



Ελληνική Δημοκρατία
Τεχνολογικό Εκπαιδευτικό
Ίδρυμα Ηπείρου

Γενική Φυτοπαθολογία Θεωρία

Ενότητα 9: Αλληλεπίδραση ξενιστών-
παθογόνων Α

Δρ Δήμητρα Ζωάκη-Μαλισιόβα
Καθηγήτρια Εντομολογίας



Ευρωπαϊκή Ένωση
Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο



ΥΠΟΥΡΓΕΙΟ ΠΑΙΔΕΙΑΣ & ΘΡΗΣΚΕΥΜΑΤΩΝ, ΠΟΛΙΤΙΣΜΟΥ & ΑΘΛΗΤΙΣΜΟΥ
ΕΙΔΙΚΗ ΥΠΗΡΕΣΙΑ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗΣ
Με τη συγχρηματοδότηση της Ελλάδας και της Ευρωπαϊκής Ένωσης



Τμήμα: Τεχνολόγων Γεωπόνων

Τίτλος Μαθήματος: Γενική Φυτοπαθολογία Θεωρία

Ενότητα 9: Αλληλεπίδραση ξενιστών-παθογόνων Α

Όνομα Καθηγητή: Δρ Δήμητρα Ζωάκη-Μαλισιόβα

Βαθμίδα Καθηγητή: Καθηγήτρια

Άρτα, 2015



Ευρωπαϊκή Ένωση
Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο



Με τη συγχρηματοδότηση της Ελλάδας και της Ευρωπαϊκής Ένωσης





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 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.
- Το έργο «**Ανοικτά Ακαδημαϊκά Μαθήματα στο ΤΕΙ Ηπείρου**» έχει χρηματοδοτήσει μόνο την αναδιαμόρφωση του εκπαιδευτικού υλικού.
- Το παρόν εκπαιδευτικό υλικό έχει αναπτυχθεί στο πλαίσιο του εκπαιδευτικού έργου του διδάσκοντα.



Ευρωπαϊκή Ένωση
Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο



ΥΠΟΥΡΓΕΙΟ ΠΑΙΔΕΙΑΣ & ΘΡΗΣΚΕΥΜΑΤΩΝ, ΠΟΛΙΤΙΣΜΟΥ & ΑΘΛΗΤΙΣΜΟΥ
ΕΙΔΙΚΗ ΥΠΗΡΕΣΙΑ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗΣ

Με τη συγχρηματοδότηση της Ελλάδας και της Ευρωπαϊκής Ένωσης



ΕΥΡΩΠΑΪΚΟ ΚΟΙΝΩΝΙΚΟ ΤΑΜΕΙΟ



Αλληλεπίδραση ξενιστών- παθογόνων Α



Σκοποί ενότητας

- Περιγραφή των μηχανισμών παθογένεσης των παθογόνων μικροοργανισμών.



Περιεχόμενα ενότητας

- Μηχανισμοί παθογένεσης
 - Μηχανισμοί παθογένεσης στους μύκητες.
 - Χημικοί παράγοντες της παθογένεσης.
- Μηχανισμοί αμύνης των φυτών
 - Παθητικοί ή προϋπάρχοντες μηχανισμοί άμυνας των φυτών.
 - Διεγειρόμενοι ενεργητικοί μηχανισμοί άμυνας των φυτών.



Μηχανισμοί παθογένεσης



Μηχανισμοί παθογένεσης (1)

- Μηχανισμοί παθογένεσης των φυτοπαθογόνων μικροοργανισμών χαρακτηρίζονται για τη μεγάλη τους ποικιλότητα και πολυπλοκότητα, που οφείλεται σε σειρά εξειδικευμένες ή μη βιοχημικών παραγόντων ή/και κατασκευών (αν είναι μύκητας)
- Πρωταρχική διάκριση μεταξύ των παθογόνων αφορά στην εξειδίκευσή τους να επιβιώνουν επιλεκτικά στο έδαφος ή σε φυτικά υπολείμματα, σε υπόγεια ή εναέρια τμήματα του ξενιστή και να προσβάλλουν, αντίστοιχα, υπόγεια ή υπέργεια όργανα του φυτού



Μηχανισμοί παθογένεσης (2)

- Διάκριση παθογόνων σε εναέρια και εδαφογενή με πολλές ενδιάμεσες καταστάσεις, που αφορούν την ανάπτυξη συμπτωμάτων ανεξαρτήτως της θέσης επιβίωσης & δραστηριοποίησής του
- Άλλη διάκριση παθογόνων αφορά στην προτίμησή τους να μολύνουν όργανο ή στη δυνατότητα εγκατάστασης σε περισσότερα του ενός όργανα του ξενιστή
- Άλλη διάκριση παθογόνων αφορά το εύρος των ξενιστών, που έχουν τη δυνατότητα να προσβάλλουν (υπάρχουν παθογόνα που προσβάλλουν ευρύτατο κύκλο ξενιστών και άλλα που είναι εξειδικευμένα σε μία οικογένεια, γένος, είδος ή ποικιλία ξενιστή)



Διάκριση μηχανισμών παθογένεσης

- Οφείλονται σε αυτούς του **παθογόνου (κατασκευές του)** και σε **χημικούς παράγοντες του παθογόνου & ξενιστή**, που παράγονται κατά τη διάρκεια αλληλεπίδρασής τους
- Αντικείμενα της παθογένεσης είναι:
 - Είσοδος & εγκατάσταση του παθογόνου στον ξενιστή
 - Μηχανισμοί άμυνας του ξενιστή
 - Μηχανισμοί επίθεσης των παθογόνων



Διάκριση μηχανισμών παθογένεσης στους μύκητες

- Στην παρόν εκπαιδευτικό υλικό, καθώς και στο επόμενο Β μέρος, θα πραγματοποιηθεί εστίαση περί των μηχανισμών παθογένεσης στους μύκητες
- Για τους μηχανισμούς παθογένεσης, που λαμβάνουν χώρα με προκαρυωτικά παθογόνα και ιούς, βλέπε και σχετικές αναφορές στα εκπαιδευτικό υλικό των σχετικών Διαλέξεων



Μηχανισμοί παθογένεσης στους μύκητες



Είσοδος & μόλυνση των μυκήτων

- Πρώτο βήμα επιτυχούς παρασιτισμού μετά την αποκατάσταση επαφής είναι το στάδιο της διείσδυσης (είσοδος) στον ξενιστή και ολοκληρώνεται με την εγκατάσταση σε αυτόν και έναρξης παρασιτικής σχέσης
- Κατά την ύπαρξη ποικίλων εμποδίων που παρεμβάλλονται από τα φυτικά όργανα και ιστούς των φυτών, ανάγκασε τους μύκητες να αναπτύξουν ποικίλους μηχανισμούς και στρατηγικές παθογένεσης
- Κυρίως έχουν αναπτυχθεί ειδικές κατασκευές, που εξασφαλίζουν την είσοδό τους σε διαφορετικούς τύπους κυτταρικών τοιχωμάτων, τα οποία δημιουργούνται βάσει εξειδικευμένων βιοχημικών σημάτων του ξενιστή και δρουν επί των επιφανειών επαφής παθογόνου-ξενιστή



Τρόποι εισόδου παθογόνων στα κύτταρα των ξενιστών τους

- Απευθείας διάτρηση της φυτικής επιφάνειας
- Είσοδος φια φυσικών ανοιγμάτων (στομάτια, φακίδια, υδατόδια κ.λπ.)
- Είσοδος μέσω φορέων



Διείσδυση παθογόνων μυκήτων είσοδος με απευθείας διάτρηση

- Συνήθως εξασφαλίζεται με εξειδικευμένες μυκηλιακές κατασκευές, οι οποίες αποτελούν τροποποιημένες μυκηλιακές απολήξεις
- Κατά το **αρχικό στάδιο επαφής** παθογόνου-ξενιστή είναι αναγκαία η **προσκόλληση στην εφυμενίδα** και η κατευθυνόμενη αύξηση της βλαστικής υφής πάνω στη φυτική επιφάνεια
- Στις θέσεις εισόδου σχηματίζονται συχνά **πλάκες συγκράτησης** (appressorium), για να στηρίξουν τη διαδικασία διείσδυσης
- Η **υφή διείσδυσης** (ράμφος μόλυνσης) συσσωρεύει στο άκρο της σκελετικά στερεωτικά βιοχημικά στοιχεία του κυττάρου και εκκρίνει ένζυμα, που **διασπούν τα κυτταρικά τοιχώματα** του φυτού με ελεγχόμενη διαδικασία και σειρά, ώστε να επιτευχθεί **διάτρηση της εφυμενίδας** και εν **συνεχεία του κυτταρικού τοιχώματος**



Στάδια διείδυσης των παθογόνων μυκήτων στους ξενιστές τους

- Επάκρια αύξηση των υφών
- Προσκόλληση της υφής και προετοιμασία της εστίας μόλυνσης
- Διείδυση μέσω μικρής κλίμακας τροποποιήσεων των υφών
- Διείδυση μέσω πλήρως σχηματισθεισών πλακών συγκράτησης

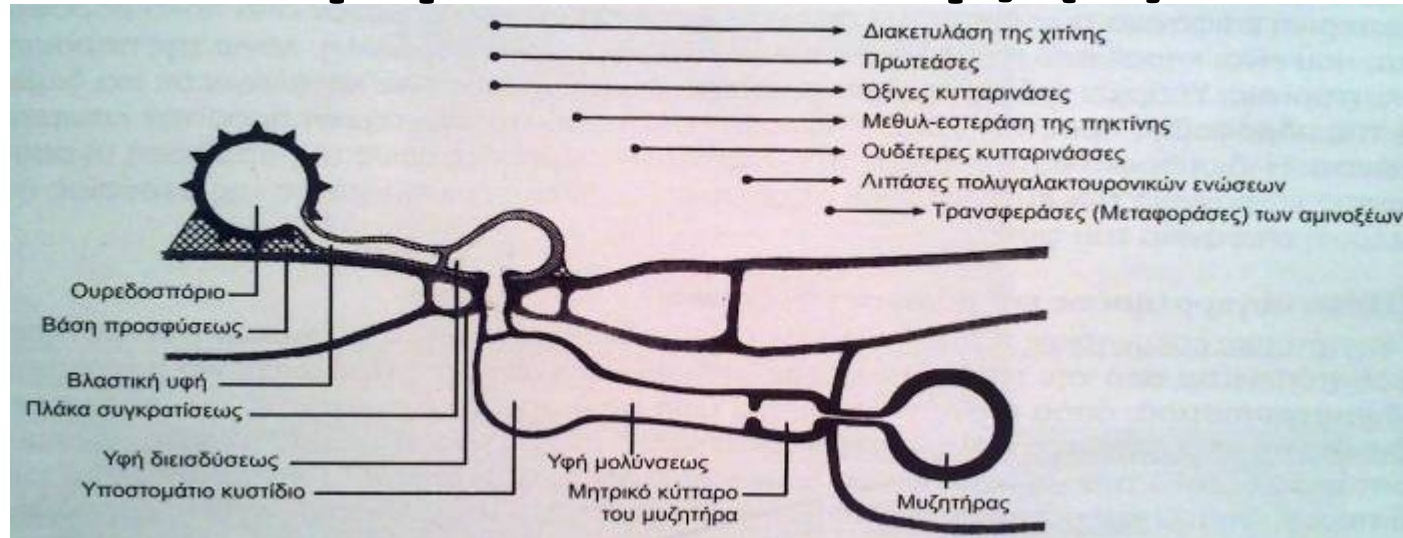


Υφή διείσδυσης (1)

- Αρχίζει να αυξάνεται από ένα πόρο που βρίσκεται στο μέσο της βάσης του appressorium
- Διαθέτει λεπτά τοιχώματα με ενισχυμένα περιθώρια και σχηματίζει κώνο, ώστε η αναπτυσσόμενη πίεση, λόγω ώσμωσης και λόγω ειδικής κατασκευής του σκελετού, εξασκείται επί μίας περιορισμένης επιφάνειας του πόρου εξαιτίας της αυξανόμενης υφής διείσδυσης
- Η διείσδυση μέσω του πόρου πλάκας συγκράτησης φαίνεται ότι υποβοηθείται και από ενζυματικές δραστηριότητες, οι οποίες χαλαρώνουν λόγω αποδιοργάνωσης των κυτταρικών τοιχωμάτων του ξενιστή



Υφή διείσδυσης (2)



- Διείσδυση στον υποστομάτιο χώρο (δεν είναι απαραίτητη η διάτρηση εφυμενίδας) βλαστικής υφής βλαστάνοντος ουρεδοσπορίου του μύκητα *Uromyces viciae-fabae* (σκωρίαση ψυχανθών)
- Ορισμένα ένζυμα αποδιοργάνωσης των κυτταρικών τοιχωμάτων έχουν ήδη παραχθεί κατά τη διάρκεια της διείσδυσης στους υποστομάτιους χώρους και παράγεται μία μεταφοράση αμινοξέων (εκφράζεται στους μυζητήρες)



Συμβολή εφυμενίδας στη διείσδυση των μυκήτων (1)

- Η εφυμενίδα αποτελεί ένα ομοιόμορφο επιφανειακό στρώμα που επικαλύπτει και γεφυρώνει τα κενά μεταξύ των κυττάρων και τα προστατεύει από ευχερή διείσδυση παρασίτων και από ζημιές μη-παρασιτικών αιτιών
- Χαρακτηριστικά η εφυμενίδα σχηματίζει στρώσεις κυτταρίνης και κηρών μεταξύ ενός υποστρώματος ελασμάτων από εφυμενίνη, η οποία είναι το ενδιάμεσο στερεωτικό υλικό



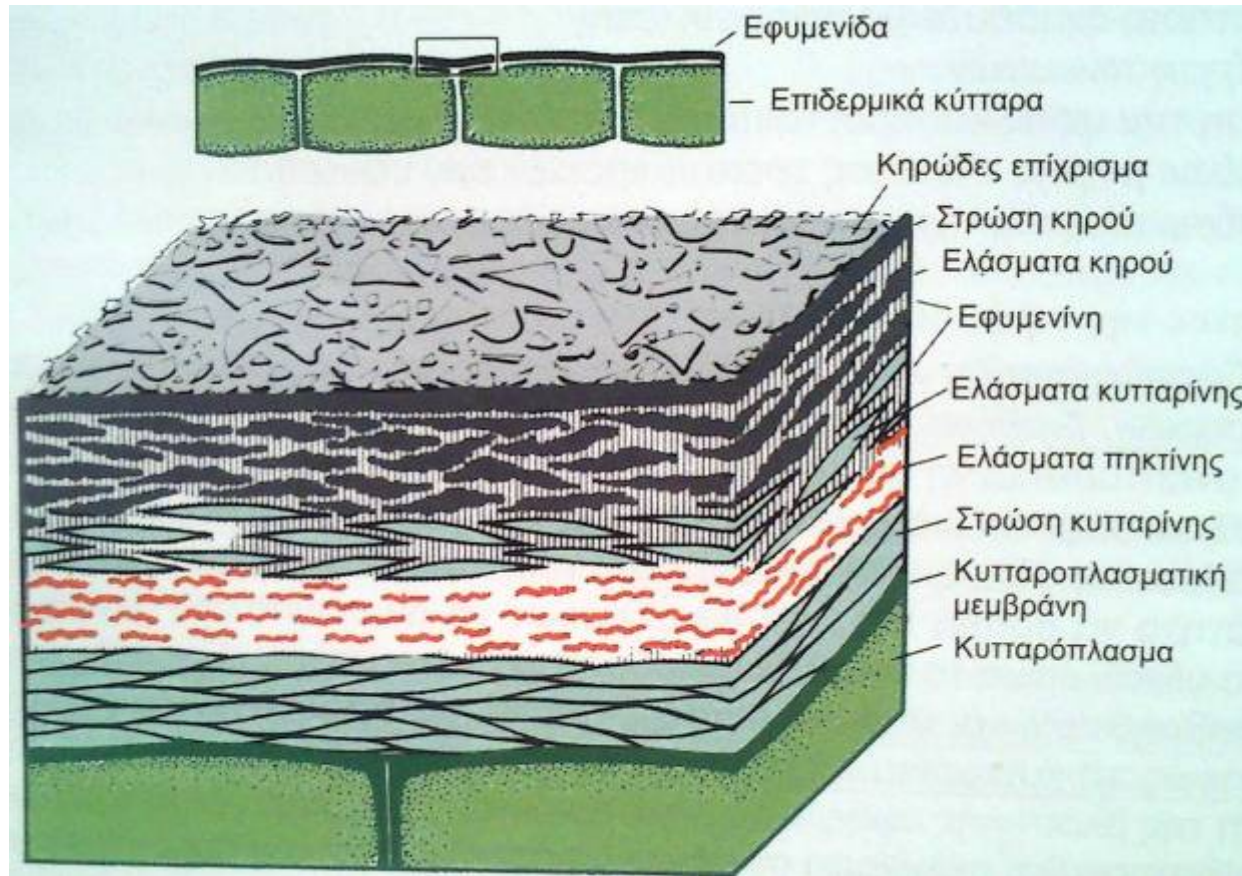
Συμβολή εφυμενίδας

στη διείσδυση των μυκήτων (2)

- Εξωτερική επιφάνεια εφυμενίδας συντίθεται πρωταρχικά ή αποκλειστικά και μόνον από υδρόφοβα μόρια, που είναι κηροί
- Εσωτερική επιφάνεια εφυμενίδας είναι πολύ υδρόφιλη, λόγω της παρουσίας της κυτταρίνης
- Υφίσταται και ένα επιπρόσθετο μείγμα μορίων, που καταλήγει σε διαβάθμιση της υδρόφοβης προς την υδρόφιλη κατάσταση από την εξωτερική προς την εσωτερική επιφάνεια
- Αυτή η ιδιομορφία επιβραδύνει την απώλεια υγρασίας μέσω της επιφάνειας των κυττάρων και διατηρεί την υγρασία στην εξωτερική επιφάνεια του φυτού



Διαδοχικά στρώματα και σύσταση εφυμενίδας





Πλάκα συγκράτησης & ράμφος μόλυνσης (1)

- Σχηματισμός appressorium ανάλογα από την τοπογραφία των φυλλικών, ήτοι η αναπτυσσόμενη υφή πριν από το σχηματισμό των πλακών ιχνηλατεί πολύ λεπτεπίλεπτες αλλαγές στη δομή της επιφάνειας
- Σχηματισμός πλακών σε στέρεες και άθικτες κυτταρικές επιφάνειες ξεκινά, όταν οι ανωτέρω αναπτυσσόμενες υφές χημειοτακτικώς ανακαλύψουν τα στομάτια
- Όταν η προελαύνουσα υφή εντοπίσει την κατάλληλη θέση δημιουργίας της πλάκας, τότε διευρύνεται, διογκώνεται και προσκολλάται στη φυλλική επιφάνεια



Πλάκα συγκράτησης & ράμφος μόλυνσης (2)

- Η προσκόλληση/πρόσφυση παρέχει την απαραίτητη στήριξη για να εξασκηθεί στη συνέχεια μηχανική πίεση, ώστε να επιτευχθεί διάτρηση και διείσδυση του μύκητα στους φυτικούς ιστούς
- Όταν η υφή βρίσκεται πάνω από το άνοιγμα του στοματίου, τότε εισέρχεται απευθείας στους υποστομάτιους χώρους και ακολούθως διακλαδίζεται μεσοκυτταρίως ή ενδοκυτταρίως
- Εκτός της μηχανικής πίεσης που ασκείται, από την υφή εκκρίνονται και ειδικά, κατά περίπτωση, ένζυμα για τη διάσπαση των συστατικών της εφυμενίδας

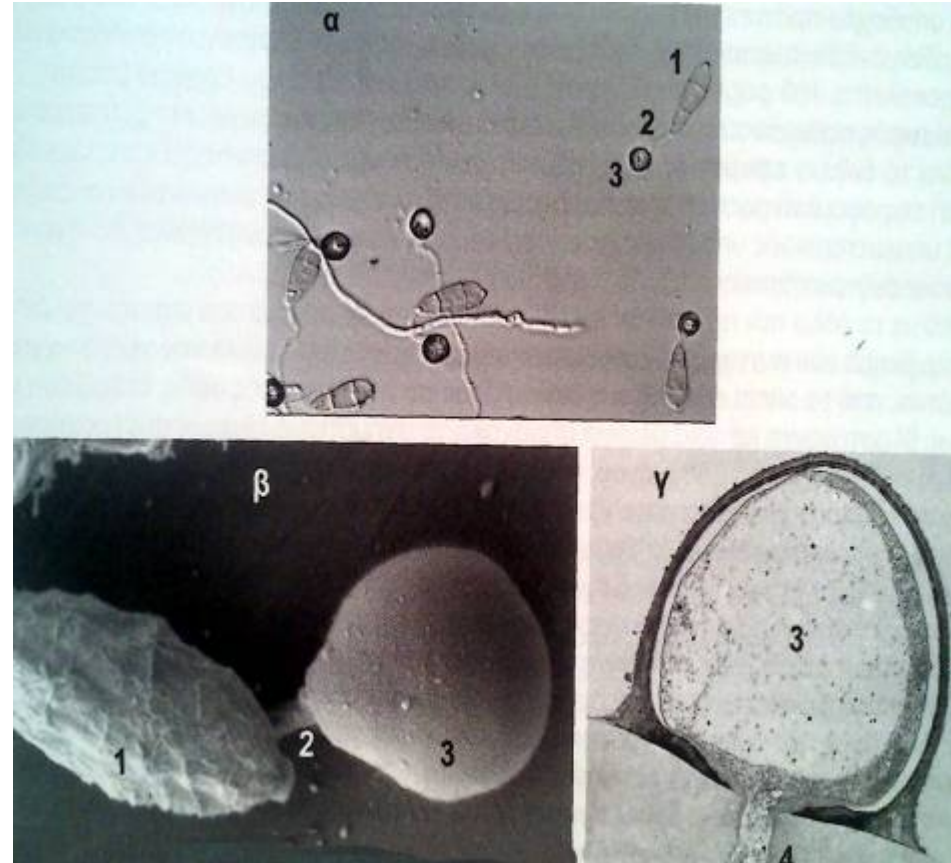


Αρχική επαφή (1)

- Η αλληλουχία των σταδίων που λαμβάνουν χώρα πριν από τη διείσδυση των παθογόνων μυκήτων στα φυτικά κύτταρα, είναι:
 - Εμφάνιση και ανάπτυξη της βλαστικής υφής των σπορίων (ζωοσπορίων, κονιδίων, ασκοσπορίων, ουρεδοσπορίων, βασιδιοσπορίων)
 - Επαφή & Προσκόλληση
 - Ανάπτυξη της πλάκας συγκράτησης (appressorium), η οποία επηρεάζεται από πολλούς παράγοντες που σχετίζονται με την παραγωγή ενδογενών μεταβολικών ουσιών των σπορίων
- **Πρώτη γραμμή άμυνας** των φυτών κατά της διείσδυσης των φυτοπαθογόνων μικροοργανισμών αποτελεί το κυτταρικό τους τοίχωμα, αλλά και την πρωταρχική θέση ανταλλαγής μηνυμάτων με ένα δυνητικό εισβολέα

Αρχική επαφή (2)

- Πλάκες συγκράτησης από κονίδια του μύκητα *Pyricularia grisea* (προσβάλλει το ρύζι)
- α. κονίδια (1) με βλαστικές υφές (2) και πλάκες συγκράτησης (3)
- β. Κονίδιο (1) με βλαστική υφή (2) και πλάκα συγκράτησης (3)
- γ. Πλάκα συγκράτησης (3) και υφή διείσδυσης (4) σε επιδερμικό κύτταρο ρυζιού





Αρχική επαφή (3)

- Επάκρια αύξηση της βλαστικής υφής σταματά μερικές ώρες μετά τη βλάστηση και ακολουθεί συστροφή, κάμψη και στη συνέχεια διόγκωση της υφής (έναρξη σχηματισμού πλάκας)
- Οι σύνθετες μορφολογικές διεργασίες στο παθογόνο είναι η κατασκευή παχέως στρώματος διασταυρωτά περιπλεγμένου σκελετικού υλικού ινώδους φύσεως και η επικάλυψη μελανίνης στο προϋπάρχων κυτταρικό τοίχωμα
- Εξαίρεση αποτελεί ένας πόρος στην κάτω επιφάνεια της κωδωνοειδούς πλάκας συγκράτησης



Αρχική επαφή (4)

- Πλάκα συγκράτησης προσκολλάται στη φυλλική επιφάνεια με προσκολλητική ουσία, που είναι μερικώς βυθισμένη στην εφυμενίδα
- Διείσδυση του μύκητα στηρίζεται ενεργειακά στην ωσμωτική πίεση που εφαρμόζεται στην πλάκα συγκράτησης και συμβάλλει στην έναρξη μόλυνσης του φυτού με λεπτή βλαστική υφή, που εξέρχεται από τον πόρο και διαπερνά άμεσα το κυτταρικό τοίχωμα
- Υπό ευνοϊκές συνθήκες, η διείσδυση περατώνεται σε 18-24 ώρες



Αρχική επαφή (5)

- Διέγερση σχηματισμού πλάκας ρόλο κατέχει η **υδρόφοβη φύση** της φυλλικής επιφάνειας (η εφυμενίδα περιέχει κηρούς) στο σημείο επαφής με το παθογόνο
- Σε αυτή τη διέγερση συμμετέχει και η **υμενίνη** (πολυμερισμένο υδροξυ-λιπαρό οξύ), η οποία πιθανά αποτελεί εξειδικευμένο υποδοχέα-πρότυπο
- Από την πλευρά του παθογόνου, εκκρίνονται το ένζυμο **εφυμενιδάση**, το οποίο εξωκυτταρικώς απελευθερώνει διάφορα μονομερή υμενίνης και αυτά εξειδικευμένα συνενώνονται σε συγκεκριμένους εξωκυτταρικούς ή υποκυτταρικούς υποδοχείς και έτσι διεγείρεται ο μηχανισμός σχηματισμού των πλακών συγκράτησης



Αρχική επαφή (6)

- Πρωτεΐνες (**πρωτεάσες, υδροφοβίνες, γλυκοπρωτεΐνες**) που σχετίζονται με το εξωτερικό περίβλημα του κυτταρικού τοιχώματος των μυκήτων είναι υπεύθυνες για την ιχνηλάτηση ερεθισμάτων, από τα οποία εξαρτάται η διαφοροποίηση της βλαστικής υφής
- *Περί μηχανισμών παθογένεσης από προκαρυωτικά παθογόνα και ιούς, βλέπε αναφορές στο εκπαιδευτικό υλικών των σχετικών Διαλέξεων*



Είσοδος παθογόνου δια φυσικών ανοιγμάτων και πληγών (1)

- Είσοδος παθογόνου στον ξενιστή δια μέσω στοματίων, φακιδίων, υδατοδίων, στιγμάτων, ριζικών τριχιδίων, κ.λπ.
- Παράδειγμα αποτελεί η είσοδος των βλαστικών υφών του *Plasmopara viticola* (περονόσπορος αμπελιού) μέσω των στοματίων του φύλλου; Ομοίως εισέρχονται μύκητες πολλών σκωριάσεων (Uredinales Βασιδιομυκήτων)
- Επίσης και πολλά βακτήρια, όπως αυτό της ακτινομύκωσης της πατάτας (*Streptomyces scabies*) μέσω των φακιδίων γεωμήλων ή το

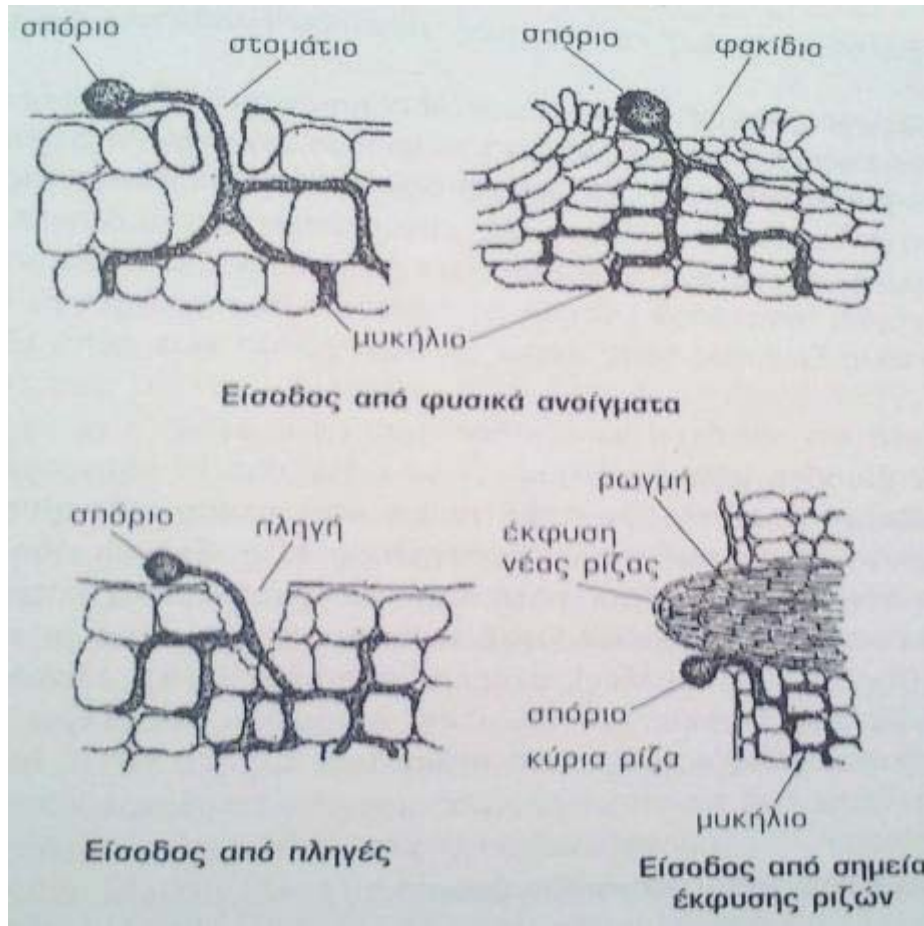


Είσοδος παθογόνου δια φυσικών ανοιγμάτων και πληγών (2)

- Ο μύκητας *Monilia* sp. (πυρηνόκαρπα & μηλοειδή) και ο μύκητας του γυμνού άνθρακα σίτου (*Ustilago tritici*) εισέρχονται μέσω του στίγματος του ύπερου, όπως και το βακτήριο *Erwinia amylovora* (βακτηριακό κάψιμο μηλοειδών)
- Είδη *Fusarium* spp. εισέρχονται μέσω των ριζικών τριχιδίων
- Μέσω πληγών εισέρχονται πολλά βακτήρια και μύκητες, που προκαλούν σήψη του ξύλου (*Pseudomonas savastanoi*, *Phoma tracheiphila*, *Eutypes lata*, *Stereum hirsutum*, κ.ά.



Είσοδος παθογόνου δια φυσικών ανοιγμάτων και πληγών (3)



Πύλες εισόδου
φυτοπαθογόνων
μυκήτων στους
ιστούς των φυτών



Είσοδος παθογόνου μέσω φορέων

- Κυρίως σε φυτοπαθογόνους ιούς
- Με ζωικούς φορείς και κυρίως έντομα ημίπτερα (αφύδες, ψύλλες), ακάρεα, νηματώδεις
- Φορείς ιών αποτελούν και ορισμένοι ψευδομύκητες (π.χ. *Polymyxa graminis*, *Olpidium brassicae*) και φανερόγαμα παράσιτα (π.χ. κουσκούτα)



Εγκατάσταση του παθογόνου (1)

- Μετά την είσοδο στον ξενιστή, το παθογόνο αναπτύσσεται είτε ενδοκυττάρια, είτε μεσοκυττάρια
- Με την εγκατάσταση ξεκινά η απομύζηση θρεπτικών ουσιών και άρα συντελέσθηκε η προσβολή του φυτού ή φυτικού οργάνου
- Ανάπτυξη παθογόνου είτε τοπικά (τοπική προσβολή), είτε σε ολόκληρο το φυτό συνήθως με το αγγειακό σύστημα του ξενιστή (**διασυστηματική προσβολή**, κυρίως οι ιοί, τα φυτοπλάσματα, αλλά και ορισμένοι μύκητες και βακτήρια)



Εγκατάσταση του παθογόνου (2)

- Δράση του παθογόνου εντός του φυτού ποικίλλει ανάλογα με τη μολυσματική ικανότητά του, το βαθμό ετεροτροφίας του, τους μηχανισμούς άμυνας του ξενιστή και τις επικρατούσες συνθήκες περιβάλλοντος
- Το είδος της προσβολής του ξενιστή μπορεί να είναι:
 - **Πρωτογενής:** όταν γίνεται για πρώτη φορά σε υγιές φυτό
 - **Δευτερογενής:** όταν έχει προηγηθεί προσβολή από το ίδιο ή άλλα παθογόνα
 - **Πολλαπλή:** όταν γίνεται συγχρόνως από πολλά παθογόνα



Χημικοί παράγοντες της παθογένεσης



Χημικοί παράγοντες παθογένεσης τα όπλα των παθογόνων

- Ένζυμα παθογόνων μικροοργανισμών
- Μικροβιακές τοξίνες
- Φυτορμόνες/ρυθμιστές ανάπτυξης

Έκκριση των ανωτέρω κυρίως από μύκητες και βακτήρια πριν, κατά και μετά την είσοδό τους στον ξενιστή, για την καλύτερη αξιοποίηση από πλευράς τους των θρεπτικών ουσιών του ξενιστή και είναι άμεσα ή έμμεσα υπεύθυνα για την πρόκληση της ασθένειας



Ένζυμα παθογόνων (1)

- **Πηκτινολυτικά:** καταλύουν αντιδράσεις, που συμβάλλουν στον αποχωρισμό των φυτικών κυττάρων και οδηγούν στην κατάρρευση των κυτταρικών τοιχωμάτων (πηκτινεστεράση, πολυγαλακτουρονάση & πηκτινολυάση διασπούν την πηκτίνη)
- **Ημικυτταρινάση:** διαλυτοποιεί τα κυτταρικά τοιχώματα σε μονοκότυλα
- **Ξυλανάση:** διασπά την ξυλάνη
- **Αραβινάση:** διασπά τις αραβάνες
- **Κυτταρινάση:** διασπά την κυτταρίνη



Ένζυμα παθογόνων (2)

- Αυτά που απαντούν σε μεταγενέστερα στάδια προελάσεως του παθογόνου και δρουν σε προχωρημένα στάδια ανάπτυξης της ασθένειας
 - **Λιγνάση:** διασπά τη λιγνίνη σε περιπτώσεις σήψης ξύλου
 - **Αμυλάση:** διασπά το άμυλο με σημαντική συμβολή στις μαλακές σήψεις των φυτικών προϊόντων κατά την αποθήκευσή τους
 - **Φωσφολιπάση:** διασπά τα φωσφολιπίδια καταλύοντας αντιδράσεις, που αφορούν την καταστροφή των μεμβρανών
 - **Πρωτεάσες:** συμβάλλουν τη διάσπαση πρωτεϊνών
 - **β-Γλυκοσιδάσες:** διασπούν τα γλυκοσίδια, τα οποία δρουν ως φυτικοί ανταγωνιστές



Μικροβιακές τοξίνες (1)

- **Τοξίνες** είναι ενώσεις παθογόνων μικροοργανισμών, που η παραγωγή τους στην επιφάνεια ή μέσα στα κύτταρα των ξενιστών προκαλούν διαταραχές των φυσιολογικών λειτουργιών των φυτών
- Επιδρούν απευθείας στους **πρωτοπλάστες** των κυττάρων με αποτέλεσμα τη νέκρωση και αποδιοργάνωση των φυτικών κυττάρων και ιστών
- Διάκριση σε **μη-εξειδικευμένες τοξίνες & εξειδικευμένες επιλεκτικής δράσης** ανάλογα της εξειδίκευσής τους σε στενό ή ευρύ κύκλο ξενιστών



Μικροβιακές τοξίνες (2)

Μη εξειδικευμένες τοξίνες

- Cercosporin (*Cercospora* spp.)
- Tentoxin (*Alternaria alternata*)
- Fusicoccin (*Fusicoccum amygdali*)
- Tabtoxin (*Pseudomonas syringae* pv. *tabaci*)
- Syringomycin (*Pseudomonas syringae* pv. *syringae*)
- Phaseolotoxin (*Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola*)
- Coronatin (*Pseudomonas syringae* pv. *glycinia*)

Μη εξειδικευμένες τοξίνες

- HV-toxin Victorin (*Cochliobolus victoriae*)
- HMT-toxin (*Cochliobolus maydis*)
- HS-toxin (*Cochliobolus sacchari*)
- AK-toxin (*Alternaria kikuchiana*)
- Prt-toxin (*Pyrenophora tritici-repentis*)
- HC toxin (*Cochliobolus carbonum*)



Διάκριση μικροβιακών τοξινών

- Ανάλογα με τη σημασία τους στην παθογένεση, σε:
 - **Παθοτοξίνες:** παράγονται από το παθογόνο ή από το φυτό (ως αντίδραση στην προσβολή του) και προκαλούν όλα ή τα περισσότερα συμπτώματα της ασθένειας σε ένα υγιές φυτό
 - **Φυτοτοξίνες:** παράγονται από το παθογόνο και συμμετέχουν μερικώς στην παθογένεση
 - **Βιβοτοξίνες:** παράγονται από το παθογόνο ή τον ξενιστή και μετέχουν στην παθογένεση, χωρίς να αποτελούν το αρχικό αίτιό της



Φυτορμόνες (1)

- **Ινδολοξεικό οξύ (IAA):** προκαλεί αύξηση της αναπνοής στα ασθενή φυτά και επάγει τη σύνθεση mRNA και άρα πρωτεϊνών-ένζυμα και δομικές πρωτεΐνες
- Διάφορα παθογόνα όχι μόνο συμβάλλουν στην αύξηση των φυσιολογικών επιπέδων IAA στα φυτά, αλλά και από μόνα τους παράγουν IAA
 - **Πρωτόζωο:** *Plasmodiophora brassicae*
 - **Ωομύκητας:** *Phytophthora infestans*
 - **Μύκητες:** *Ustilago maydis*, *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*, *Gymnosporangium fuscus*, *Verticillium dahliae*
 - **Βακτήρια:** *Pseudomonas savastanoi* pv. *savantanoi*, *Ralstonia solanacearum*



Φυτορμόνες (2)

- **Γιββερελλίνες (GA):** απομονώθηκαν από το μύκητα *Gibberella fujikuroi*, ο οποίος προσβάλλει τα φυτάρια ρυζιού και προκαλεί ταχεία ανάπτυξη και γιγαντισμό των φυτών
- **Αιθυλένιο:** προβολές φυτών μπανάνας από το βακτήριο *Ralstonia solanacearum* προκαλούν πρώιμα κιτρινίσματα των φρούτων, καθώς επίσης συμβάλλει στην εμφάνιση του συμπτώματος της επιναστίας από μύκητες των αδρομυκώσεων (π.χ. *Verticillium dahliae*) και στην πρώιμη φυλλόπτωση, που παρατηρείται σε πολλές ασθένειες των φυτών
- **Αψισικό οξύ:** φαίνεται να ευθύνεται για το σύμπτωμα του νανισμού, που παρατηρείται στις αδρομυκώσεις & αδροβακτηριώσεις



Φυτορμόνες (3)

- **Κυτοκινίνες:** η δράση τους αυξάνει σε προσβολές από διάφορα παθογόνα
 - **Πρωτόζωο:** *Plasmodiophora brassicae*
 - **Μύκητες:** προκαλούν της ασθένειες «άνθρακες» (*Ustilago maydis*), «σκωριάσεις» (*Uromyces phaseoli*), τους «εξώασκους» (*Taphrina deformans*)
 - **Βακτήριο:** *Agrobacterium tumefaciens*
 - Συμπτώματα βλαστομανίας που προκαλούνται από **φυτοπλάσματα** αποδίδονται στη δράση κυτοκινινών



Μηχανισμοί αμύνης των φυτών



Αμυντικοί μηχανισμοί των φυτών

- Κάθε φυτό προσβάλλεται τόσο στο υπέργειο, όσο και στο υπόγειο τμήμα τους, από πάρα πολλούς μικροοργανισμούς που υπάρχουν στη φύση, ωστόσο επιβιώνουν και αναπτύσσονται τις περισσότερες φορές κανονικά
- Μερικοί μικροοργανισμοί μόνο (τα παθογόνα) μπορούν να καταστρέψουν τελείως τον ξενιστή τους (δεν είναι κανόνας), αλλά συνήθως μετά την είσοδό τους και μόλυνση του ξενιστή περιορίζονται σε τοπικού χαρακτήρα προσβολές



Αμυντικοί μηχανισμοί των φυτών

- Γιατί ορισμένα μόνο (τα παθογόνα) είναι ικανά να προσβάλλουν ορισμένα είδη ή ποικιλίες φυτών και μάλιστα με ευκολία και σφοδρότητα, ενώ σε άλλα είδη ή ποικιλίες προκαλούν περιορισμένης έκτασης προσβολές ή δεν τα προσβάλλουν καθόλου;
- Σύντομη απάντηση: εξαρτάται από τη γενετική σύσταση του φυτού και του παθογόνου και δευτερευόντως από άλλους μορφολογικής και βιοχημικής φύσεως αμυντικούς μηχανισμούς του φυτού
- Το ρόλο τους κατέχουν και οι συνθήκες της καλλιέργειας και του εδαφοκλιματικού περιβάλλοντος



Μηχανισμοί αμύνης των φυτών

- Παθητικοί ή προϋπάρχοντες ή μορφολογικοί
 - Διεγείρομενοι ενεργητικοί (ιστολογικοί & βιοχημικοί)
 - Αντίδραση υπερευαισθησίας
 - Επαγόμενη & Επίκτητη διασυστηματική αντοχή
 - Μηχανισμοί άμυνας μη-ξενιστών φυτών κατά (παθογόνων) μικροοργανισμών
- επόμενη
διάλεξη



Παθητικοί ή προϋπάρχοντες μηχανισμοί (φυσικοί & χημικοί) άμυνας των φυτών



Φυσικοί παράγοντες & κατασκευές

- **Κηροί:** φύλλα & καρποί καλύπτονται επιφανειακά από κηρώδεις ουσίες, που παρεμποδίζουν το σχηματισμό λεπτών στρώσεων ύδατος και δυσχεραίνουν την πρόσφυση, προσκόλληση και βλάστηση των σπορίων των μυκήτων ή αποτρέπουν τον πολλαπλασιασμό των βακτηρίων
- **Εφυμενίδα:** το πάχος της ενδεχομένως να έχει αμυντικό ρόλο, όταν το παθογόνο διεισδύει αποκλειστικά κατόπιν άμεσης διάτρησής της
- **Κυτταρικά τοιχώματα:** η σκληρότητα και το πάχος τους στα επιδερμικά κύτταρα των φυτών αποτελούν παράγοντες αμύνης εναντίον ορισμένων παθογόνων σε άμεσες διεισδύσεις μυκήτων; Παραμένει όμως ανενεργός μηχανισμός στις περιπτώσεις πληγών ή εισόδου μέσω των στοματίων, αφού το παθογόνο έρχεται σε άμεση επαφή με τους εσωτερικούς ιστούς



Φυσικοί παράγοντες & κατασκευές

- **Στομάτια:** αποτελούν στρατηγική θέση εισόδου για τους μύκητες και βακτήρια και όταν είναι κλειστά ή παραμένουν ανοιχτά για μικρό χρονικό διάστημα δυσχεραίνουν την είσοδο των παθογόνων
- Ιδιομορφίες στην κατασκευή τους, όπως στενή είσοδος ή υπερυψωμένα συνοδά κύτταρα ενδεχομένως να παρεμποδίζουν τη διείσδυση κυρίως των μυκήτων
- Υπάρχουν παθογόνα, τα οποία με εξάσκηση δυνάμεως ανοίγουν τα κλειστά στομάτια και εισέρχονται στα φύλλα του ξενιστή



Φυσικοί παράγοντες & κατασκευές

- **Νευρώσεις φύλλων:** τα σκληροεγχυματικά κύτταρα και οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες των νεύρων των φύλλων περιορίζουν σημαντικά την επέκταση των κηλίδων και ανακόπτουν την προέλαση των παθογόνων
- **Ενδοδερμίδα:** ίσως είναι σημαντικός ο ρόλος της κατά τη διείσδυση παθογόνων, που προκαλούν αδρομυκώσεις κατά την προσπάθεια προσέγγισης των αγγείων του ξύλου
- **Επιφανειακά τριχίδια:** αναλόγως της πυκνότητάς τους και της κατασκευής τους παρεμποδίζουν το σχηματισμό στρώσεων ύδατος ή περιορίζοντας την απευθείας επαφή του παθογόνου με τα κυτταρικά τοιχώματα



Χημικοί παράγοντες

- **Θρεπτικά συστατικά:** παρουσία συγκεκριμένων ουσιών και βασικών ενώσεων (σάκχαρα, πρωτεΐνες, βιταμίνες) καθιστούν τον ξενιστή ευάλωτο σε σχέση με αυτό που στερείται τα ανωτέρω
- **Παρεμποδιστές ενζύμων:** παρουσία ενώσεων στα φυτά πρωτεϊνικής φύσεως δρουν ως παρεμποδιστές υδρολυτικών ή πρωτεολυτικών ενζύμων των φυτοπαθογόνων; Επίσης αδρανοποιούν ξένα προς το φυτό ριβοσώματα ή αυξάνουν την ημιπερατότητα των κυτταρικών μεμβρανών των μυκήτων



Χημικοί παράγοντες

- **Τοξικοί μεταβολίτες:** πολλά φυτά περιέχουν αντιμικροβιακές ενώσεις, που συμβάλλουν στην παρεμπόδιση της διείσδυσης ή της προέλασης και στον πολλαπλασιασμό των παθογόνων
- **Φαινολικές ενώσεις, ταννίνες & διένια,** που βρίσκονται σε μεγάλες ποσότητες σε αναπτυσσόμενα φύλλα, καρπούς και σπέρματα, είναι χημικοί παρεμποδιστές παθογόνων σε νεαρούς ιστούς, καθώς επίσης παρεμποδίζουν και την ενζυματική δράση πηκτινολυτικών ή άλλων ενζύμων των παθογόνων
- **Σαπωνίνες & γλυκοαλκαλοειδή** (ελαιοευρωπαϊνή, κουρκουμπιτατσίνες, τοματίνη, σολανίνη, αβενασίνη) έχουν αντιμικροβιακή μεμβρανολυτική δράση και αποτρέπουν την εγκατάσταση των παθογόνων, που δεν διαθέτουν ένζυμα (π.χ. σαπωνάσες) ικανά να τα διασπάσουν και να υπερκεράσουν την αντίσταση του ξενιστή



Διεγυρόμενοι ενεργητικοί μηχανισμοί (ιστολογικοί & βιοχημικοί) άμυνας των φυτών

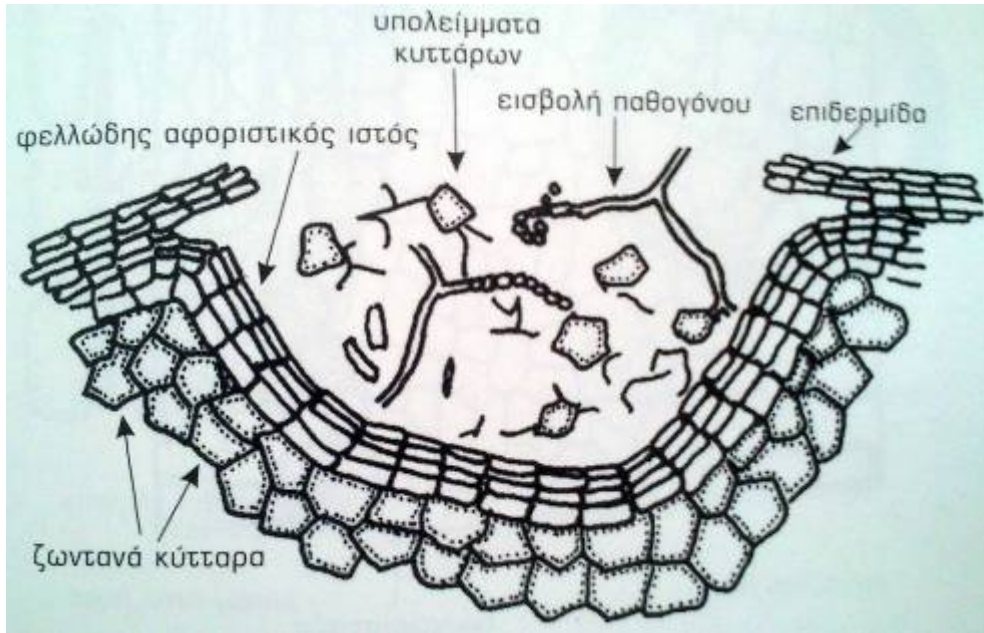


ΙΣΤΟΛΟΓΙΚΟΙ μηχανισμοί αντοχής

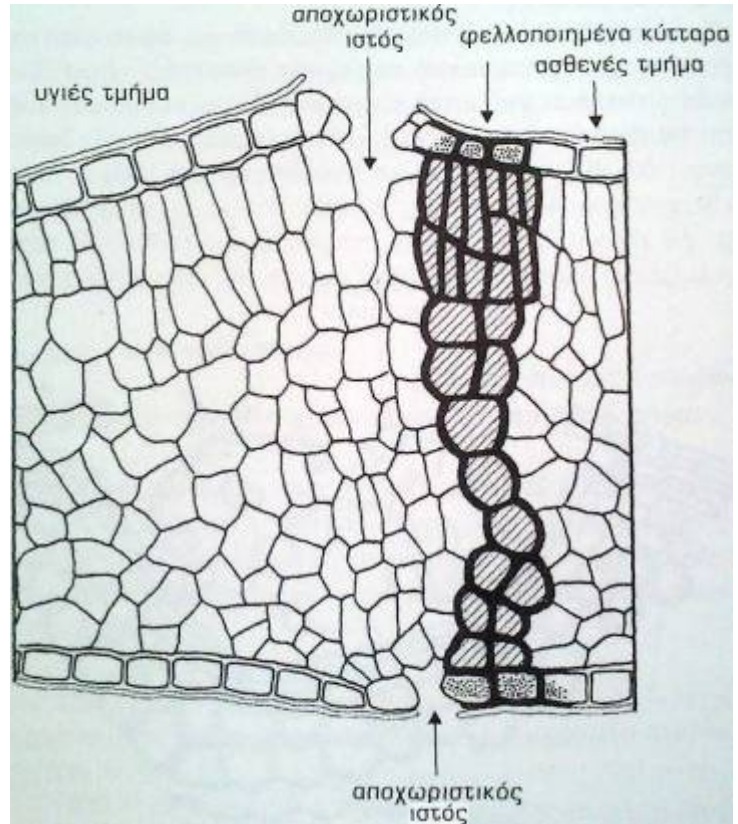
- **Αφοριστικοί (φελλώδεις) & αποχωριστικοί ιστοί:** οι αφοριστικοί ιστοί σχηματίζονται γύρω από το σημείο μόλυνσης ως το αποτέλεσμα ερεθισμού από ουσίες, που παράγονται από τα παθογόνα (μύκητες, βακτήρια, ιοί); Το παθογόνο εγκλωβίζεται και τελικά νεκρώνεται
- Οι αποχωριστικοί ιστοί σχηματίζονται γύρω από το σημείο μόλυνσης, 1-2 στρώματα κυττάρων διογκώνονται, τα τοιχώματά τους γίνονται λεπτά και το μεσοτοιχίό τους διαλύεται, ώστε το προσβεβλημένο τμήμα του φυτού να αποκόπτεται (π.χ. σύμπτωμα «τρύπες από σκάγια» στα πυρηνόκραπα μετά από προσβολή τους από το μύκητα *Coryneuym beijerenkii*)



Αφοριστικοί (φελλώδεις) & αποχωριστικοί ιστοί



Αφοριστικός ιστός



Αποχωριστικός ιστός



ΙΣΤΟΛΟΓΙΚΟΙ μηχανισμοί αντοχής

- **Εναπόθεση λιγνίνης:** η λιγνίνη είναι πολυμερισμένη αρωματική ουσία και η εναπόθεσή της στα κυτταρικά τοιχώματα των φυτών αυξάνει τη μηχανική αντοχή τους και, παράλληλα, μειώνει την ευαισθησία τους στην αποδιοργανωτική δράση των υδρολυτικών ενζύμων
- Επίσης περιορίζει τη διάχυση των τοξινών των παθογόνων και τη διαθεσιμότητα θρεπτικών στοιχείων στο παράσιτο
- Επίσης παρεμποδίζει την ανάπτυξη του παθογόνου με τη δράση των πρόδρομων ουσιών της λιγνίνης (**φυτοαλεξίνες**) και παρακωλύει την ανάπτυξη του παθογόνου με τη λιγνιτοποίηση των κυτταρικών τοιχωμάτων του ίδιου του μύκητα
- Επαγωγή της λιγνιτοποίησης στις θέσεις προσβολής του φυτικού ιστού συνοδεύεται με την αύξηση της δραστηριότητας μερικών ενζύμων, π.χ. της φαινυλαλανίνης και ο-μεθυλτρανσφεράσης

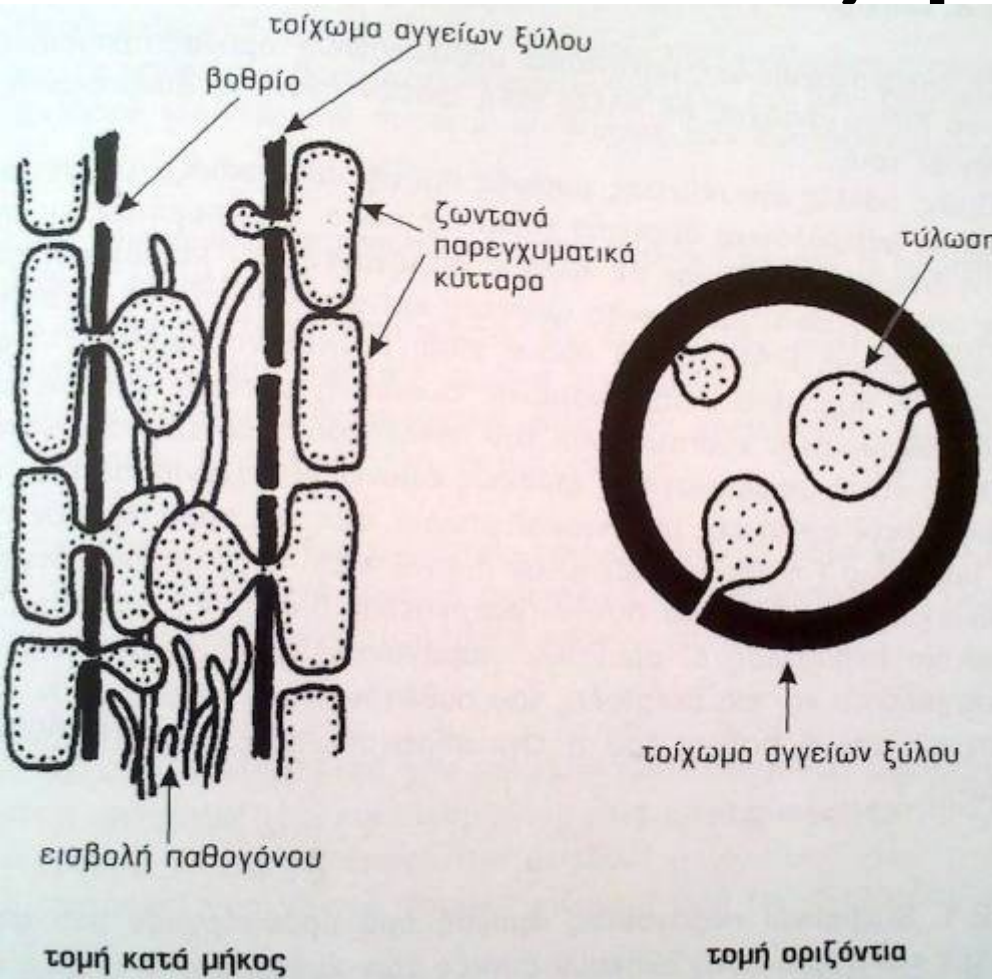


ΙΣΤΟΛΟΓΙΚΟΙ μηχανισμοί αντοχής

- **Εναπόθεση καλλόζης-δημιουργία θηλών:** εναπόθεση καλλόζης (1,β-3 πολυμερές της γλυκόζης) στις θέσεις διείσδυσης μυκηλιακών υφών (κυρίως ωιδίων) στα φυτικά κύτταρα υπό μορφής θηλής (papilla)
- **Τυλώσεις ή θηλίδες:** πρόκειται για διατάσεις και διογκώσεις της κυτταρικής μεμβράνης των παρεγχυματικών κυττάρων των αγγειωδών δεσμίδων στα σημεία των πλάγιων βοθρίων προς το εσωτερικό των αγγείων, ως αποτέλεσμα ορμονικών διαταραχών στο φυτό ή/και επιδράσεων ορμονικών ουσιών των παθογόνων στις κυτταρικές μεμβράνες του ξενιστή



Τυλώσεις ή θηλίδες (1)

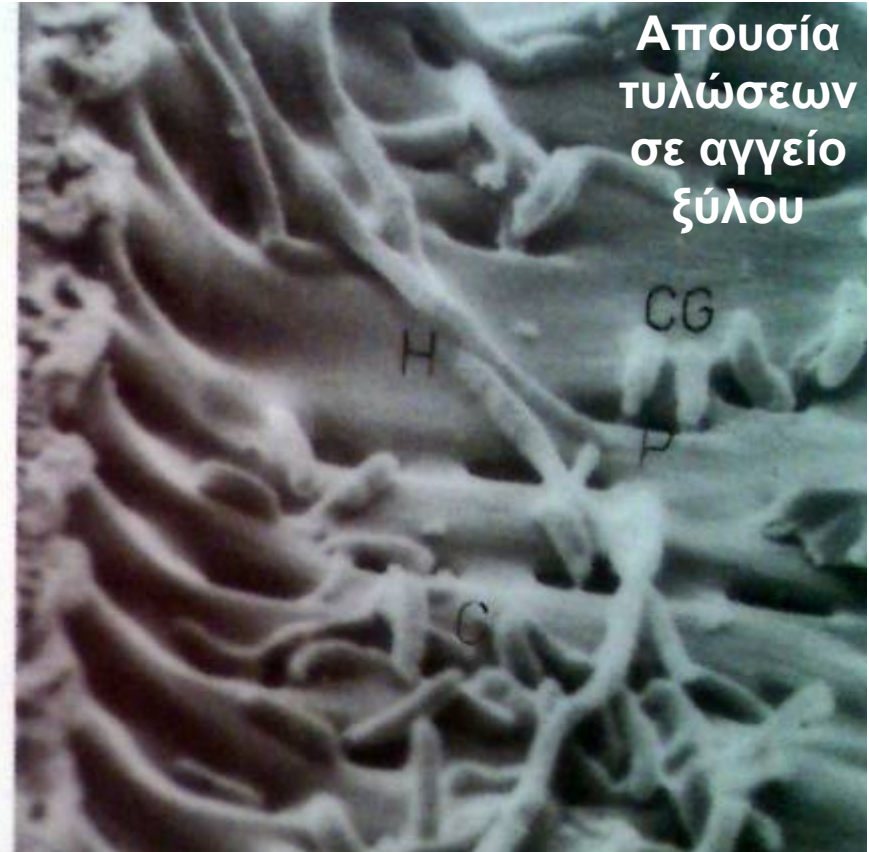


Παρουσία τυλώσεων σχετίζεται με την αντοχή του ξενιστή στις αδρομυκώσεις, γιατί ο έγκαιρος σχηματισμός τους παρεμποδίζει τη διέλευση του παθογόνου και δυσχεραίνει την ανάπτυξη και προέλασή του στα αγγεία του ξύλου

Τυλώσεις ή θηλίδες (2)



Τυλώσεις (T1 & T2)
σε αγγείο ξύλου



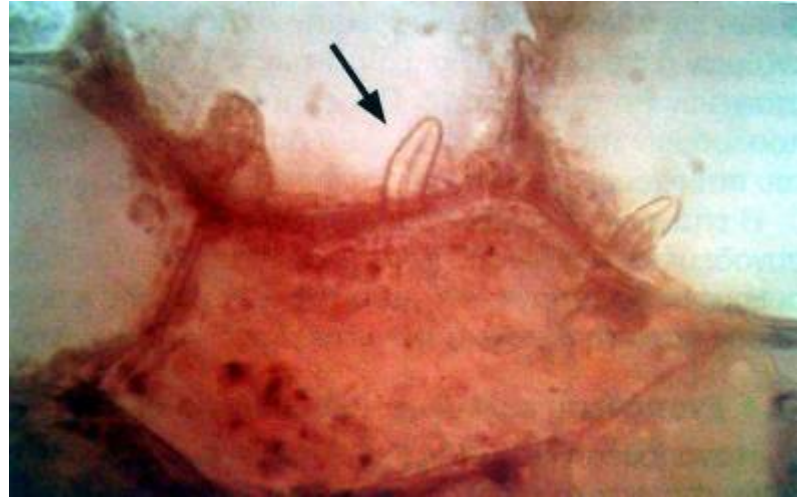
Απουσία
τυλώσεων
σε αγγείο
ξύλου

Ηλεκτρονικό μικροσκόπιο



ΙΣΤΟΛΟΓΙΚΟΙ μηχανισμοί αντοχής

- **Θύλακες λιγνίνης:** εναπόθεση λιγνίνης ή καλλόζης
- Λαμβάνει χώρα στις δευτερογενείς ρίζες των φυτών, που έχουν προσβληθεί από μύκητες που προκαλούν αδρομυκώσεις (*Verticillium dahliae*, *Fusarium oxysporum*)



Θύλακες λιγνίνης ή καλλόζης μετά από εναπόθεσή τους γύρω από τις διεισδύουσες υφές



ΙΣΤΟΛΟΓΙΚΟΙ μηχανισμοί αντοχής

- **Στρώματα φελλών/φελλοποίηση:** πρόκειται για επουλωτική διαδικασία του φυτού (σχηματισμός αδιαπέρατου στρώματος από το φελλογόνο κάμβιο) σε θέσεις πληγών με τη δημιουργία αφοριστικών ιστών
- Προκαλείται αποξένωση των νεκρών κυττάρων του ξενιστή, όπου βρίσκεται και το παθογόνο
- Με την αποξένωση προστατεύονται οι υγιείς ιστοί και παρεμποδίζεται η προέλαση του παθογόνου, το οποίο στερείται των θρεπτικών ουσιών από την παρακώλυση εκροής ύδατος από τους ζημιωθέντες ιστούς



ΒΙΟΧΗΜΙΚΟΙ μηχανισμοί αντοχής

- **Φυτοαλεξίνες (φυτό+αλέξω: προστατεύω το φυτό):** καλούνται οι μικρού μοριακού βάρους αντιμικροβιακές ουσίες, που παράγονται και συσσωρεύονται στα φυτικά κύτταρα είτε ως αποτέλεσμα μόλυνσης από φυτοπαθογόνα, είτε ως απόρροια επίδρασης χημικών ή άλλης φύσεως μη παρασιτικών αιτιών (π.χ. καταπόνηση)
- Αποτρέπουν την εγκατάσταση ή προέλαση παθογόνων στους ιστούς του ξενιστή και αυτή η αντιμικροβιακή τους δράση απαντά κυρίως σε μυκητολογικές και λιγότερο σε βακτηριολογικές προσβολές
- Ταχύτητα & επίπεδο συγκέντρωσής τους καθορίζεται από την έκκριση-απελευθέρωση των πρόδρομών τους ουσιών και από την αποτοξικοποίησή τους, λόγω δράσεων ενζύμων των φυτών ή των παθογόνων (εντός 12-24 ωρών)



Έννοια φυτοαλεξίνης (1)

- Πρόκειται για **λιπόφιλες** ουσίες, που εντοπίζονται κυρίως στο κέντρο και μέχρι την περιφέρεια των κηλίδων και γενικά των εστιών μόλυνσης; Συγκέντρωσή τους ανάλογη προς τη μολυσματικότητα του παθογόνου
- Ανθεκτικά σε ορισμένους μύκητες & βακτήρια φυτά συσσωρεύουν ταχύτερα και με μεγαλύτερες ποσότητες τις φυτοαλεξίνες σε σχέση με τα ευπαθή; Επειδή ανιχνεύονται και στα ανθεκτικά και στα ευπαθή φυτά, σημαίνει ότι οι γενετικές τους πληροφορίες απαντούν σε όλα τα φυτά
- Συντίθενται σε όλα τα όργανα ή ιστούς των φυτών (στελέχη, ρίζες, ριζώματα, κονδύλους, φύλλα, φρούτα), αλλά δεν έχει ανιχνευθεί φυτοαλεξίνη να παράγεται από όλους αυτούς τους ιστούς ενός φυτού



Έννοια φυτοαλεξίνης (2)

- Σε 30 περίπου Οικογένειες φυτών έχουν χαρακτηριστεί 350 φυτοαλεξίνες (εκ των οποίων οι 130 παράγονται στα ψυχανθή)
- Έχουν απομονωθεί κυρίως από τα δικότυλα, πολλά όμως μονοκότυλα παράγουν ανάλογες ουσίες; Παρουσιάζουν εξειδίκευση κατά φυτό, παράκατά παθογόνο
- **Μονοκότυλα:** κυκλικά διόνια, στιλμπένια, φλαβονόνες, διτερπένια, ρεσβερατρόλη, σακουρανετίνη, μομιλακτόνη Α, λουτεολινιδίνη, κ.ά.
- **Δικότυλα:** σαφυνόλη, σεσκιτερπένια, ξανθοφύλλη, ισοβλαβόνες, παράγωγα του ινδολίου, p-μεθυλεστέρας του κουμαρικού οξέος, πτεροκαρπάνες, κουμεστάνες, χρωμόνες, στιλμπένια, φουρανοακετυλένιο, ρεσβερατρόλη, κ.ά.



Διεγέρτες φυτοαλεξινών (1)

- Διεγέρτες φυτοαλεξινών αποτελούν πάνω από 200 ουσίες, όπως ανόργανα άλατα, ολιγογλυκάνες, (γλυκάνες, μαννάνες), ακόρεστα λιπαρά οξέα, ολιγομερή της χιτοζάνης, ένα πολυπεπτίδιο
- Ανιχνεύονται στα φυτά σε προσβολές τους από ευκαρυωτικούς, προκαρυωτικούς, ιοσωμάτια, αλλά και από νηματώδεις
- Συσσώρευση φυτοαλεξινών προκαλούν και φυσιολογικές καταπονήσεις, μυκητοκτόνα (π.χ. βενζιμιδαζολικά), χαμηλές θερμοκρασίες, υπεριώδης ακτινοβολία
- Πρόκειται λοιπόν για μεταβολική διαταραχή και όχι ως το αποτέλεσμα δράσης της φυσικοχημικής σύστασης κάποιων διεγερτών, π.χ. εξειδικευμένων κατασκευών ή της παρουσίας εξειδικευμένων μεταβολικών ουσιών των παθογόνων



Διεγέρτες φυτοαλεξινών (2)

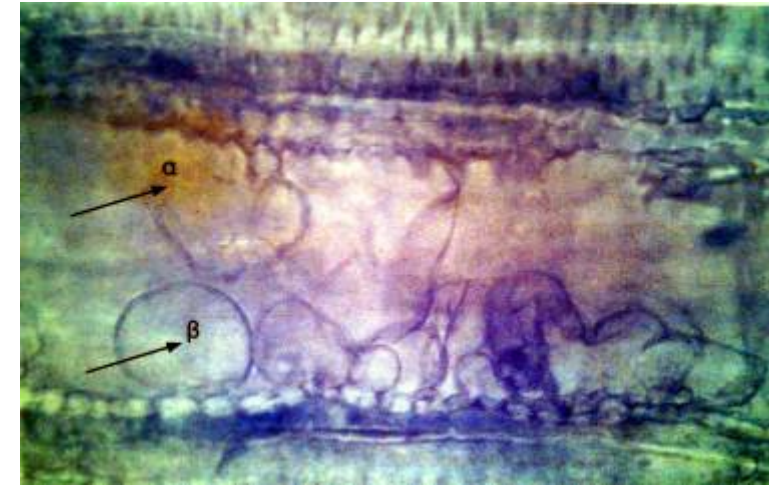
- Τεράστιος αριθμός παθογόνων ή χημικών ουσιών προκαλεί απορρύθμιση του μεταβολισμού και αυτό μεταφράζεται χημικώς με την εμφάνιση σήματος ή σημάτων συναγερμού
- Αυτά τα σήματα προκαλούν αλυσίδα κλιμακωτών αντιδράσεων, που οδηγούν στη σύνθεση και εντοπισμένη τοπικά συσσώρευση φυτοαλεξινών
- Αυτό περιλαμβάνει αυξημένη δραστηριότητα και ρύθμιση μέχρι και 20 γόνων για τη σύνθεση μίας φυτοαλεξίνης



Κόμμεα &

αντιμικροβιακή δράση φυτοαλεξινών

- Εναπόθεση κόμμεων στα σημεία διείσδυσης ή σε θέσεις μακριά της δραστηριότητας του παθογόνου είναι ακόμα ένας βιοχημικός μηχανισμός αντοχής των φυτών
- Κόμμεα είναι πολυσακχαρίτες ζελατινώδους υφής και στην περίπτωση των αδρομυκήσεων συμβάλλουν στη «στεγανοποίηση» των αγγείων και στον εγκλωβισμό του παθογόνου
- Η απόφραξη θεωρείται υποβοηθητική στην επιτυχή αντιμικροβιακή δράση των φυτοαλεξινών



Απόφραξη αγγείων του ξύλου από έκκριση κόμμεων (α) και σχηματισμός τυλώσεων (β)



Δραστικές ομάδες οξυγόνου

- Είναι τα O^{2-} , H_2O_2 , υδροϋπεροξυλικές ρίζες
- Επηρεάζουν αρνητικά πολλές κυτταρικές λειτουργίες, που λαμβάνουν χώρα κατά την αλληλεπίδραση ξενιστή-παθογόνου
- Η παραγωγή τους παρατηρείται σε δευτερόλεπτα ή μερικά λεπτά κατά τη διάρκεια αλληλεπίδρασης ξενιστή-παθογόνου μετά την επαφή και έχουν **ζωτική σημασία για την εκδήλωση της αντίδρασης υπερευαισθησίας**



Βιβλιογραφία

Γεωργόπουλος Σ.Γ., 1984. Βασικές γνώσεις φυτοπαθολογίας. ΑΘΗΝΑ, 260 σελ.

Ζωάκη-Μαλισιόβα Δ., 1995. Μαθήματα Φυτοπροστασίας Ι. Διδακτικές σημειώσεις, Εκδόσεις ΤΕΙ Ηπείρου, 121 σελ.

Ηλιόπουλος Α.Γ., 2004. Γενική Φυτοπαθολογία. Εκδόσεις Έμβρυο, 296 σελ.

Τζάμος Ε.Κ., 2007. Φυτοπαθολογία. Εκδόσεις Σταμούλης, 557 σελ.



Σημείωμα Αναφοράς

Copyright Τεχνολογικό Ίδρυμα Ηπείρου. Δρ Δήμητρα Ζωάκη
Μαλισιόβα.

Γενική Φυτοπαθολογία Θεωρία. Αλληλεπίδραση ξενιστών-
παθογόνων Α.

Έκδοση: 1.0. Άρτα, 2015. Διαθέσιμο από τη δικτυακή διεύθυνση:
<<http://eclass.teiep.gr/courses/TEXG101/>>



Σημείωμα Αδειοδότησης

Το παρόν υλικό διατίθεται με τους όρους της άδειας χρήσης Creative Commons Αναφορά Δημιουργού-Μη Εμπορική Χρήση-Όχι Παράγωγα Έργα 4.0 Διεθνές [1] ή μεταγενέστερη. Εξαιρούνται τα αυτοτελή έργα τρίτων π.χ. φωτογραφίες, Διαγράμματα κ.λπ., 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-nc-nd/4.0/deed.el>



Τέλος Ενότητας

Επεξεργασία: Δρ Αντωνόπουλος Δημήτριος

Γεωπόνος-Φυτικής Παραγωγής ΓΠΑ

Γεωπόνος-Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας ΓΠΑ

ΕΠΠΑΙΚ ΑΣΠΑΙΤΕ

ΜΔΕ (MPhil) Φυτοπροστασίας ΓΠΑ

ΜΔΕ (MSc) Ασφάλειας Τροφίμων WUR

ΔΔ (PhD) Φυτοπαθολογίας ΓΠΑ

Μετα-ΔΔ (Post-Doc) Φυτοπαθολογίας NCSU USA

Μετα-ΔΔ (Post-Doc) Φυτοπαθολογίας ΓΠΑ-ΙΚΥ

Άρτα, 2015



Ευρωπαϊκή Ένωση
Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο



ΥΠΟΥΡΓΕΙΟ ΠΑΙΔΕΙΑΣ & ΘΡΗΣΚΕΥΜΑΤΩΝ, ΠΟΛΙΤΙΣΜΟΥ & ΑΘΛΗΤΙΣΜΟΥ
ΕΙΔΙΚΗ ΥΠΗΡΕΣΙΑ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗΣ

Με τη συγχρηματοδότηση της Ελλάδας και της Ευρωπαϊκής Ένωσης



ΕΥΡΩΠΑΪΚΟ ΚΟΙΝΩΝΙΚΟ ΤΑΜΕΙΟ

