

CHEMINĖ AUGALŲ KALBA



<http://www.the-scientist.com/?articles.view/articleNo/38727/title/Plant-Talk/>

<https://www.youtube.com/watch?v=Q-4w5xYLwiU>



Vida Mildažienė,

VDU Gamtos mokslų fakultetas, Biochemijos katedra

THE FERAL EYE

by Terry Sedgwick



Charles wasn't at all bothered that people thought him odd for talking to his plants. It was a pleasant and relaxing way to start the day. Unfortunately this morning started badly when the aspidistra and the ficus got into a shouting match with him about the ethics of embryonic stem cell research.



AUGALŲ IŠSKIRTINUMAS



<http://creating-a-new-earth.blogspot.com/p/plant-root-spiral-mechanisms-ability.html>

- ✗ „Valgo“ šviesą – fotosintezuoja organinius junginius
- ✗ Sudaro 99% biomasės Žemėje;
- ✗ Nuo jų egzistavimo priklauso nefotosintezuojančių organizmų gyvavimas - juos visi valgo;
- ✗ Sėslūs, „nejudrūs“ organizmai: išlikimą užtikrina išskirtiniai atsako į stresą mechanizmai;
- ✗ Būdinga išskirtinė biocheminių junginių gausa (>3000 antrinių metabolitų);
- ✗ Neturi gyvūnams būdingų smegenų ir neuronų;
- ✗ Neturi nepakeičiamų organų – **modulinė kūno sandara** padeda išlikti netekus 90% kūno: (visų valgomiems turėti smegenis nenaudingos).
- ✗ Augalai gali judėti, tačiau jų judėjimas dažniausiai toks lėtas, kad žmogus jo nemato.
- ✗ Plant blindness

Č. Darvinas ir F. Darvinas „*The Power of Movement in Plants*“, 1880: augalų smegenys šaknų viršūnėse, dauginimosi organai – virš žemės esančioje dalyje.

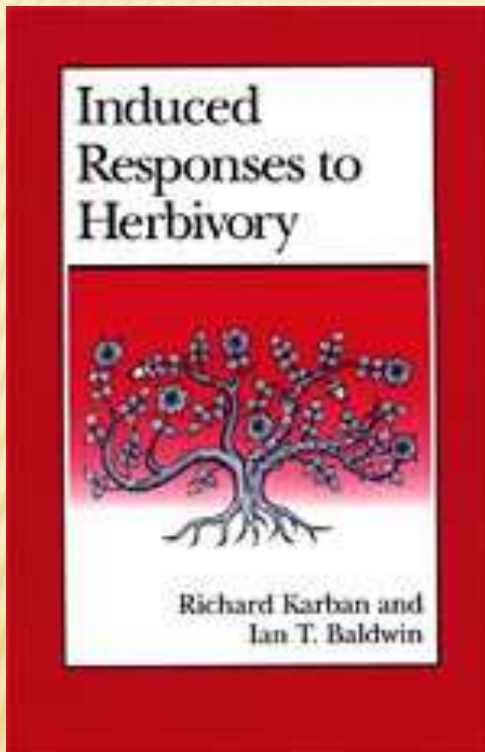
<https://www.youtube.com/watch?v=gBGt5OeAQFk>

4:58; 9:57; 11:58; 12:46

GYVŪNŲ GYNYBINIS ATSAKAS – KOVA ARBA BĖGIMAS. AUGALŲ?



**Karban R, Baldwin IT (1997) Induced Responses to Herbivory.
Univ. of Chicago Press, Chicago**



Augalai nuolat yra valgomi arba kitaip „išnaudojami“ kitų organizmų

**Augalai negali išvengti pavojingų kontaktų pabėgdami.
Tačiau jie nėra beginkliai, ir jie turi ne tik dyglius...
Jie aktyviai keičia savo chemiją ir fiziologiją pažeidimų metu.**

AUGALAI GINASI NUO ŽOLĖDŽIŲ, SINTETINDAMI NUODINGAS ARBA VIRŠKINIMĄ SLOPINANČIAS MEDŽIAGAS



Jauni bulvių lapai, ėdami kolorado vabalo, ima gaminti proteazių slopiklius, kurie sustabdo lervų virškinimą, nes slopina fermentus

LEMINGŲ MASINIŲ SAVIŽUDYBIŲ ISTORIJS



- ✗ Paplitę šiaurės Skandinavijos, Rusijos tundrose.
- ✗ Minta žole, sėklomis.
- ✗ Populiacija smarkiai padidėja kas 3-4 metus. Gyvena 3-4 metus.
- ✗ Egzistuoja mitas, kad kartais žvėreliai it savižudžių banda puola į jūrą ir visi žūsta.

Norveginis lemingas, *Lemmus lemmus*

TARALD SELDAL,
BERGEN UNIVERSITY, 1994:
CHEMINĖ AUGALŲ GYNYBA
NUO GRAUŽIKŲ



Seldal, T. 1994. Proteinase inhibitors in plants and fluctuating populations of herbivores. PhD dissertation, Bergen University, Norway.
Seldal, T., Andersen, K.J., and Högstedt, G. 1994. Grazing-induced proteinase inhibitors: A possible cause for lemming population cycles. *Oikos* 70:3–11.

Lemingai minta šiais augalais:

Viksva (*Carex bigelowii*)

Siauralapis švylys (*Eriophorum atigustifolium*).

Jie ginasi nuo graužikų antpuolio nuodais:

Praėjus 30 val. po pažeidimo graužiko dantimis, jie sukaupia didelę koncentraciją nuodo – virškinimą blokuojančio tripsino slopiklio.

Esant didelei lemingų populiacijai, visa žolė aplinkoje tampa nuodinga. Todėl lemingams tenka masiškai migruoti, daug jų žūna



Tridantis kietis ginasi nuo žolėdžių didindamas toksinių medžiagų (taninai - virškinimą slopinančios medžiagos) koncentraciją lapuose



Artemisia tridentata – tipinis Šiaurės Amerikos vakarinės dalies stepių augalas

<https://www.youtube.com/watch?v=Q-4w5xYLwiU>

4:38-7:00

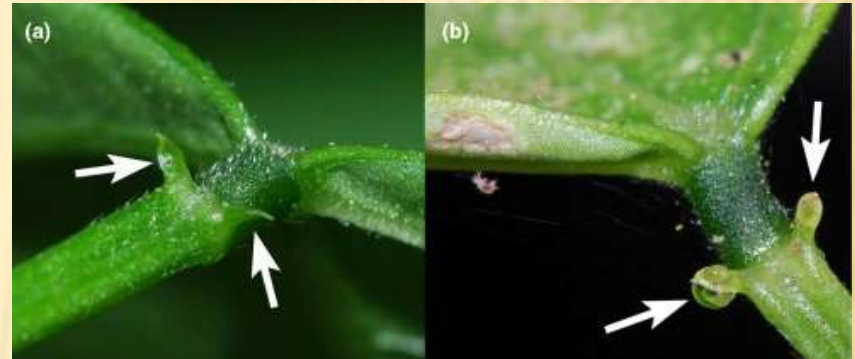


Šakiaragė antilopė

- ✘ Pažeistas besimaitinančio žolėdžio augalas greitina toksinių medžiagų sintezę;
- ✘ Fermoje aptvėrus antilopėms nedidelį plotą, jos priverstos ėsti vis tos pačius augalus. Toksinų gali padaugėti taip, kad sukeliamą gyvūnų mirtis.

KITI GYNYBOS BŪDAI: SPYGLIAI

PRITRAUKIAMŲ VABZDŽIAEDŽIŲ GYNĖJAI – SKRUZDELĖS ARBA PARAZITOIDAI



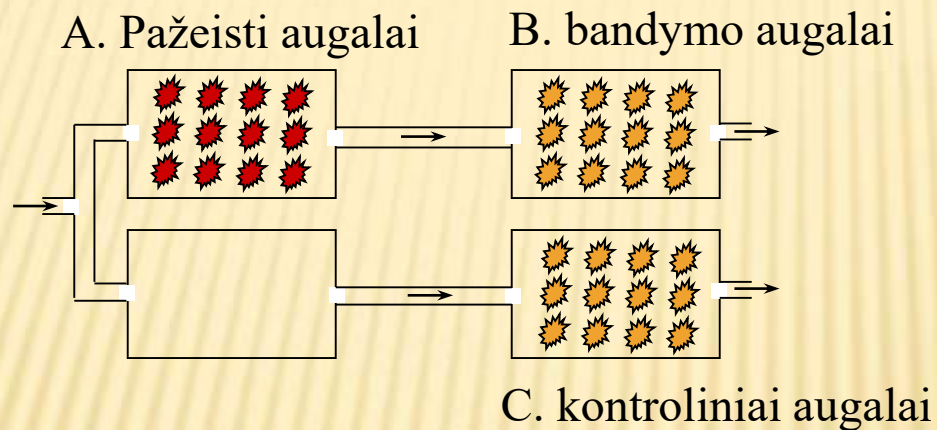
Sveikas augalas negamina skruzdes viliojančio nektaro, tik pažeisti augalai sudaro „liaukutes“

Cheminė augalų gynyba yra daug sudėtingesnė: **Informacija apie augalo „skriaudikus“ perduodama per atstumą kitiems augalams, vabzdžiams - tai yra komunikacija**

Baldwin IC, Schultz JC. Rapid Changes in Tree Leaf Chemistry Induced by Damage: Evidence for Communication Between Plants. Science 1983, 221 (4607), 277-279.

Šiltnamyje atlikti eksperimentai su tuopomis *Populus tremula* ir cukriniais klevais *Acer saccharum*.

- A. Dalis augalų pažeidžiami nuplėšiant 7 proc. lapų;
- B. Nepažeisti lapai yra šiltnamyje, iš kurį pasiekia oro srovė iš A šiltnamio
- C. Kontroliniai augalai - šiltnamyje, kurį pasiekia oro srovė iš tuščio šiltnamio



Rezultatai (po 36-52 val.):

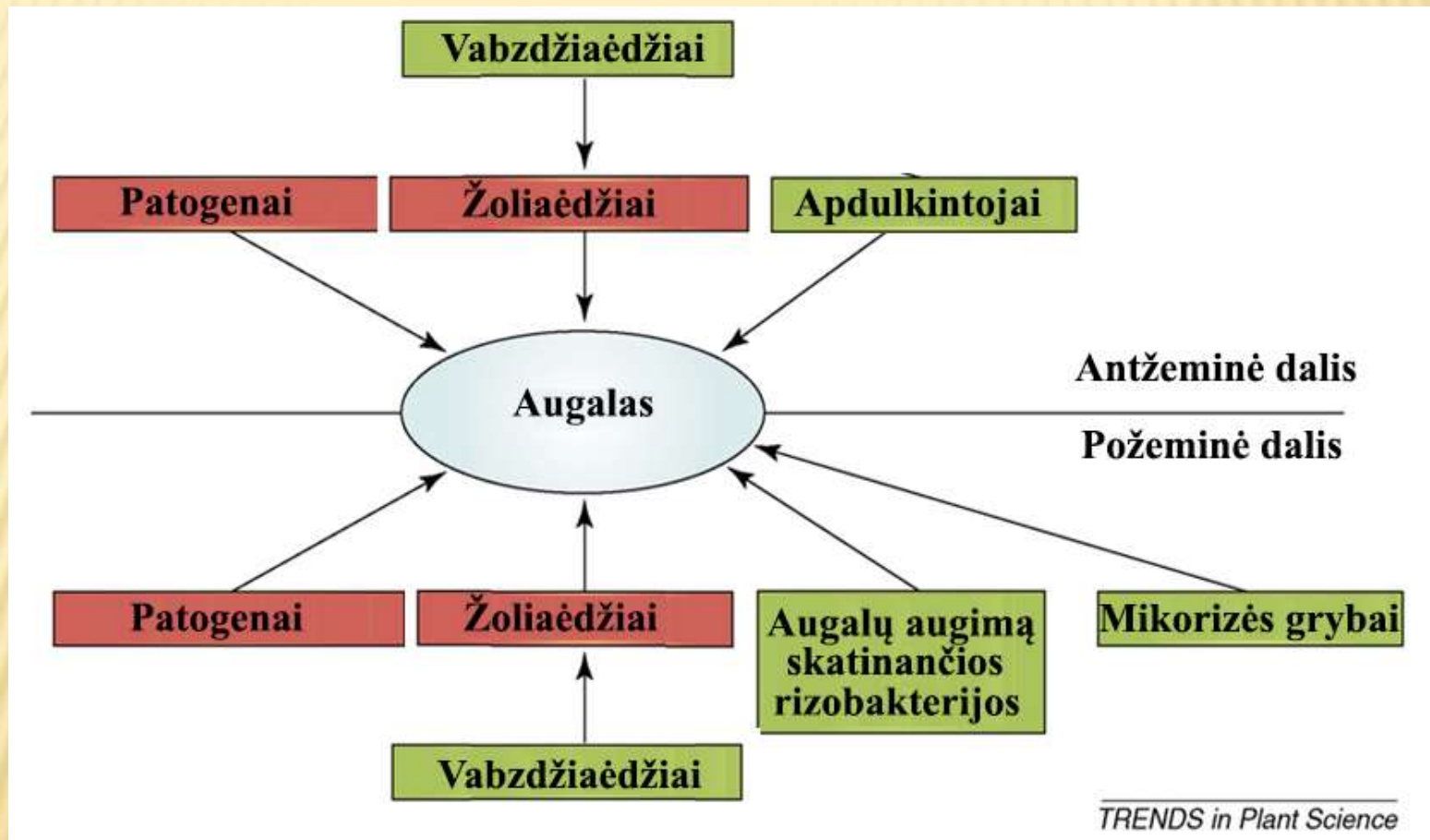
- pažeistų augalų fenolinių junginių koncentracija padidėja
- tik B grupės augalų fenolinių junginių ir taninų koncentracija padidėja!!!

"Talking trees,, - augalai informaciją perduoda kitiems augalams (ir ne tik...), kurie pasirengia gynybiniam atsakui - pripratrinimas (priming) ir kt.

AUGALŲ KOMUNIKACIJOS BŪDAI

- ✖ I. Cheminė komunikacija: daug straipsnių;
- ✖ II. Elektrinio signalo perdavimas (augalų elektrofiziologija);
- ✖ III. Akustinė komunikacija: nedaug patikimų straipsnių:
 - ✖ R. M. Klein and P. C. Edsall. On the Reported Effects of Sound on the Growth of Plants *BioScience* Vol. 15, No. 2, Biotelemetry, 1965, pp. 125-126
 - ✖ Jeong MJ, Shim CK, Lee JO, Kwon HB, Kim YH, Lee SK, Byun MO, Park SC (2004) Plant gene responses to frequency-specific sound signals. *Mol Breeding* 21:217–226. doi:10.1007/s11032-007-9122-x
 - ✖ Telewski FW (2006) A unified hypothesis of mechanoperception in plants. *Am J Botany* 93:1466–1476. doi:10.3732/ajb.93.10.1466
 - ✖ H. M. Appel · R. B. Cocroft Plants respond to leaf vibrations caused by insect herbivore chewing,. *Oecologia* (2014) 175:1257–1266
 - ✖ Labai daug mėgėjiškų straipsnių

AUGALŲ IŠORINĖS KOMUNIKACIJOS SCHEMA



CHEMINĖ AUGALŲ KOMUNIKACIJA



Seniai žinoma, kad spalva, nektaras, kvapas augalams padeda pritraukti vabzdžius apdulkintojus

Kvapai, lakios organinės medžiagos ir saviti jų mišiniai yra svarbiausias augalų bendravimo oru būdas – informacija perduodama tarp:

- Skirtingų vieno augalo dalių,
- tarp tos pačios rūšies ir tarp skirtingų rūšių augalų;
- tarp augalų ir kitų karalijų organizmų – vabzdžių, grybų, bakterijų.

Cheminės medžiagos svarbios ir požeminės augalų dalies bendravimui, kuris vyksta su dirvožemio bakterijomis, grybais, vabzdžiais ir kitais augalais.

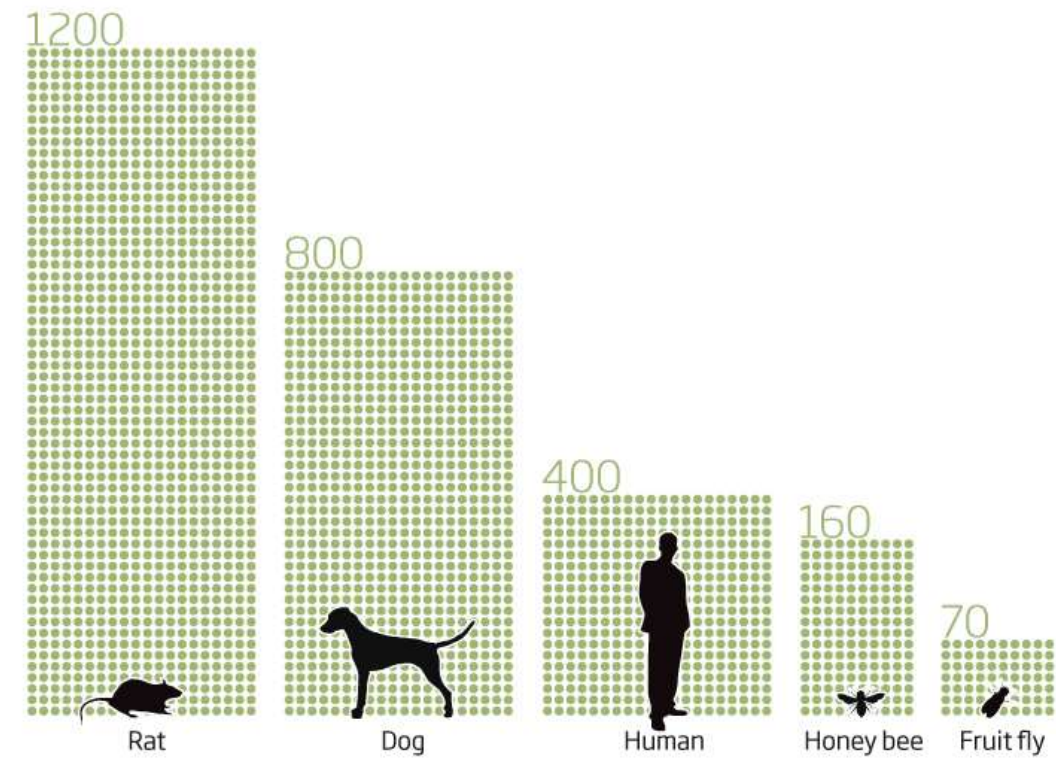
RECEPTORIŲ TIPŲ SKAIČIUS.

ŠUNŲ UOSLĖ YRA IKI 100 MLN. KARTŲ GERENSĖ NEI ŽMOGAUS

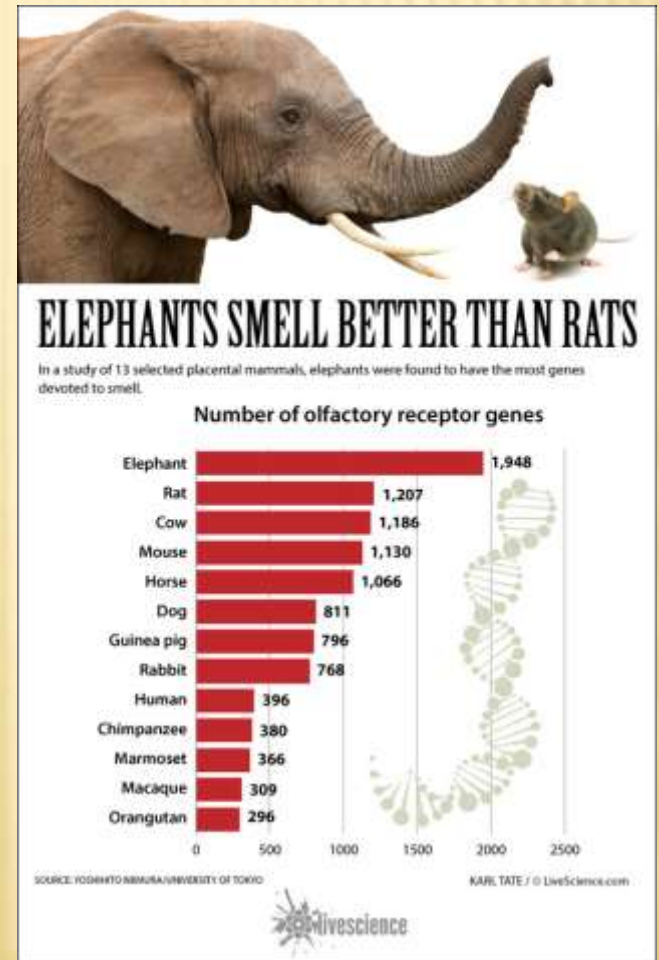
Competing noses

©NewScientist

The number of different types of scent receptors processed by each species varies very widely. But this figure is not always a good indication of overall sense of smell. A dog's nose, for instance, is superior to a rat's, despite having a third fewer receptors



<http://www.newscientist.com/articleimages/mg21128301.800/1-the-unsung-sense-how-smell-rules-your-life.html>



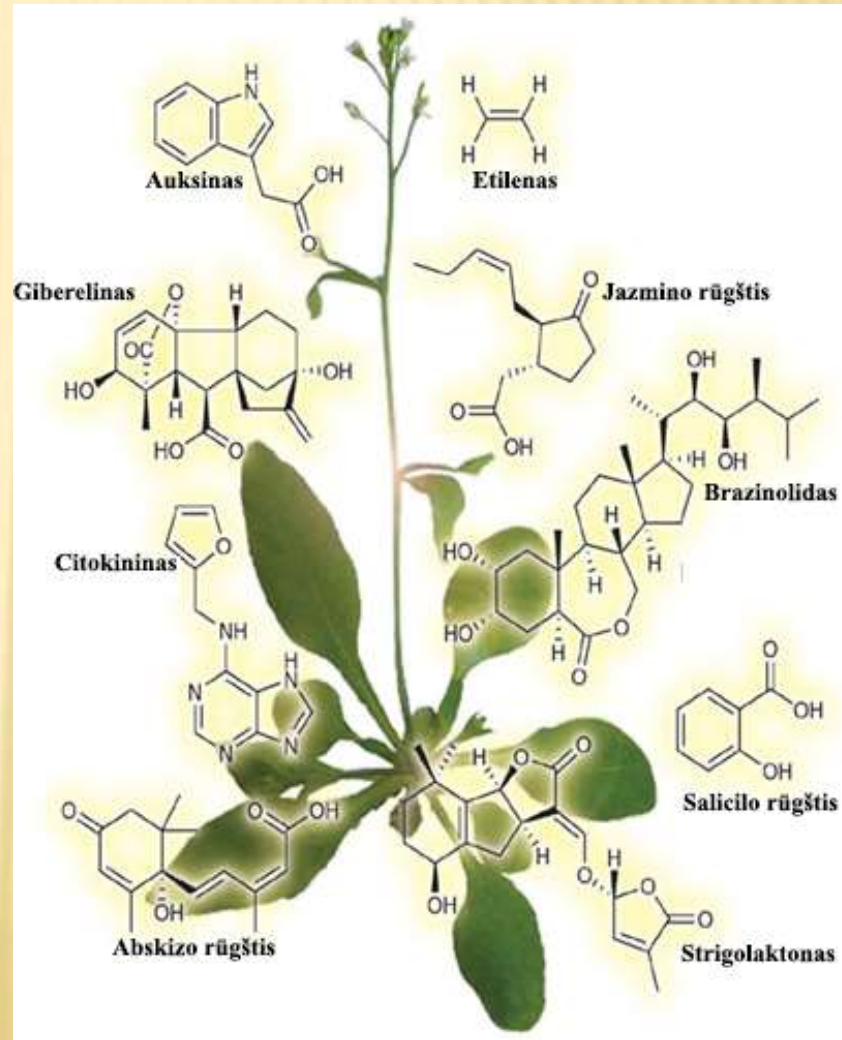
<http://www.livescience.com/46935-elephants-crowned-top-smellers-among-selected-mammals-infographic.html>

ARTIMIAUSIOS AUGALAMS GYNYBINĖS KOMUNIKACIJOS PAVYZDŽIAI



VOC – VOLATILE ORGANIC COMPOUNDS (1700-3000 JUNGINIŲ);
ANTRINIŲ METABOLITŲ SKČ. – PER 100 000

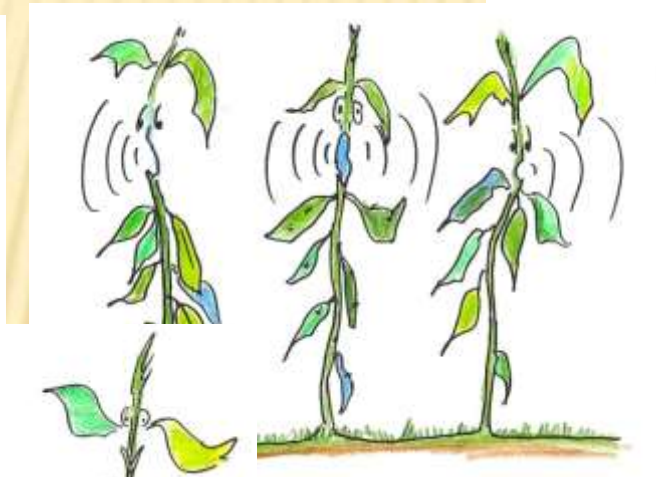
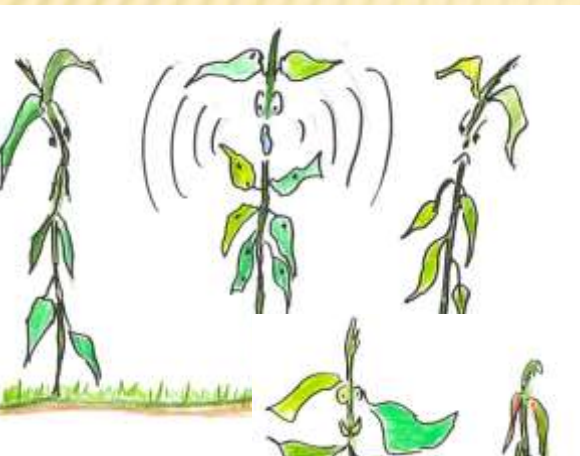
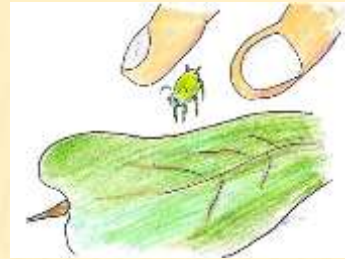
- + 1000 tera-gramų anglies terpenoidų per metus
- + rožių vainiklapių aliejus sudaro ~0.02–0.03% augalo svorio
- + šių medžiagų susidarymas priklauso nuo augalo būklės.
- + Dalis VOC skirti informacijai perduoti



PLANTS TALK. PLANTS LISTEN. HERE'S HOW

ROBERT KRULWICH/NPR

<http://www.radiolab.org/story/plants-talk-plants-listen/>



Plants speak in a chemical vocabulary we can't directly perceive or comprehend

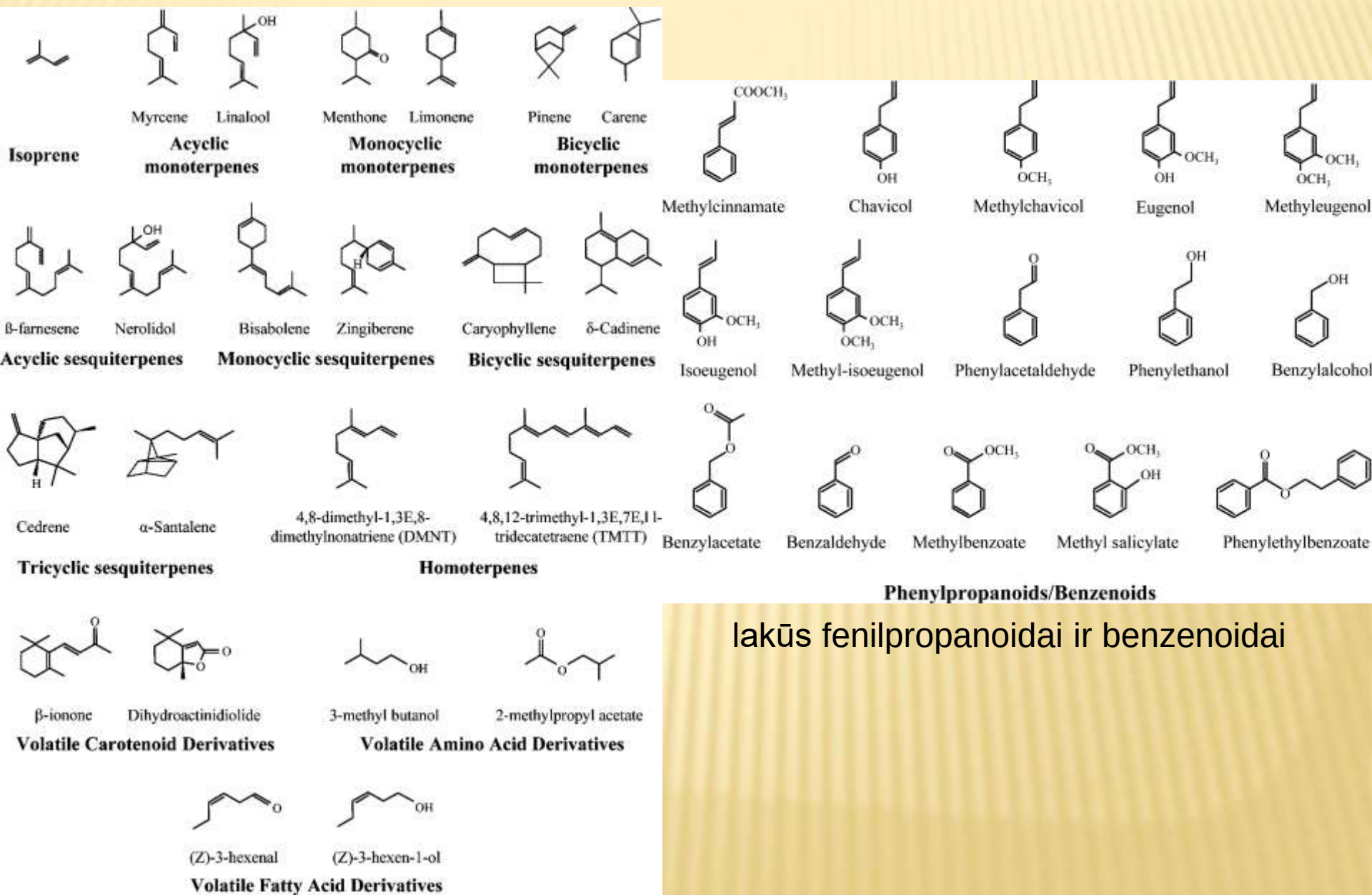
Cheminės augalų kalbos mes negalime tiesiogiai „girdėti ir suprasti“

https://www.youtube.com/watch?v=vk-12s7tB_Y

SVARBIAUSIOS VOC KLASĖS

- ✗ CO_2 , O_2 , H_2O , (hormonai C_2H_2 , jasmonatas)
- ✗ Terpenoidai (C_{10} ir C_{15});
- ✗ Žalių lapų lakūs junginiai, riebalų rūgščių dariniai
(C_6 aldehydai, alkoholiai ir esteriai – lipoksigenazės produktai);
- ✗ Fenilpropanoidai/benzenoidai
- ✗ Aminorūgščių dariniai

Representative structures of different volatiles released from plants



lakūs fenilpropanoidai ir benzenoidai

izoprenoidai, amino-rūgščių ir riebalų rūgščių dariniai

SVARBIAUSIOS VOC FUNKCIJOS

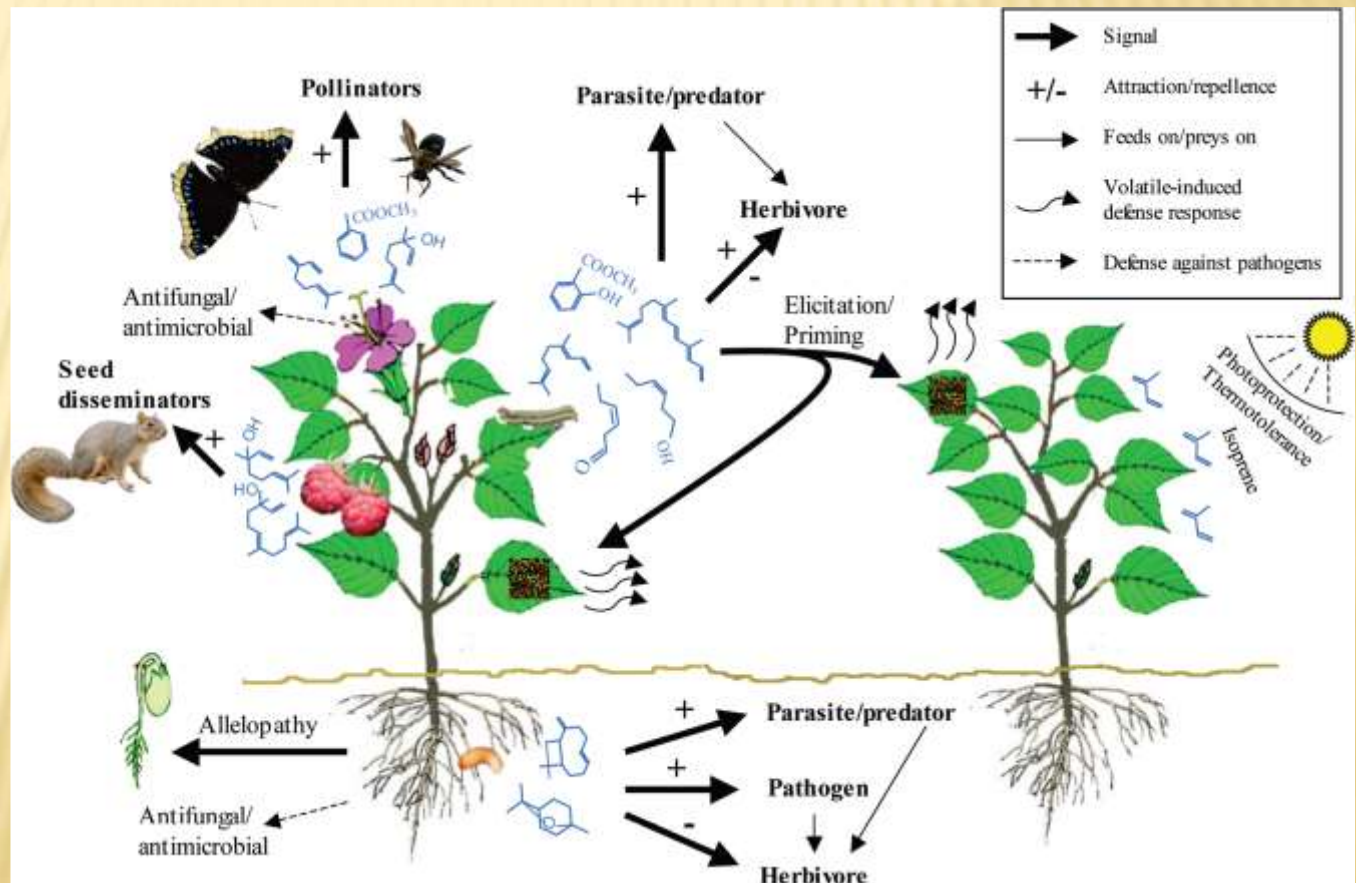
Reprodukcija: pritraukia apdulkintojus,

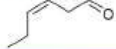
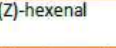
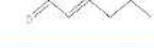
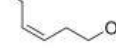
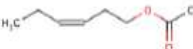
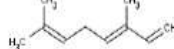
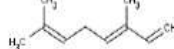
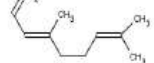
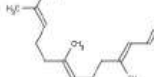
Apsauginė (nuo patogenų, kenkėjų, karščio, oksidacinio streso);

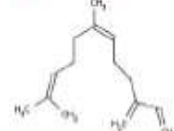
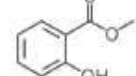
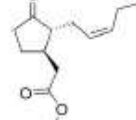
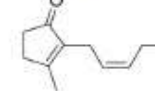
Signalo perdavimas (tarp augalo organų ir tarp augalų, tarp augalo ir kenkėjų biologinių priešų)

Alelopatija

Pripratinimas

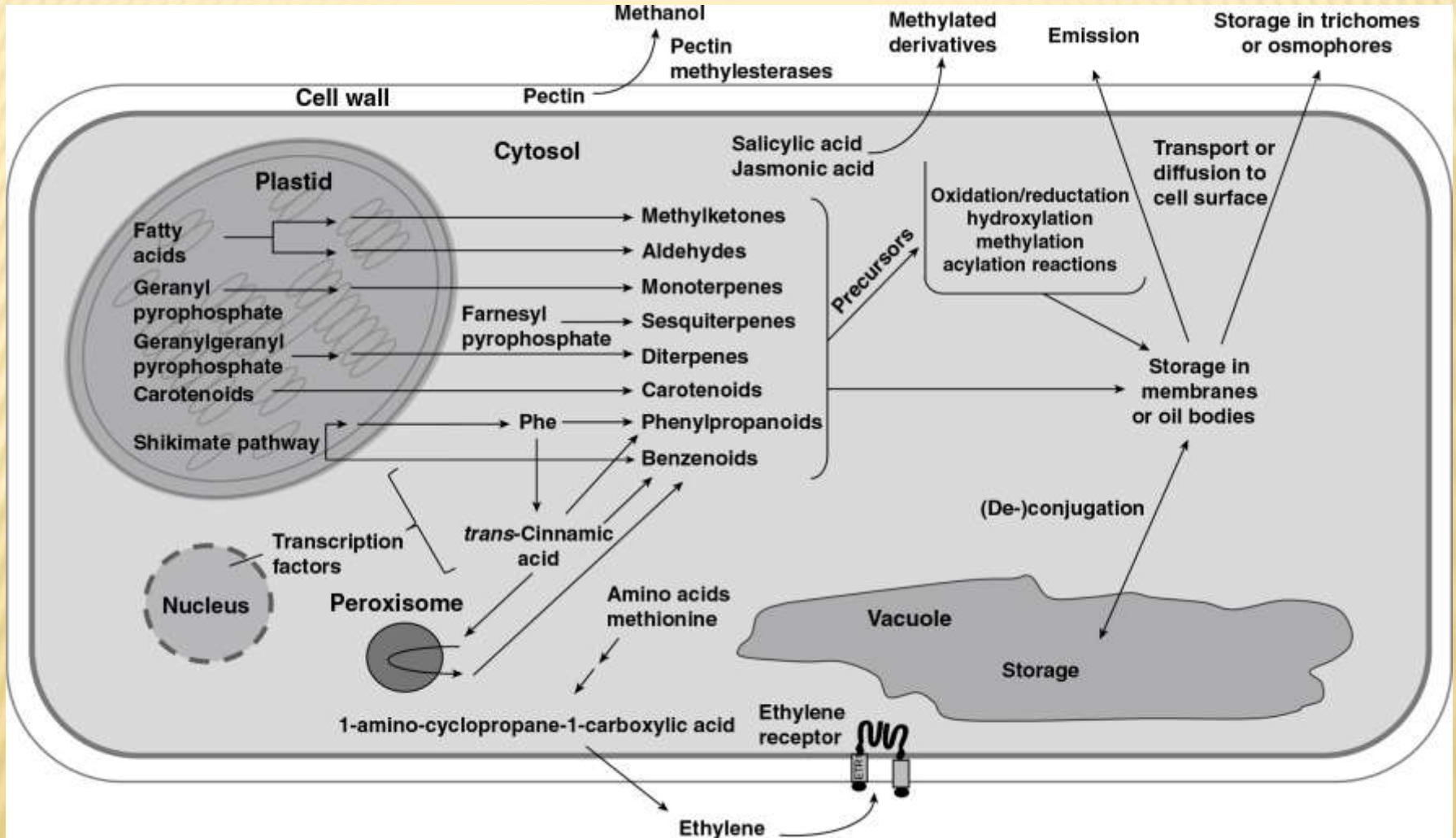


VOC	plant species	ecological context
(Z)-3-hexenal 	<i>Chrysanthemum cinerariaefolium</i>	Mechanical wounding, laboratory
(Z)-hexenal 	<i>Zea mays</i>	Mechanical wounding and herbivory (caterpillars), laboratory
(E)-2-hexenal 	<i>Chrysanthemum cinerariaefolium</i> , <i>Artemisia tridentata</i> (as emitter), <i>Nicotiana attenuata</i> (as receiver), <i>Phaseolus lunatus</i>	Mechanical wounding and herbivory (spider mites), field and laboratory
(Z)-3-hexen-1-ol 	<i>Chrysanthemum cinerariaefolium</i> , <i>Zea mays</i> , <i>Phaseolus lunatus</i> , <i>Arabidopsis thaliana</i> ,	Mechanical wounding and herbivory (leafminers, caterpillars, spider mites), laboratory
(Z)-3-hexen-1-yl acetate 	<i>Zea mays</i> , <i>Chrysanthemum cinerariaefolium</i> , <i>Arabidopsis thaliana</i> , <i>Populus deltoides</i> × <i>nigra</i> , <i>Phaseolus lunatus</i>	Mechanical wounding and herbivory (caterpillars, spider mites), laboratory
(Z)-3-hex-3-enyl acetate 	<i>Phaseolus lunatus</i>	Herbivory (beetles), laboratory and field
Several GLVs	<i>Triticum aestivum</i> , <i>Avena sativa</i> , <i>Hordeum vulgare</i>	Mechanical wounding and herbivory (<i>Oulema melanopus</i> , beetles), laboratory
ocimene 	<i>Phaseolus lunatus</i> (as emitter), <i>Arabidopsis thaliana</i> (as receiver)	Herbivory (leafminers), laboratory
(E)-β-ocimene 	<i>Phaseolus lunatus</i> , <i>Alnus glutinosa</i>	Herbivory (spider mites), defoliation, laboratory and field
(3E)-4,8-dimethyl-1,3,7-nonatriene (DMNT) 	<i>Phaseolus lunatus</i> , <i>Arabidopsis thaliana</i> (as receiver), <i>Alnus glutinosa</i>	Herbivory (leafminers, spider mites), defoliation, laboratory and field
(3E,7E)-4,8,12-trimethyl-1,3,7,11-tridecatetraene (TMTT) 	<i>Phaseolus lunatus</i> , <i>Arabidopsis thaliana</i> (as receiver), <i>Alnus glutinosa</i>	Herbivory (leafminers, spider mites), defoliation, laboratory and field

(E)-β-farnesene 	<i>Chrysanthemum cinerariaefolium</i>	Mechanical wounding, laboratory
Methyl salicylate (MeSA) 	<i>Nicotiana tabacum</i> , <i>Arabidopsis thaliana</i> , <i>Phaseolus lunatus</i> , <i>Populus simonii</i> × <i>Populus pyramidalis</i>	Mechanical wounding, UV radiation, exposure to pathogens (<i>Pseudomonas syringae</i> , tobacco mosaic virus), laboratory and field
Methyl jasmonate (MeJA) 	<i>Artemisia tridentata</i> (as emitter), <i>Lycopersicon esculentum</i> (as receiver), <i>Nicotiana attenuata</i> (as receiver), <i>Arabidopsis thaliana</i> , <i>Populus simonii</i> × <i>Populus pyramidalis</i>	Mechanical wounding, UV radiation, laboratory and field
Cis-jasmone 	<i>Zea mays</i> , <i>Ribes nigrum</i> (as emitter), <i>Vicia faba</i>	Mechanical wounding and herbivory (caterpillars, aphids), laboratory
Ethylene $H_2C=CH_2$	<i>Alnus glutinosa</i> , <i>Nicotiana tabacum</i>	Defoliation, plants growing in high densities, field and laboratory
Methanol 	<i>Nicotiana glauca</i>	Mechanical wounding, laboratory
Methacrolein 	<i>Artemisia tridentata</i> (as emitter), <i>Nicotiana attenuata</i> (as receiver)	Mechanical wounding, laboratory and field
Benzothiazole 	<i>Populus simonii</i> × <i>Populus pyramidalis</i>	Mechanical wounding, laboratory
Nonanal 	<i>Phaseolus lunatus</i>	Exposure to pathogen (<i>Pseudomonas syringae</i>), laboratory and field

Mancuso:

Plant has three thousand chemicals in its vocabulary,
while the average student has only seven hundred words.”



Tyrimü įranga: https://www.youtube.com/results?search_query=plant+volatiles

KIEK IR KOKIŲ BVOC (BIOGENIC VOLATILE ORGANIC COMPOUNDS) AUGALAI IŠSKIRIA Į ATMOSFERĄ?

Tg yra 10^{15} g arba 10^9 tonų

Junginys	Sudaro emisijų dalį
Izoprenas	50%
Metanolis, etanolis, acetaldehydas, acetonas, pinenai, ocimenas, limonenas, etenas, propenas	30%
Terpenoidai (~20 monoterpenų ir seskviterpenų)	17%
100 kitų junginių	3%
Tropiniai miškai užima 18% Žemės paviršiaus; jų emisijos sudaro 80% terpenoidų emisijų ir 50% kitų BVOC emisijų. Kitų miškų įnašas – ~10% visų emisijų.	

Guenther, A. B. et al. "The Model of Emissions of Gases and Aerosols from Nature Version 2.1 (MEGAN2.1): An Extended and Updated Framework for Modeling Biogenic Emissions." Geoscientific Model Development 5.6 (2012): 1471–1492.

Table 6. Global annual total emissions simulated for the year 2000 using MEGAN2.1 algorithms in CLM4.

Compound Class	Compounds	Emissions (Tg yr ⁻¹)
Isoprene	Isoprene	535
α -Pinene	α -Pinene	66.1
<i>t</i> - β -Ocimene	<i>t</i> - β -Ocimene	19.4
β -Pinene	β -Pinene	18.9
Limonene	Limonene	11.4
Sabinene	Sabinene	9.0
Myrcene	Myrcene	8.7
3-Carene	3-Carene	7.1
Other Monoterpenes	Camphene	4.0
	β -phellandrene	1.5
	Terpinolene	1.3
	Additional 31 monoterpenes	14.9
α -Farnesene	α -Farnesene	7.1
β -Caryophyllene	β -Caryophyllene	7.4
Other Sesquiterpenes	β -Farnesene	4.0
	α -Humulene	2.1
	α -Bergamotene	1.3
	Additional 27 sesquiterpenes	7.1
232-MBO	232-MBO	2.2
Methanol	Methanol	99.6
Acetone	Acetone	43.7
Bidirectional VOC	Ethanol	20.7
	Acetaldehyde	20.7
	Formaldehyde	5.0
	Acetic acid	3.7
Stress VOC	Formic acid	3.7
	Ethene	26.9
	cis-3-hexenal	4.9
	DMNT	4.9
Other VOC	cis-3-hexenol	2.9
	Additional 11 stress VOC	7.8
	Propene	15.8
	Butene	8.0
	Homosalate	2.0
	Geranyl acetone	0.8
	Additional 45 other VOC	5.5
Total VOC	Sum of 146 VOC	1007
CO	CO	81.6
Total	VOC and CO	1089

VOC atbaido ant augalų kiaušinėlius dedančius žolėdžius vabzdžius

Wang H, Guo WF, Zhang PJ, Wu ZY, Liu SS: Experience-induced habituation and preference towards non-host plant odors in ovipositing females of a moth. J Chem Ecol 2008, 34:330-338.



Chrysanthemum morifolium



Plutella xylostella

Kandys nededa kiaušinėlių ant chrizantemos, nes chrizantema išskiria monoterpenus, dėl kurių kandis net nebando maitintis šių chrizantemų lapais

AUGALAI APGAUDINĖJA VABZDŽIUS

- ✗ Orchidėja *Ophrys speculum* apsimeta vapsvos *Campsoscilia ciliata* patele – jos forma ir spalvos labai panašios, skleidžia šios rūšies patelių feromoną.



- ✗ Vapsvų patinėliai uoliai vaisina tariamas nuotakas ir perneša orchidėjos žiedadulkes nuo vieno žiedo ant kito...



<https://www.youtube.com/watch?v=7ZswVjGQ6fk>

<https://www.youtube.com/watch?v=yFftHXbjEQA>

Kin recognition affects plant communication and defence

Richard Karban¹, Kaori Shiojiri⁴, Satomi Ishizaki^{5,†}, William C. Wetzel²
and Richard Y. Evans³

¹Department of Entomology, ²Center for Population Biology, and ³Department of Plant Science,
University of California, Davis, CA 95616, USA



2013 m:

Užpulti žolėdžių kiečiai perduoda kitiems augalams cheminius signalus (išskiria apie 100 VOC), kurie suaktyvina gynybinius mechanizmus ir padidina kito augalo atsparumą (*priming*).

Tačiau VOC signalo informatyvumas tuo didesnis, kuo artimesni genetiškai augalai (pvz., tas pats klonas).



Jack Shultz. Univ. Missouri – tobulina „mechaninės nosies“ prietaisą, kuriuo būtų galima nustatyti, kuriuos iš sodo augalų užpuolė kenkėjai ir būtina purkšti

TIESIOGINĖ GYNYBA

PLANT RESPONSES TO INSECT HERBIVORY: The Emerging Molecular Analysis

André Kessler and Ian T. Baldwin, *Annu. Rev. Plant Biol.* 2002. 53:299–328



Ian T. Baldwin



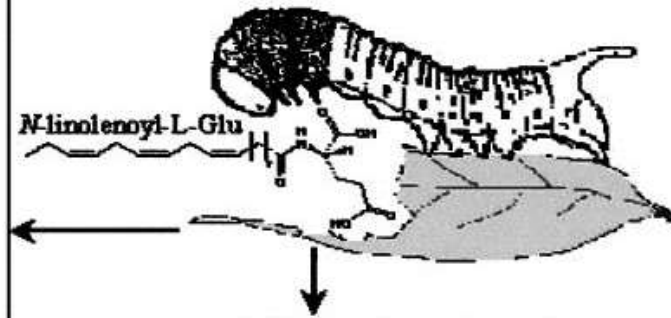
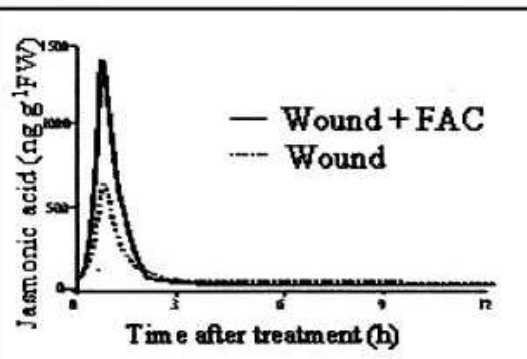
Nicotiana attenuata



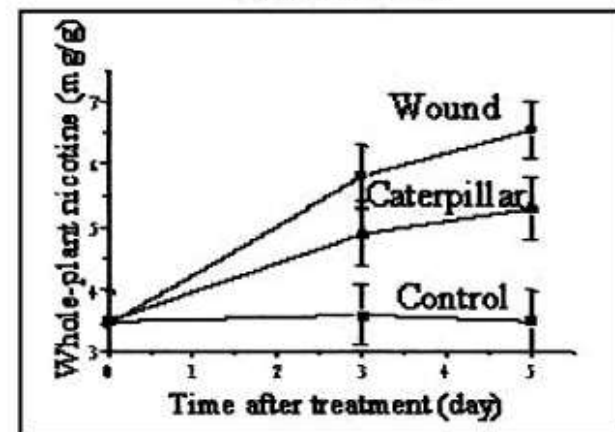
Manduca sexta

Ian Baldwin and his team set up equipment in the Utah desert to monitor wild tobacco's chemical defenses against enemies like caterpillars

(a) Jasmonic acid burst



(d) Nicotine direct defense



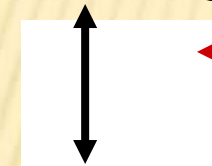
Tokio kiekio nikotino pakanka kitiems žolėdžiams atbaidyti, tačiau *Manduca* atspari nikotinui

NETIESIOGINĖ GYNYBA

Augalai gynybai naudoja trijų lygmenų trofines (tritrofines) sąveikas



Parazitoidai & grobuonys



Žolėdžiai



Augalai

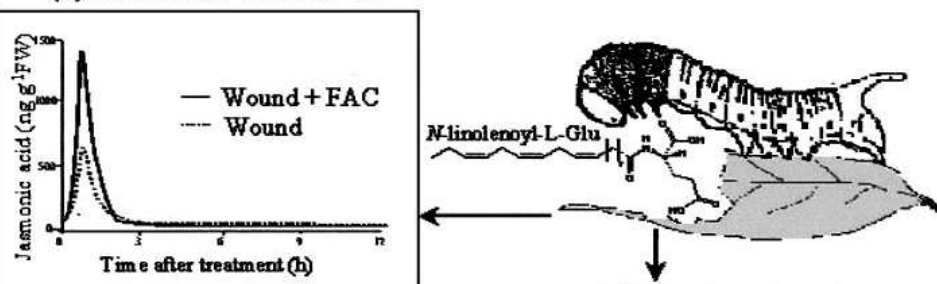
?



<https://www.youtube.com/watch?v=nZZyJQNmOV8>

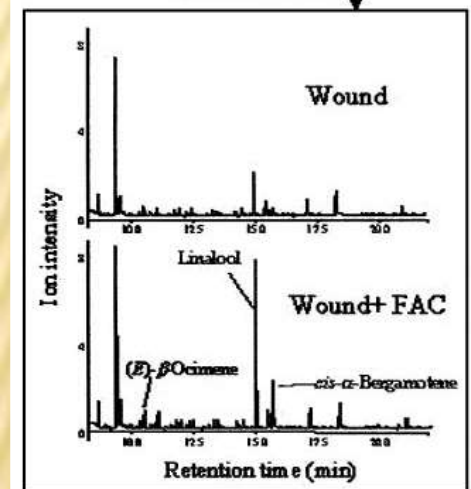
NETIESIOGINĖ GYNYBA

(a) Jasmonic acid burst



+ Ant lapų yra nektaro pilnos trichomos, kurias pažeidusi lerva iškvėpinama parazitoidus viliojančiu nektaru

(b) Volatiles
indirect defense



Cotesia



→ Kiti tabako augalai didina nikotino kiekį ir atsparumą

Caffeine in Floral Nectar Enhances a Pollinator's Memory of Reward

G. A. Wright, D. D. Baker, M. J. Palmer, D. Stabler, J. A. Mustard, E. F. Power, A. M. Borland, P. C. Stevenson, Science 2013: 1202-1204.



P. C. Stevenson, Kew

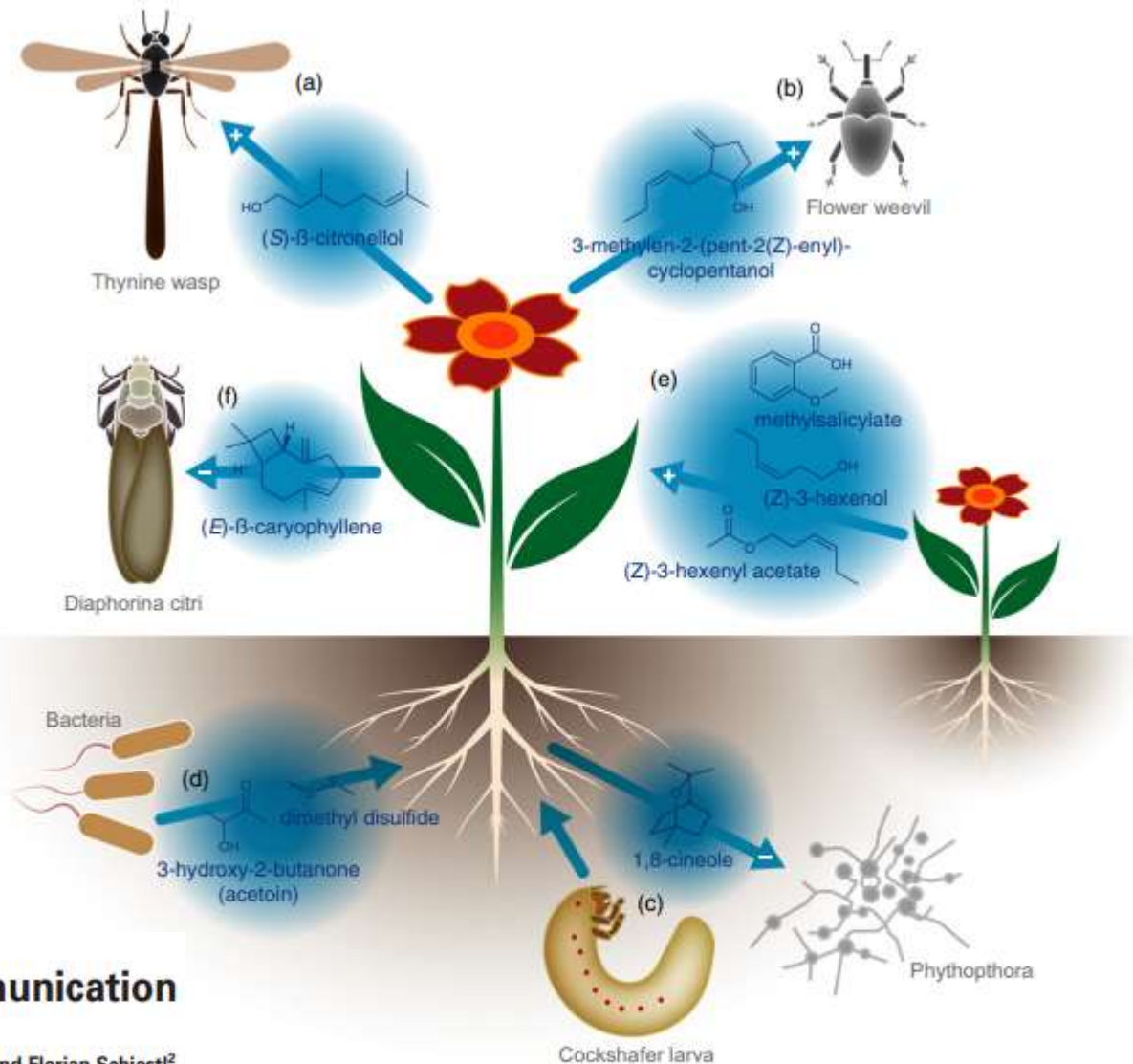
Kafeinas veikia bičių neuronus ir gerina ilgalaikę atmintį: jos ir vėl atskrenda ten, kur auga kavamedžiai

Caffeine improves the memory of bees who visit coffee plants. Caffeinated nectar makes honeybees remember odors better, and caffeine was linked to the neurons associated with the bees' long-term memory.



Bitės gali tapti kofemanėmis

Some animals despise the taste of the caffeine in plants' leaves and beans, but honeybees like the caffeine and might even become addicted.



The Plant Journal (2019) 100, 892–907

The role of volatiles in plant communication

Harro Bouwmeester^{1,*} , Robert C. Schuurink¹, Petra M. Bleeker¹ and Florian Schiestl²

Figure 2. Communication between plants and other organisms. (a) Flowers of *Caladenia plicata* emit (S)- β -citronellol as attractant of pollinator thynnine wasps (Bohman *et al.*, 2018a). (b) *Carludovicoideae* plant species emit the unusual 3-methylen-2-(pent-2(Z)-enyl)-cyclopentanol to attract flower weevils (Teichert *et al.*, 2018). (c) Cockshafer larvae feeding on roots of *Populus* spp. induce the emission of monoterpenes such as 1,8-cineole, which has an inhibitory effect on *Phytophthora cactorum* (Lackus *et al.*, 2018). (d) Rhizobacteria can stimulate root growth and induce resistance through the production of volatiles such as 3-hydroxy-2-butanone (acetoin) and dimethyl disulfide, respectively (Fincheira and Quiroz, 2018). (e) Upon infection and/or herbivory, plants emit for example (Z)-3-hexenol, (Z)-3-hexenyl acetate and methyl salicylate. Receiver plants show remarkably specific responses to these volatiles (Park *et al.*, 2007; Sugimoto *et al.*, 2014; Cofer *et al.*, 2018b; Erb, 2018; Hu *et al.*, 2018b). (f) (E)- β -caryophyllene repels HLB transmitting *Diaphorina citri*. Naturally (E)- β -caryophyllene emitting plant species such as guave, the use of (E)- β -caryophyllene dispensers and metabolic engineering of (E)- β -caryophyllene production can potentially be used to protect citrus trees against HLB (Mafra-Neto *et al.*, 2013; Alquézar *et al.*, 2017).

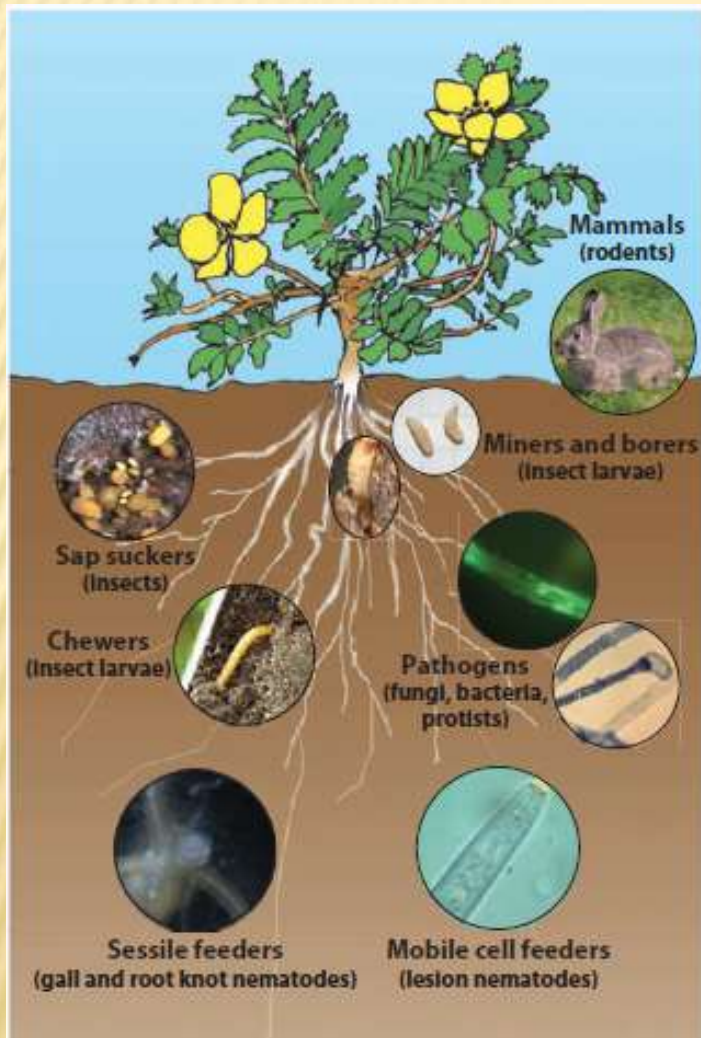
KENKĖJŲ BIOLOGINIŲ PRIEŠŲ PRITRAUKIMAS



- ✗ Persimono medis, puolamas japoninio skydamario, gamina metiljasmontatą (MeJa), kuris lemia 23 cheminių junginių išskyrimą (tarp jų daugiausiai terpenoidų, ypač - α -pineno).
- ✗ Išskiriamos medžiagos pritrauka boružes.



Požeminė komunikacija:



Funkcija	Šaknys	Ūgliai
Resursų pasisavinimas	Vanduo, Mikro ir makroelementai	Anglis: CO ₂ Šviesa
Struktūros	Įsitvirtinimas dirvožemyje Atsargų saugojimas (vandens, gumbavaisiai)	Teikia paviršius fotosintzei – lapai, perikarpas; Palaiko lapus, vaisius, žiedus; Atsargos (sukulentų)
Reprodukcija	Nelytinė – šaknų fragmentai, gumbavaisiai	Lytinė – sėklos, sporos; Nelytinė – pumpurais, stolonais, šakniastiebiais, svogūnėliais

Šaknis pažeidžiančių kenkėjų poveikis augalų būklei gali būti >>nei ūglius pažeidžiančių kenkėjų.

Šaknyse veikia konstitutyvi ir indukuota, tiesioginė ir netiesioginė cheminė gynyba nuo šaknis pažeidžiančių kenkėjų.

Kenkėjų poveikiui sušvelninti šaknyse gali būti taikoma ir kitokia gynybos strategija – tolerancija, pasišalinimas.

Šaknų kenkėjai sukelia sisteminę indukuotą viršžeminės augalo dalies atsaką, kuris lemia požeminės ir viršžeminės to paties augalo dalies kenkėjų sąveikas

Augalai į dirvožemį išskiria organines medžiagas (rhizodeposition)

Dėl trinties

- Ląstelės ir ląstelių nuolaužos

Organinės medžiagos išskiriamos iš gyvų ląstelių:

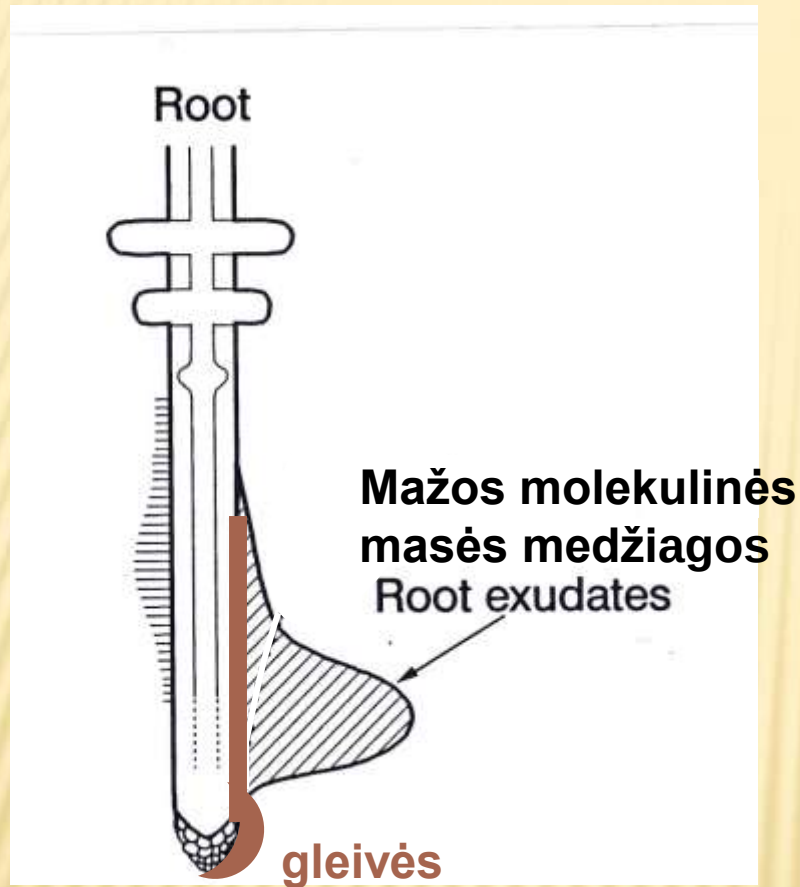
- Didelės molekulinės masės:
 - gleivės (polisacharidai & polyuronorūgštys)
 - fermentai
- Mažos molekulinės masės:
 - cukrūs
 - organinės rūgštys
 - aminorūgštys
 - fenoliatai
 - kiti

CO₂ (silpna rūgštis), **H⁺** - išskiriamas mainais į katijonus

ŠAKNŲ EKSUDATAI

- ✗ Jauni augalai išskiria per 30% fotosintatų (organinių medžiagų);
- ✗ Vyresni augalai išskiria 5-21% fotosintatų;
- ✗ Šios medžiagos ženkliai keičia dirvožemio savybes ir struktūrą, biologiją ir ekologiją;
- ✗ Jos svarbios simbiozei, komunikacijai, gali turėti fitotoksinį (alelopatija), antimikrobinį, antibiotinį, insekticidinį, hormininį poveikį.

Išskyrimo vietos



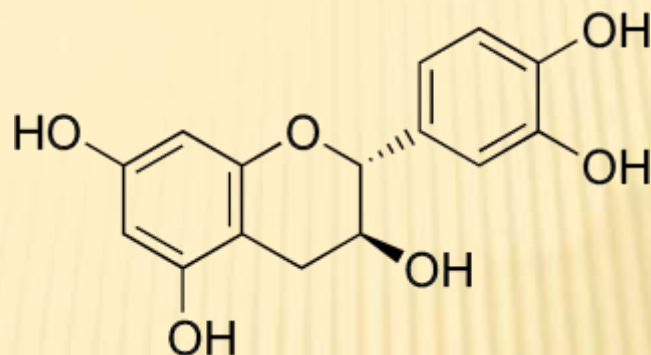
Organinės medžiagos svarbios mineralinių medžiagų pasisavinimui, nes didina jų tirpumą

Svarbiausi augalų šaknų eskučiai

Cukrūs	Amino rūgštys	Organinės rūgštys	Kiti	Baltymai/ fermentai
Glukozė	Leucinas	Oksalatas	Flavonai	Invertazė
Fruktozė	Izoleucinas	<u>Malatas</u>	Adeninas	Amilazė
Maltozė	Valinas	Acetatas	Guaninas	Proteazės
Galaktozė	Aminosviesto rūgštis	Propionatas	Skopoletinas	Peroksidazės
Riboze	Glutaminas	Sviesto rūgštis	Cianogenas	
Ksilozė	Alaninas	Valerinatas	Flavonglikozidai	
Ramnozė	Asparaginas	<u>Citratas</u>	Cinamo rūgštis	
Arabinozė	Serinas	<u>Sukcinatas</u>	Chlorogeninė rūgštis	
Rafinozė	Glutamatas	Fumaratas		
Oligosacharidai	Aspartatas	Glikolatas		
	Glicinas			
	Fenilalaninas			
	Treoninas			
	Tirozinas			
	Lizinas			
	Prolinas			
	Metioninas			
	Cistationas			

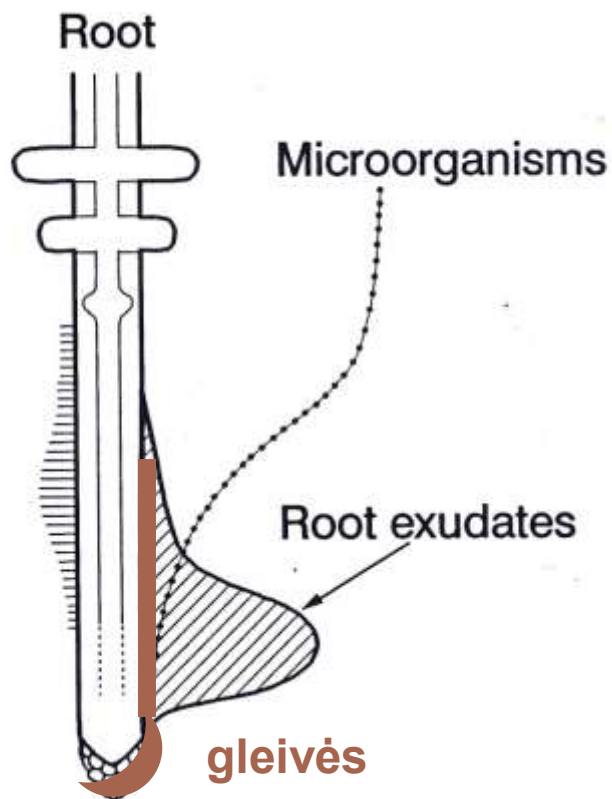
VIENA MEDŽIAGA GALI TURĖTI DAUG FUNKCIJŲ

Pvz., *Centaurea maculosa* (spotted knapweed) išskiria daug eskudatų, tarp jų – katechinas



- ✗ Stiprus fitotoksinas – padeda konkuruoti su kitų rūšių augalais;
- ✗ Slopina *C. maculosa* sėklų daigumą (autoslopinimas) – reguliuoja populiacijos tankį;
- ✗ (+)-katechinas turi antibakterinį ir fungicidinį poveikį;
- ✗ (-)-katechinas turi nematocidinį poveikį;
- ✗ (+)-katechinas yra stiprus metalų chelatorius ir didina fosforo ir mikroelementų pasisavinamumą.

Mikroorganizmai kaupiasi išilgai šaknų



Dirvožemio mikroorganizmai naudoja augalų šaknų išskiriamas medžiagas.

Mikroorganizmai gali būti:

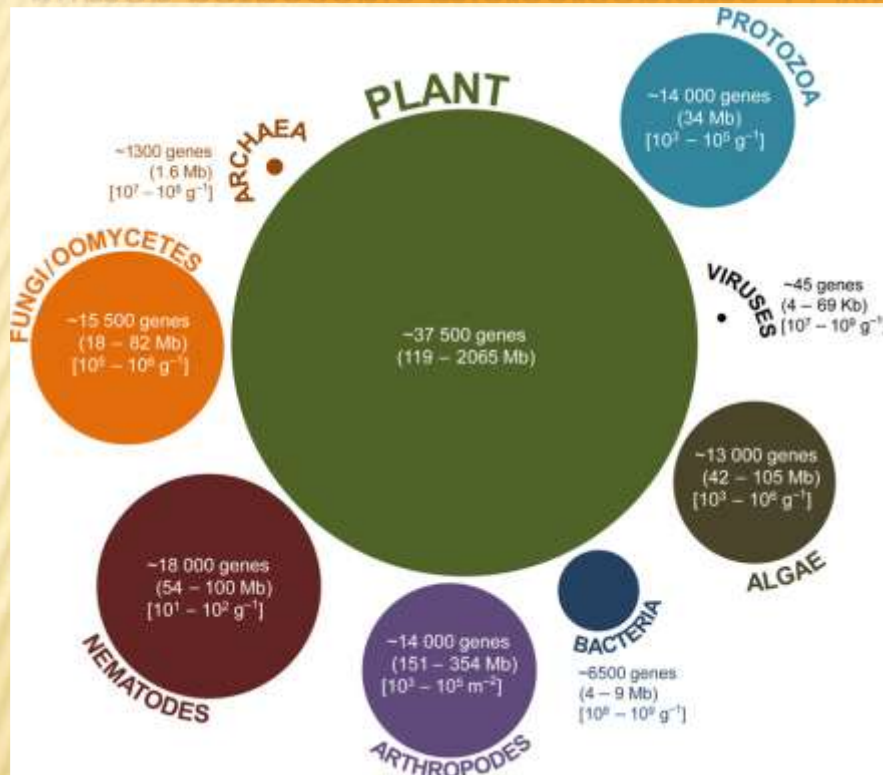
Naudingi: pvz. gerina maisto medžiagų prieinamumą;

žalingi: konkuruoja dėl maisto medžiagų, sukelia šaknų ligas.

Jie sudaro rizosferos MO bendrijas

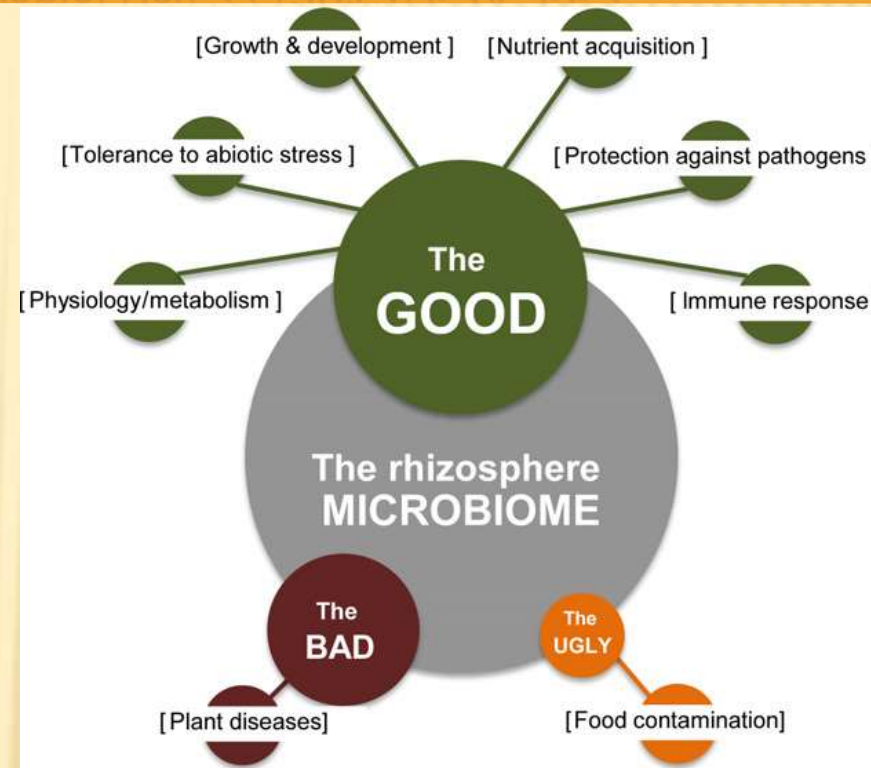
R. Mendes, P. Garbeva, J. M. Raaijmakers.

The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. FEMS Microbiol Rev 37 (2013) 634–663



Overview of (micro)organisms present in the rhizosphere zoo.

The circle's size, except for VIRUSES, is a measure of the average number of genes in the genomes of representative species of each group of organisms; the size (or size range) of their respective genomes is indicated between parentheses. For each of these (micro)organisms, the approximate numbers for their abundance are indicated between square brackets. The endophytic microorganisms, including endosymbionts, are not included.



The functions and impact of plant beneficial ('the good'), plant pathogenic ('the bad'), and human pathogenic microorganisms ('the ugly') on the host plant.

The terms 'the good', 'the bad', and 'the ugly' are arbitrary as microbial species may be beneficial or deleterious depending on its abundance. For example, also plant pathogenic and human pathogenic microorganisms may influence several of the functions depicted for the plant beneficial microorganisms.

DIRVOŽEMIO BAKTERIJOS GALI SKATINTI AUGALŲ AUGIMĄ NE TIK DĖL MAISTO MEDŽIAGŲ TIEKIMO. PGPR – PLANT GROWTH PROMOTING RHIZOBACTERIA

Farag, H. Zhang, C-M Ryu Dynamic Chemical Communication between Plants and Bacteria through Airborne Signals: Induced Resistance by Bacterial Volatiles. *J Chem Ecol* (2013) 39:1007–1018

- ✖ Tam tikri bakterijų kamienai: *Bacillus subtilis* GB03, *Bacillus amyloliquefaciens* IN937a, *Paenibacillus polymyxa* E681, *Pseudomonas chlororaphis* O6 išskiria lakias medžiagas, kurios skatina augalų augimą

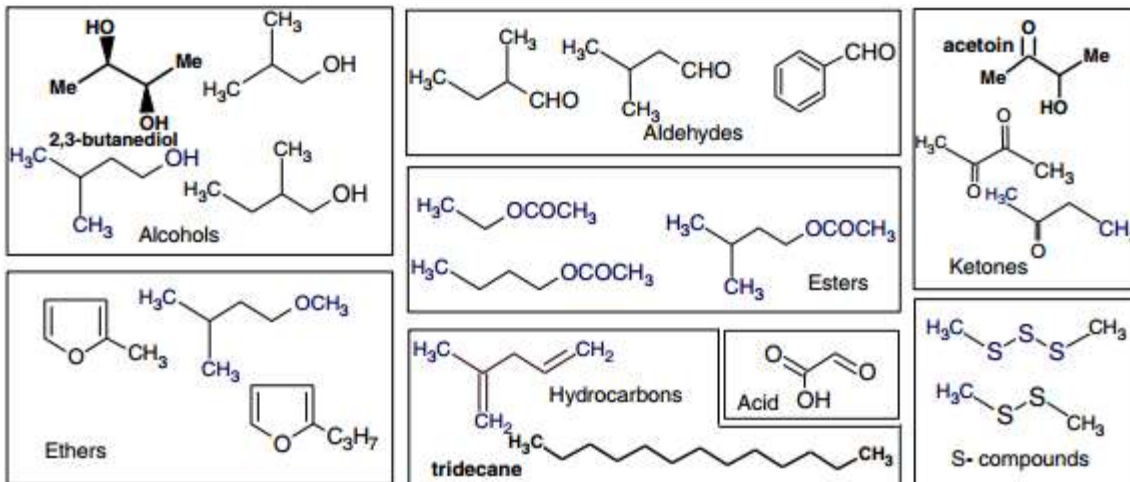
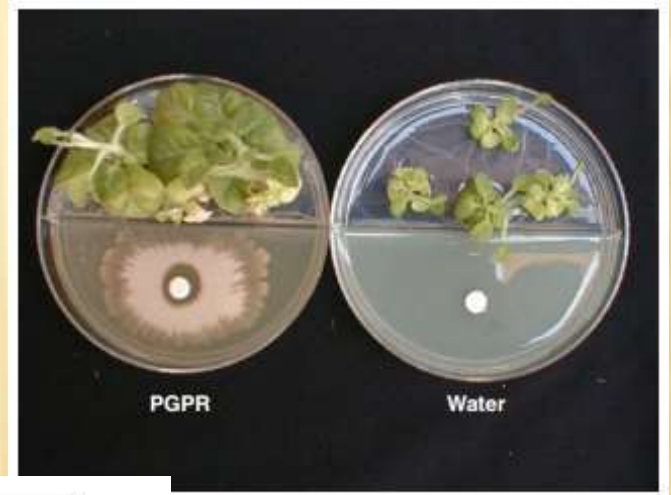


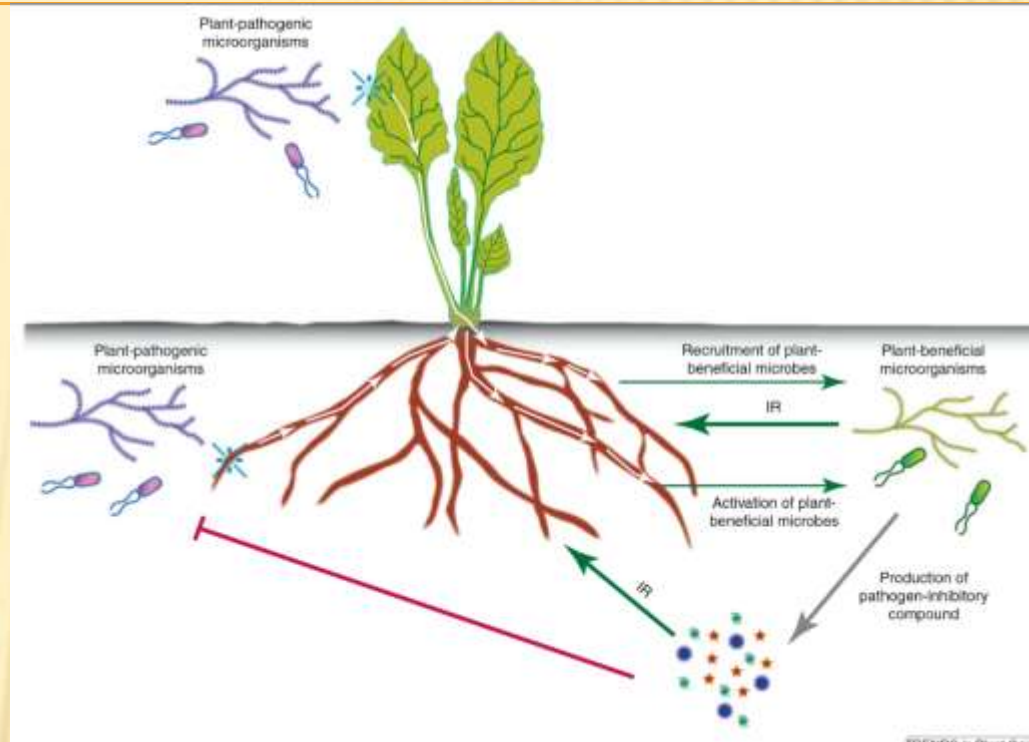
Fig. 2 Chemical classes of volatiles released from plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) strains *Bacillus subtilis* GB03, IN973a, and E681, including alcohols, aldehydes, esters, hydrocarbons, sulfur compounds, ethers, ketones, and acids. Structures highlighted in

bold, including 2,3-butanediol, acetoin, and tridecane, represent biologically active VOCs that trigger secondary responses in *planta* and are discussed in the review

Apžvalga:

R. L. Berendsen, C.M.J. Pieterse, P.A.H.M. Bakker. The rhizosphere microbiome and plant health. TIPS, 2012, 17, 478-486.

- ✗ Dirvožemio mikrobiotos bendrija – didžiausias iš žinomų biologinės įvairovės rezervuarų: rizosferoje gali būti iki 10^{11} mikroorganizmų (MO) ląstelių/g šaknų ir >30 tūkst. prokariotų rūšių;
- ✗ Augalai aktyviai daro įtaką šaknų mikrobiomai, ją formuoja, nes šaknų eskudatai gali skatinti ir slopinti tam tikrus MO. Augalai išsirenka iš bendros dirvos (bulk soil) specifinius MO, kuriems sudaro sąlygas klestėti jų rizosferoje.
- ✗ Toje pačioje dirvoje augančių skirtingų rūšių augalų rizosferos MO bendrijos dažnai skiriasi, ir net tos pačios rūšies skirtingo genotipo augalų rizosferos MO skiriasi. Skirtingas tos pačios rūšies kultivarų polinkis ligoms gali būti aiškinamas nevienodu gebėjimu pritraukti naudingas bakterijas.
- ✗ Pvz., kukurūzai išskiria 2,4-dihidroksi-7-metoksi-2H-1,4-benzoksazino-3(4H)-oną (DIMBOA), kuris slopina daugelį MO, bet chemotaktiškai traukia jiems naudingo *Pseudomonas putida* kamieno MO.
- ✗ Augalų išskiriami N-acil-homeoserino laktonai padeda jiems manipuluoti MO bendrijų narių genų raiška.
- ✗ Infekcijų metu rizosferos MO bendrijos pakinta: augalai gali pritraukti ir veikti jiems naudingus MO, kurie kontroliuoja MO - augalų patogenus, kai šie infekuoja augalą.

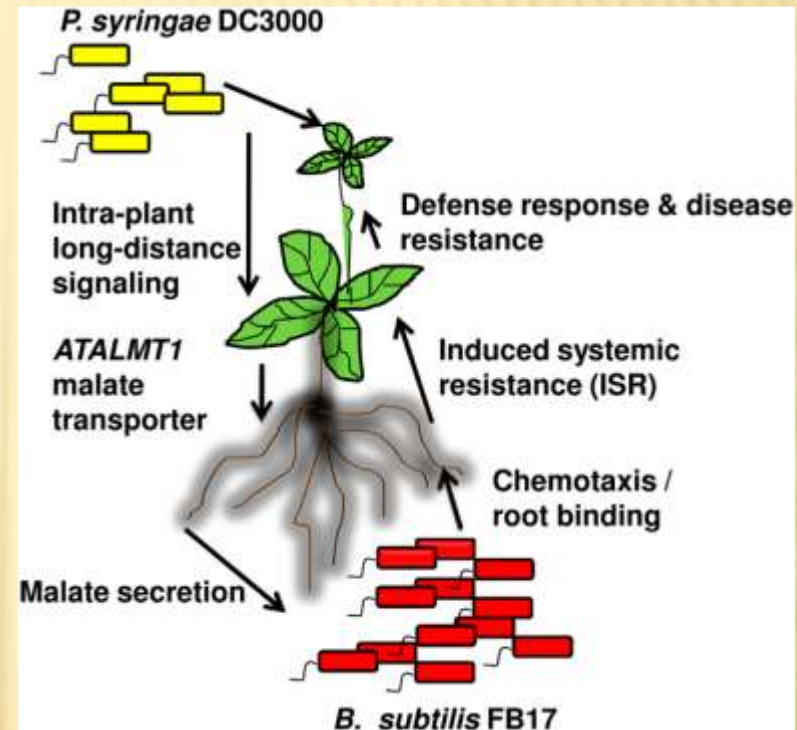
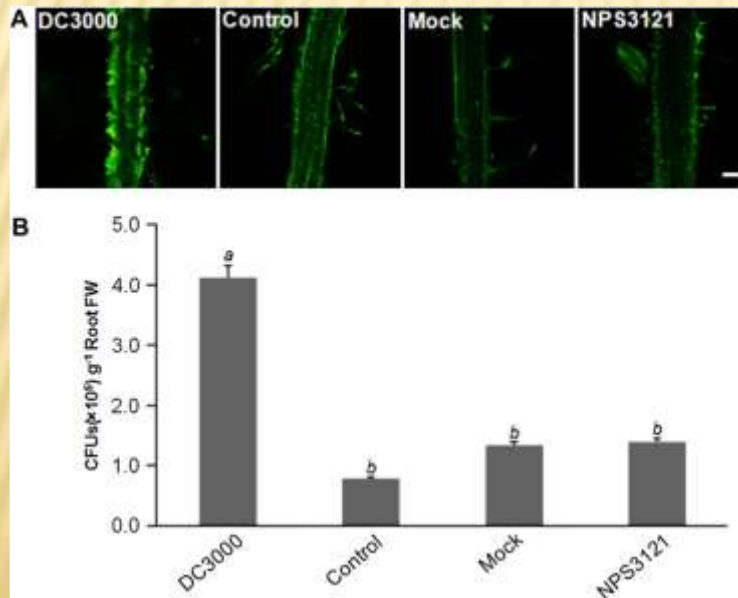


Viršžeminės augalo dalies kenkėjų (baltasparnių ar amarų) atakos arba lapų MO infekcijos pritraukia naudingų MO ir padidina augalų atsparumą patogenams

Viršžeminė augalo dalis komunikuoja su šaknų MO bendrijomis

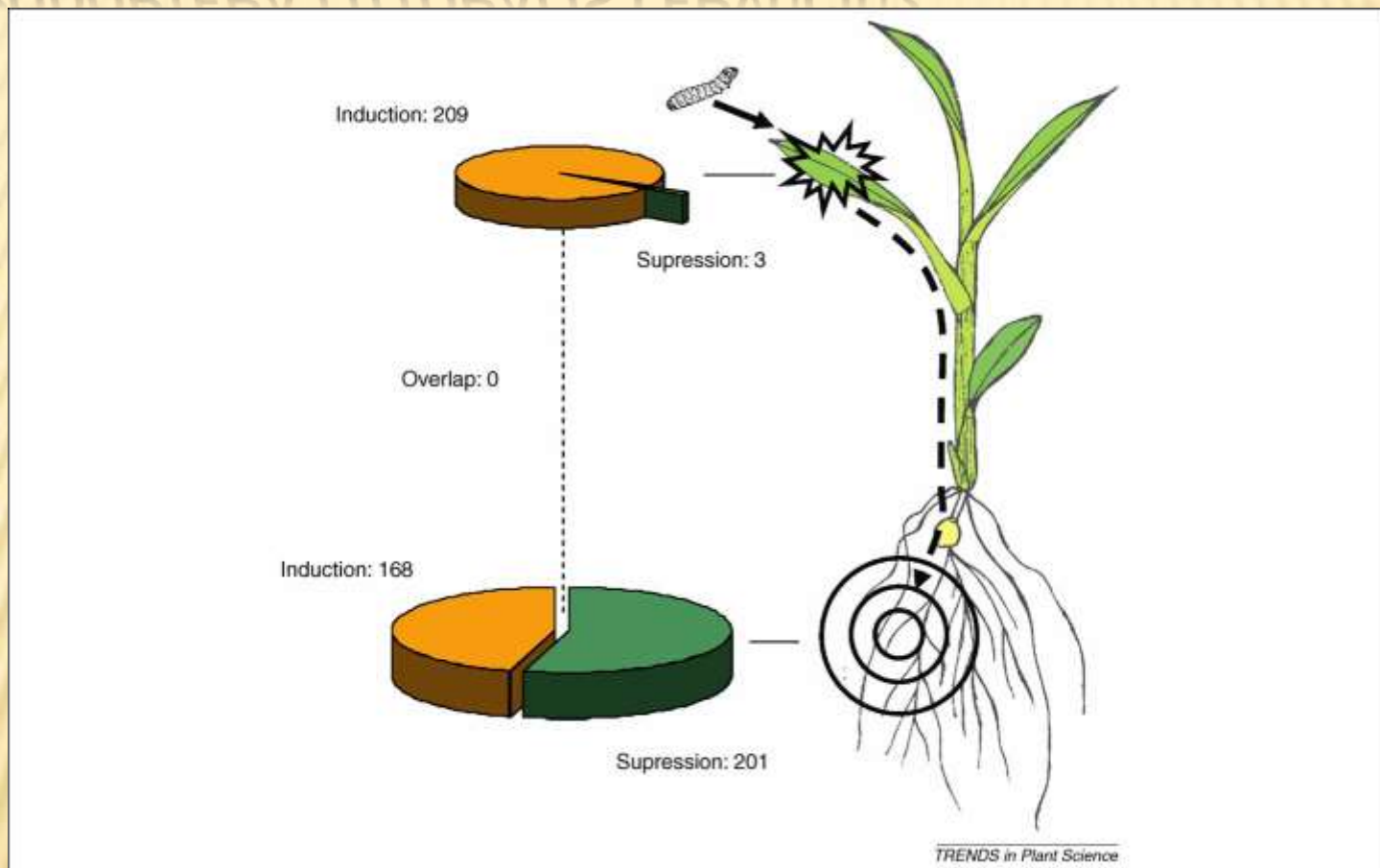
T. Rudrappa, K.J. Czymmek, P.W. Pare, H.P. Bais Root-Secreted Malic Acid Recruits Beneficial Soil Bacteria, *Plant Physiology*, 2008,148,1547 – 1556,

- ✗ Užkrėtus baltažiedį vairinį (*Arabidopsis thaliana*) lapų patogenu *Pseudomonas syringae* pv *tomato* (Pst DC3000), skaitinama malato nešiklio raiška ir didėja malato išskyrimas į rizosferą.
- ✗ Malatas rizosferoje pritraukia (chemotaksis) naudingas rizobakterijas *Bacillus subtilis* FB17 ir skatina jų plėvelės susidarymą ant šaknų.
- ✗ *Bacillus subtilis* FB17 didina *A.thaliana* atsparumą patogenams ir gamina antibiotikus prieš pseudomoną, kurie per šaknis patenka į lapus.



„Pagalbos šauksmas“ veiksmingas ir po žeme...

KIEK KUKURŪZŲ GENŲ >X2 KEIČIA RAIŠKĄ, ANT LAPŲ UŽDĖJUS 20 *SPODOPTERA LITTORALIS* LERVUČIŲ?



M. Erb, C. Lenk, J. Degenhardt, T C.J.Turlings. The underestimated role of roots in defense against leaf attackers. *TIPS*, 2009, 14, 653-659.

Tai tik įvykių grandinės pradžia. Užpulti ar užkrėsti augalai pradeda išskirti iš šaknų medžiagas, keičiančias rizobakterijų genų raišką.

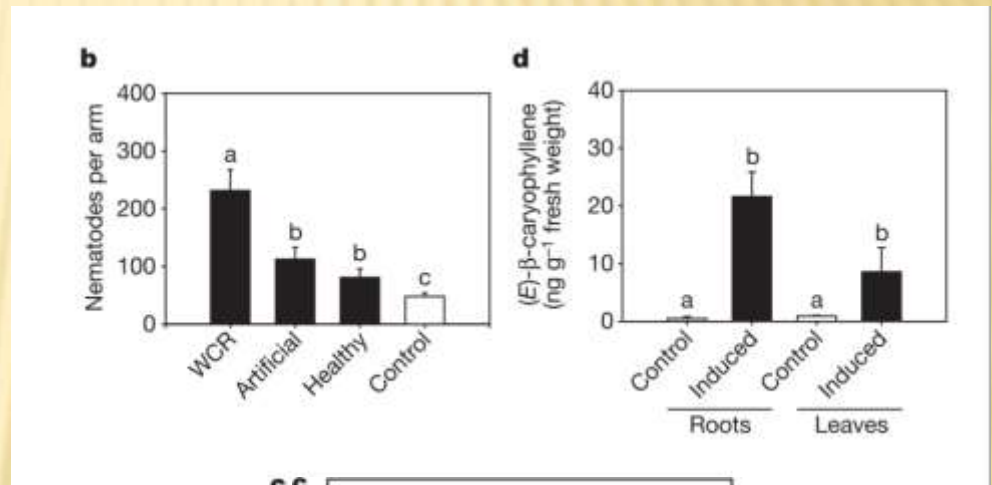
Šiaurės Amerikos kukurūzų kenkėjo *Diabrotica virgifera virgifera* lervos sukelia didžiulius derliaus nuostolius. Šiuo metu plinta Europoje. Tačiau europinės kukurūzų veislės išlaikė gynybinį mechanizmą, kurį amerikietiški kultivarai selekcijos metu prarado. Nature, 2005, 434 732-737.

Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots

Sergio Ramirez¹, Tobias G. Köllner¹, Jörg Degenhardt¹, Ivan Witzfeld¹, Stefan Toepfer¹, Ulrich Kuhlmann², Jonathan Gershenzon¹ & Ted C. J. Turlings¹



Ted CJ Turlings grupė nustatė, kad tik lervų infekuoto 10 d. kukurūzo daigo šaknys išskiria daug seskviterpeno (E)-β-kariofileno, kuris pritraukia entomofagines nematodas,



4 oflaktometrai, kurių 6 „rankovės“ pripildytos drėgno smėlio.

Trys rankovės „tuščios“, trys – su augalais.

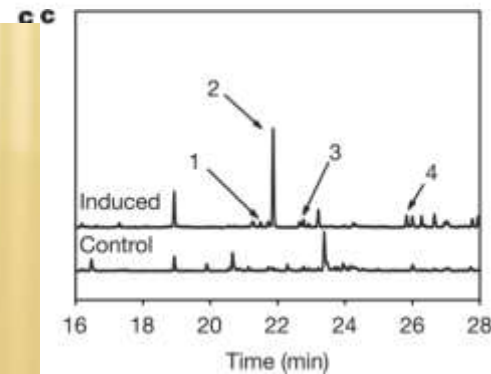
1 iš 3 augalų infekuotas 4 lervomis,

1 augalo šaknys sužeidžiamos žirkklėmis

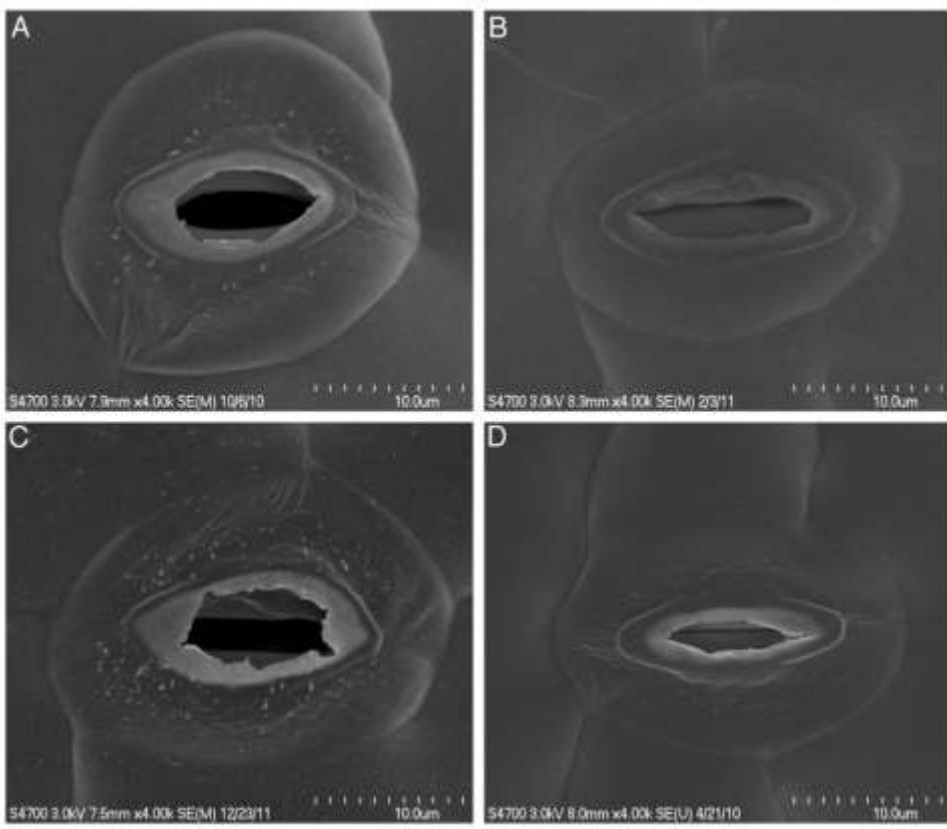
1 – augalas sveikas (kontrolinis);

Po 3 dienų į centrinę oflaktometro dalį įdedama

2000 nematodų *Heterorhabditis megidis*.



Požeminė augalų sąveika su rizobakterijomis keičia augalų viršžeminės dalies sąveiką su filobakterijomis ir fiziologinius vyksmus



A. Sveiko augalo žiotelė

B. Sveiko augalo, kurio šaknyse gyvena naudinga *B. subtilis* FB17, žiotelės labiau užsiveria

C. Augalo, kuriom lapai apkrėsti patogenine *PstDC3000*, žiotelė

D. C+FB šaknyse

A. S. Kumar and H. P. Bais. Wired to the roots. Impact of root-beneficial microbe interactions on aboveground plant physiology and protection. *Plant Signaling & Behavior* 7:12, 1598–1604, 2012;

POŽEMINĖ KOMUNIKACIJA:

Cheminė informacija: šaknų eskudatai veikia bakterijas, grybus, kitus augalus ir gyvūnus.

Augalai vieni su kitais kalbasi grybų internetu.

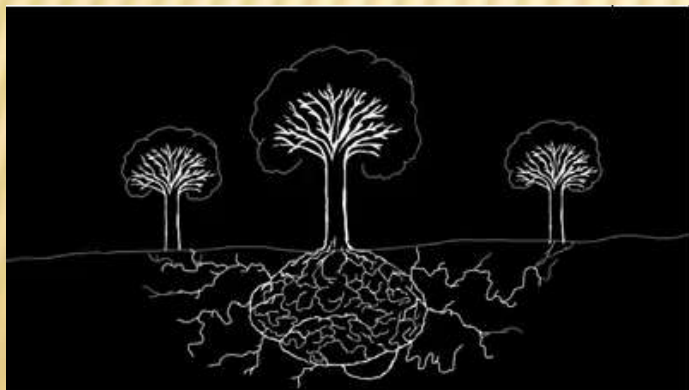
Po kojomis paslėpti informacijos greitkeliai, kuriais augalai kalbasi ir padeda vieni kitiems. Tai grybų hifai.

GRYBŲ INTERNETAS

"WOOD WIDE WEB," OR
„NATURAL EARTH INTERNET“



- ✗ Jungia daug įvairių rūšių nutolusių individų, užtikrina ne tik maisto "wood wide web" medžiagų, bet ir kitos informacijos perdavimą, bendravimą
- ✗ Gali būti panaudojamas „nusikaltimams“,



- Jau apie 1960 m. žinoma, kad grybai padeda augalams augti.
- Apie 90 proc. augalų su grybais sudaro abiem pusėms naudingą tinklą: mikorizę. Augalai grybams teikia sacharidus; Grybai augalams – vandenį ir mineralus (P, N)

Sąveika su grybais įjungia augalų imuninę sistemą (priming), nes sukelia gynybinių medžiagų sintezę ir išskyrimą. Tai didina augalų atsparumą ligoms.

1997 m. Suzanne Simard (Kanada) nustatė, kad Didžioji pocūgė ir popieržievis beržas perduoda vienas kitam organinius junginius grybų miceliu

<https://www.youtube.com/watch?v=breDQqrkikM>

Vėliau kiti mokslininkai įrodė, kad taip tarp medžių perduodamos N ir P medžiagos.

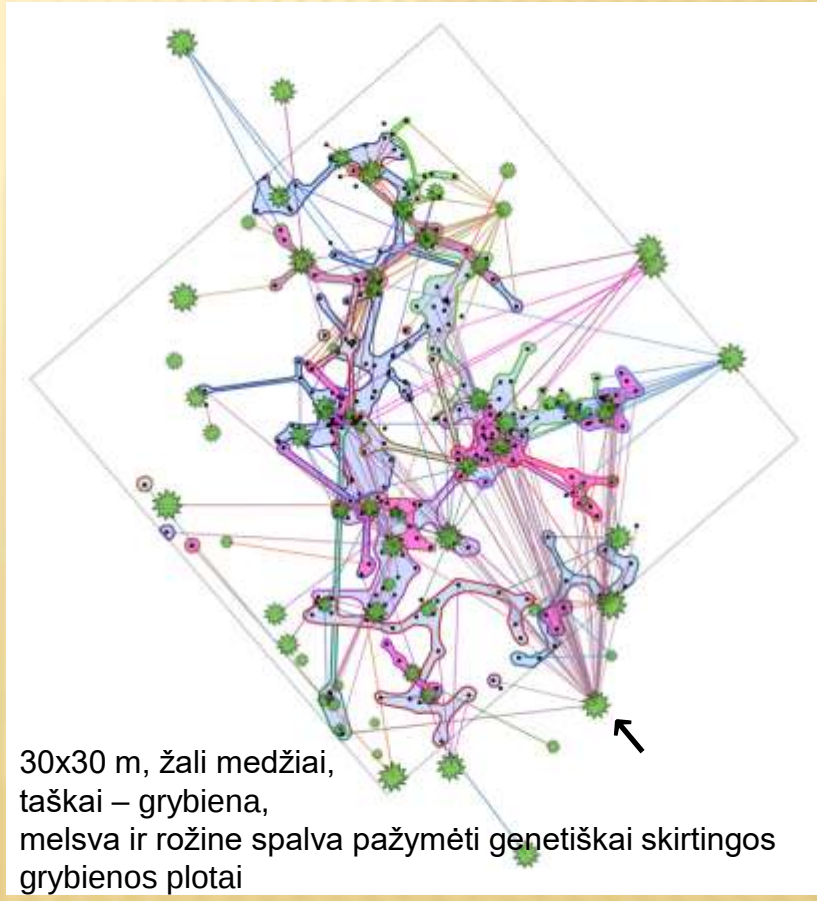
Simard: grybų tinklais didesni ir stipresni medžiai padeda augti jaunesniems, šešėlyje augantiems medžiams



Ji su doktorantais panaudojo izotopus tirti maisto medžiagų perdavimo srautams tarp medžių ir nustatė, kad grybų tinklas didina mažų medžių išlikimą, ypač esant sausrui (publik. 2010 m.)

Pocūgės padeda beržams rudenį ir pavasarį, kai jie neturi lapų.

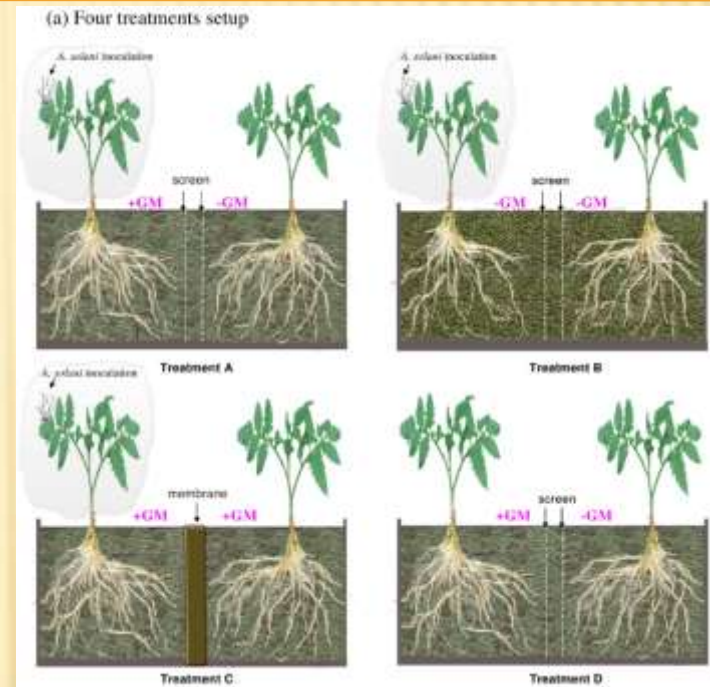
→Grybų tinklas mažina klimato pokyčių įtaką ekosistemai



30x30 m, žali medžiai, taškai – grybiuota, mėlyna ir rožine spalva pažymėti genetiškai skirtingos grybiuotos plotai

MICELIU PERDUODAMI INFEKCIJŲ PAVOJAUS SIGNALAI

- ✗ 2010 m. Ren Sen Zeng (Kinija) nustatė, kad pomidorai užpulti patogeninių grybų, išskiria į micelį medžiagas, perspėjančias kitus augalus ir padidinčias jų atsparumą infekcijai:
- ✗ Pomidorai buvo susodinti į puodus poromis taip, kad tik dalis jų galėjo sudaryti mikorizės kontaktus;
- ✗ Komunikacija oru buvo apribota, uždengus augalus orui nelaidžiais maišeliais;
- ✗ Vienas iš poros pomidorų buvo apkrėstas *Alternaria solani* grybeliu, sukeliančiu sausligę;
- ✗ Po 65 val. buvo užkrėsti prieš tai užkrėstų pomidorų porininkai;
- ✗ Mikorizės buvimas padidino šių pomidorų atsparumą infekcijai.



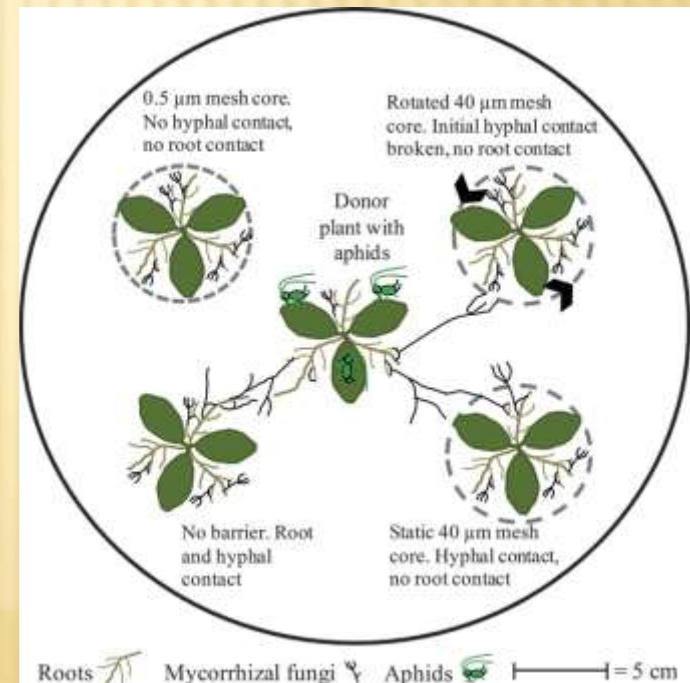
(b) Tomato plants with the above four treatments



MICELIU PERDUODAMI SIGNALAI APIE KENKĖJŲ PAVOJUS

2013 m. Z. Babikova, D. Johnson ir kt. (Škotija) paskelbė, kad pupos *Vicia faba* per mikorizės tinklą perduoda kaimyniniams augalams signalą apie amarų užpuolimą. Perspėtos pupos (tik sudariusios mikorizę) išskiria amarų repelentus ir amarų parazitoidų vilioklius

2014 m. Ren Sen Zeng (Kinija) publikavo, kad pomidorai užpulti drugelių *Spodoptera litura* lervų, išskiria į micelį medžiagas, perspėjančias kitus augalus ir padidinčias jų atsparumą drugelių vikšrams.



KIBERNETINIAI NUSIKALTIMAI



Maisto vogimas

Orchidėja Gerbenis (*Cephalanthera austiniiae*), tam tikros kitos orchidėjos visai neturi chlorofilo, todėl negali fotosintezuoti.

Jos „vagia“ maistą iš medžių per grybų hifus...



KIBERNETINIAI NUSIKALTIMAI

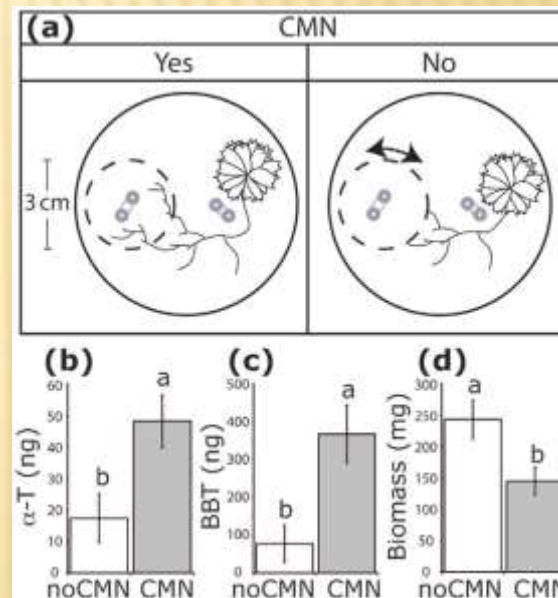
Alelopatija – augalai (akacijos, eukaliptai ir kt.) išskiria į aplinką chemines medžiagas, stabdančias kitų augalų augimą.

Alelotoksinų poveikį riboja tai, kad nedidelis jų kiekis turi būti paskleistas dideliame dirvožemio plote, jie greitai suardomi mikroorganizmų.

Alelotoksinų perdavimas grybų hifais ženkliai didina jų veiksmingumą



E. K. Barto et al, The Fungal Fast Lane: Common Mycorrhizal Networks Extend Bioactive Zones of Allelochemicals in Soils, Plos One, 2011, 6 (11), e27195



2011 m. K. Barto ir kt. nustatė, kad esant mikorizei su grybais, Smulkiojo serenčio *Tagetes tenuifolia* alelotoksinų tiofenų 5-(3-buten-1-inil)-2,29-bitienilo (BBT) ir α -tertienilo (α -T) poveikio sėjamosios salotos (*Lactucia sativa*) daigams nuotolis ženkliai didėja – jų koncentracijos esant mikorizei buvo 179% ir 278% didesnės, O salotų biomasė po 25 d. - 40% mažesnė

AKUSTINĖ AUGALŲ KOMUNIKACIJA:

nedaug straipsnių:

- ✗ R. M. Klein and P. C. Edsall. On the Reported Effects of Sound on the Growth of Plants *BioScience* Vol. 15, No. 2, Biotelemetry, 1965, pp. 125-126
- ✗ Jeong MJ, Shim CK, Lee JO, Kwon HB, Kim YH, Lee SK, Byun MO, Park SC (2004) Plant gene responses to frequency-specific sound signals. *Mol Breeding* 21:217–226. doi:10.1007/s11032-007-9122-x
- ✗ Telewski FW (2006) A unified hypothesis of mechanoperception in plants. *Am J Botany* 93:1466–1476. doi:10.3732/ajb.93.10.1466
- ✗ H. M. Appel, R. B. Cocroft Plants respond to leaf vibrations caused by insect herbivore chewing,. *Oecologia* (2014) 175:1257–1266
- ✗ Labai daug megėjiškų straipsnių

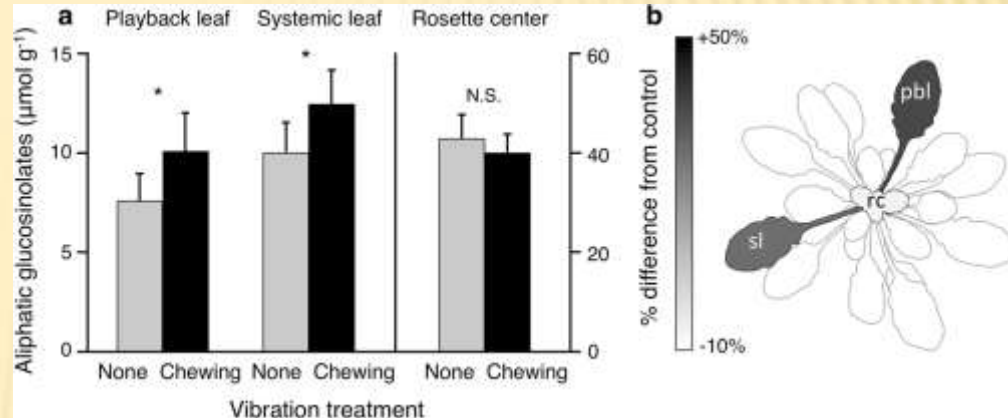
H. M. APPEL, R. B. COCROFT PLANTS RESPOND TO LEAF VIBRATIONS CAUSED BY INSECT HERBIVORE CHEWING. OECOLOGIA (2014) 175:1257–1266:



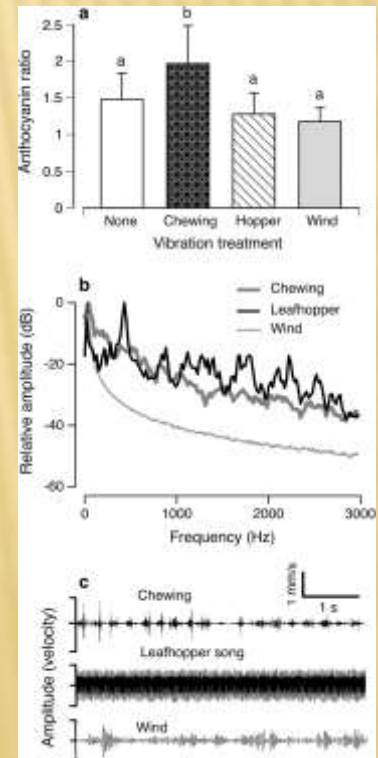
Baltažiedis vairenis
Arabidopsis thaliana



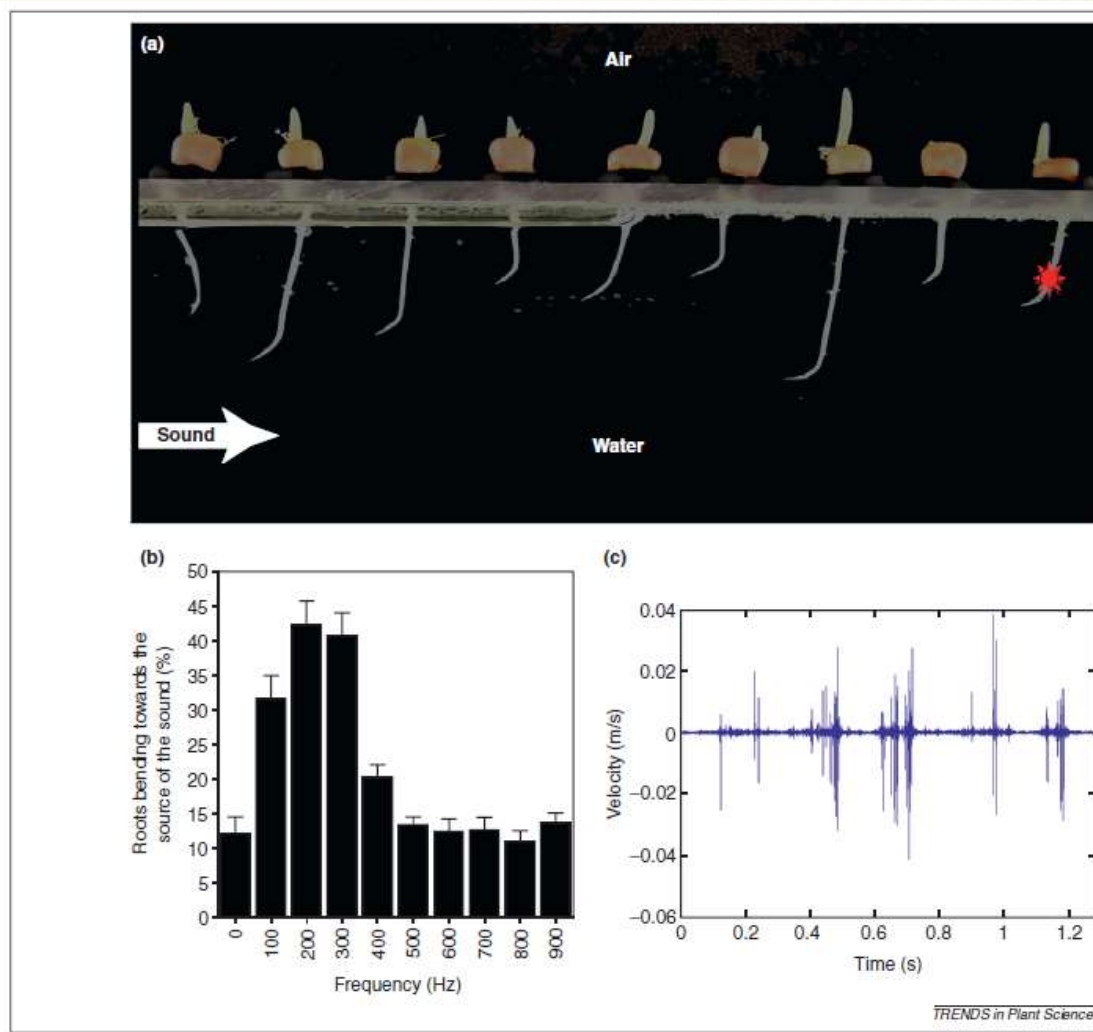
Ropinis baltukas
Pieris rapae



- ✗ Lazeriniu Doplerio vibrometru įrašė kramtančio lapus vikšro skleidžiamus garsus;
- ✗ Prisegė įrašo gpjezoelektrinius aktuatorius prie vieno iš *A. thaliana* lapų ir registravo atsaką į garsus (pbl - playback):
- ✗ Matavo žinomų apsauginių medžiagų (alifatinių ir indolilgliukozinoliatų, antocianinų), išskiriamų užpuolus vabzdžiams konc. pbl, sl ir rozetes lapuose.
- ✗ Lygino su kitų panašaus intensyvumo aplinkos garsų – vėjo, žiogo čirpimo įtaka.
- ✗ →Tik vikšro kramtymo garsai patikimai (kuo garsiau, tuo labiau) skatina apsauginių medžiagų sintezę (alifatinių gliukozinoliatų ir antocianinų) stipriausias poveikis pbl (+34proc.), tačiau stebimas ir kituose to paties amžiaus lapuose (+24 proc.).



- ✗ (a) Jaunų kukurūzų daigų šaknų viršūnėlės vandenyje linksta link garso sklaidimo šaltinio;
- ✗ (b) Polinkio kampas stipriausias, esant 200-300 Hz dažniui;
- ✗ (c) kukurūžų daigų šaknų skleidžiami garsai, užregistruoti lazeriniu Doplerio vibrometru: stipūs kiksėjimai (matuota raudona žvaigždute pažymėtoje vietoje).
- ✗ Mechanizmai nėra žinomi



AUGALŲ ELEKTRINIŲ SIGNALŲ TYRIMŲ ISTORIJA

- ✗ 1873 m. Burdon ir Sanderson aprašė elektrinio signalą po *Dionaea* lapo dirginimo (eksperimentus paskatino susirašinėjimas su Č. Darvinu);
- ✗ 1926 m. Bose užregistravo elektrinio impulso perdavimą paparčio laidžiaisiais audiniais;
- ✗ 1930 m. Umrath užrašė veikimo potencialą su mikroelektrodais, įterptais į *Nitella* ląsteles (gyvūnų ląstelėse tai padaryta 1932);
- ✗ 1950 m. Sibaoka *Mimosa pudica* registravo panašų elektrinio signalo plitimą, kaip gyvūnų nervuose.
- ✗ 1984 m. nustatyti (Schroeder, Hedrich ir Fernandez) augalų ląstelių jonų kanalai, labai panašūs į gyvūnų;
- ✗ 2006 m. augalų ląstelelėse nustatytas neurosiuntiklis acetilcholinai, signalo nešikliai, kalmodulinas, aktinas



Dar Sanderson (1873), Darvinas (1875) ir Bose (1926) postulavo nervinės sistemos analogo (proto-nervinės sistemos) buvimą augalų organizmuose.

2005-2008 m. eksperimentiškai nustatyta, kad augalų elektrinių signalų perdavimas yra vienas iš svarbių augalų atsako į aplinkos veiksnius mechanizmų.

KOKIAS FUNKCIJAS ATLIEKA AUGALŲ ELEKTRINIO SIGNALO PERDAVIMAS?

UŽTIKRINA **GREITĄ ATSAKĄ** Į IŠORINIUS SIGNALUS: ELEKTRINIS SIGNALAS PLINTA GREIČIAU IR DIDESNIU ATSTUMU NEI CHEMINIS:

APLINKOS SĄLYGŲ POKYČIAI

- × tamsos/šviesos ciklai;
- × temperatūros pokyčiai;
- × vandens prieinamumas;
- × prisilietimas;
- × hormonai.

STRESAS

- × Intensyvus šaltis ar karštis;
- × Mechaniniai pažeidimai;
- × Vabzdžiai (deda kiaušinėlius ar ėda augalą).

Elektrinis streso signalas greitai išplinta į tolimesnes augalo organizmo vietas ir užtikrina jose atsaką į galimus pavojus

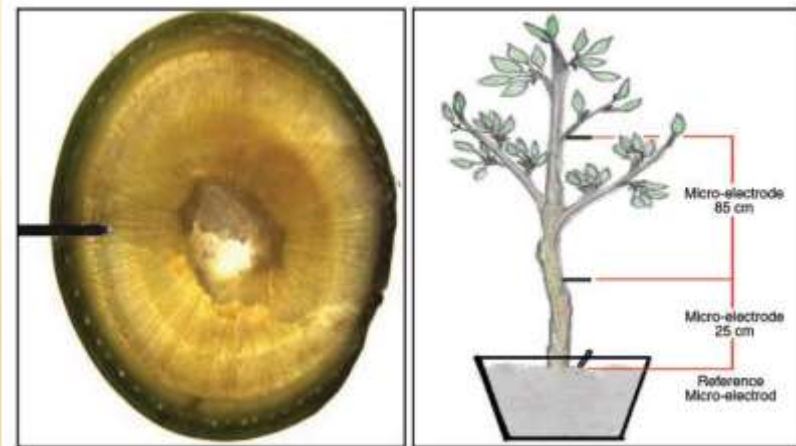
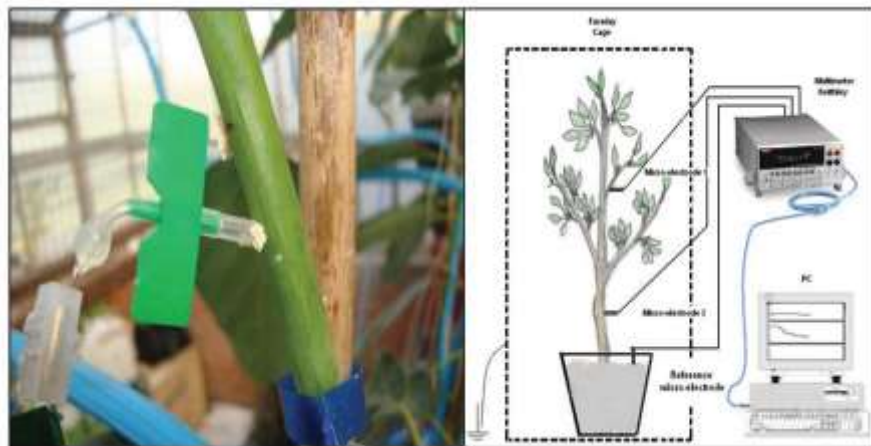
Elektriniai signalai per jutiklių sistemas informaciją apie aplinkos parametrus verčia biologine informacija

ELEKTRINIO SIGNALO FUNKCIJOS

Stimulus	Signalas	Augalas	Fiziologinis atsakas
Mechaninis	AP	<i>Dionaea</i>	Spastų užsivėrimas, virškinimo fermentų išskyrimas
Mechaninis	AP	<i>Drosera</i>	Čiupikliai apsupa vabzdį
Šaltis, mechaninis	AP	<i>Mimosa</i>	Valdomas lapų judėjimas
Elektrinis	AP	<i>Chara</i>	Stabdomas citoplazmos srovių judėjimas
Elektrinis	AP	<i>Conocephalum</i>	Skatinamas kvėpavimas
Apdulkinimas	AP	<i>Incarvillea, Hibiscus</i>	Skatinamas kvėpavimas
Pakartotinis drėkinimas	AP	<i>Zea</i>	Skatinami dujų mainai
Šaltis	AP	<i>Zea</i>	Slopinama floemos pernaša
Šaldymas, elektrinis	AP	<i>Luffa</i>	Slopinamas stiebo augimas ilgyn
Elektrinis Kaitinimas	AP VP	<i>Lycopersicon</i>	Indukuojama geno pin2 raiška
Kaitinimas	VP	<i>Vicia</i>	Skatinamas kvėpavimas
Kaitinimas	VP	<i>Solanum</i>	Indukuojama jasmono rūgšties sintezė ir pin2 raiška
Žaizda	VP	<i>Pisum</i>	Slopinama baltymų sintezė, susidaro polisomos
Kaitinimas	VP	<i>Mimosa, Populus</i>	Laikiniai sustoja fotosintezė

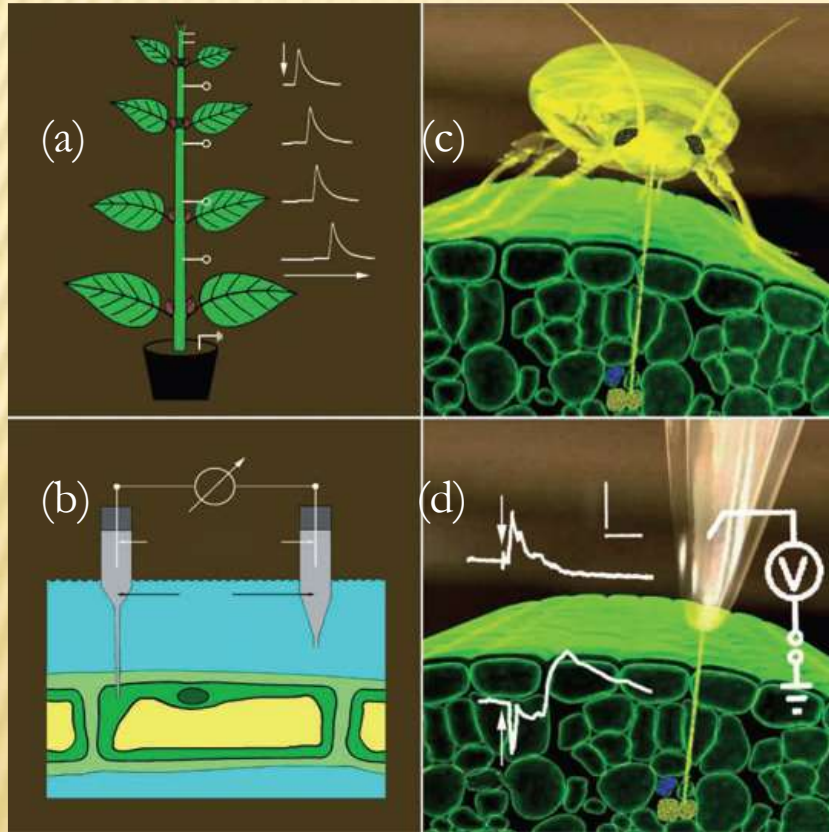
MATAVIMO METODAI (1)

P. OYARCE, L. GUROVICH. ELECTRICAL SIGNALS IN AVOCADO TREES. RESPONSES TO LIGHT AND WATER AVAILABILITY. PLANT SIGNALING & BEHAVIOR 5:1, 34-41; 2010.



MATAVIMO METODAI (2)

J. FROMM & S. LAUTNER. ELECTRICAL SIGNALS AND THEIR PHYSIOLOGICAL SIGNIFICANCE IN PLANTS. *PLANT, CELL AND ENVIRONMENT* (2007) 30, 249–257



- ✗ Elektrodais ląstelės išorėje (a);
- ✗ Įterpus vieną elektrodą į ląstelės vidų, kitą įtvirtinus išorėje (b);
- ✗ Floemos potencialas matuojamas, pritaikant amaro stiletą (c), į kurį įmontuotas elektrodas(d). Amaras pašalinamas lazeriu.

Greitus *Mimosa pudica*
judesius lemia AP
sklidimas po
mechaninio sudirginimo

https://www.ted.com/talks/greg_gage_electrical_experiments_with_plants_that_count_and_communicate

(a)



(b)



KOKIE MECHANIZMAI JĮ LEMIA

KUO JIE SKIRIASI NUO GYVŪNŲ ELEKTRINIO SIGNALO PERDAVIMO?



- ✗ Elektrinio signalo susidarymą ir plitimą lemia analogiškos membraninės sistemos, kaip ir gyvūnų organizmuose: įtampa valdomi jonų kanalai ir siurbliai:
- ✗ AP svarbūs K^+ , Ca^{2+} , Cl^- kanalai, VP – P tipo H^+ -ATPazė.
- ✗ Na^+ kanalai mažiau svarbūs nei gyvūnų organizmuose.
- ✗ Augalai neturi specializuotų šiai funkcijai ląstelių – neuronų. Elektrinis signalas plinta tarp ląstelių per plazmodezmas (AP), arba floemos audiniais (VP).
- ✗ Augalų elektrinio signalo perdavimas lėtesnis nei gyvūnų: augalų AP plitimo greitis 10-30 mm/sek., aštunkojo nervuose – 3 m/sek, žinduolių – 100 m/sek., tačiau *Aloe vera* karščio stresas sukėlė AP plitimą 67 m/sek greičiu refrakcijos laikotarpis augalų ilgesnis *Characeae* – 60-150 sek, 6-8 min. *Conocephalum*, 0,001-0,01 sek. žinduolių nervų.

Monica Gagliano, Michael Renton, Martial Depczynski, Stefano Mancuso

Experience teaches plants to learn faster and forget slower in environments where it matters, *Oecologia*, 2014, 175, 63-72



Monica Gagliano,
Centre for Evolutionary Biology
The University of Western Australia



Mimosa pudica

- ✗ Nuolat dirginama krintančių vandens lašų mimoza o tam tikro laiko nustoja reaguoti, jei tai nesukelia tikro pavojaus;
- ✗ Bandymas buvo atliktas su 56 augalais, ant kurių krito 60 lašų. Skirtingi augalai mokosi/įsimena nevienodai greitai: vieni nustojo užvėrinėti lašus jau 4-6 lašų.
- ✗ Pripratinus augalą, toks poveikis išlieka po mėnesio.

2005 m. Florencijoje įvyko pirmasis Augalų Neurobiologijos draugijos suvažiavimas;



Eric D. Brenner, Rainer Stahlberg, Stefano Mancuso, Jorge Vivanco, Frantisek Baluska and Elizabeth Van Volkenburgh.

Plant neurobiology: an integrated view of plant signaling

TRENDS in Plant Science Vol.11 No.8 , 2006, 413-419

Augalai geba jausti ir taikliai atsakyti į įvairius aplinkos veiksnius (turi 15-20 juslių): šviesą, žemės trauką, vandenį, temperatūrą, divožemio struktūrą, maisto medžiagas, nuodus, mikroorganizmus, žolėdžius, cheminius kitų augalų signalus.

Turi egzistuoti augalų informacijos priėmimo ir apdorojimo sistema, kuri integruoja duomenis ir koordinuoja augalų elgsenos atsaką. Cheminio ir elektrinio signalo sistemos yra nustatytos ir jos homologiškos gyvūnų nervų sistemoms. Nustatyti net tokia patys neurosiuntikliai – serotoninas, dopaminas, glutamatas...

Amedeo Alpi, Nikolaus Amrhein, Adam Bertl, Michael R. Blatt, Eduardo Blumwald, Felice Cervone, Jack Dainty, Maria Ida De Michelis, Emanuel Epstein, Arthur W. Galston, Mary Helen M. Goldsmith, Chris Hawes, Rudiger Hell, Alistair Hetherington, Herman Hofte, Gerd Juergens, Chris J. Leaver, Anna Moroni, Angus Murphy, Karl Oparka, Pierdomenico Perata, Hartmut Quader, Thomas Rausch, Christophe Ritzenthaler, Alberto Rivetta, David G. Robinson, Dale Sanders, Ben Scheres, Karin Schumacher, Herve' Sentenac, Clifford L. Slayman, Carlo Soave, Chris Somerville, Lincoln Taiz, Gerhard Thiel and Richard Wagner

Plant neurobiology: no brain, no gain?

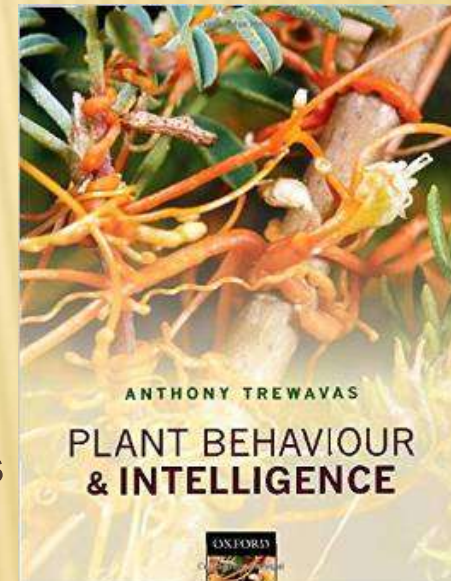
Brainless mind

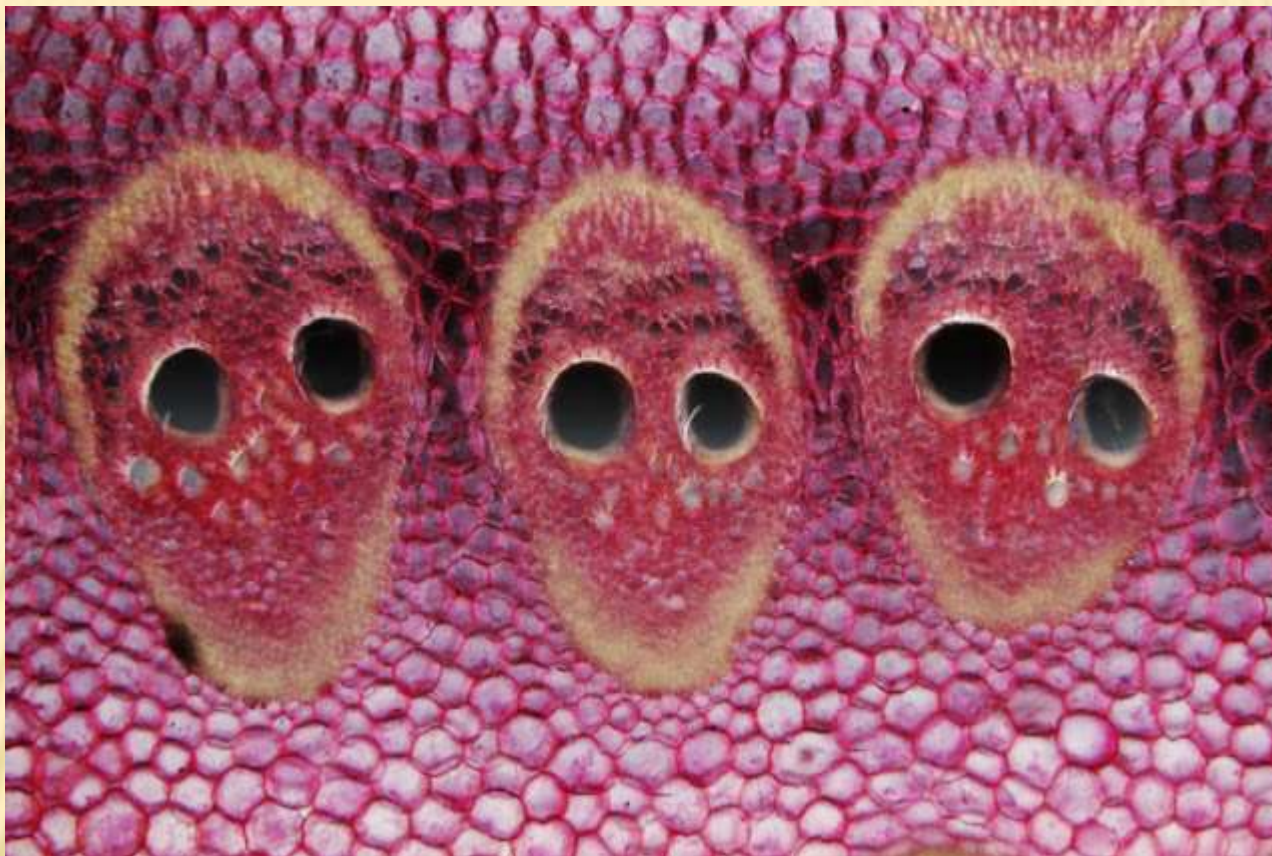
TRENDS in Plant Science, 2007, Vol.12 No.4

“What long-term scientific benefits will the plant science research community gain from the concept of ‘plant neurobiology?’”, which they believe is ‘...based on superficial analogies and questionable extrapolations...’ such as nerves, brain synapses, intelligent responses being expatriated from the field of animal neurobiology to explain some of the complex behavior of plants.“

IŠVADOS

- ✗ Augalų elgsenai pažinti buvo perkeliama gyvūnų elgsenos pažinimo schema, grindžiamos analogija, todėl jų elgsenos sudėtingumas ilgai liko neįvertintas;
- ✗ Augalinių organizmų vieta ir funkcijos ekosistemose, informacijos perdavimo struktūros ir elgsenos ypatumai labai skiriasi nuo gyvūnų;
- ✗ Augalai labai aktyviai bendrauja su aplinka ir daro jai įtaką (ją keičia): renka ir perduoda (skleidžia) informaciją, chemine kalba komunikuoja su kitais augalais ir visų kitų karalijų organizmais, kryptingai juda, turi didžiulę įvairovę veiksmingų gynybinių mechanizmų;
- ✗ Augalai jautrūs, jų elektrinius impulsus perduoda floema, per kelias sekundes po streso ląstelių viduje didėja Ca^{2+} koncentracija, generuojami kiti atsako signalai;
- ✗ Augalai yra protingi: jie sprendžia problemas. Yra teiginių, kad jie turi atmintį ir gali mokytis;
- ✗ Protas be smegenų (Brainless mind), augalų neurobiologija – tai mitas ar jau tikrovė?





Ačiū už dėmesį

Į jus žiūri kokoso palmės stiebelio ksilemos „akys“

Dr. David Maitland Feltwell, Norfolk, United Kingdom; Specimen: Cocoa nut palm (*Cocos comosa*) stem with xylem vessel "eyes" in vascular bundle "faces." Technique: Differential interference contrast.