάζεται προγραμματισμένος κυτταρικός θάνατος (Programmed Cell Death ή PCD) και έχει ως στόχο αυτό το «κύμα του θανάτου» των κυττάρων να μεταδίδεται με ακρίβεια στις απολύτως αναγκαίες στοιβάδες και να μη μετατραπεί σε ένα «τσούνάμι» που κατακλυσμιαία θα μεταδοθεί σε ολόκληρο το φύλλο ή ίσως και στο φυτό. Η δυνατότητα αυτού του «σήματος θανάτου» να μεταδίδεται σε οποιοδήποτε κύτταρο, εφόσον ο τραυματισμός γίνεται οπουδήποτε, μας οδηγεί στην υπόθεση ότι υπάρχει ένας «μηχανισμός θανάτου» που έχει «παρουσία» σε ολόκληρο το φυτό. Δηλαδή ο κυτταρικός θάνατος ενδέχεται να είναι μία «λειτουργία» του κυττάρου η οποία ως επιλογή βρίσκεται συνεχώς στο «κλειστό», μέχρι να ενεργοποιηθεί η εναλλακτική (κυτταρικός θάνατος) από το ίδιο το κύτταρο ή από γειτονικά μέσω συγκεκριμένων σηματοδοτικών μονοπατιών (10).

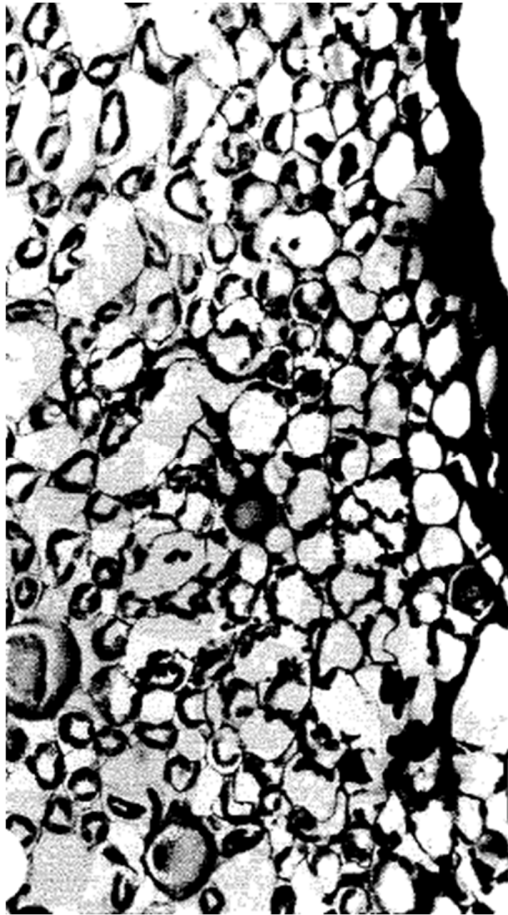
Η αναπλήρωση των κατεστραμμένων ιστών έχει μελετηθεί στα ελάσματα των φύλλων των φυτών της οικογένειας των μανολιοειδών και κυρίως των αιθαλών αυτής, όπως της μανόλιας της μεγανθούς. Η μελέτη διάρκειας έξι εβδομάδων έδειξε ότι τα αιθαλή παρήγαγαν άφθονους αναγεννητικούς ιστούς και πολύ περισσότερο από τα φυλλοβόλα. Επίσης στα αιθαλή είχαμε το σχηματισμό ενός περιδέρματος που αναλόγως με το είδος κάλυπτε από μία στενή μέχρι μία φαρδιά ζώνη. Αντίθετα στα φυλλοβόλα ο σχηματισμός περιδέρματος ήταν σε πολύ μικρή έκταση ή και καθόλου. Η διαδικασία της επούλωσης του τραύματος στα φύλλα των αιθαλών ακολουθεί τρία βασικά στάδια:

1) Αρχικά πεθαίνουν τα κύτταρα κατά μήκος της πληγής με τη διαδικασία του προγραμματισμένου θανάτου που αναφέραμε παραπάνω. Ταυτόχρονα η φυσιολογία των γειτονικών κυττάρων μεταβάλλεται και η πληγή περιορίζεται (σχηματισμός «ορίου») από νεκρά κύτταρα που έχουν καταρρεύσει (εικόνα 9).



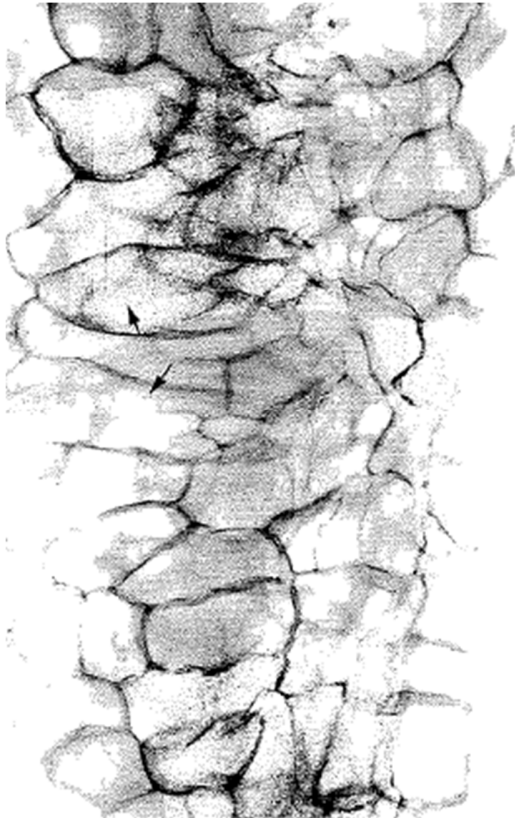
Εικόνα 9. Από τη μέση και προς τα κάτω της δεξιάς πλευράς της εικόνας είναι ορατά τα κύτταρα που έχουν καταρρεύσει και ο σχηματισμός του «ορίου» από αυτά. (11)

2) Το δεύτερο στάδιο είναι ο σχηματισμός κάλου στο μεσόφυλλο, στις νευρώσεις του φύλλου και (στα περισσότερα είδη) στην επιδερμίδα. Τα κύτταρα του παρεγχύματος και των νευρώσεων μεγεθύνονται και διαιρούνται με τυχαίο προσανατολισμό στην περιοχή που βρίσκεται ακριβώς πίσω από τα κύτταρα των οποίων έχει αλλάξει η φυσιολογία στο προηγούμενο στάδιο. Αυτή η άφθονη κυτταρική διαίρεση σχηματίζει αυτόν τον συμπαγή κάλο που αποτελείται από μικρά αδιαφοροποίητα κύτταρα με λεπτά κυτταρικά τοιχώματα. Ειδικά στο σπογγώδες παρέγχυμα οι πολλαπλασιασμοί αυτοί του κάλου εισέρχονται στους μεσοκυττάριους χώρους του, μοιάζοντας με τυλώσεις. Επίσης στον ιστό του κάλου δεν είναι ορατό κανένα διαφοροποιημένο κύτταρο που μπορεί να προέρχεται από τα κύτταρα των νευρώσεων, καθώς τα κύτταρα που σχηματίζουν τις νευρώσεις έχουν σκληροποιημένα κυτταρικά τοιχώματα και θα μπορούσε κάποιος να υποθέσει ότι ίσως υπάρξει διαφορά στην ομοιογένεια του κάλου.



Εικόνα 10. Σχηματισμένος κάλος κατά μήκος της δεξιάς πλευράς της εικόνας. (11)

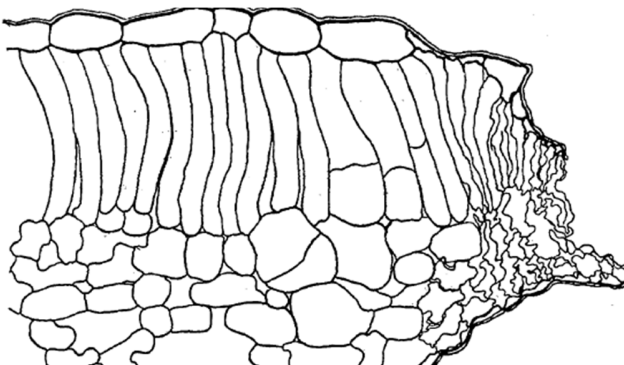
3) Το τρίτο στάδιο περιλαμβάνει τον σχηματισμό περιδέρματος γύρω από την πληγή ως ένα είδος «περιθωρίου». Κάποια κύτταρα από τον σχηματισθέν κάλο επιμηκύνονται σε ορθή γωνία σε σχέση με την «επιφάνεια» που σχηματίζεται από την πληγή (εικόνα 10). Στη συνέχεια τα κύτταρα αυτά διαιρούνται και με αυτόν τον τρόπο σχηματίζεται ένα καινούργιο τοίχωμα παράλληλο στην πληγή. Σε φαρδιές ουλές οι διαιρέσεις των κυττάρων συνεχίζονται δημιουργώντας «σειρές» αδιαφοροποίητων κυττάρων κάθετες στην επιφάνεια της πληγής. Κάποια βιβλιογραφία αποκαλεί τον ιστό αυτό φελλογόνο παρ' όλο που δεν υπάρχει ένα συνεχές αναγνωρίσιμο στρώμα του ιστού αυτού κατά μήκος της πληγής. Η δημιουργία περιδέρματος είναι ένα κοινό χαρακτηριστικό στα αειθαλή. Στα φυλλοβόλα όμως το περιδέρμα απουσίαζε ή η ανάπτυξή του ήταν πολύ φτωχή. Επίσης κάτι πολύ χαρακτηριστικό παρατηρήθηκε στα είδη *Michelia figo* και *Magnolia grandiflora*. Μετά από τη διαίρεση των κυττάρων αυτά πέθαιναν σχηματίζαν μία «ψευδοουλή» η οποία αργότερα «έδινε» τη θέση στη μόνιμη που σχηματιζόταν πιο μακριά από την πληγή. Δηλαδή είχαμε τη δημιουργία μίας dieback ζώνης (11).



Εικόνα 11. Τα βέλη δείχνουν τα κύτταρα που ανήκουν στον κάλο και έχουν επιμηκυνθεί για να σχηματίσουν το περιδέρμα. (11).

Ο χρόνος στα είδη των μανολιοειδών που μελετήθηκαν για την επούλωση μέχρι και το σχηματισμό περιδέρματος κυμάνθηκε από 4 έως 6 εβδομάδες (11).

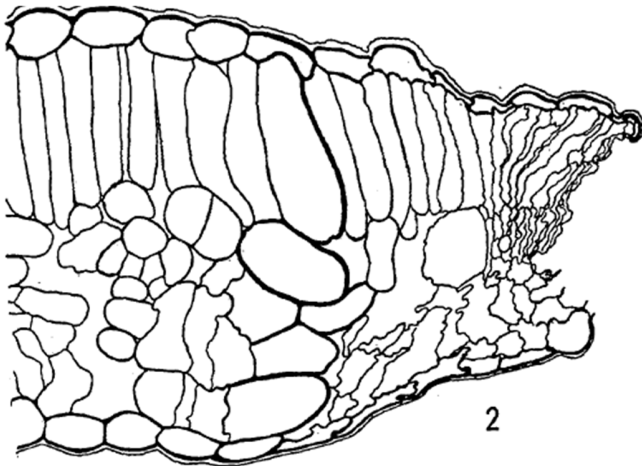
Όπως αναφέραμε και παραπάνω η επούλωση των πληγών ανάμεσα σε φυλλοβόλα και αιθαλή είδη δεν είναι η ίδια. Στις παρακάτω εικόνες διατρέχουμε χρονικά την επούλωση του τραυματισμού του φύλλου του φυλλοβόλου είδους *Vitis vulpina*. Ο τραυματισμός έχει γίνει με τομή κοφτερού ξυραφιού.



Εικόνα 12. Τομή από φύλλο *Vitis vulpina* 4 μέρες μετά τον τραυματισμό. (12)

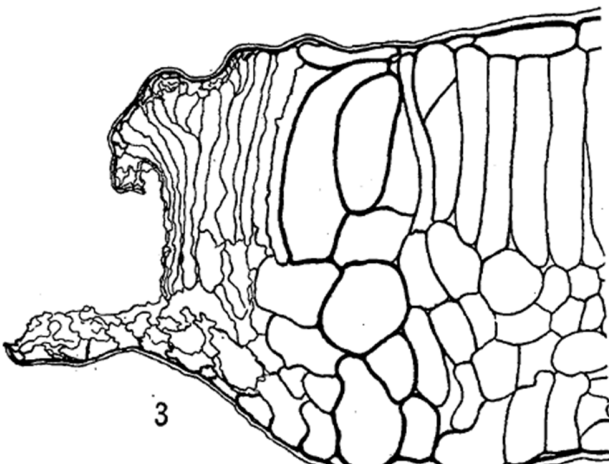
Στην εικόνα 12 (την πρώτη εκ των τεσσάρων) βλέπουμε το φύλλο τέσσερις (4) μέρες μετά τον τραυματισμό. Στο πρώτο αυτό στάδιο έχουμε μία αρχική «ψευδοουλή» που φαίνεται στα δεξιά της εικόνας. Επίσης παρατηρούμε τα ήδη μεγεθυμένα από την προηγούμενη μέρα κύτταρα στο mesόφυλλο (και δρυφακτοειδές και στο σπογγώδες) που κάπως «διαχωρίζουν» τον τραυματισμό από το

υπόλοιπο φύλλο. Σε αυτό το στάδιο γίνεται και η εμφάνιση λιγνίνης.



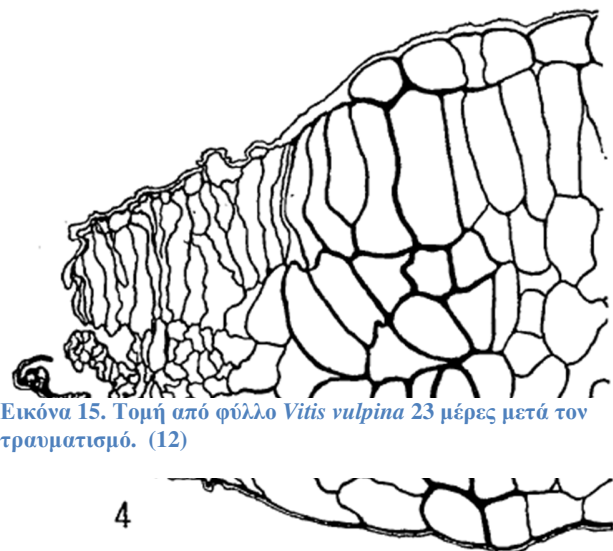
Στην εικόνα 13 (τη δεύτερη εκ των τεσσάρων) βλέπουμε το φύλλο οχτώ (8) μέρες μετά τον τραυματισμό. Φαίνεται η διαφοροποίηση της ζώνης των πληγών των κυττάρων. Είναι διακριτή μία εξωτερική στρώση. Και εσωτερικά η ζώνη της «ψευδοουλής» που αργότερα με τη σειρά της και αυτή θα ωριμάσει.

Εικόνα 13. Τομή από φύλλο *Vitis vulpina* 8 μέρες μετά τον τραυματισμό. (12)



Στην εικόνα 14 (την τρίτη εκ των τεσσάρων) βλέπουμε το φύλλο δώδεκα (12) μέρες μετά τον τραυματισμό. Σε αυτό το στάδιο υπάρχει μία ώριμη ουλή.

Εικόνα 14. Τομή από φύλλο *Vitis vulpina* 12 μέρες μετά τον τραυματισμό. (12)



Εικόνα 15. Τομή από φύλλο *Vitis vulpina* 23 μέρες μετά τον τραυματισμό. (12)

Στην εικόνα 15 (την τέταρτη εκ των τεσσάρων) βλέπουμε το φύλλο 23 μέρες μετά τον τραυματισμό έχοντας σταθεροποιήσει τον τραυματισμό του.

Η παρατήρηση έγινε σε ένα χρονικό διάστημα των 30 ημερών. Σε αυτό το χρονικό διάστημα παρατηρούμε τα κύτταρα του μεσόφυλλου να συρρικνώνονται σταδιακά και τα κυτταρικά τους τοιχώματα να καταρρέουν αναδιπλούμενα με αποτέλεσμα το σχηματισμό χαρακτηριστικής κύρτωσης. Τα επιδερμικά κύτταρα έλκονται προς τα μέσα ή επικαλύπτονται από την πληγή. Η ανάπτυξη

της ψευδοουλής φαίνεται να έχει στόχο να ελέγξει την απώλεια νερού ώστε να σταματήσει ο θάνατος των κυττάρων που βρίσκονται πίσω από την πληγή. Οι περιοχές των ιστών που πεθαίνουν είναι ξεκάθαρες από την πρώτη μέρα και πιθανόν καθορίζονται από την απώλεια νερού που υπόκεινται. Η διαίρεση των κυττάρων του δρυφακτοειδούς ξεκινάει την τέταρτη μέρα που διαιρούνται σε πιο κοντά κύτταρα και αυτά με τη σειρά τους στη συνέχεια διαιρούνται κάθετα. Τα κύτταρα της εξωτερικής στρώσης της πληγής δε διαιρούνται καθόλου. Την όγδοη μέρα όλες οι αναγκαίες μιτώσεις έχουν τελειώσει και στα κύτταρα ξεκινάει η διαφοροποίηση. Τη δωδέκατη μέρα τα κυτταρικά τοιχώματα πυκνώνουν, εκτός αυτών που βρίσκονται πλησίον της πληγής. Από αυτή τη μέρα και έπειτα η πληγή παίρνει την ώριμη μορφή της (12).

## Βιοτικές καταπονήσεις

Ως παράγοντες βιοτικών καταπονήσεων μπορεί να είναι φυτά που ενδέχεται να επικαλύπτουν, να παρασιτούν ή να ανταγωνίζονται τα καλλιεργούμενα. Επίσης, υπάρχουν παθογόνα όπως βακτήρια ή μύκητες που τραυματίζουν και παρασιτούν πάνω στα φυτά. Εκείνη όμως η κατηγορία βιοτικών καταπονήσεων που θα μας απασχολήσει περισσότερο είναι αυτή των φυτοφάγων ζώων και ειδικότερα αυτή των φυτοφάγων εντόμων καθώς είναι αυτά που προκαλούν τραυματισμούς σε μέρη του φυτού όπως τα φύλλα. Όλες οι βιοτικές καταπονήσεις επηρεάζουν σημαντικά λειτουργίες του φυτού όπως τη φωτοσύνθεση, τη μεταφορά των θρεπτικών συστατικών και νερού, τη διαπνοή και την αναπνοή. Η φωτοσύνθεση μεταβάλλεται συνολικά προφανώς λόγω των βλαβών που επιφέρουν στα φύλλα οι φυτοφάγοι οργανισμοί αλλά και λόγω της φυλλόπτωσης που ενδέχεται να επάγεται. Επίσης η φωτοσυνθετική δραστηριότητα μπορεί να παρεμποδίζεται μέσω τοξινών των παθογόνων που παρεμβαίνουν στα φωτοσυνθετικά ένζυμα. Η διακοπή στη μεταφορά νερού και θρεπτικών συστατικών μπορεί να γίνει όταν έχουμε προσβολή της ρίζας ή απόφραξη των αγγείων του ξύλου λόγω της παρουσίας παθογόνων ή λόγω της ανάπτυξης τυλώσεων εξ' αιτίας τους. Όταν η προσβολή είναι στα φύλλα τότε συνήθως ο ρυθμός διαπνοής αυξάνεται καθώς έχουμε καταστροφή της εφυμενίδας ή και της επιδερμίδας με αποτέλεσμα την ανεξέλεγκτη διαρροή νερού. Τέλος, η αναπνοή αρχικά μπορεί να αυξάνεται τοπικά, μετά όμως από κάποιο χρονικό διάστημα έχουμε μείωση της αναπνευστικής δραστηριότητας (1).

### Στάδιο αντίληψης σήματος στην περίπτωση των φυτοφάγων εντόμων

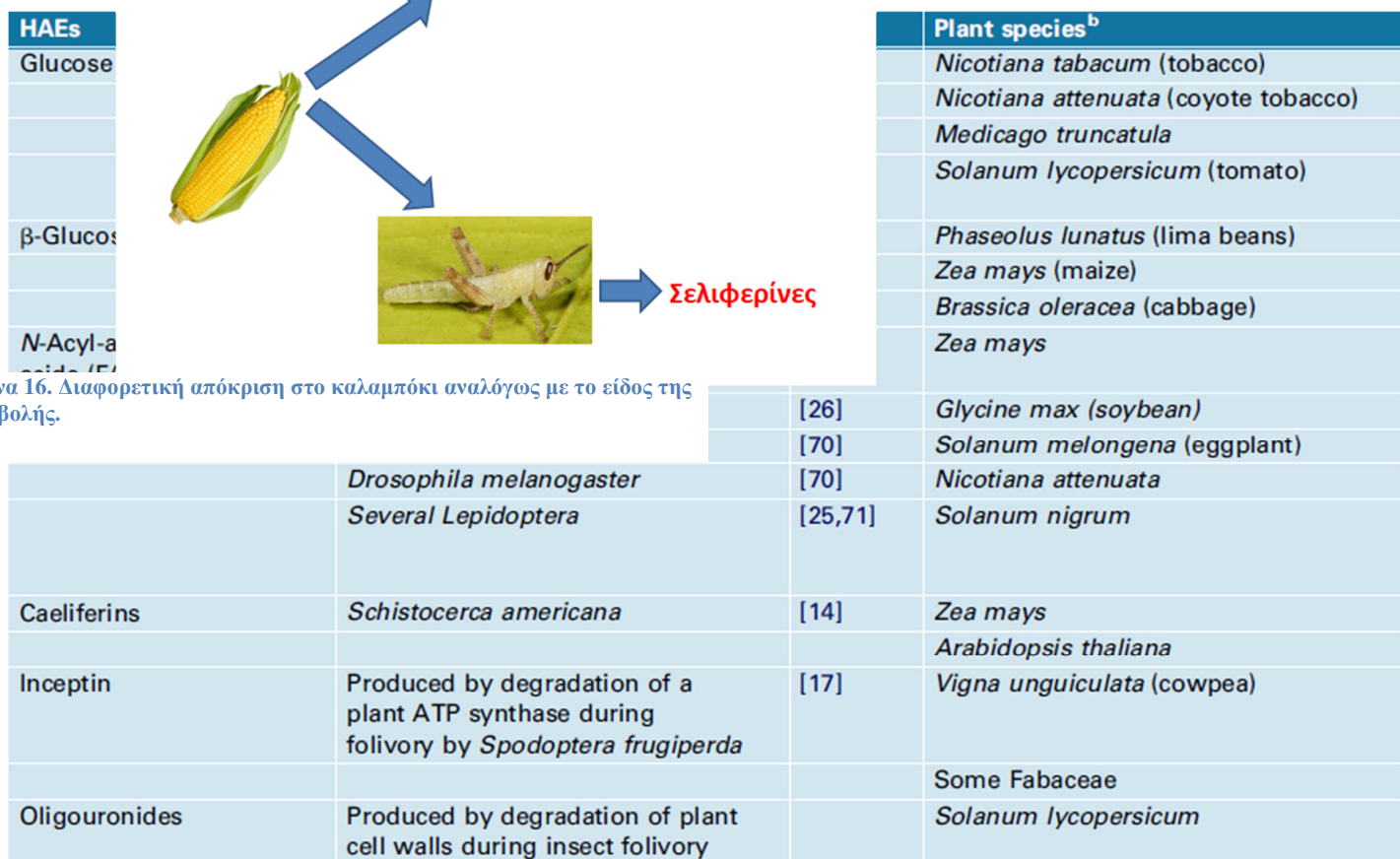
Όπως στην περίπτωση των μηχανικών τραυματισμών έτσι και στην περίπτωση της φυτοφαγίας ο χρόνος της εκδήλωσης της επαγόμενης άμυνας είναι πολύ σημαντικός. Αυτό συνδέεται με την ταχύτητα που αντιλαμβάνεται το φυτό το ερέθισμα, δηλαδή με το στάδιο αντίληψης σήματος. Στην περίπτωση όμως ενός μηχανικού τραυματισμού ενεργοποιούνται συγκεκριμένοι μόνο μηχανισμοί απαραίτητοι για την αντιμετώπιση της καταπόνησης. Εάν σε

κάθε μηχανικό τραυματισμό είχαμε την ενεργοποίηση του συνόλου των μηχανισμών που χρησιμοποιούνται για την αντιμετώπιση των εντόμων τότε εκ μέρους του φυτού θα ήταν μία απίστευτη σπατάλη ενέργειας. Στην αντίθετη περίπτωση, δηλαδή εάν μετά από τραυματισμό από φυτοφάγο έντομο είχαμε την ενεργοποίηση των μηχανισμών των μηχανικών καταπονήσεων τότε πιθανόν η επαγόμενη άμυνα δε θα ήταν αρκετή για την αντιμετώπιση της προσβολής. Αυτό σημαίνει ότι σε αυτό το στάδιο είναι κρίσιμο για το φυτό να αντιληφθεί ότι η προσβολή προέρχεται από ένα έντομο καθώς θα ξεκινήσουν μεταβολές σε μοριακό, βιοχημικό και φυσιολογικό επίπεδο που δε θα αντιμετωπίσουν μόνο τον τραυματισμό και το ίδιο το έντομο αλλά θα προειδοποιήσουν και γειτονικά φυτά για ενδεχόμενη επικείμενη προσβολή (1).

Πώς όμως είναι σε θέση ένα φυτό να «αντιληφθεί» τη διαφορά από ένα μηχανικό τραυματισμό σε σχέση με κάποιον που προέρχεται από ένα φυτοφάγο έντομο. Την απάντηση σε αυτό την δίνουν κατάλληλοι **διεγέρτες που σχετίζονται με φυτοφάγα (Herbivore Associated Elicitors) ή HAEs**, δηλαδή μόρια των οποίων η παρουσία ενεργοποιεί το **μοριακό πρότυπο του φυτοφάγου (Herbivore-Associated Molecular pattern) ή HAMP**. Τα μόρια HAEs δεν ανήκουν σε μία συγκεκριμένη κατηγορία μορίων και η δομή τους κυμαίνεται από ένζυμα (π.χ. οξειδάση γλυκόζης, β-γλυκοσιδάση) (1) τροποποιημένα λιπαρά αμινοξέα (**fatty amino-acid conjugates ή FACs**), λιπαρά που περιέχουν θείο (**caeliferins**), θραύσματα κυτταρικών τοιχωμάτων (όπως πηκτίνες) ή και πεπτίδια που απελευθερώνονται από χωνεμένες φυτικές πρωτεΐνες. Είναι σημαντικό ότι τα περισσότερα από αυτά τα HAEs δεν είναι γενικοί διεγέρτες κατά των φυτοφάγων εντόμων σε όλα τα είδη φυτών, αλλά συνήθως περιορίζονται σε συγκεκριμένα ζεύγη φυτών-εντόμων (13). Ανάλογα με το είδος του φυτού, η αναγνώριση του εντόμου που τρέφεται εξαρτάται εκτός από τις στοματικές εκκρίσεις του εντόμου (OS) και από την ίδια την επανάληψη του τραυματισμού που μιμούνται τη φυτοφαγία (διαχωρισμός από έναν απλό μηχανικό τραυματισμό) (14). Αυτή η επιλεκτικότητα αντικατοπτρίζει πιθανώς την εξελικτική ιστορία ανάμεσα στα φυτά και στα αλληλεπιδρώντα έντομα και ως εκ τούτου είναι σημαντικό να κατανοήσουμε τους μηχανισμούς αλληλεπίδρασης φυτών-HAEs. Για παράδειγμα, μπορούμε να δούμε ότι το καλαμπόκι ανάλογα με την προσβολή από διαφορετικά έντομα σχηματίζονται και διαφορετικά HAEs (εικόνα 16). Γίνεται φανερό ότι το καλαμπόκι ίσως και να «αναγνωρίζει» ακόμα και το συγκεκριμένο είδος του εντόμου που το προσβάλλει με αποτέλεσμα την ενεργοποίηση των αντίστοιχων μηχανισμών για την επαγόμενη άμυνα του φυτού.



Στην εικόνα 17 παρουσιάζονται κάποια σημαντικά ΗΑΕs, το είδος του εντόμου από το οποίο μπορεί να προέρχονται και το φυτικό είδος που μπορεί να αντιληφθεί το ερέθισμα (13).



Εικόνα 16. Διαφορετική απόκριση στο καλαμπόκι αναλόγως με το είδος της προσβολής.

Εικόνα 17. Σημαντικά ΗΑΕs που επάγουν απόκριση από τα φυτά (13).

Σημαντικό μέρος των ΗΑΕs είναι τα σύμπλοκα λιπαρών οξέων-αμινοξέων ή **FACs** που αναφέραμε παραπάνω. Είναι συστατικά στοματικών εκκρίσεων πολλών προνυμφών λεπιδοπτέρων και είναι απαραίτητα για τη διέγερση ειδικών φυτοφαγικών αντιδράσεων σε διάφορα είδη φυτών, συμπεριλαμβανομένου του καλαμποκιού και του άγριου καπνού. Η **βολισιτίνη** (N-(17-hydroxylinolenoyl)-LGIln) ήταν το πρώτο FAC που αναγνωρίστηκε στην κάμπια *Spodoptera exigua* (13) και (14)). Το ενδιαφέρον στο μόριο αυτό είναι ότι λιπαρό οξύ προέρχεται από το έντομο, ενώ το αμινοξύ από τους φυτικούς ιστούς (1). FACs έχουν εντοπιστεί σε προνύμφες λεπιδοπτέρων με τις πιο άφθονες μορφές να αποτελούνται από λινολεϊκό και λινολενικό οξύ συζευγμένο με γλουταμινικό ή γλουταμίνη. Εκτός από τις προνύμφες λεπιδοπτέρων, FACs έχουν επίσης εντοπιστεί σε είδη της οικογένειας Gryllidae. Το ερώτημα είναι για ποιο λόγο τα έντομα αυτά παράγουν αυτούς τους ισχυρούς διεγέρτες που τα καθιστούν ως ΗΑΕs. Μελέτη

έδειξε ότι τα FACs που «επισημαίνουν» την προσβολή που οφείλεται στην επίθεση των φυτοφάγων είναι και απαραίτητα για την αύξηση και την ανάπτυξη των καμπιών. Επομένως είναι αδύνατο για τις κάμπιες να τραφούν σε κατάσταση «στελθ» (stealth) δηλαδή «αόρατα» και χωρίς να προκαλέσουν αμυντική αντίδραση από το φυτό (13).

Οι **ινσεπτίνες**, ένα άλλο είδος HAEs, είναι θραύσματα πρωτεϊνών των φυτικών κυττάρων που τροποποιούνται μετά την πέψη τους από το έντομο και μάλιστα φέρουν δισουλφιδικούς δεσμούς. Η ύπαρξη τους έχει προσδιοριστεί στην προνύμφη του εντόμου *Spodoptera frugiperda*. Η ινσεπτίνη πυροδοτεί την παραγωγή αιθυλενίου, αυξάνει τα επίπεδα σαλικυλικού και γασμονικού οξέος και γενικά γίνεται ο ενδιάμεσος κρίκος για την αντίληψη του φυτού στη φυτοφαγία (15).

Οι **σελιφερίνες** είναι και αυτή μία ειδική κατηγορία HAEs η οποία έχει επίσης βρεθεί σε είδη της οικογένειας των Acrididae και συγκεκριμένα έχει μελετηθεί στο *Schistocerca americana*. Τα μόρια των σελιφερινών είναι θειώδη λιπαρά οξέα. Η ιδιαιτερότητά τους έγκειται στο ότι έχουν τη δυνατότητα με την απελευθέρωσή τους να προσελκύουν αρπακτικά, δηλαδή φυσικούς εχθρούς των εντόμων που θέλουν να τραφούν από το φυτό. Αυτή είναι και μία αντίδραση που δεν αφορά μόνο το ίδιο το φυτό, αλλά και τα γειτονικά που ανήκουν στο ίδιο είδος ( (16) και (17)).

Αντίστοιχα HAEs και μηχανισμοί αντίληψης δεν υπάρχουν μόνο στις περιπτώσεις των εντόμων που έχουν μασητικά στοματικά μόρια, αλλά και μυζητικά. Δηλαδή οι διεγέρτες HAEs διαφέρουν ανάλογα με τον τρόπο που προσλαμβάνουν τα έντομα την τροφή τους. Στην περίπτωση που γίνεται μύζηση του χυμού των φύλλων (και όχι τραυματισμός, τουλάχιστο με την έννοια που έχουμε περιγράψει) όπως στις αφίδες, λειτουργεί ένας ανάλογος μηχανισμός αντίληψης με εξειδικευμένους HAEs (1).

Εικόνα 18. Προνύμφη της τάξης των λεπιδόπτερον τρέφεται με φύλλα αλθαίας. Εικόνα από προσωπικό αρχείο.



Εικόνα 19. Προνύμφη ακρίδας τρέφεται με φύλλα κάππαρης. Εικόνα από προσωπικό αρχείο.

## Στάδιο διαβίβασης σήματος στην περίπτωση των φυτοφάγων εντόμων.

Κατά το στάδιο διαβίβασης σήματος δύο είναι τα πιο σημαντικά μόρια που φαίνεται να εμπλέκονται, η συστεμίνη (systemin) και το γιασμονικό οξύ (JA).

Έχει βρεθεί για παράδειγμα για την τομάτα ότι η συστεμίνη εμπλέκεται τόσο στην περίπτωση μηχανικής καταπόνησης, όσο και στην περίπτωση της επίθεσης από έντομο (18). Η συστεμίνη είναι ένα πολυπεπτίδιο που αποτελείται από δεκαοχτώ (18) αμινοξέα. Προέρχεται, μέσω υδρόλυσης, από μία άλλη πρόδρομη πρωτεΐνη που αποτελείται από διακόσια (200) αμινοξέα, την προσυστεμίνη (prosystemin) (19). Τεχνικές που χρησιμοποιήθηκαν για να εντοπίσουν την προσυστεμίνη έδειξαν ότι βρίσκεται στο παρέγχυμα των αγγειακών δεσμίδων των κυττάρων. Με αυτό τον τρόπο διευκολύνεται η μεταφορά της και κατ' επέκταση η αντίδραση του φυτού στα απομακρυσμένα κύτταρα. Χαρακτηριστικά, η συστεμίνη που είχε επισημανθεί ραδιενεργά στα φύλλα κατέληξε να βρίσκεται στο φλοιώμα (20). Μετά τη μεταφορά της μπορεί να δεσμευτεί με τον υποδοχέα SR160 (μία πρωτεΐνη πλούσια σε επαναλαμβανόμενες μονάδες λευκίνης) για να ενεργοποιήσει τελικά το μονοπάτι σηματοδότησης του γιασμονικού οξέος (JA) (18).

Το μονοπάτι διαβίβασης σήματος του γιασμονικού οξέος περιλαμβάνει πολλά στάδια:

- 1) Την αντίληψη του αρχικού ερεθίσματος και την μετάδοση του σήματος τοπικά και συστηματικά.
- 2) Την αντίληψη του σήματος που διαβιβάζεται και την επαγωγή της βιοσύνθεσης γιασμονικού οξέος.
- 3) Την αντίληψη του ίδιου του γιασμονικού οξέος που βιοσυνθέθηκε καθώς και την επαγωγή αντιδράσεων ως απόκριση.
- 4) Ολοκλήρωση της μεταβίβασης σήματος του γιασμονικού οξέος με την παραγωγή προϊόντων από άλλα μονοπάτια σηματοδότησης, όπως του σαλικυλικού οξέος, του αιθυλενίου και άλλα (21).

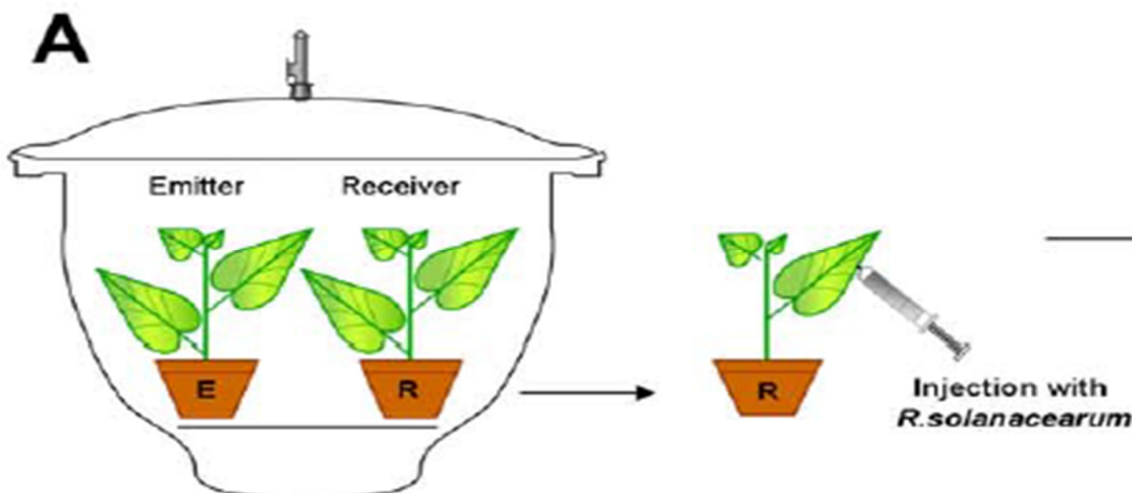
### Αντίληψη του αρχικού ερεθίσματος και επαγωγή της βιοσύνθεσης του JA.

Λίγα λεπτά μετά τον τραυματισμό των φύλλων του φυτού του καπνού έχουμε την έκφραση της πρωτεϊνικής κινάσης WIPK και την ενεργοποίηση των προϊόντων της. Παρατηρείται η συσσώρευση του γιασμονικού οξέος καθώς και του μεθυλεστέρα του στα φύλλα. Αντίθετα σε διαγονιδιακά φυτά στα οποία η έκφραση της WIPK έχει κατασταλεί γενετικά δεν παρατηρείται τέτοια συσσώρευση. Με αυτόν τον τρόπο αποδεικνύεται ότι η έκφραση της WIPK είναι απαραίτητη για την βιοσύνθεση του γιασμονικού οξέος. Αντίθετα βρέθηκε ότι στα διαγονιδιακά αυτά φυτά είχαμε συσσώρευση σαλικυλικού οξέος. Παρόμοια αποτελέσματα έχουμε και στην αραβίδωση, όπου 2-5 λεπτά μετά τον τραυματισμό ενεργοποιείται η πρωτεΐνη MPK4 (21).

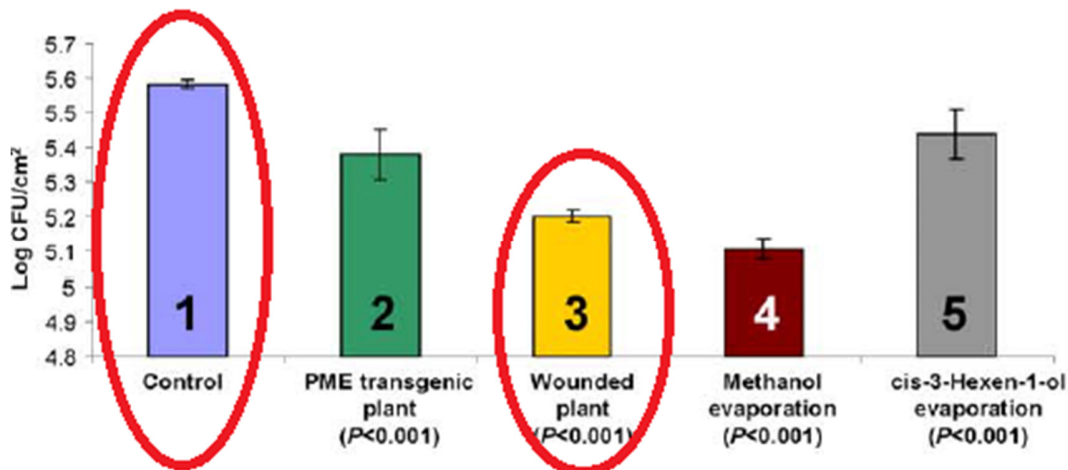
## Αερομεταφερόμενα σήματα από τραυματισμένα φύλλα ως απάντηση στην καταπόνηση

Σε έναν τραυματισμό όπως έχουμε αναφέρει παραπάνω κινητοποιείται ένας ολόκληρος μηχανισμός που επάγει άμυνες, που προσπαθεί να επουλώσει πληγές και γενικά που προσπαθεί να εγκλιματίσει το φυτό στις νέες συνθήκες. Αυτό επιτυγχάνεται παράγοντας τις κατάλληλες χημικές και βιοχημικές ουσίες, κωδικοποιώντας συγκεκριμένα γονίδια και συνθέτοντας τις κατάλληλες πρωτεΐνες. Εκτός από όλες αυτές τις διεργασίες που γίνονται και αφορούν αποκλειστικά το ίδιο φυτό υπάρχει και ένα σύνολο διεργασιών που εμπλέκουν πτητικές ουσίες μέσω των οποίων είναι δυνατό να επάγεται η άμυνα των γειτονικών φυτών. Δηλαδή υπάρχουν μηχανισμοί που «προειδοποιούν» γειτονικά φυτά από αυτό που προσβάλλεται έτσι ώστε να «προετοιμαστούν» για ενδεχόμενη επίθεση. Αυτές οι ουσίες που απελευθερώνονται ως απάντηση μηχανικών τραυματισμών ή προσβολές παθογόνων ή επιθέσεις φυτοφάγων και λέγονται οργανικά πτητικά συστατικά (Volatile Organic Compounds) ή VOCs. Τα VOCs μπορούν να είναι αιθυλένιο, μεθυλ-σαλικυλικό, μεθυλ-γιασμονικό, οξείδιο του αζώτου και άλλα, τα οποία ρυθμίζουν την έκφραση γονιδίων που συνδέονται με παθογόνα (pathogen-related genes ή PR) (22).

Η μεθυλεστεράση της πηκτίνης (PME) είναι μία τέτοια PR πρωτεΐνη και αποτελεί την πρώτη γραμμή άμυνας εναντίον παθογόνων και φυτοφάγων, ενώ στα ανώτερα φυτά αποτελεί ένα «πανταχού παρών» ενζυμικό συστατικό του κυτταρικού τοιχώματος. Η PME συμμετέχει στη διαμόρφωση του κυτταρικού τοιχώματος κατά τη διάρκεια της αύξησης, στην προσβολή από νηματώδεις και κατά την ανάπτυξη του γυρεοσωλήνα. Ο μηχανικός τραυματισμός των φύλλων των φυτών που οδηγεί στη σύνθεση της PME, έχει ως αποτέλεσμα την απελευθέρωση μεθανόλης στον αέρα. Πόσο σημαντική όμως ήταν αυτή η μεθανόλη για τα γειτονικά φυτά; Η απάντηση σε αυτό δίνεται από το πείραμα που απέδειξε ότι σε γειτονικά φυτά «δέκτες» επάχθηκε αντίσταση στο παθογόνο βακτήριο *Ralstonia solanacearum*. Δύο φυτά κλείστηκαν σε έναν αεροστεγή χώρο και στο φυτό πομπός έγινε μηχανικός τραυματισμός των φύλλων. Στη



συνέχεια το φυτό-δέκτης και τα control φυτά μολύνθηκαν με το *Ralstonia solanacearum*. (εικόνα 19). Στο διάγραμμα της εικόνας 20 είναι προφανής η μεγαλύτερη εξάπλωση του βακτηρίου στα control φυτά σε σχέση με αυτά που είναι δέκτες της αέριας μορφής της μεθανόλης.



Εικόνα 21. Διάγραμμα στο οποίο οι κόκκινοι κύκλοι δείχνουν την εξάπλωση του βακτηρίου στα control και στους δέκτες. (22).

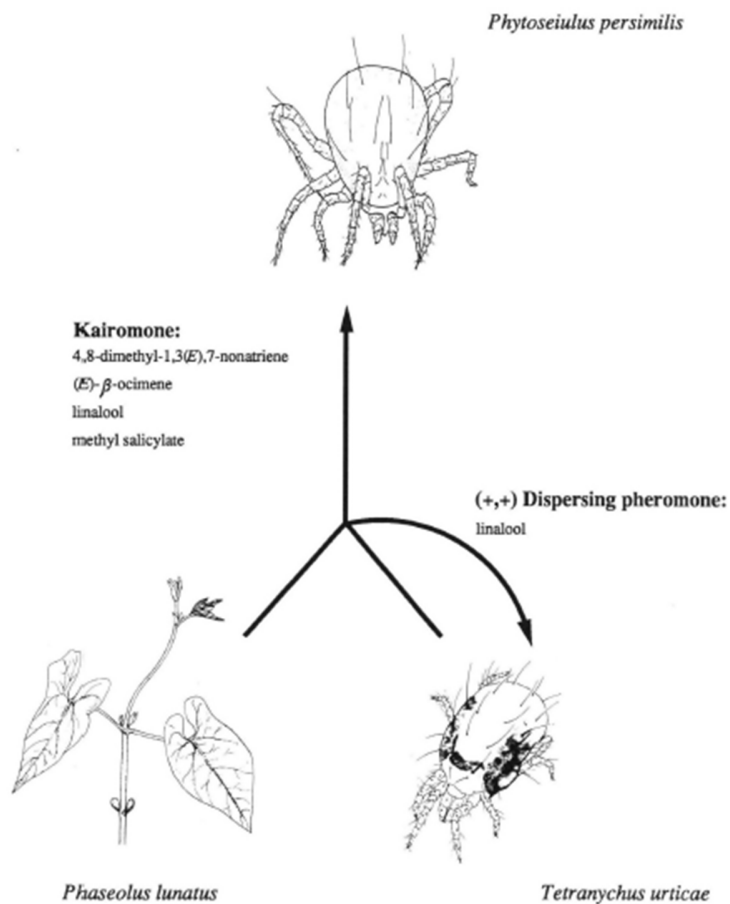
Η δράση όμως των VOCs δεν περιορίζεται μόνο στον περιορισμό της εξάπλωσης συγκεκριμένων παθογόνων βακτηρίων, αλλά λαμβάνει χώρα και σε πιο περίπλοκα τροφικά συστήματα στα οποία συμμετέχουν και είδη από το ζωικό βασίλειο.

Όπως ξέρουμε τα φυτοφάγα ακάρεα είναι μια σοβαρή απειλή για τα φυτά ξενιστές τους, ενώ με την απουσία αρπακτικών τείνουν να υπερεκμεταλλευθούν την προσφερόμενη φυτική πηγή τροφής. Για να αποτραπεί μια τέτοια καταστροφή και να διατηρηθεί όσο το δυνατό περισσότερη φυλλική επιφάνεια, τα φυτά υπερασπίζονται τους εαυτούς τους με ποικίλους τρόπους. Ένας από αυτούς είναι η αύξηση της αποτελεσματικότητας των φυσικών εχθρών των φυτοφάγων ακάρεων! Υπάρχουν αποδείξεις ότι αρπακτικά ακάρεα, σημαντικοί εχθροί των φυτοφάγων, έχουν αναπτύξει μία αμοιβαία σχέση αλληλεπίδρασης με τα φυτά! Πώς όμως κάτι τέτοιο είναι δυνατό και πώς είναι δυνατό αρπακτικά ακάρεα να εκτελούν χρέη «σωματοφύλακα» των φυτών;

Κάθε γενότυπος φυτού που προσδίδει αυξημένες πιθανότητες να προσελκύσει επιθέσεις αρπακτικών ακάρεων εναντίον των τετράνυχων που έχουν εγκατασταθεί σε αυτό, επάγει και τη φυσική υγεία του φυτού, σε αντίθεση με φυτά που δεν διαμοιράζονται αυτή την ιδιαιτερότητα. Ο τρόπος που αλληλεπιδρούν τα φυτά με τα ακάρεα δεν είναι μονοσήμαντος. Χωρίζεται σε δύο βασικές περιπτώσεις: α) «στρατολογώντας» και διατηρώντας αρπακτικά ακάρεα πριν ακόμα την προσβολή (επίκτητη άμυνα) και β) «στρατολογώντας» αρπακτικά ακάρεα μετά την επίθεση των φυτοφάγων (επαγόμενη άμυνα).

Στην πρώτη περίπτωση είναι γνωστά κάποια είδη φυτών που παρέχουν σε αρπακτικά ακάρεα γύρη όχι μόνο ως πηγή διατροφής, αλλά και ως καταφύγιο για την αναπαραγωγή τους μέσω της εκκόλαψης των ωών. Με αυτόν τον τρόπο τα φυτά συντηρούν «σωματοφύλακες» κυριολεκτικά πάνω τους, «ετοιμοπόλεμους» σε περίπτωση εμφάνισης τετράνυχων.

Η δεύτερη περίπτωση είναι λίγο πιο περίπλοκη και αφορά την εμπλοκή καίρομονών (kairomones). Οι καίρομόνες είναι ουσίες που απελευθερώνονται κατά την φυτοφαγία και καθιστούν τα φυτοφάγα εύκολους στόχους στα αρπακτικά. Έχει βρεθεί ότι η παρουσία ή όχι τετράνυχου σε φυτά φασολιού διαχωρίζεται από τα αρπακτικά ακάρεα μέσω της όσφρησης των καίρομονών. Σε όλα τα στάδια της φυτοφαγίας εκλύεται μία ελκυστική για τα αρπακτικά μυρωδιά που παραμένει για αρκετές ώρες ακόμα και μετά την απομάκρυνση των τετράνυχων. Η επιβεβαίωση ότι η επίθεση των αρπακτικών ακάρεων λαμβάνει χώρα μόνο στα φυτά που έχουν προσβληθεί από τετράνυχο έρχεται μέσω του εντοπισμού του πληθυσμού τους, ενώ σε φυτά των οποίων τα φύλλα έχουν τραυματιστεί μηχανικά δεν εντοπίζονται (23).



Εικόνα 22. Το τριτροφικό σύστημα που συγκροτείται από τα: φυτό του φασολιού-τετράνυχοι-αρπακτικά ακάρεα. (23)

Εκτός από την τριτροφική σχέση στην περίπτωση των ακάρεων, έχουμε αντίστοιχη ανάπτυξη τριτροφικής σχέσης στην περίπτωση των εντόμων. Αυτή τη φορά το σύστημα φυτό-εχθρός-αρπακτικό αποτελείται από το φυτό (μελετήθηκαν κυρίως σπορόφυτα) του καλαμποκιού, την προνύμφη του είδους *Spodoptera exigua* ως εχθρό του φυτού και την παρασιτική σφήκα *Cotesia marginiventris* (24).

Όπως αναφέραμε και παραπάνω κατά την αντίληψη του σήματος στην περίπτωση των φυσικών εχθρών, αλλά και ειδικότερα για το καλαμπόκι και την *Spodoptera exigua* (14) έχουμε την έκλυση πτητικών τερπενοειδών εφόσον οι προνύμφες του είδους είχαν τραφεί με τα σπορόφυτα του αραβόσιτου. Τα τεχνητά τραυματισμένα φυτά δεν απελευθέρωσαν τέτοιες πτητικές ουσίες σε σημαντικές ποσότητες, εκτός εάν οι στοματικές απεκκρίσεις (OS) από τις κάμπιες εφαρμόζονταν στα τραυματισμένα σημεία. Τα άθικτα φύλλα δεν απελευθέρωναν καμία ανιχνεύσιμη ποσότητα τερπενοειδών. Τα θηλυκά της παρασιτικής σφήκας *Cotesia marginiventris* μαθαίνουν να εκμεταλλεύονται τα φυτικά παραγόμενα πτητικά για να εντοπίζουν τους ξενιστές τους όταν αυτοί τρέφονται από το φυτό. Η ικανότητά τους δεν έγκειται μόνο στην διευκόλυνση της αναζήτησης τραυματισμένων φυτών, αλλά και στον διαχωρισμό διαφορετικών τύπων τραυματισμών που έχουν υποστεί τα φυτά, λόγω διαφορετικών ειδών εχθρών. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα τον ακριβή εντοπισμό εκείνων των φυτοφάγων που προσφέρονται περισσότερο για την απόθεση των ωών τους. Αυτή είναι μία εντυπωσιακή ικανότητα για την οποία η *Cotesia marginiventris* χρησιμοποιεί την όσφρηση. Τελικώς τα τερπενοειδή εφόσον προσελκύουν τους φυσικούς εχθρούς των φυτοφάγων ενισχύουν και την άμυνα του φυτού όπως στην περίπτωση των ακάρεων (24).



Εικόνα 23. Η παρασιτοειδής σφήκα *Cotesia marginiventris*. (25)



## **Ένθετο 1: Λύνοντας μια διαφωνία: Είναι τα βιολογικά τρόφιμα πιο νόστιμα;**

### **Λύνοντας μια διαφωνία: Είναι τα βιολογικά τρόφιμα πιο νόστιμα;**

Τα τελευταία χρόνια η αγορά βιολογικών τροφίμων έχει αυξηθεί περίπου μεταξύ 17% έως 21%, σε σύγκριση με την αύξηση 2 έως 4% για την αγορά συμβατικών προϊόντων διατροφής. Έχει υποστηριχθεί από διάφορες μελέτες ότι τα βιολογικά φρούτα και λαχανικά περιέχουν υψηλότερα επίπεδα δευτερογενών μεταβολιτών που σχετίζονται με την άμυνα των φυτών. Αναλύσεις έχουν δείξει ότι η περιεκτικότητα σε δευτερογενείς μεταβολίτες στα βιολογικά προϊόντα είναι 12% υψηλότερη από εκείνη που έχουν καλλιεργηθεί με συμβατικές πρακτικές. Γενικά, τα λαχανικά και τα φρούτα από προέρχονται από βιολογικές παραγωγές περιέχουν μεγαλύτερες ποσότητες ανθοκυανινών, φλαβονοειδών και καροτενοειδών. Τα υψηλότερα επίπεδα φυτοχημικών, ιδιαίτερα των φαινολικών ενώσεων, θα μπορούσαν να σχετίζονται με τα υψηλότερα επίπεδα βιοτικού στρες, όπως η βλάβη από έντομα, στην περίπτωση που τα φυτά καλλιεργούνται σε βιολογικές συνθήκες. Στρες όπως οι πληγές που προκαλούνται από φυτοφάγα ζώα (βιοτικό στρες) προκαλούν αλλαγές στον δευτερογενή μεταβολισμό των φυτών. Πληγωμένοι ιστοί μεταβάλλουν την παραγωγή φαινυλπροπανοειδών (phenylpropanoids) δευτερογενών μεταβολιτών ως τοπική απόκριση και επίσης ως συστηματική απόκριση στο ίδιο το όργανο (π.χ. φύλλα). Τα φυτά που δέχονται επίθεση από φυτοφάγα ζώα, όπως έχουμε αναφέρει παραπάνω, αναπτύσσουν ένα αποτελεσματικό αμυντικό σύστημα που περιλαμβάνει μόρια που αλληλεπιδρούν μεταξύ τους συμπεριλαμβανομένων των φυτορμονών όπως σαλικυλικό οξύ (SA), γιασμονικό οξύ (JA), αιθυλένιο (ET), αμπισισικό οξύ (ABA), ινδολοξικό οξύ (IAA), γιββερελλικό οξύ (GA), και αρκετές δραστικές μορφές οξυγόνου (ROS). Τα πειράματα σε καλλιέργειες φράουλας έδειξαν ότι κυρίως οι φαινολικές ενώσεις (PC) και τα συνολικά διαλυτά σάκχαρα αυξήθηκαν σημαντικά, συγκεκριμένα τα φαινυλπροπανοειδή παρουσίασαν αύξηση έως και 137% ενώ αρκετά γονίδια που σχετίζονται με τη βιοσύνθεση των φαινολικών ενώσεων και τη μεταφορά των σακχάρων υπερεκφράστηκαν. Παρατηρήθηκε επίσης ότι η συσσώρευση των φαινολικών ενώσεων στα φρούτα μπορεί να προκληθεί από την εφαρμογή στρες τραυματισμού σε έναν μακρινό ιστό και αυτή η συσσώρευση σχετίζεται άμεσα με την κατανομή του άνθρακα και την έκφραση των σχετικών γονιδίων. Το γεγονός αυτό υποστηρίζει την ιδέα ότι τα υψηλότερα επίπεδα των υγιεινών φυτοχημικών, τα οποία είναι και αυτά που «χτίζουν» το άρωμα και τη γεύση των βιολογικών φρούτων και λαχανικών, θα μπορούσαν να οφείλονται στα συστατικά τραυματισμού του βιοτικού στρες που αποδίδεται στα έντομα στα οποία εκτίθεται το φυτό. Δηλαδή πολύ απλά τα βιολογικά προϊόντα γίνονται πιο νόστιμα επειδή τα φυτοφάγα έντομα τρέφονται από τα φύλλα των φυτών τους!!! (33)

## Ο ξεχωριστός ρόλος των ενεργών μορφών οξυγόνου στην αντίληψη και διαβίβαση σήματος

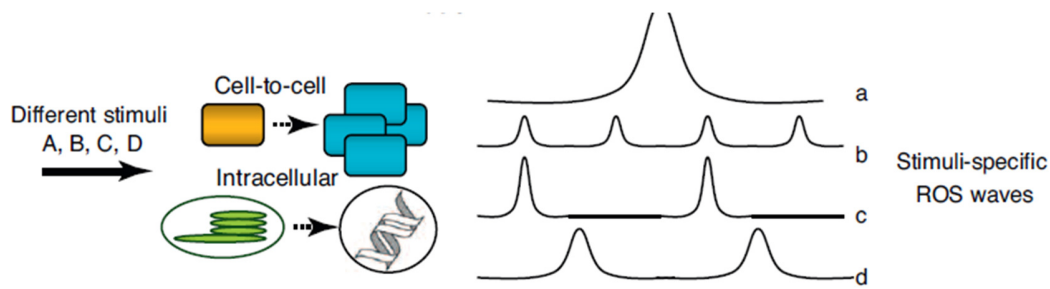
Το μοριακό οξυγόνο είναι ο τελικός αποδέκτης της αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων της αναπνευστικής λειτουργίας. Έτσι αναπόφευκτα σχηματίζονται ενδιάμεσες τοξικές μορφές οξυγόνου που ονομάζονται ενεργές μορφές οξυγόνου (reactive oxygen species) ή ROS, όπως  $O_2^-$ ,  $H_2O_2$ ,  $OH^\cdot$ ,  $O_3$ ,  $O_2H^\cdot$  και άλλες (1). Από την εισαγωγή μοριακού οξυγόνου στην ατμόσφαιρά μας από φωτοσυνθετικούς οργανισμούς περίπου πριν από 2,7 δισεκατομμύρια χρόνια, οι ROS ήταν οι ανεπιθύμητοι συνοδοί της αερόβιας ζωής (26). Εκτός από τα φυτά έχουν ένα πλήθος ρόλων σε διαφορετικούς οργανισμούς από βακτήρια έως κύτταρα θηλαστικών. Αρχικά θεωρήθηκαν τοξικά για τον αερόβιο μεταβολισμό, αλλά τώρα αναγνωρίστηκαν ως κεντρικοί παράγοντες στο πολύπλοκο δίκτυο σηματοδότησης των κυττάρων (27). Είναι όμως δύσκολο να αντιληφθούμε πώς οι ROS με τον πιθανό τοξικό χαρακτήρα που έχουν, έγιναν τόσο μόρια για την αντίληψη και την διαβίβαση των ερεθισμάτων στα κύτταρα. Μία υπόθεση για την εξελικτική διαδικασία των ROS είναι πως τα κύτταρα αρχικά «έμαθαν» να αντιμετωπίζουν την τοξικότητά τους και στη συνέχεια κατάφεραν να τα χρησιμοποιήσουν ως διαβιβαστές. Η δυνατότητα όμως των κυττάρων να τα χρησιμοποιούν ως διαβιβαστές σημαίνει ότι για αυτόν τον ρόλο συγκεντρώνουν και πολλά πλεονεκτήματα. Τέτοια πιθανά πλεονεκτήματα μπορούν να είναι η ικανότητα του κυττάρου να παράγει γρήγορα και ταυτόχρονα να καθαρίζει διαφορετικές μορφές ROS, να ρυθμίζει τα επίπεδα των ROS επεμβαίνοντας στην ισορροπία ανάμεσα στην κυτταρική παραγωγή και τον καθαρισμό των ROS αλλά και ο αυστηρός έλεγχος του κυττάρου στον εντοπισμό ενδοκυττάρων σημάτων ROS. Επίσης μέσω της ικανότητας να ρυθμίζει τα επίπεδα ROS σε όλο το κύτταρο, μπορεί να αυξήσει την παραγωγή τους τοπικά σε συγκεκριμένα σημεία μέσα στο κύτταρο, όπως σε ένα οργανίδιο, οδηγώντας σε έναν υψηλής εξειδίκευσης χωρικό έλεγχο συσσώρευσης ROS. Ένα άλλο πλεονέκτημα είναι ότι μπορούν να χρησιμοποιηθούν ως αυτόματα σήματα μετάδοσης μεγάλων αποστάσεων σε όλο το φυτό καθώς κάθε μεμονωμένο κύτταρο κατά μήκος της διαδρομής του σήματος μπορεί να ενεργοποιήσει τον δικό του μηχανισμό ή μηχανισμούς παραγωγής ROS (27). Την εξάπλωση αυτή που δεν περιορίζεται σε μία συγκεκριμένη περιοχή, αλλά εξαπλώνεται ως κύμα από κύτταρο σε κύτταρο μετά από αιφνίδια αύξηση της συγκέντρωσης σε αυτό ονομάζουμε κύμα ROS (1). Για παράδειγμα έχει βρεθεί ότι στην αραβίδοψη η ταχύτητα μετάδοσης του κύματος αυτού είναι 8,4 cm/min (1), (27), (28). Το κύμα φαίνεται ότι είναι αυτοτροφοδοτούμενο, καθώς κατά μήκος της διαδρομής διάδοσης, κάθε κύτταρο ξεχωριστά έχει τη δυνατότητα να ενεργοποιήσει τους δικούς του μηχανισμούς διάδοσης (1).

Γενικότερα παρατηρείται ότι οι ROS είναι ευέλικτα μόρια όσον αφορά την κινητικότητά τους μέσα στα κύτταρα. Χαρακτηριστικό παράδειγμα είναι το υπεροξειδίο του υδρογόνου ( $H_2O_2$ ) που μπορεί εύκολα να μεταφερθεί διαμέσου των μεμβρανών. Παράλληλα ένα πλεονέκτημα κλειδί των ROS είναι η στενή τους σχέση με την κυτταρική ομοιόσταση και τον μεταβολισμό. Σχεδόν κάθε αλλαγή στην κυτταρική ομοιόσταση οδηγεί σε αλλαγή των σταθερών επιπέδων των ROS σε ένα ή περισσότερα κυτταρικά διαμερίσματα. Για παράδειγμα φυσιολογικές συνθήκες που ευνοούν την φωτοαναπνοή (photorespiration) οδηγούν σε αυξημένη παραγωγή των ROS στα περοξεισώματα.

Το ερώτημα είναι πώς οι ROS που παράγονται σε ένα συγκεκριμένο κύτταρο ή κυτταρικό διαμέρισμα να εξειδικεύονται σε συγκεκριμένα ερεθίσματα. Για παράδειγμα η αύξηση των επιπέδων των ROS στον χλωροπλάστη ή στο υπεροξεισώμα μπορεί να προκληθεί από υψηλής έντασης ηλιακής ακτινοβολίας ή από θερμοκρασιακή καταπόνηση. Πώς η αύξηση αυτή των ROS λειτουργεί ως εξειδικευμένο μήνυμα για την κατάλληλη αντίδραση εγκλιματισμού; Ομοίως πώς θα μπορούσε να είναι συγκεκριμένο ένα σήμα από ROS που μεταφέρεται σε ολόκληρο το φυτό όταν αυτό μπορεί να οφείλεται σε μηχανικό τραυματισμό ή σε επίθεση φυτοφάγων ή σε εισβολή παθογόνων;

Μία πρώτη πιθανότητα ως απάντηση σε αυτό είναι η θεωρία ότι οι ROS εκκινούν ένα γενικό ερέθισμα που εξαπλώνεται στο φυτό, αλλά υπάρχουν και δευτερεύοντα σήματα που μπορεί να συνοδεύουν την εξειδίκευση. Τέτοια σήματα μπορεί να προέρχονται από μικρά πεπτίδια, ορμόνες, λιπίδια, θραύσματα του κυτταρικού τοιχώματος, κ.ά.

Μια δεύτερη πιθανότητα είναι ότι το ίδιο το σήμα των ROS να φέρει μέσα του ένα κωδικοποιημένο μήνυμα που έχει συγκεκριμένα πρότυπα ταλάντωσης του κύματος ROS εντός καθορισμένων κυτταρικών θέσεων (27). Αυτά τα πρότυπα ταλάντωσης που έχουν συγκεκριμένα χαρακτηριστικά όπως η συχνότητα ή το πλάτος στη συνέχεια ίσως αποκωδικοποιούνται από εξειδικευμένους μηχανισμούς οι οποίοι ενεργοποιούν την έκφραση συγκεκριμένων γονιδιακών μοτίβων.



Εικόνα 24. Μεταφορά σημάτων ROS συγκεκριμένα πρότυπα ταλάντωσης. (27).

Μία τρίτη πιθανότητα είναι ότι κάθε κύτταρο ή κυτταρικό διαμέρισμα μπορεί να έχει το δικό του σύνολο ή σύνολα υποδοχέων ROS που αποκωδικοποιούν τα σήματα που δημιουργούνται. Στη συνέχεια τα σήματα αυτά μπορεί να μεταφέρονται σε άλλα δίκτυα όπως αυτό της φωσφορυλίωσης του ασβεστίου και της πρωτεΐνης.

Φυσικά όπως συμβαίνει και με διαφορετικά βιολογικά συστήματα είναι πολύ πιθανό ο τρόπος μετάδοσης να είναι ένας συνδυασμός των τριών παραπάνω τρόπων, ή ακόμα και να λειτουργεί μαζί με άλλα μονοπάτια σηματοδότησης (27).

## Ένθετο 2: Εκπομπή ακτινοβολίας από τον τραυματισμό των φύλλων;

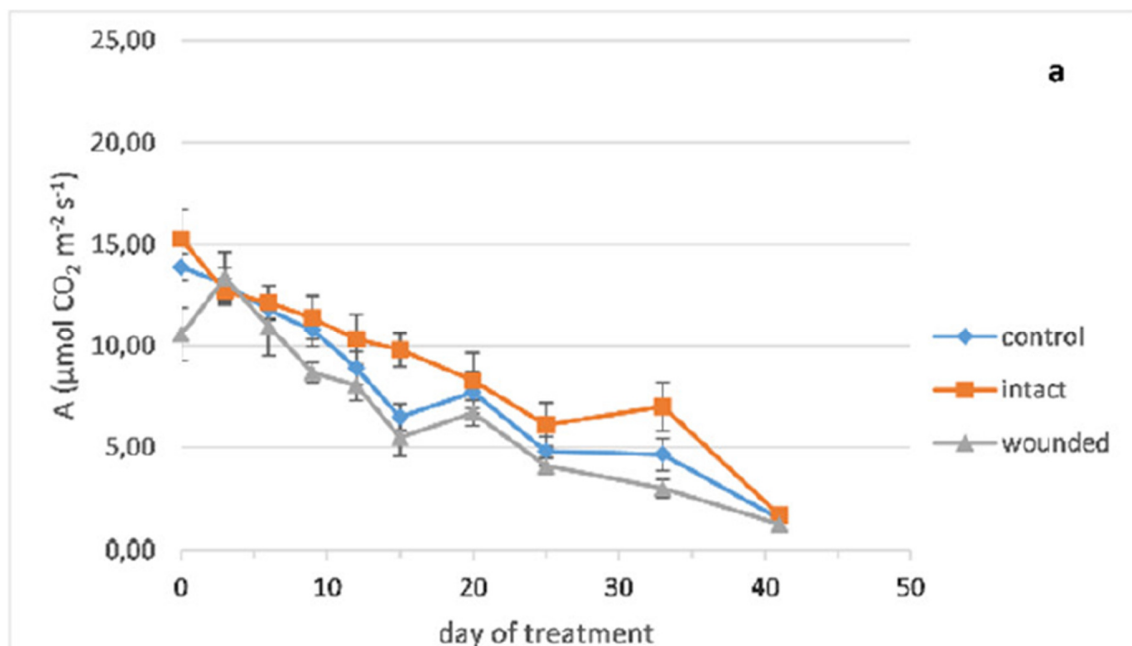
### Εκπομπή ακτινοβολίας από τον τραυματισμό των φύλλων;

Εκτός από τις χημικές εκπομπές, δηλαδή κυρίως τα VOCs όλοι οι ζωντανοί οργανισμοί εκπέμπουν μια φωτεινότητα χαμηλής έντασης η οποία είναι αυθόρμητη (ή «αυτοπροκαλούμενη») που μπορεί να προκαλείται και μέσω τραυματισμού. Αυτό το φαινόμενο έχει μελετηθεί εκτενώς σε πολλά φυτά, ζώα και ανθρώπους. Επίσης, τα άρρωστα και τραυματισμένα κύτταρα έχει παρατηρηθεί ότι εκπέμπουν περισσότερο φως από τα υγιή. Αυτή η φωτοεκπομπή χαμηλής έντασης αναφέρεται με διάφορα ονόματα όπως χημειοφωταύγεια (CL), εξαιρετικά αδύναμη εκπομπή φωτονίων (UPE), αυτοφωταύγεια, αυτοβιοφωταύγεια (SBE), κλπ. Έρευνες έχουν αποκαλύψει ότι το φως που εκπέμπεται λόγω του τραυματισμού του φυτού σχετίζεται με τη χλωροφύλλη των τραυματισμένων χλωροπλαστών και ότι το οξυγόνο και η λιποξυγενάση (LOX) είναι τα δύο κλειδιά για την πυροδότηση του μηχανισμού μέσω του οποίου επάγονται τα VOCs αλλά και τα συστατικά που είναι απαραίτητα για την εκπομπή φωτονίων. Με τη χρήση ενός φωτοπολλαπλασιαστή με ευαισθησία στο ορατό φάσμα (300-720 nm) αποδείχθηκε η εκπομπή μεγάλης διάρκειας υπερβολικά αδύναμων εκπομπών φωτονίων των φύλλων του φυτού *Spathiphyllum* το οποίο είχε προσαρμοσθεί στο σκοτάδι για δύο ώρες. Ακολούθως οι τραυματισμοί των φύλλων που έγιναν σε αερόβιες και σε αναερόβιες συνθήκες και οι φασμαφωτομετρήσεις αποκάλυψαν ότι στις αερόβιες συνθήκες το φάσμα εκπομπής ήταν άνω των 650nm, γεγονός που εμπλέκει την χλωροφύλλη ως πιθανό πομπό (34).

## Μία μακροσκοπική οπτική στον τραυματισμό των φύλλων

Η ανάλυση σε μοριακό επίπεδο των αντιδράσεων των φυτών δίνει μία πολύ καλή εικόνα για τις χημικές και βιοχημικές συνθήκες που λαμβάνουν χώρα σε αυτό κατά τη διάρκεια των καταπονήσεων. Είναι όμως δύσκολο να μας δώσουν μία μακροσκοπική εικόνα του φυτού. Για κάτι τέτοιο χρειάζονται μετρήσεις διαφορετικών παραμέτρων όπως η φωτοσύνθεση των φυτών, η διαπνοή τους κ.ά. Έχουν γίνει πειράματα με στόχο ακριβώς την καταμέτρηση και ανάλυση τέτοιων παραμέτρων σε φύλλα βασιλικού, μέντας και φασκόμηλου έπειτα από μηχανική καταπόνηση.

Τα τραυματισμένα φύλλα βασιλικού παρουσίασαν μείωση του ρυθμού φωτοσύνθεσης σε σχέση με τα άθικτα και τα φύλλα control, όπως ήταν αναμενόμενο. Συγκεκριμένα, η μείωση της φωτοσύνθεσης (31% και 24% σε σύγκριση με τα άθικτα και τα control, αντίστοιχα) παρατηρήθηκε αμέσως, μόνο μία ώρα μετά τον τραυματισμό (μηδενική ημέρα) (29). Η απότομη αυτή μείωση της φωτοσύνθεσης συμβαίνει λόγω της μείωσης της μεταφοράς φωτοσυνθετικών ηλεκτρονίων σε περιοχές που βρίσκονται πλησίον του τραύματος. Ωστόσο, 24 ώρες μετά τον τραυματισμό, οι περιοχές κοντά στο τραύμα ήταν ικανές να φωτοσυνθέσουν με τον ίδιο ρυθμό με τις πιο απομακρυσμένες, υποδεικνύοντας ότι έχουν ανακτηθεί πλήρως (30). Παρ' όλα αυτά τα τραυματισμένα φύλλα μετά από αυτήν την ημέρα φαίνεται ότι αυξάνουν τους φωτοσυνθετικούς τους ρυθμούς. Από την τρίτη μέχρι την έκτη μέρα η φωτοσύνθεση των τραυματισμένων φύλλων είναι παρόμοια με τα άθικτα και τα control. Στη συνέχεια, μειώνεται ξανά μέχρι το τέλος του πειράματος (29). Αυτά τα αποτελέσματα υποδηλώνουν ότι εκτός από



τις πληγωμένες περιοχές, που είναι αποσπασμένες ή νεκρές και προκαλείται μόνιμη μείωση της ικανότητας φωτοσύνθεσης των φύλλων, στις παρακείμενες περιοχές υγιών φύλλων προκαλείται μόνο παροδική απώλεια φωτοσυνθετικού ρυθμού. όπως φαίνεται και από το διάγραμμα η φωτοσυνθετική ικανότητα των άθικτων φύλλων είναι συνεχώς μεγαλύτερη από αυτή των control φυτών. Είναι ένα πολύ σημαντικό αποτέλεσμα που δεν μπορούμε να παραβλέψουμε καθώς διαφαίνεται ότι ίσως λειτουργούν ως πηγή «τροφοδοσίας» στην ουσία υποβοηθώντας τις αυξημένες ενεργειακές και ανθρακικές απαιτήσεις των τραυματισμένων φύλλων.

Παρόμοια αποτελέσματα της φωτοσύνθεσης έχουμε στη διαπνοή και στη στοματική αγωγιμότητα, δηλαδή είχαμε μία άμεση μείωση και των δύο σε σχέση με τα άθικτα και φύλλα control. Την τρίτη ημέρα έως και την έκτη ημέρα οι μετρήσεις σχεδόν ισορροπούν, ενώ από την έκτη ημέρα του πειράματος μέχρι και το τέλος η διαπνοή και η στοματική αγωγιμότητα των τραυματισμένων φύλλων είναι συνεχώς μικρότερες από αυτές των άθικτων και των control (29).

Αντίθετα ο τραυματισμός στο φασκόμηλο, αποκάλυψε ότι δεν υπήρχαν σημαντικές διαφορές κατά τη διάρκεια των διάφορων μεταχειρίσεων καθ' που έλαβαν χώρα στο πείραμα. Μεταγενέστερα πειράματα μέτρησης συνολικού νωπού και ξηρού βάρους έδειξαν ότι δεν είχαμε κάποια επίδραση στην παραγωγικότητα των φυτών.

Μπορούμε να συμπεράνουμε γενικά ότι τα διαφορετικά αυτά αποτελέσματα εξαρτώνται από τη διαφορετική φυσιολογία κάθε είδους, αλλά και τις ξεχωριστές ιδιότητες που έχει το καθένα ώστε να αντιμετωπίσει τον συγκεκριμένο μηχανισμό καταπόνησης (31).



Εικόνα 26. Τα φυτά που συμμετείχαν στο πείραμα. (31)

## Συμπεράσματα

Μπορούμε εύκολα να αντιληφθούμε ότι ο τραυματισμός των φύλλων είναι πολλά περισσότερα από ένα απλό στρεσογόνο φαινόμενο. Αρχικά γίνεται κατανοητό ότι λειτουργεί διαφορετικά στην περίπτωση των μηχανικών τραυματισμών και διαφορετικά σε αυτήν του τραυματισμού από φυτοφάγα. Στην πρώτη περίπτωση έχουμε την επαγωγή των απαραίτητων μηχανισμών για τη γρήγορη επούλωση της πληγής (με διαφορές που εντοπίζονται σε φυλλοβόλα και αιθαλή). Στη δεύτερη περίπτωση εκτός από την προσπάθεια του φυτού για την επούλωση της πληγής έχουμε και την επαγωγή μηχανισμών που προσπαθούν να καταπολεμήσουν την εισβολή. Σε κάθε περίπτωση όμως έχουμε μηχανισμούς που επάγουν την έκφραση γονιδίων. Κάτι τέτοιο κάνει ορατό ότι η πίεση που έχει ασκηθεί στα φυτά μέσω των τραυματισμών από την αρχή της εμφάνισής τους (ίσως ακόμα και από την αρχή της εμφάνισης των πρώτων πτεριδόφυτων (32)) έχει παίξει ρόλο στην εξελικτική τους πορεία. Δηλαδή οι τραυματισμοί των φυτών στα βάθη των εκατομμυρίων ετών της ύπαρξής τους ίσως έπαιξαν ρόλο και συμμετείχαν στη μορφή των φυτών που γνωρίζουμε σήμερα.



## Ευρετήριο εικόνων

Εικόνα 1. Φωτογραφία στο εξώφυλλο: Τραυματισμένοι βασιλικοί.....	1
Εικόνα 2. Εγκάρσια τομή ετερόπλευρου φύλλου. (3) .....	7
Εικόνα 3. Στάδια για την αντιμετώπιση της καταπόνησης. (1) .....	8
Εικόνα 4. Γενικός θεωρητικός μηχανισμός αντίληψης μηχανικών ερεθισμάτων. (1) .....	11
Εικόνα 5. Δύο διαφορετικά μοντέλα ενεργοποίησης των TCH γονιδίων (4).....	12
Εικόνα 6. Δράση των ΧΕΤs για αύξηση και για ενίσχυση. (4) .....	14
Εικόνα 7. Αγριελιά εμφανώς επηρεασμένη από τους ισχυρούς Νότιους ανέμους της περιοχής Άκρον Ταίναρο. Εικόνα από προσωπικό αρχείο. ....	15
Εικόνα 8. Πιθανή ανάλυση της δράσης των ΧΕΤs στο προηγούμενο φυτό της αγριελιάς. Εικόνα από προσωπικό αρχείο. ....	16
Εικόνα 9. Από τη μέση και προς τα κάτω της δεξιάς πλευράς της εικόνας είναι ορατά τα κύτταρα που έχουν καταρρεύσει και ο σχηματισμός του «ορίου» από αυτά. (11) .....	18
Εικόνα 10. Σχηματισμένος κάλος κατά μήκος της δεξιάς πλευράς της εικόνας. (11) .....	19
Εικόνα 11. Τα βέλη δείχνουν τα κύτταρα που ανήκουν στον κάλο και έχουν επιμηκυνθεί για να σχηματίσουν το περίδερμα. (11). ....	20
Εικόνα 12. Τομή από φύλλο <i>Vitis vulpina</i> 4 μέρες μετά τον τραυματισμό. (12) .....	20

Εικόνα 13. Τομή από φύλλο <i>Vitis vulpina</i> 8 μέρες μετά τον τραυματισμό. (12) .....	21
Εικόνα 14. Τομή από φύλλο <i>Vitis vulpina</i> 12 μέρες μετά τον τραυματισμό. (12) .....	21
Εικόνα 15. Τομή από φύλλο <i>Vitis vulpina</i> 23 μέρες μετά τον τραυματισμό. (12) .....	22
Εικόνα 16. Διαφορετική απόκριση στο καλαμπούκι αναλόγως με το είδος της προσβολής. .....	25
Εικόνα 17. Σημαντικά HAEs που επάγουν απόκριση από τα φυτά (13).....	25
Εικόνα 18. Προνύμφη της τάξης των λεπιδόπτερον τρέφεται με φύλλα αλθαίας. Εικόνα από προσωπικό αρχείο.....	27
Εικόνα 19. Προνύμφη ακρίδας τρέφεται με φύλλα κάππαρης. Εικόνα από προσωπικό αρχείο.....	27
Εικόνα 20. Αρχή λειτουργίας του πειράματος. (22).....	29
Εικόνα 21. Διάγραμμα στο οποίο οι κόκκινοι κύκλοι δείχνουν την εξάπλωση του βακτηρίου στα control και στους δέκτες. (22).....	30
Εικόνα 22. Το τριτροφικό σύστημα που συγκροτείται από τα: φυτό του φασολιού-τετράνυχοι-αρπακτικά ακάρεα. (23).....	31
Εικόνα 23. Η παρασιτοειδής σφήκα <i>Cotesia marginiventris</i> . (25).....	32
Εικόνα 24. Μεταφορά σημάτων ROS συγκεκριμένα πρότυπα ταλάντωσης. (27).....	36
Εικόνα 25. Ο φωτοσυνθετικός ρυθμός του βασιλικού. (29).....	38
Εικόνα 26. Τα φυτά που συμμετείχαν στο πείραμα. (31).....	40

## Ευρετήριο εννοιών

### **A**

AtTPK1, 11

### **C**

caeliferins, 24

CaM, 13

control, 29, 30, 38, 39

*Cotesia marginiventris*, 32

### **F**

FACs, 24

fatty amino-acid conjugates, 24

### **H**

H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, 35

HAEs, 24, 25, 26

Herbivore Associated Elicitors, 24

**J**

JA, 28

**K**

kairomones, 31

**M**

*Magnolia grandiflora*, 19  
MCAs, 10  
mechanosensitive ion channels, 9  
*Michelia figo*, 19  
MPK4, 28  
MscS, 9, 10

**O**

optimal plant growth limits, 5

**P**

pathogen-related genes, 29  
PCD, 17  
photorespiration, 35  
PME, 29  
PR, 29  
Programmed Cell Death, 17  
prosystemin, 28

**R**

*Ralstonia solanacearum*, 29  
reactive oxygen species, 34  
reporter γονίδιο, 14  
ROS, 34

**S**

*Schistocerca americana*, 26  
*Spodoptera frugiperda*, 25  
SR160, 28  
stress, 5, 44, 46  
systemin, 28

**T**

TCH, 12, 13, 14, 15  
TCH-1, 13  
TCH-2, 13  
TCH-3, 13, 14  
TCH3-uidA, 14  
TCH-4, 13  
TCH-5, 13  
thigmomorphogenesis, 9  
touch genes, 12  
TPK, 11

**V**

VOCs, 29, 30  
Volatiles Organic Compounds, 29

**W**

WIPK, 28

**X**

XET, 14, 15  
xyloglucan endotransglycosylase, 14

**A**

αβιοτικοί παράγοντες, 6  
αειθαλή, 17, 19, 20  
αναπνοή, 23  
αρπακτικά ακάρεα, 30, 31

**B**

β-γλυκοσιδάση, 24  
βέλτιστα όρια ανάπτυξης, 4, 6  
βιολογικά τρόφιμα, 33  
βιοτικές καταπονήσεις, 23  
βιοτικοί παράγοντες, 6, 7  
βολιστίνη, 25

**Γ**

γιασμονικό οξύ, 28  
γονίδια MSL, 9

## Δ

διαπνοή, 23, 38, 39  
διεγέρτες που σχετίζονται με φυτοφάγα, 24  
δρυφακτοειδές παρέγχυμα, 7

## Ε

εγκλιματισμός, 8, 17  
Εκπομπή ακτινοβολίας, 37  
ενδοτρανσγλυκοσυλάση της ξυλογλυκάνης, 12, 14  
ενεργές μορφές οξυγόνου, 34  
επιδερμίδα, 7, 18  
επιδερμικά κύτταρα, 22  
εφυμενίδα, 7

## Θ

θιγμοεπαγόμενα γονιδια, 12  
θιγμομορφογένεση, 9

## Ι

ινσεπτίνη, 25

## Κ

καϊρομόνες, 31  
καλμουντολίνη, 12, 13  
κανάλια MID1, 10  
κανάλια δύο πόρων καλίου, 11  
κανάλια μηχανικής ευαισθησίας χαμηλής  
αγωγιμότητας, 9  
καταπόνηση, 6, 29, 38  
κύμα ROS, 34  
κυτταρική ομοίωση, 35  
κυτταρικό τοίχωμα, 14

## Λ

λιγνίνη, 11, 21  
λινολεϊκό, 25  
λινολενικό, 25  
λιπαρά αμινοξέα, 24  
λιπίδια, 35

## Μ

μεθυλεστεράση της πηκτίνης, 29

μεταβολισμός, 34, 35  
μηχανικές καταπονήσεις, 6, 9, 12, 14, 17  
μονάδες λευκίνης, 28

## Ο

οξειδάση γλυκόζης, 24  
οργανικά πτητικά συστατικά, 29  
όρια βιολογικής δραστηριότητας, 6  
ορμόνες, 35

## Π

πεπτιδία, 35  
προγραμματισμένος κυτταρικός θάνατος, 17  
προσυστεμίνη, 28  
πρωτεΐνες MSL, 9  
πρωτεΐνες καταπόνησης, 8  
πρωτεΐνη MCA1, 11  
πρωτεϊνική κίνηση, 28

## Σ

σελιφερίνες, 26  
σπογγώδες παρέγχυμα, 7, 18  
στάδιο αντίληψης, 8, 23  
στάδιο απάντησης, 8  
στάδιο διαβίβασης, 8, 28  
συστεμίνη, 28  
σχηματισμός κάλου, 18  
σχηματισμός περιδέρματος, 17

## Τ

τραυματισμός, 6, 17, 20, 26, 29, 39

## Υ

υπεροξειδίο του υδρογόνου, 35  
υπεροξεισώμα, 35

## Φ

φυλλοβόλα, 17, 19, 20  
φωσφορυλίωση, 36  
φωτοαναπνοή, 35  
φωτοσύνθεση, 7, 23, 38  
φωτοσυνθετικά ένζυμα, 23

Χ

χλωροπλάστη, 35

Ψ

ψευδοουλή, 19, 20

## Βιβλιογραφία

1. **Καραμπουρνιώτης, Γεώργιος, Λιακόπουλος, Γεώργιος και Νικολόπουλος, Δημοσθένης.** *Φυσιολογία Καταπονήσεων των Φυτών*. σ.1. : ΕΜΒΡΥΟ, 2012.
2. **Λαζαρίδη, Ευσταθία.** *Μελέτη της διαγονιδιακής έκφρασης της χαρπίνης HrpZrsrh σε φυτά *Nicotiana benthamiana* κάτω από συνθήκες αβιοτικών καταπονήσεων*. Αθήνα : σ.π., 2012.
3. **Τσέκος, Ιωάννης και Ηλίας, Ηλίας.** *Μορφολογία και Ανατομία Φυτών*. Θεσσαλονίκη : Κυριακίδης, 2014.
4. **Braam, Janet, και συν.** Plant responses to environmental stress: regulation and functions of the Arabidopsis TCH genes. *Planta*. 1997, σσ. S35-S41.
5. **Hamilton, Eric, Schlegel, Angela και Haswell, Elizabeth.** United in Diversity:Mechanosensitive Ion Channels in Plants. *The Annual Review of Plant Biology*. 2015, Τόμ. 66, σσ. 113-137.

6. **Bush, Douglas.** Calcium Regulation in Plant Cells and its Role in Signaling. *Annual Review of Plant Physiology*. 1995, Τόμ. 46, σσ. 101-102.
7. **Braam, Janet και Danis, Ronald.** Rain- Wind- and Touch-Induced Expression of Calmodulin and Calmodulin-Related Genes in Arabidopsis. *Cell*. 9 Φεβρουάριος 1990, σ. 357.
8. [www.encyclopedia.com](http://www.encyclopedia.com). [www.encyclopedia.com/science/dictionaries-thesauruses-pictures-and-press-releases/reporter-gene](http://www.encyclopedia.com/science/dictionaries-thesauruses-pictures-and-press-releases/reporter-gene). [Ηλεκτρονικό] 16 04 2021. [Παραπομπή: 04 05 2021.]
9. **Cui, Fuqiang, και συν.** Regulation of ABA dependent wound induced spreading cell death by MYB108. *New Phytologist*. Νοέμβριος 2013, Τόμ. 3, 200, σ. 634.
10. **McCabe, Paul.** Healing and closure following death: death signals from a wounded leaf. *New Phytologist*. 2013, σσ. 590-591.
11. **Tucker, Shirley.** Wound regeneration in the lamina of magnoliaceous leaves. *Canadian Journal of Botany*. Canadian Science Publishing, Ιούλιος 1975, Τόμ. 53, 14, σσ. 1352-1364.
12. **Wylie, Robert.** Cicatrization of Foliage Leaves. *Botanical Gazette*. 1930, Τόμ. 90, 3, σσ. 266-267.
13. **Bonaventure, Gustavo, VanDoorn, Arjen και Baldwin, Ian.** Herbivore-Associated Elicitors: FAC Signalling and Metabolism. *Trends In Plant Science*. Ιούνιος 2011, Τόμ. 16, 6, σσ. 294-299.
14. **VanDoorn, Arjen, και συν.** Rapid Modification of the Insect Elicitor N-linolenoyl-glutamate via a Lipooxygenase Mediated Mechanism on Nicotiana attenuata Leaves. *BMC Plant Biology*. 2010.
15. **Maischak, Heiko, και συν.** Oral secretions from herbivorous lepidopteran larvae exhibit ion channel-forming activities. *FEBS Letters*. 5 Φεβρουάριος 2007, Τόμ. 581, σσ. 898-904.
16. **O' Doherty, Inish, και συν.** Synthesis of Caeliferins, Elicitors of Plant Immune Responses: Accessing Lipophilic Natural Products via Cross Metathesis. *Organic Letters*. 19 Σεπτέμβριος 2011, Τόμ. 13, 21, σσ. 5900-5903.
17. **Peng, Cheng, και συν.** A Facile and Efficient Synthesis of Caeliferin A 16:0. *Chemistry of Natural Compounds*. Μάρτιος 2016, Τόμ. 52, 2, σσ. 199-200.
18. **Ruan, Jingjun, και συν.** Jasmonic Acid Signaling Pathway in Plants. *International Journal of Molecular Sciences*. 20 Μάιος 2019.

19. **Leon, Jose, Rojo, Enrique και Sanchez-Serrano, Jose.** Wound Signalling in Plants. *Journal of Experimental Botany*. Ιανουάριος 2001, Τόμ. 52, 354, σσ. 1-9.
20. **Ryan, Clarence και Pearce, Gregory.** Systemins: A Functionally Defined Family of Peptide Signals that Regulate Defensive Genes in Solanaceae Species. *PNAS*. 25 Νοέμβριος 2003, Τόμ. 100, 2, σσ. 14577-14580.
21. **Turner, John, Ellis, Christine και Devoto, Alessandra.** The Jasmonate Signal Pathway. *The Plant Cell*. 2002, σσ. 153-164.
22. **Dorokhov, Yuri, και συν.** Airborne Signals from a Wounded Leaf Facilitate Viral Spreading and Induce Antibacterial Resistance in Neighboring Plants. *PLoS Pathogens*. Απρίλιος 2012, Τόμ. 4, 8.
23. **Dicke, Marcel και Sabelis, Maurice.** How Plants Obtain Predatory Mites as Bodyguards. *Netherlands Journal of Zoology*. 1988, σσ. 148-165.
24. **Turlings, Tumlinson και Lewis.** Exploitation of Herbivore-Induced Plant Odors by Host-Seeking Parasitic Wasps. *Science*. 21 Μάιος 1990, Τόμ. 250, 4985, σσ. 1251-1253.
25. **Sourakov, Andrei.** entnemdept.ufl.edu.  
[https://entnemdept.ufl.edu/creatures/misc/wasps/cotesia\\_marginiventris.htm](https://entnemdept.ufl.edu/creatures/misc/wasps/cotesia_marginiventris.htm).  
 [Ηλεκτρονικό] Μάιος 2020. [Παραπομπή: 14 Αύγουστος 2021.]  
[https://entnemdept.ufl.edu/creatures/misc/wasps/cotesia\\_marginiventris.htm](https://entnemdept.ufl.edu/creatures/misc/wasps/cotesia_marginiventris.htm).
26. **Mittler, Ron, και συν.** Reactive oxygen gene network of plants. *TRENDS in Plant Science*. Οκτώβριος 2004, Τόμ. 9, 10.
27. **Mittler, Ron, και συν.** ROS signaling: the new wave? *Trends in Plant Science*. Ιούνιος 2011, Τόμ. 16, 6, σσ. 300-309.
28. **Miller, Gad, και συν.** pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/.  
<pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19690331/>. [Ηλεκτρονικό] 18 Αύγουστος 2009. [Παραπομπή: 27 08 2021.]
29. **Vrakas, Konstantinos, και συν.** Physiological Responses of *Ocimum basilicum*, *Salvia officinalis*, and *Mentha piperita* to Leaf Wounding. *Plants*. 19 Μάιος 2021.
30. **Quilliam, Richard, και συν.** Imaging photosynthesis in wounded leaves of *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*. 9 Δεκέμβριος 2005, Τόμ. 57, 1, σσ. 55-69.
31. **Βράκας, Κωνσταντίνος και Φλόρου, Ευτέρπη.** Μελέτη της φυσιολογικής απόκρισης των φυτών *Ocimum Basilicum L.*, *Mentha piperita L.* και *Salvia officinalis*

έναντι του τραυματισμού των φύλλων. Γεωπονίας, Πανεπιστήμιο Πατρών. Αμαλιάδα : s.n., 2020. σ. 39, Πτυχιακή εργασία.

32. **Χριστοδουλάκης, Δημήτριος.** eclass.upatras.gr.

<https://eclass.upatras.gr/modules/document/file.php/BIO285/GEOB%20%28ARCHEO-PALEO-MESOPHYTICOS%29.pdf>. [Ηλεκτρονικό] [Παραπομπή: 31 Αύγουστος 2021.]

33. **Ibanez, Facundo, και συν.** Solving the controversy of healthier organic fruit: Leaf wounding triggers distant gene expression response of polyphenol biosynthesis in strawberry fruit (*Fragaria x ananassa*). *Nature*. 2019.

34. **Oros, Carl και Alves, Fabio.** Leaf wound induced ultraweak photon emission is suppressed under anoxic stress: Observations of *Spathiphyllum* under aerobic and anaerobic conditions using novel in vivo methodology. *PLOS one*. 14 Ιούνιος 2018, σσ. 1-27.