

ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΕΩΝ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ

ΟΙ ΛΕΙΤΟΥΡΓΙΕΣ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ ΚΑΤΩ ΑΠΟ ΑΝΤΙΣΤΑΣΕΙΣ ΣΥΝΘΗΚΕΣ ΤΟΥ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ

Απαγορεύεται η αναδημοσίευση, η αναπαραγωγή, ολική, μερική ή περιληπτική, ή η απόδοση κατά παράφραση ή διασκευή του περιεχομένου του βιβλίου με οποιονδήποτε τρόπο, μηχανικό, ηλεκτρονικό, ηλεκτρονικό, φωτοτυπικό, ηχογράφησης ή άλλο, χωρίς προηγούμενη γραπτή άδεια του εκδότη.

Νόμος 2121/1993 και κανόνες του Διεθνούς Δικαίου που ισχύουν στην Ελλάδα.

Σε περίπτωση που θέλετε να χρησιμοποιήσετε κάποιο τμήμα του συγγράμματος παρακαλούμε επικοινωνήστε με τις Εκδόσεις Έμβρυο ή με τους συγγραφείς. Η μη εξουσιοδοτημένη χρήση τμήματος του παρόντος διώκεται ποινικά.



© Εκδόσεις EMBRYO, Γ. Καραμπουρνιώτης, Γ. Λιακόπουλος, Δ. Νικολόπουλος, 2012

ISBN 978-960-8002-63-0

ΕΚΔΟΣΕΙΣ EMBRYO

Ιερά Οδός 286, 122 43 Αιγάλεω

Τηλ./Φαξ: 210-5315012

E-mail: info@embryopub.gr

[http://: www.embryopub.gr](http://www.embryopub.gr)

[Facebook.com/Εκδόσεις Έμβρυο](https://www.facebook.com/Εκδόσεις-Έμβρυο)

Twitter: [@EmbryoBooks](https://twitter.com/EmbryoBooks)

ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΕΩΝ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ

οι λειτουργίες των φυτών κάτω από αντίξοες συνθήκες του περιβάλλοντος

Γεώργιος Α. Καραμπουρνιώτης

Γεώργιος Λιακόπουλος

Δημοσθένης Νικολόπουλος

Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών

Περιεχόμενα

Πρόλογος	13
ΕΝΟΤΗΤΑ Ια: ΑΒΙΟΤΙΚΟΙ (ΜΗ ΑΝΘΡΩΠΟΓΕΝΕΙΣ) ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ	
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1: ΕΙΣΑΓΩΓΗ	
1.1. Τα φυτά διαθέτουν περισσότερες της μιας στρατηγικές ώστε να αντιμετωπίζουν παράγοντες καταπόνησης στο περιβάλλον τους	19
1.2. Η προσαρμογή και ο εγκλιματισμός αποτελούν μηχανισμούς αντιμετώπισης των καταπονήσεων	22
1.3. Η αντιμετώπιση ενός παράγοντα καταπόνησης προϋποθέτει την αντίληψη ενός ερεθίσματος και τη διαβίβαση του σήματος ώστε να συμβούν οι απαραίτητες μεταβολικές τροποποιήσεις ή/και να εκφραστούν τα κατάλληλα γονίδια	24
1.4. Οι επιπτώσεις της καταπόνησης μπορούν να διαγνωστούν μέσω της καταγραφής ορισμένων δυσλειτουργιών	25
1.5. Η ανάπτυξη μηχανισμών προστασίας/άμυνας έναντι των καταπονήσεων απαιτεί την δαπάνη ενέργειας	26
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2: ΥΔΑΤΙΚΗ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗ	
2.1. Η διαθεσιμότητα του νερού στο περιβάλλον επηρεάζει την ανάπτυξη και την επιβίωση των φυτικών οργανισμών	29
2.2. Η ξηρασία προκαλεί μεταβολές στο εδαφικό περιβάλλον και στη ριζόσφαιρα	30
2.3. Η υδατική καταπόνηση προκαλεί σοβαρές διαταραχές σε μορφολογικό, φυσιολογικό και μοριακό επίπεδο	32
2.3.1. Μειώνεται η πρόσφυση της ρίζας στα σωματίδια του εδάφους	32
2.3.2. Αυξάνονται οι αντιστάσεις στη ροή του νερού	32
2.3.3. Παρεμποδίζονται οι κυτταρικές διαιρέσεις και η διάταση των κυτάρων αλλά υπό συνθήκες ήπιας καταπόνησης τα αναπτυσσόμενα κύτταρα τελικά εγκλιματίζονται	33
2.3.4. Επηρεάζεται η δομή και λειτουργία των μεμβρανών και των ενζύμων	34
2.3.5. Παρεμποδίζεται η φωτοσυνθετική λειτουργία	34
2.4. Τα φυτά διαθέτουν τρεις κυρίως στρατηγικές ώστε να αντιμετωπίζουν την υδατική καταπόνηση	35
2.4.1. Διαφυγή	35
2.4.2. Αποφυγή	36
2.4.2.1. Αποφυγή με οικονομία νερού	37
2.4.2.2. Αποφυγή με κατανάλωση νερού	38
2.4.3. Ανθεκτικότητα	38
2.5. Ο εγκλιματισμός στη υδατική καταπόνηση περιλαμβάνει επίκτητες τροποποιήσεις δομών και λειτουργιών	41
2.5.1. Ο βραχυπρόθεσμος εγκλιματισμός περιλαμβάνει μορφολογικές και φυσιολογικές τροποποιήσεις στα υπάρχοντα όργανα	42
2.5.1.1. Περιορίζεται η επιφάνεια των αναπτυσσόμενων φύλλων	42
2.5.1.2. Μέσω κατάλληλων κινήσεων τροποποιείται το θερμικό ισοζύγιο του ελάσματος ώστε να αποφευχθεί η υπερθέρμανσή του	43
2.5.1.3. Το αμψισικό οξύ προκαλεί κλείσιμο των στομάτων σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης	44
2.5.1.4. Ρυθμίζεται η δραστηριότητα των υδατοπορινών και άλλων ενζύμων	45
2.5.1.5. Περιορίζονται οι εμβολές	45
2.5.1.6. Ενεργοποιούνται αντιοξειδωτικοί μηχανισμοί	45
2.5.1.7. Η υδατική καταπόνηση επάγει τον μεταβολισμό τύπου Crassulaceae σε ορισμένα φυτά	45
2.5.2. Ο μακροπρόθεσμος εγκλιματισμός αφορά στη κατασκευή νέων οργάνων που ανταποκρίνονται στις συνθήκες υδατικής καταπόνησης	47
2.5.2.1. Αποβάλλονται τα γηραιότερα φύλλα, ώστε να περιοριστεί η διαπνέουσα επιφάνεια	47
2.5.2.2. Η δομή και η λειτουργία των νέων φύλλων που εκπτύσσονται ανταποκρίνονται καλύτερα στις νέες δυσμενείς συνθήκες παροχής νερού	47
2.5.2.3. Μεταβάλλεται ο λόγος υπεργείου/υπογείου τμήματος του φυτού	48
2.6. Τόσο ο βραχυπρόθεσμος, όσο και ο μακροπρόθεσμος εγκλιματισμός περιλαμβάνει δραματικές μεταβολές στην έκφραση γονιδίων	49

Φυσιολογία Καταπόνησεων των Φυτών

2.7. Η ανάκτηση της κανονικής βιολογικής δραστηριότητας μετά από υδατική καταπόνηση παίρνει χρόνο	50
2.8. Τα φυτικά είδη μπορούν να ομαδοποιηθούν ανάλογα με τις απαιτήσεις τους σε νερό	51
Ένθετο 2.1. Υπολογισμός παραμέτρων οι οποίες δίδουν ένα μέτρο της υδατικής κατάστασης φυτικών ιστών και οργάνων	52
Ένθετο 2.2. Χαρακτηριστικές παράμετροι μέσω των οποίων εκφράζονται ορισμένα χαρακτηριστικά των φύλλων	54
Ένθετο 2.3. Μελέτη φωτοσυνθετικών και υδατικών παραμέτρων των φύλλων υπό την επίδραση έλλειψης νερού	54
Ένθετο 2.4. Συσσώρευση προλίνης σε απόπιστα φυτά κριθαριού	56

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3: ΑΛΑΤΟΤΗΤΑ

3.1. Η αλατότητα παρουσιάζεται σε εκτεταμένες περιοχές του πλανήτη	59
3.2. Η αλατότητα επιφέρει υποβάθμιση του εδάφους, οσμωτική καταπόνηση, ιοντική καταπόνηση και τοξικότητα στους φυτικούς οργανισμούς	59
3.3. Η αντίληψη της αλατότητας και η διαβίβαση σήματος πραγματοποιείται μέσω εξειδικευμένων πρωτεϊνών	62
3.4. Η καταπόνηση αλατότητας αντιμετωπίζεται μέσω κυρίως δύο στρατηγικών	63
3.4.1. Η στρατηγική της διαφυγής	63
3.4.2. Η στρατηγική της αποφυγής	64
3.4.3. Η στρατηγική της ανθεκτικότητας	66
3.5. Ο εγκλιματισμός στην αλατότητα περιλαμβάνει επίκτητες τροποποιήσεις δομών και λειτουργιών	68
Ένθετο 3.1. Προσδιορισμός παραμέτρων που σχετίζονται με την αλατότητα	69
Ένθετο 3.2. Επίδραση της αλατότητας στη βλάστηση των σπερμάτων	69
Ένθετο 3.3. Αλατότητα και Παχυμορφισμός των φύλλων	71

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 4: ΑΚΡΑΙΕΣ ΘΕΡΜΟΚΡΑΣΙΕΣ

4.1. Η ανάπτυξη των φυτικών οργανισμών περιορίζεται από ανώτερα και κατώτερα όρια θερμοκρασίας του περιβάλλοντος	75
4.2. Η αντίληψη των θερμοκρασιακών διαταραχών συμβαίνει μέσω περισσότερων του ενός αισθητήρων	77
4.3. Το ψύχος αποτελεί παράγοντα καταπόνησης για μεσόφιλους και θερμοφίλους φυτικούς οργανισμούς	79
4.4. Οι ακραίες θερμοκρασίες κάτω των 0°C αποτελούν παράγοντα καταπόνησης για όλους τους φυτικούς οργανισμούς	80
4.4.1. Η επικράτηση θερμοκρασιών παγετού επιφέρει φυσιολογικές βλάβες ανάλογες μιας έντονης έλλειψης νερού, ενώ ο σχηματισμός πάγου στα κύτταρα έχει καταστροφικές συνέπειες	80
4.4.2. Θερμική ανάλυση: ένα χρήσιμο εργαλείο	82
4.5. Τα φυτά αντιμετωπίζουν τις δυσμενείς συνθήκες ακραίων χαμηλών θερμοκρασιών μέσω τριών στρατηγικών	83
4.5.1. Διαφυγή	83
4.5.2. Αποφυγή	83
4.5.3. Ανθεκτικότητα	84
4.6. Η σκληραγώγηση επιφέρει αλλαγές που έχουν ως αποτέλεσμα την εμφάνιση ανθεκτικότητας	85
4.6.1. Μεταβολές στην αρχιτεκτονική των κυττάρων	85
4.6.2. Σταθεροποίηση των μεμβρανών	86
4.6.3. Εκτεταμένες μεταβολικές αλλαγές	87
4.6.4. Σύνθεση εξειδικευμένων πρωτεϊνών καταπόνησης	87
4.6.5. Μεταβολές στην έκφραση των γονιδίων	88
4.7. Οι υψηλές θερμοκρασίες του περιβάλλοντος αποτελούν έναν σημαντικό παράγοντα καταπόνησης των φυτικών οργανισμών	88
4.8. Η επικράτηση υψηλών θερμοκρασιών στο περιβάλλον αντιμετωπίζεται μέσω τριών στρατηγικών από πλευράς φυτικών οργανισμών	92
4.8.1. Διαφυγή	92
4.8.2. Αποφυγή	92
4.8.3. Ανθεκτικότητα	92
Ένθετο 4.1. Οι οπτικές ιδιότητες των φύλλων επηρεάζουν την κατανομή της ακτινοβολίας στο εσωτερικό τους και το θερμικό τους ισοζύγιο	96

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 5: ΑΚΤΙΝΟΒΟΛΙΑ

5.1. Οι επίδραση της ακτινοβολίας στους φυτικούς οργανισμούς εξαρτάται από το μήκος κύματος των φωτονίων	99
5.2. Η υπερβολική αλλά και η ανεπαρκής παροχή ενέργειας με τη μορφή ακτινοβολίας συνιστούν παράγοντες καταπόνησης	101

5.3. Οι ανεπαρκείς εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας αποτελούν παράγοντα καταπόνησης	102
5.3.1. Αποφυγή-διαφυγή	102
5.3.2. Ανθεκτικότητα	102
5.4. Οι υψηλές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας αποτελούν παράγοντα καταπόνησης	104
5.4.1. Τα φυτά αξιοποιούν μόνο ένα μικρό ποσοστό της ενέργειας της ακτινοβολίας πλήρους έντασης	104
5.4.2. 'Παίζοντας με τη φωτιά': οι υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας προκαλούν φωτοπαρεμπόδιση	105
5.4.3. Η φωτοπαρεμπόδιση οφείλεται στην υπερτροφοδότηση της φωτοσυνθετικής συσκευής με ενέργεια και στην ανεπάρκεια των βιοχημικών μηχανισμών να χρησιμοποιήσουν το σύνολο του παραγόμενου φωτοχημικού έργου	108
5.4.4. Ένας συνδυασμός χαρακτηριστικών αποφυγής και ανθεκτικότητας αποτρέπει την εμφάνιση φωτοπαρεμπόδισης	110
5.4.4.1. Μηχανισμοί μη-φωτοχημικής απόσβεσης της πλεονάζουσας ενέργειας – Ο κύκλος των ξανθοφυλλών	112
5.4.4.2. Φωτοχημικοί μηχανισμοί απόσβεσης της πλεονάζουσας ενέργειας– Φωτοαναπνοή και κύκλος νερού-νερού	113
5.5. Ο εγκλιματισμός σε υψηλές ή χαμηλές εντάσεις ακτινοβολίας περιλαμβάνει επίκτητες τροποποιήσεις δομών και λειτουργιών	114
5.6. Η κατάλληλη προσαρμογή ή/και ο εγκλιματισμός σε ακραία φωτεινά καθεστώτα έχουν ως αποτέλεσμα την εμφάνιση δραματικών λειτουργικών διαφορών μεταξύ φύλλων σκιάς και φωτός	114
5.7. Η υπεριώδης ακτινοβολία (UV) η οποία προσπίπτει στην επιφάνεια του πλανήτη αποτελεί παράγοντα καταπόνησης	116
5.8. Αυξημένα επίπεδα UV-B ακτινοβολίας μπορεί να προκαλέσουν σημαντικές φυσιολογικές βλάβες σε ευαίσθητα φυτά	117
5.9. Ορισμένα μορφολογικοί, ανατομικοί και φυσιολογικοί μηχανισμοί αναλαμβάνουν την προστασία των ιστών έναντι της UV ακτινοβολίας	118
Ένθετο 5.1. Ανατομικά και φυσιολογικά χαρακτηριστικά φύλλων σκιάς και φύλλων φωτός	120
Ένθετο 5.2. Μέθοδοι προσδιορισμού της συγκέντρωσης των χλωροφυλλών στους φωτοσυνθετικούς ιστούς	121
Ένθετο 5.3. Φάσματα απορρόφησης - φάσματα δράσης	123
Ένθετο 5.4. Εκτίμηση φωτοχημικών παραμέτρων του PSII μέσω του φθορισμού της χλωροφύλλης	124
A. Η καμπύλη Kautsky της κινητικής επαγωγής του φθορισμού	124
B. Η τεχνολογική εξέλιξη οδήγησε στη φθορισμομετρία τύπου PAM, μέσω της οποίας μελετώνται φωτιζόμενα δείγματα	126
Γ. Φθορισμομετρία σε δύο διαστάσεις: τεχνικές απεικονιστικής φθορισμομετρίας (imaging PAM)	130

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 6: ΑΝΕΠΑΡΚΕΙΑ ΟΞΥΓΟΝΟΥ

6.1. Η πλήρωση της αέριας φάσης του εδάφους με νερό δημιουργεί συνθήκες ανεπάρκειας οξυγόνου στις ρίζες	133
6.2. Η ανεπάρκεια ή πλήρης έλλειψη οξυγόνου προκαλεί σημαντικές μεταβολικές δυσλειτουργίες και αντίξοες συνθήκες στο έδαφος	134
6.2.1. Σε αναερόβιες συνθήκες η παραγωγή ATP περιορίζεται δραματικά	134
6.2.2. Η οξίνιση του κυτταροπλάσματος αποτελεί σημαντική μεταβολική παρενέργεια	135
6.2.3. Διαμορφώνονται τοξικές συνθήκες στο έδαφος	137
6.2.4. Παρατηρούνται δυσλειτουργίες στο υπέργειο τμήμα	137
6.3. Αντίληψη και διαβίβαση σήματος	138
6.4. Τα φυτά αντιμετωπίζουν την ανεπάρκεια οξυγόνου στο έδαφος μέσω τριών στρατηγικών	139
6.4.1. Διαφυγή	139
6.4.2. Αποφυγή	139
6.4.2.1. Ορισμένες μορφολογικές διαφοροποιήσεις της ρίζας συνδράμουν στη στρατηγική της αποφυγής ...	140
6.4.2.2. Ορισμένες ανατομικές διαφοροποιήσεις ιστών και οργάνων παίζουν καθοριστικό ρόλο στην επιτυχία της στρατηγικής της αποφυγής	140
6.4.2.3. Ορισμένοι βιοχημικοί μηχανισμοί συμβάλλουν στην αντιμετώπιση της καταπόνησης	143
6.4.3. Ανθεκτικότητα	144
Ένθετο 6.1. Σχηματισμός αερεγχύματος στις ρίζες του καλαμποκιού και δραστηριότητα αλκοολικής αφυδρογονάσης σε συνθήκες ανεπάρκειας οξυγόνου	146

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 7: ΜΗΧΑΝΙΚΗ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗ

7.1. Τα φυτά στο φυσικό τους περιβάλλον εκτίθενται συνεχώς σε μηχανικές καταπονήσεις	149
7.2. Ο άνεμος αποτελεί έναν σημαντικό παράγοντα που επηρεάζει τις λειτουργίες των φυτών	150
7.3. Ο μηχανισμός αντίληψης των μηχανικών ερεθισμάτων περιλαμβάνει αλληλεπιδράσεις κυτταρικού τοιχώματος και πλασματικής μεμβράνης	152

Φυσιολογία Καταπονήσεων των Φυτών

7.4. Τα μηχανικά ερεθίσματα έχουν δραματικές συνέπειες στο αναπτυξιακό πρότυπο των φυτών	153
7.5. Οι τραυματισμοί, αποτελούν μια ιδιόμορφη κατάσταση μηχανικής καταπόνησης και αντιμετωπίζονται μέσω ορισμένων μηχανισμών	155
7.5.1. Σφράγισμα κατεστραμμένων ηθμοσωλήνων	155
7.5.2. Αναπλήρωση κατεστραμμένων αγγείων	156
7.5.3. Οξειδωτική έκρηξη	156
7.5.4. Μετάδοση μηνυμάτων	156
7.5.5. Παραγωγή αιθυλενίου και τραυματίνης	157
7.5.6. Τραυματική αναπνοή	157

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 8: ΟΞΕΙΔΩΤΙΚΗ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗ

8.1. Η δημιουργία ενεργών μορφών οξυγόνου στα φυτικά κύτταρα είναι στενά συνυφασμένη με κύρια μεταβολικά γεγονότα	161
8.2. Οι ενεργές μορφές οξυγόνου προκαλούν μεταβολικές παρενέργειες	162
8.3. Ορισμένοι βιοχημικοί και μη μηχανισμοί ευθύνονται για το σχηματισμό των ROS	162
8.4. Την εξουδετέρωση των ROS έχουν αναλάβει ορισμένοι βιοχημικοί μηχανισμοί	164
8.5. Η εμφάνιση έντονων οξειδωτικών ζημιών στα κύτταρα συνήθως οφείλεται σε ένα ιδιόμορφο συνεργισμό μεταξύ εξωτερικών παραγόντων καταπόνησης και οξειδωτικής καταπόνησης	165
8.6. Μέσω της εξέλιξης οι ενεργές μορφές οξυγόνου αξιοποιήθηκαν και προς όφελος των φυτικών οργανισμών	167
8.7. Πολύπλοκα δίκτυα διαβίβασης σήματος και η εμπλοκή των ROS: Η περίπτωση του χλωροπλάστη	168

ΕΝΟΤΗΤΑ ΙΒ: ΑΒΙΟΤΙΚΟΙ (ΑΝΘΡΩΠΟΓΕΝΕΙΣ) ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 9: ΒΑΡΕΑ ΜΕΤΑΛΛΑ

9.1. Η είσοδος βαρέων μετάλλων στο κύτταρο προκαλεί σοβαρές μεταβολικές παρενέργειες και επηρεάζει την ανάπτυξη, αλλά και την επιβίωση των φυτικών οργανισμών	175
9.2. Οι αντίξοες συνθήκες τις οποίες δημιουργεί η υψηλή συγκέντρωση βαρέων μετάλλων στο εδαφικό περιβάλλον αντιμετωπίζονται κυρίως μέσω της στρατηγικής της αποφυγής	176
9.2.1. Βασικοί εκπρόσωποι της στρατηγικής της αποφυγής είναι τα μεταλλόφυτα	176
9.2.2. Ορισμένα μεταλλόφυτα μπορούν και συσσωρεύουν βαρέα μέταλλα σε εξαιρετικά υψηλές συγκεντρώσεις	180
9.3. Η υπερσυσσώρευση βαρέων μετάλλων ενδεχομένως ενισχύει την άμυνα έναντι φυτοφάγων και παθογόνων	182

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 10: ΞΕΝΟΒΙΟΤΙΚΑ ΚΑΙ ΡΥΠΟΙ

10.1. Οι αέριοι ρύποι αποτελούν τα προϊόντα ανθρωπογενών δραστηριοτήτων, αλλά και διεργασιών που συμβαίνουν δευτερογενώς στην ατμόσφαιρα	185
10.2. Οι αέριοι ρύποι εισέρχονται στα φύλλα ακολουθώντας την οδό διάχυσης που ακολουθεί και το CO ₂	187
10.2.1. Διοξείδιο του θείου	187
10.2.2. Αιωρούμενα σωματίδια	187
10.2.3. Περοξυακετυλονιτρικό οξύ (PAN)	188
10.2.4. Οζον	188
10.3. Τα φυτικά κύτταρα έχουν τη δυνατότητα αποτοξίνωσης ορισμένων ξеноβιοτικών συστατικών	190

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 11: ΟΙ ΕΠΙΠΤΩΣΕΙΣ ΤΩΝ ΑΝΘΡΩΠΟΓΕΝΩΝ ΔΡΑΣΤΗΡΙΟΤΗΤΩΝ ΣΕ ΠΛΑΝΗΤΙΚΟ ΕΠΙΠΕΔΟ: Η ΚΛΙΜΑΤΙΚΗ ΑΛΛΑΓΗ ΩΣ ΠΑΡΑΓΟΝΤΑΣ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ ΤΗΣ ΠΑΓΚΟΣΜΙΑΣ ΧΛΩΡΙΔΑΣ

11.1. Ο πληθυσμός της γης αυξάνεται με ταχείς ρυθμούς	193
11.2. Η κλιματική αλλαγή είναι μια πραγματικότητα	193
11.3. Το φαινόμενο του θερμοκηπίου θεωρείται υπεύθυνο για την υπερθέρμανση του πλανήτη	195
11.4. Οι προβλέψεις δεν αφήνουν περιθώρια αισιοδοξίας και εφησυχασμού	196
11.5. Η κλιματική αλλαγή επηρεάζει τις λειτουργίες των φυτικών οργανισμών	197
11.6. Η κλιματική αλλαγή πιθανόν να οδηγήσει σε μεταναστεύσεις και εξαφανίσεις ειδών	199
11.7. Το μέλλον της γεωργίας στον πλανήτη είναι αβέβαιο	200

Ένθετο 11.1. Δενδροχρονολογία και δενδροκλιματολογία	201
------------------------------------------------------------	-----

ΕΝΟΤΗΤΑ ΙΙ: ΒΙΟΤΙΚΟΙ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 12: ΤΟ ΧΗΜΙΚΟ ΟΠΛΟΣΤΑΣΙΟ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ ΕΝΑΝΤΙ ΒΙΟΤΙΚΩΝ ΠΑΡΑΓΟΝΤΩΝ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ

12.1. Η σύνθεση των δευτερογενών μεταβολιτών έχει άμεση σχέση με την αντιμετώπιση των βιοτικών παραγόντων καταπόνησης	207
12.2. Μια πληθώρα οικολογικών υποθέσεων έχει διατυπωθεί σχετικά με τα αμυντικά πρότυπα των φυτών	209
12.3. Οι δευτερογενείς μεταβολίτες κατατάσσονται σε τρεις μεγάλες ομάδες	211
12.3.1. Φαινολικές ενώσεις	211
12.3.1.1. Οι φαινολικές ενώσεις προέρχονται από τη φαιουλαλανίνη	212
12.3.2. Τερπένια	214
12.3.2.1. Τα τερπένια προκύπτουν μέσω δύο διαφορετικών βιοσυνθετικών οδών	215
12.3.3. Αζωτούχες ενώσεις	215
12.3.3.1. Οι αζωτούχες ενώσεις προέρχονται κυρίως από αμινοξέα	215
12.3.4. Υμενίνη (κουτίνη)-κηροί –φελλίνη (σουβερίνη)	219
Ένθετο 12.1. Ποιοτική ανίχνευση συμπυκνωμένων ταννινών σε φυτικούς ιστούς	220

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 13: Η ΑΜΥΝΑ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ ΕΝΑΝΤΙ ΒΙΟΤΙΚΩΝ ΠΑΡΑΓΟΝΤΩΝ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ

13.1. Τα παθογόνα επηρεάζουν σημαντικές λειτουργίες του ξενιστή	223
13.2. Τα φυτά διαθέτουν δύο βασικές στρατηγικές ώστε να αντιμετωπίζουν βιοτικούς παράγοντες καταπόνησης	224
13.2.1. Αποφυγή	224
13.2.2. Ανθεκτικότητα	225
13.3. Η στρατηγική της αποφυγής περιλαμβάνει μορφολογικούς και βιοχημικούς μηχανισμούς θεμελιώδους προϋπάρχουσας άμυνας	225
13.4. Η θεμελιώδης προϋπάρχουσα άμυνα βασίζεται σε επιτυχημένη σχέση δομής-λειτουργίας ορισμένων μορφολογικών χαρακτήρων	226
13.4.1. Η εφυμνίδα και οι κηροί αποτελούν την πρώτη γραμμή άμυνας	226
13.4.2. Τα κυτταρικά τοιχώματα ενισχύονται με δευτερογενείς μεταβολίτες	227
13.4.3. Οι σκληρογχοματικοί ιστοί ενισχύουν την αμυντική θωράκιση	227
13.4.4. Τα επιδερμικά εξαρτήματα συνεισφέρουν στην προστασία των φυτικών ιστών	228
13.4.5. Οι γαλακτοφόροι σωλήνες αποτελούν ένα εκτεταμένο αμυντικό σύστημα σε ορισμένα φυτά	229
13.4.6. Οι ρητινοφόροι αγωγοί αποτελούν το χαρακτηριστικό αμυντικό σύστημα των κωνοφόρων	231
13.4.7. Το εγκάρδιο ξύλο αποτελεί έναν νεκρό, αλλά ισχυρά θωρακισμένο ιστό με αμυντικό προορισμό	232
13.4.8. Τα εκτοανθικά νεκτάρια, τα τροφοσωμάτια και τα δωμάτια εξασφαλίζουν έμμεση προστασία μέσω τριτροφικών σχέσεων	233
13.4.9. Τα περιφερειακά κύτταρα της καλύπτρας προσφέρουν προστασία στη ρίζα έναντι παθογόνων	234
13.4.10. Ο κυτταροσκελετός προβάλλει αντίσταση στη διείσδυση των παθογόνων	234
13.5. Πολυάριθμοι δευτερογενείς αμυντικοί μεταβολίτες αποθηκεύονται στα χυμοτόπια των επιδερμικών, αλλά και των παρεγχυματικών κυττάρων	234
13.5.1. Ορισμένες φαινολικές ενώσεις παίζουν σημαντικούς αμυντικούς ρόλους	235
13.5.2. Μέλη της ομάδας των τερπενίων παρουσιάζουν τοξική δράση έναντι φυτοφάγων και παθογόνων	236
13.5.3. Οι αζωτούχες ενώσεις ενισχύουν αμυντικά τα φυτικά κύτταρα έναντι κυρίως φυτοφάγων οργανισμών	238
13.6. Η επαγόμενη άμυνα προτάσσει την ύστατη-και πλέον αποτελεσματική-αντίσταση	240
13.6.1. Για να παρατηρηθεί παθογένεση πρέπει να εκπληρώνονται τέσσερις τουλάχιστον προϋποθέσεις	240
13.6.2. Η ικανότητα πρόκλησης παθογένεσης δεν εξαρτάται μόνο από το γενετικό υπόβαθρο του παθογόνου αλλά και από αυτόν του ξενιστή	242
13.6.3. Επαγόμενη άμυνα έναντι παθογόνων: Το στάδιο της αντίληψης	244
13.6.4. Το στάδιο της διαβίβασης σήματος	246
13.6.5. Το στάδιο της απάντησης: η εξουδετέρωση του παθογόνου	247
13.6.5.1. Οξειδωτική έκρηξη	248
13.6.5.2. Συνολικός επαναπρογραμματισμός της μεταγραφής γονιδίων	250
13.6.5.3. Σύνθεση σαλικυλικού οξέος και άλλων μορίων-σημάτων συναγερμού	251
13.6.5.4. Ισχυροποίηση των κυτταρικών τοιχωμάτων	252
13.6.5.5. Κλείσιμο στομάτων	253

Φυσιολογία Καταπόνησεων των Φυτών

13.7. Η εμπειρία μιας προσβολής προκαλεί ενδυνάμωση του φυτικού οργανισμού	253
13.8. Αλληλεπίδραση φυτών-παθογόνων: μια ξέφρενη κούρσα εξοπλισμών	255
13.9. Επαγόμενη άμυνα έναντι εντόμων	257
13.9.1. Το στάδιο της αντίληψης	257
13.9.2. Το στάδιο διαβίβασης σήματος	258
13.9.3. Το στάδιο της απάντησης	261
13.9.3.1. Αντιδράσεις άμεσου χαρακτήρα	262
13.9.3.2. Αντιδράσεις έμμεσου χαρακτήρα	263
13.10. Ο επιμερισμός των πόρων: προϋπάρχουσα ή επαγόμενη άμυνα;	264
13.11. Η ευφυής ταυτοποίηση του εισβολέα: επαγόμενη άμυνα, αλλά σε ποια κατεύθυνση;	264
13.12. Οι φυτικοί ιστοί διαθέτουν μηχανισμούς προστασίας έναντι των τοξικών αμυντικών μεταβολιτών που οι ίδιοι παράγουν	265
13.13. Ορισμένοι εχθροί διαθέτουν μηχανισμούς εξουδετέρωσης της άμυνας των φυτικών ιστών	266
13.14. Ο δευτερογενής μεταβολισμός επιδέχεται πολύπλοκη ρύθμιση	267
13.15. Οι δευτερογενείς μεταβολίτες συμμετέχουν και σε άλλες λειτουργίες	269
13.16. Τα παρασιτικά φυτά αποτελούν μια μορφή βιοτικής καταπόνησης	270
13.16.1. Τα σπέρματα ορισμένων παρασίτων βλαστάνουν κάτω από ιδιόμορφες συνθήκες	272
13.16.2. Ο σχηματισμός μυζητήρων αποτελεί το καθοριστικό στάδιο για την εγκαθίδρυση παρασιτικών σχέσεων ..	273
13.16.3. Οι επιπτώσεις του παρασιτισμού στο ρυθμό ανάπτυξης του ξενιστή εξαρτώνται από τα υπάρχοντα επίπεδα αζώτου	275
13.16.4. Σε πολλές περιπτώσεις η απομύζηση θρεπτικών συστατικών του ξενιστή βασίζεται στην υψηλή διαπνευστική ταχύτητα του παρασίτου	275
13.16.5. Η άμυνα των φυτών έναντι των παρασιτικών φυτών παρουσιάζει κοινά χαρακτηριστικά με αυτήν έναντι παθογόνων και εντόμων	276
13.17. Η αλληλοπάθεια αφορά στις χημικές αλληλεπιδράσεις μεταξύ γειτονικών φυτών	277
Ένθετο 13.1. Ασυμβατότητα παθογόνου-ξενιστή και εκδήλωση αντίδρασης υπερευαισθησίας	278
Ένθετο 13.2. Ποιοτική ανίχνευση της έκλυσης HCN από το τραυματισμένο ενδοσπέρμιο των πικραμύγδαλων	278

ΕΝΟΤΗΤΑ III: ΑΛΛΗΛΕΠΙΔΡΑΣΕΙΣ ΠΑΡΑΓΟΝΤΩΝ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ ΚΑΙ ΒΙΟΤΕΧΝΟΛΟΓΙΚΕΣ ΠΡΟΣΕΓΓΙΣΕΙΣ

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 14: ΑΛΛΗΛΕΠΙΔΡΑΣΕΙΣ ΠΑΡΑΓΟΝΤΩΝ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ

14.1. Η βελτιστοποίηση στον επιμερισμό των πόρων, μέσω αντισταθμιστικής κατανομής, στοχεύει στον εναρμονισμό των λειτουργιών	285
14.2. Η έκφραση ορισμένων γονιδίων επάγεται από περισσότερους του ενός παράγοντες καταπόνησης	286
14.3. Η αλληλεπίδραση δύο ή περισσότερων παραγόντων καταπόνησης αποτελεί μια νέα κατάσταση καταπόνησης	287
14.4. Η αλληλεπίδραση παραγόντων καταπόνησης μπορεί να είναι συνεργιστική ή ανταγωνιστική	287
14.5. Συνεργιστική αλληλεπίδραση παραγόντων καταπόνησης: ορισμένα παραδείγματα	288
14.5.1. Υψηλή ένταση ακτινοβολίας-χαμηλές θερμοκρασίες	288
14.5.2. Υψηλές εντάσεις ηλιακής ακτινοβολίας-υδατική καταπόνηση	289
14.5.3. Αλατότητα-έλλειψη οξυγόνου	289
14.6. Ανταγωνιστική αλληλεπίδραση παραγόντων καταπόνησης: Ορισμένα παραδείγματα	290
14.6.1. Υδατική καταπόνηση-χαμηλές θερμοκρασίες	290
14.6.2. Χαμηλές εντάσεις ηλιακής ακτινοβολίας-υδατική καταπόνηση	290
14.6.3. Μηχανικές καταπονήσεις-υδατική καταπόνηση	290
14.6.4. Αλατότητα-συγκέντρωση αβεστίου	290
14.7. Το αμυντικό δυναμικό των φυτικών ιστών έναντι βιοτικών παραγόντων καταπόνησης επηρεάζεται από το αβιοτικό περιβάλλον	291
14.8. Η αλληλεπίδραση παραγόντων καταπόνησης και ρύπων	291

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 15: ΒΙΟΤΕΧΝΟΛΟΓΙΚΕΣ ΠΡΟΣΕΓΓΙΣΕΙΣ ΚΑΙ ΕΦΑΡΜΟΓΕΣ

15.1. Ένας από τους στόχους της βιοτεχνολογίας είναι η ανάπτυξη ανθεκτικών ποικιλιών έναντι παραγόντων καταπόνησης	295
15.1.1. Παρεμβάσεις στη σύνθεση πρωτεϊνών καταπόνησης	295
15.1.2. Ανθεκτικότητα έναντι αβιοτικών παραγόντων καταπόνησης: ορισμένα παραδείγματα	296

15.1.3. Ανθεκτικότητα έναντι βιοτικών παραγόντων καταπόνησης: ορισμένα παραδείγματα	298
15.2. Άλλοι στόχοι της Βιοτεχνολογίας: τα φυτά ως μηχανικοί περιβάλλοντος και ως χημικοί μηχανικοί	299
Ένθετο 15.1. Ο ρόλος της Βιοτεχνολογίας Φυτών στην επίτευξη των Αναπτυξιακών Στόχων της Χιλιετίας του Οργανισμού Ηνωμένων Εθνών	301
Παράρτημα	303
A. Μονάδες μέτρησης της φωτεινής ακτινοβολίας	303
B. Συμβολισμοί και ονοματολογία παραμέτρων φθορισμομετρίας χλωροφύλλης	304
Βασική Βιβλιογραφία	307
Εξειδικευμένη βιβλιογραφία	307
Ενότητα I	307
Ενότητα II	310
Αγγλοελληνικό λεξιλόγιο όρων	313
Συντμήσεις	317
Ευρετήριο	319

Πρόλογος

Η συγγραφή της τρίτης έκδοσης της **Φυσιολογίας Καταπονήσεων των Φυτών** κρίθηκε αναγκαία λόγω του τεράστιου όγκου πληροφορίας που παρήχθη από τη διεθνή επιστημονική κοινότητα στο διάστημα που μεσολάβησε από την πρώτη έκδοση του 2003. Εγινε προσπάθεια να μην αυξηθεί υπερβολικά η ύλη και προστέθηκαν επιπλέον εικόνες ώστε το βιβλίο να είναι φιλικό προς τους προπτυχιακούς φοιτητές. Παράλληλα, ανασχεδιάστηκαν και βελτιώθηκαν όλες οι εικόνες και οι πίνακες της πρώτης έκδοσης ώστε να ανταποκρίνονται στα ακαδημαϊκά και εκπαιδευτικά πρότυπα της νέας έκδοσης. Τέλος, προστέθηκαν ένθετα με προτεινόμενες εργαστηριακές ασκήσεις και ειδικά τεχνικά θέματα.

Η ανάγνωση αυτού του βιβλίου μπορεί να γίνει με τρεις τρόπους: **α)** από ένα σημείο προς ένα άλλο χωρίς διακοπή της ροής (αγνοώντας τις παραπομπές προς άλλα σημεία του βιβλίου) ώστε να αποκτηθεί από τον αναγνώστη μια σφαιρική αντίληψη του γνωστικού αντικείμενου, **β)** λαμβάνοντας επιπλέον υπόψη τους διευκρινιστικούς-ανακεφαλαιωτικούς ορισμούς οι οποίοι βρίσκονται διάσπαρτοι στο κείμενο ώστε να αποκτηθεί μια βασική γνώση των κύριων εννοιών και **γ)** λεπτομερώς ανά θεματική κατηγορία ανατρέχοντας κάθε φορά στις παραπομπές οι οποίες δίνονται σε διάφορα σημεία του κειμένου ώστε να γίνει μια εις βάθος κατανόηση του αντικείμενου.

Όλες οι εικόνες και τα σχεδιαγράμματα είναι των συγγραφέων, εκτός εκείνων στα οποία αναφέρεται ο χορηγός.

Ευχαριστούμε τους συνάδελφους Γ. Αϊβαλάκι, Κ. Κοππο, Κ. Σαϊπάνη, Μ. Σταυρακάκη, Δ. Τσιτσιγιάννη, Κ. Φασσέα, Γ. Ψαρά, και τις μεταπτυχιακές φοιτήτριες Π. Μπρέστα, Γ. Τοουλάκου, Σ. Σταυριανάκου και Β. Σταυρουλάκη για την ευγενική χορηγία εικόνων και φωτογραφιών.

Ευχαριστούμε επίσης τους συναδέλφους Α. Ταμπακάκη και Δ. Τσιτσιγιάννη για την ανάγνωση του βιβλίου και τα εποικοδομητικά τους σχόλια.

Η συγγραφή ενός βιβλίου σχετικά με τον Βιολογικό Κόσμο και ειδικότερα ενός βιβλίου το οποίο οφείλει να συγκεράσει ετερόκλητα γνωστικά αντικείμενα όπως η Φυσιολογία Φυτών, η Φυτοπαθολογία και η Οικοφυσιολογία είναι κατά τεκμήριο δύσκολη. Απλά, μπορεί κάποιος να ξεκινήσει να γράφει χωρίς τέλος. Ολοκληρώνοντας την πολύμηνη αυτή προσπάθεια οι συγγραφείς νιώθουν την ανάγκη να ευχαριστήσουν τις οικογένειές τους για την κατανόηση δεδομένου ότι αφαίρεσαν από αυτές ένα σημαντικό μέρος του πλέον πολύτιμου αγαθού που οφείλουν να δίνουν: τον χρόνο.

Γ.Α. Καραμπουρνιώτης

Γ. Λιακόπουλος

Δ. Νικολόπουλος

Αθήνα 2012

Ενότητα Ia

ΑΒΙΟΤΙΚΟΙ (ΜΗ ΑΝΘΡΩΠΟΓΕΝΕΙΣ)
ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ



1

ΕΙΣΑΓΩΓΗ



Το αλόφυτο *Crithmum maritimum* σε βράχο δίπλα στο κύμα. Τα αλόφυτα αυτά έχουν να αντιμετωπίσουν την αλατότητα του εδάφους, αλλά και τα σταγονίδια νερού εμπλουτισμένα με αλάτι τα οποία διαβρέχουν και το υπέργειο τμήμα τους.

1.1. Τα φυτά διαθέτουν περισσότερες της μιας στρατηγικές ώστε να αντιμετωπίζουν παράγοντες καταπόνησης στο περιβάλλον τους

Κατά τη διάρκεια του βιολογικού τους κύκλου τα φυτά εκτίθενται συχνά σε αντίξοες συνθήκες οι οποίες επηρεάζουν δυσμενώς τόσο την ανάπτυξη, όσο και την ίδια τους την επιβίωση. Ο όρος **καταπόνηση** αναφέρεται στην επίδραση δυσμενών παραγόντων του περιβάλλοντος, οι οποίοι τείνουν να παρεμποδίσουν την εύρυθμη λειτουργία φυσιολογικών μηχανισμών. Επομένως η εμφάνιση δυσλειτουργιών σε ένα φυτικό οργανισμό (αποκλίσεις από τα κανονικά επίπεδα λειτουργίας) αποτελεί ένδειξη ύπαρξης παραγόντων καταπόνησης στο περιβάλλον του. Στις περισσότερες περιπτώσεις η καταπόνηση εκτιμάται μέσω του παραγόμενου γεωργικού προϊόντος, της επιβίωσης του φυτού, της συσσώρευσης βιομάζας ή του ρυθμού αφομοίωσης (CO_2 ή θρεπτικών συστατικών).

Κάθε φυτικός οργανισμός έχει προσαρμοστεί μέσω της εξέλιξης να αναπτύσσεται χωρίς προ-

βλήματα μέσα σε καθορισμένα όρια συνθηκών του περιβάλλοντος (**βέλτιστα όρια ανάπτυξης**). Εάν επομένως παραβιαστούν τα βέλτιστα αυτά όρια παρατηρούνται δυσλειτουργίες που προκαλούν σημαντικές αποκλίσεις από τις βέλτιστες συνθήκες ανάπτυξης (θα εμφανιστούν τα πρώτα συμπτώματα καταπόνησης, **εικόνα 1.1**). Η κατάσταση αυτή θα παρουσιαστεί, όταν π.χ. ένα φυτό εκτεθεί σε συνθήκες θερμοκρασίας στις οποίες δεν έχει προσαρμοστεί. Οι δυσλειτουργίες που προαναφέρθηκαν στις περισσότερες περιπτώσεις δεν παρεμποδίζουν την ολοκλήρωση του βιολογικού κύκλου, επομένως τα **όρια βιολογικής δραστηριότητας** επεκτείνονται σε ένα ευρύ φάσμα τιμών του παράγοντα καταπόνησης (**εικόνα 1.1**). Ωστόσο εάν παραβιαστούν ορισμένα κρίσιμα όρια, παρατηρούνται πλέον μόνιμες φυσιολογικές βλάβες με συνέπεια ο οργανισμός να αδυνατεί να ολοκληρώσει τον βιολογικό του κύκλο (**θανατηφόρα όρια βιολογικής δραστηριότητας**).

Καταπόνηση: Οι δυσμενείς επιδράσεις παραγόντων του περιβάλλοντος οι οποίες τείνουν να παρεμποδίσουν την εύρυθμη λειτουργία φυσιολογικών μηχανισμών σε έναν οργανισμό.

Βέλτιστα όρια ανάπτυξης: Οι συνθήκες κάτω από τις οποίες η ανάπτυξη ενός οργανισμού δεν παρεμποδίζεται.

Στρατηγική: Μια ακολουθία μηχανισμών οι οποίοι καθορίζονται γενετικά και δίδουν τη δυνατότητα σε έναν φυτικό οργανισμό να επιβιώνει σε ένα συγκεκριμένο περιβάλλον. Οι κύριες στρατηγικές που υιοθετούνται από τους φυτικούς οργανισμούς είναι τρεις: Η διαφυγή, η αποφυγή και η ανθεκτικότητα.

Διαφυγή: Στρατηγική σύντομης ολοκλήρωσης του βιολογικού κύκλου μέσα στα όρια της ευνοϊκής περιόδου, όταν δεν επιδρούν παράγοντες καταπόνησης. Την υιοθετούν φυτά τα οποία αποτελούν ετήσιες μορφές ζωής και που κατά τη δυσμενή περίοδο απαντώνται σε ληθαργικές μορφές.

Αποφυγή: Στρατηγική ανάπτυξης που αμβλύνει τις επιπτώσεις ενός παράγοντα καταπόνησης, αποτρέποντας την επικράτηση δυσμενών συνθηκών μέσα στα κύτταρα του οργανισμού.

Ανθεκτικότητα: Στρατηγική διατήρησης υψηλής μεταβολικής δραστηριότητας, συγκρίσιμης με εκείνη που παρατηρείται στις βέλτιστες συνθήκες, παρά την παρουσία παραγόντων καταπόνησης στο περιβάλλον και παρά την επικράτηση δυσμενών συνθηκών μέσα στα κύτταρα του οργανισμού.

Προσαρμογή: Κατάλληλες τροποποιήσεις σε επίπεδο δομών ή/και λειτουργιών που καθορίζονται γενετικά και εμφανίζονται μέσω της διαδικασίας της επιλογής για ένα διάστημα αρκετών γενεών.

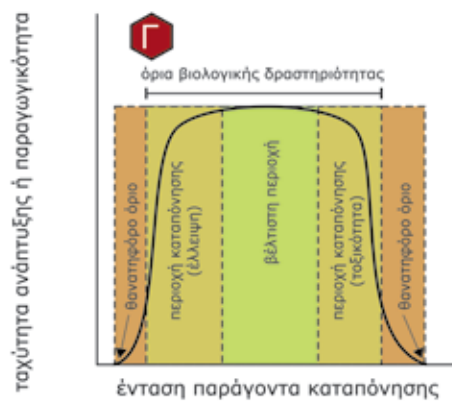
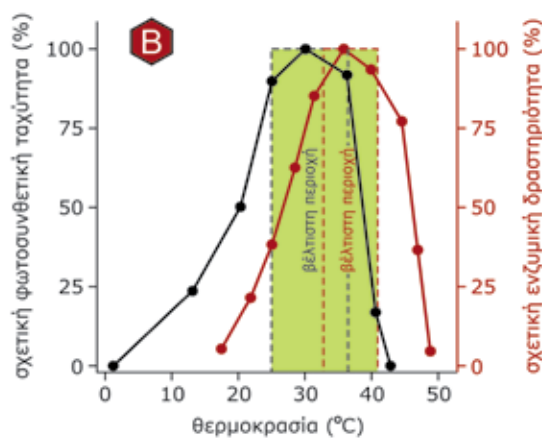
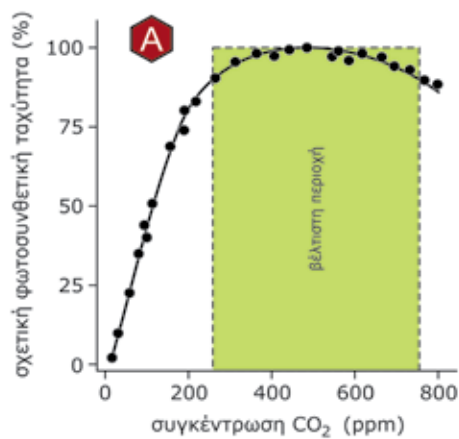
Εγκλιματισμός: Επίκτητες τροποποιήσεις μορφολογικών ή/και φυσιολογικών χαρακτηριστικών οι οποίες συμβαίνουν κατά τη διάρκεια του βιολογικού κύκλου ενός φυτικού οργανισμού, ως απάντηση στην ύπαρξη ενός ή περισσότερων παραγόντων καταπόνησης.

Ικανότητα εγκλιματισμού: Το εύρος και η ένταση των επίκτητων τροποποιήσεων ενός φυτικού οργανισμού έναντι ενός ή περισσότερων παραγόντων καταπόνησης.

Ομοιότητα σε κυτταρικό επίπεδο: Η διατήρηση ενός σταθερού λειτουργικού περιβάλλοντος στα κύτταρα μέσα σε ένα εύρος μεταβολής των εξωτερικών συνθηκών.

Διασταυρούμενη ανθεκτικότητα: Η ενίσχυση της ανθεκτικότητας έναντι ενός παράγοντα καταπόνησης μέσω του εγκλιματισμού έναντι ενός δεύτερου παράγοντα καταπόνησης.





Εικόνα 1.1. Οι φυσιολογικές διαδικασίες παρουσιάζουν βέλτιστα όρια λειτουργικότητας όταν μεταβάλλεται η ένταση ενός παράγοντα του περιβάλλοντος. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί η φωτοσύνθεση, η ταχύτητα της οποίας εξαρτάται από τη συγκέντρωση του CO₂ της ατμόσφαιρας (Α) και από τη θερμοκρασία (Β). Η κωδωνοειδής καμπύλη χαρακτηρίζει επίσης και τις ενζυμικές αντιδράσεις (Β). Στο Γ παρουσιάζεται μια αντιπροσωπευτική κωδωνοειδής καμπύλη που περιγράφει το ρυθμό ανάπτυξης ενός οργανισμού όταν μεταβάλλεται η ένταση ενός παράγοντα καταπόνησης. Σημειώνονται τα βέλτιστα όρια ανάπτυξης του οργανισμού και η εμφάνιση συμπτωμάτων καταπόνησης όταν αυξάνεται ή ελαττώνεται πέραν ορισμένων ορίων η ένταση του παράγοντα καταπόνησης.

Συνήθως ένας παράγοντας καταπόνησης επηρεάζει περισσότερες της μιας φυσιολογικές λειτουργίες. Από την άλλη πλευρά η αλληλεπίδραση περισσότερων του ενός παραγόντων καταπόνησης δημιουργεί εξαιρετικά πολύπλοκες φυσιολογικές αντιδράσεις στα φυτά. Η παρουσία παραγόντων καταπόνησης στο περιβάλλον ενός φυτικού οργανισμού δεν παρουσιάζει συνήθως ομοιόμορφη κατανομή στο χώρο και στο χρόνο.

Οι καταπονήσεις παίζουν σημαντικό ρόλο σε επίπεδο γεωργικής παραγωγής, αφού έχει υπολογιστεί ότι σε συνθήκες αγρού οι αποκλίσεις από τις ιδανικές συνθήκες ανάπτυξης έχουν ως αποτέλεσμα το καθαρό προϊόν να αντιπροσωπεύει ένα μικρό ποσοστό (περίπου 20-30%) αυτού το οποίο μπορεί εν δυνάμει να παραχθεί, λαμβάνοντας υπόψη τη γενετικά καθοριζόμενη μέγιστη απόδοση κάθε καλλιεργούμενου φυτού (**πίνακας 1.1**).

Οι πολυάριθμοι παράγοντες του περιβάλλοντος οι οποίοι μπορούν εν δυνάμει να προκαλέσουν καταπονήσεις στα φυτά, μπορούν να καταχωρηθούν σε δύο κύριες κατηγορίες (**εικόνα 1.2**).

Τα φυτά αντιδρούν στην ύπαρξη ενός ή περισσότερων παραγόντων καταπόνησης στο περιβάλλον τους μέσω κατάλληλων μηχανισμών οι οποίοι τους επιτρέπουν να επιβιώσουν (**εικόνα 1.3**). Οι μηχανισμοί αυτοί περιλαμβάνουν τροποποιήσεις μορφολογικών ή φυσιολογικών χαρακτηριστικών,

- Θανατηφόρα όρια βιολογικής δραστηριότητας:** Οι ανώτερες και κατώτερες τιμές ενός παράγοντα καταπόνησης πέραν των οποίων παρατηρούνται μόνιμες φυσιολογικές βλάβες με συνέπεια ο οργανισμός να αδυνατεί να ολοκληρώσει τον βιολογικό του κύκλο
- Όρια βιολογικής δραστηριότητας:** Η κλίμακα τιμών ενός παράγοντα καταπόνησης εντός των οποίων είναι δυνατή η ολοκλήρωση του βιολογικού κύκλου του οργανισμού.

Πίνακας 1.1. Οι μέσοι όροι των απωλειών στην παραγωγή ορισμένων αντιπροσωπευτικών καλλιεργούμενων φυτών σε συνθήκες αγρού (ως ποσοστό % της παραγωγής κάτω από ιδανικές συνθήκες). Αναφέρονται (ως επί μέρους ποσοστά) οι απώλειες που οφείλονται σε βιοτικούς παράγοντες καταπόνησης (παθογόνα, έντομα, ζιζάνια), σε αβιοτικούς (ξηρασία, αλατότητα, κατάκλιση εδάφους, ακραίες θερμοκρασίες), καθώς και το σύνολο. Buchanan et al 2000 με τροποποίηση

καλλιεργούμενο φυτό	μέσος όρος απωλειών (%)		σύνολο
	λόγω βιοτικών παραγόντων καταπόνησης	λόγω αβιοτικών παραγόντων καταπόνησης	
καλαμπόκι	10,1	65,8	75,9
σιτάρι	5,0	82,1	87,1
σόγια	9,0	69,3	78,3
σόργο	5,2	80,6	85,8
βρώμη	8,7	75,1	83,8
κριθάρι	6,7	75,4	82,1
πατάτα	18,9	54,1	73,0
ζαχαρότευτλο	14,1	50,7	64,8

αναγκαίες για την αντιμετώπιση της καταπόνησης. Σε αντίθεση με τα ζώα, τα φυτά δεν έχουν τη δυνατότητα να αντεπεξέλθουν στις αντίξοες συνθήκες μέσω της φυγής, και γι αυτόν ενδεχομένως τον λόγο έχουν αναπτύξει περισσότερες της μιας **στρατηγικές** αντιμετώπισης των καταπονήσεων. Με τον όρο στρατηγική περιγράφεται μια ακολουθία μηχανισμών οι οποίοι καθορίζονται γενετικά και δίδουν τη δυνατότητα σε έναν φυτικό οργανισμό να επιβιώνει σε ένα συγκεκριμένο περιβάλλον. Σε γενικές γραμμές, τρεις κύριες στρατηγικές μπορούν διακριθούν:

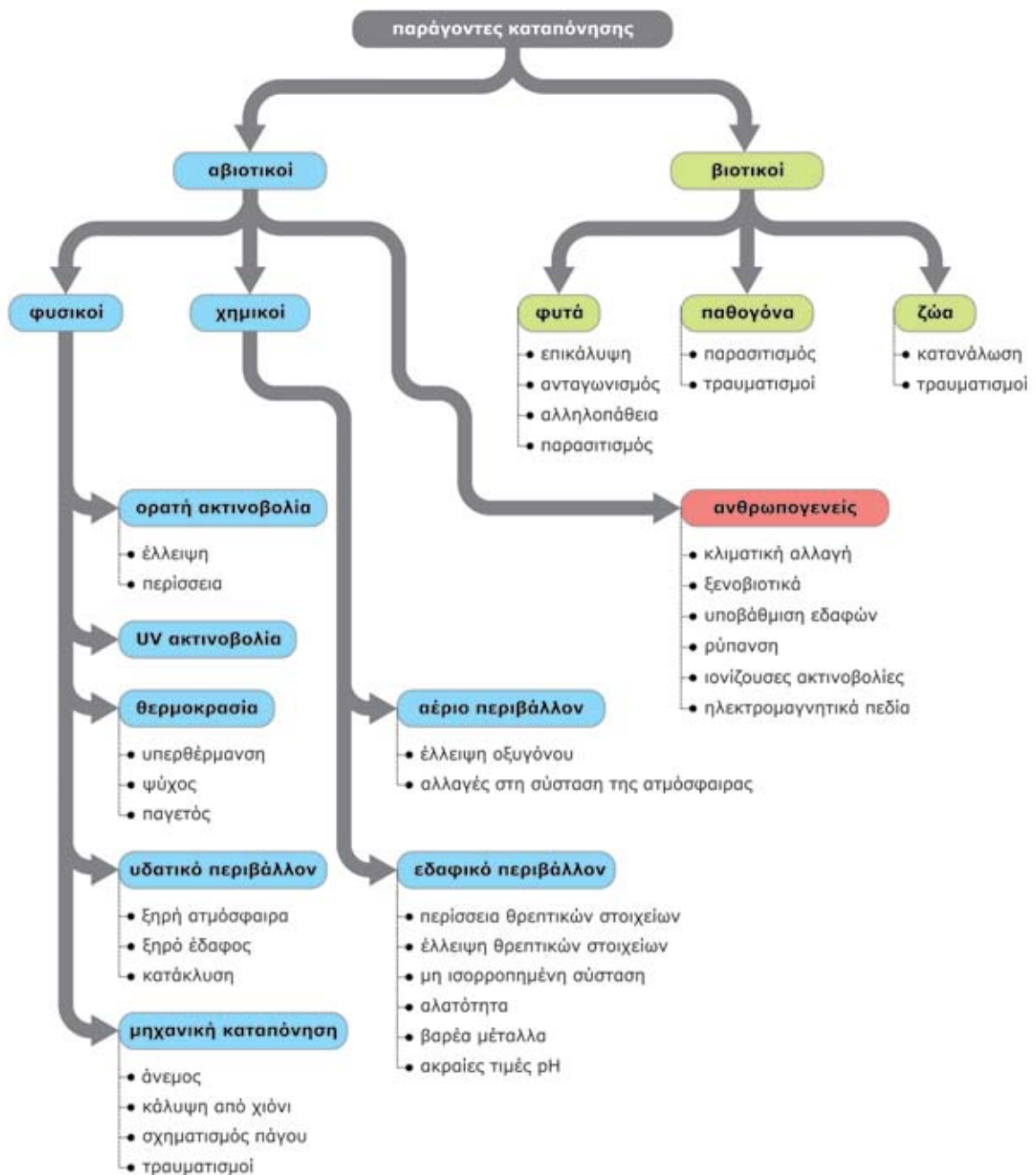
A. Διαφυγή. Τα φυτά τα οποία έχουν επιλέξει τη στρατηγική αυτή αποτελούν ετήσιες μορφές ζωής που ολοκληρώνουν τον βιολογικό τους κύκλο μέσα στην ευνοϊκή περίοδο κατά την οποία ο παράγων καταπόνησης δεν υφίσταται (π.χ. θερόφυτα τα οποία στη διάρκεια της χειμερινής περιόδου ψύχους δεν διατηρούν το υπέργειο τμήμα τους, αλλά απαντώνται σε ληθαργικές μορφές π.χ. με τη μορφή σπερμάτων ή κονδύλων).

B. Ανθεκτικότητα. Παρουσία του ή των παραγόντων καταπόνησης τα φυτά διατηρούν υψηλή μεταβολική δραστηριότητα, συγκρίσιμη με εκείνη η οποία παρατηρείται στις βέλτιστες συνθήκες. Επιπροσθέτως οι συνθήκες οι οποίες επικρατούν στο εσωτερικό του οργανισμού είναι παρόμοιες με εκείνες οι οποίες επικρατούν στο εξωτερικό περιβάλλον. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελούν οι ποικιλοϋδρικοί οργανισμοί, των οποίων τα κύτταρα διατηρούν στοιχειώδη μεταβολική δραστηριότητα, ακόμη και αν το κυτταρόπλασμα υποστεί μερική αφυδάτωση.

Γ. Αποφυγή. Παρουσία του ή των παραγόντων καταπόνησης τα φυτά διαθέτουν μηχανισμούς οι

οποίοι αμβλύνουν τις επιπτώσεις της καταπόνησης. Π.χ. φυτά τα οποία αντιπαρέχονται την ξηρασία αναπτύσσοντας ριζικό σύστημα το οποίο εισχωρεί σε μεγάλα βάθη προσεγγίζοντας τον υδροφόρο ορίζοντα. Τα κύτταρα ωστόσο των φυτών αυτών είναι εξαιρετικά ευαίσθητα έναντι της αφυδάτωσης.

Ας σημειωθεί ότι παρουσιάζεται ευελιξία στην υιοθέτηση της κατάλληλης στρατηγικής, ανάλογα με το στάδιο του βιολογικού κύκλου. Π.χ. τα θερόφυτα που προαναφέρθηκαν επιλέγουν τη στρατηγική της διαφυγής κατά το βλαστητικό στάδιο, ωστόσο τα σπέρματα μέσω των οποίων επιβιώνουν ακολουθούν τη στρατηγική της ανθεκτικότητας (βλ. επίσης ενότητα 2.4.3).



Εικόνα 1.2. Παράγοντες καταπόνησης στο περιβάλλον.

1.2. Η προσαρμογή και ο εγκλιματισμός αποτελούν μηχανισμούς αντιμετώπισης των καταπονήσεων

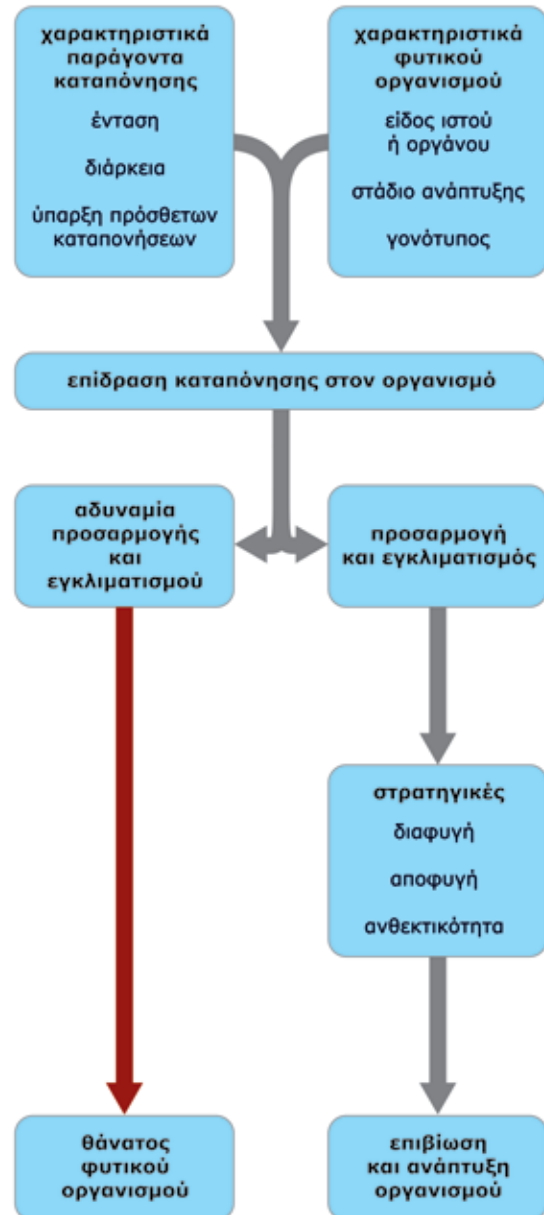
Η επιλογή της επιμέρους στρατηγικής από το κάθε φυτό ώστε να αντεπεξέλθει έναν συγκεκριμένο παράγοντα καταπόνησης, προϋποθέτει και τις κατάλληλες τροποποιήσεις σε επίπεδο

δομών ή/και λειτουργιών. Εάν οι τροποποιήσεις καθορίζονται γενετικά και εμφανίζονται μέσω της διαδικασίας της επιλογής για ένα διάστημα αρκετών γενεών, περιγράφονται με τον όρο **προσαρ-**

μογή. Η προσαρμογή προσδίδει ανταγωνιστικά πλεονεκτήματα στο συγκεκριμένο είδος όταν στο περιβάλλον επικρατεί ένας ή περισσότεροι παράγοντες καταπόνησης. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελούν τα κατάλληλα μορφολογικά και φυσιολογικά χαρακτηριστικά τα οποία διαθέτουν οι κάκτοι (φυτά CAM).

Ο **εγκλιματισμός** αναφέρεται σε επίκτητες τροποποιήσεις μορφολογικών ή/και φυσιολογικών χαρακτηριστικών οι οποίες συμβαίνουν κατά τη διάρκεια του βιολογικού κύκλου ενός φυτικού οργανισμού, ως απάντηση στην ύπαρξη ενός ή περισσότερων παραγόντων καταπόνησης. Στην περίπτωση αυτή οι τροποποιήσεις συνήθως επάγονται κατά τη διάρκεια βαθμιαίας έκθεσης στις αντίξοες συνθήκες, και έχουν ως αποτέλεσμα την αντιμετώπιση της καταπόνησης. Θα πρέπει στο σημείο αυτό να τονιστεί ότι η **ικανότητα εγκλιματισμού** αποτελεί γενετικά καθοριζόμενο χαρακτηριστικό, ωστόσο οι επαγόμενες τροποποιήσεις δεν μεταβιβάζονται ως χαρακτήρας στην επόμενη γενεά. Κατά τη διάρκεια του εγκλιματισμού παρατηρούνται μεταβολικές τροποποιήσεις, ώστε η **ομοιοστάση** σε κυτταρικό επίπεδο να ανταποκρίνεται στις νέες συνθήκες. Ως όρος ο εγκλιματισμός μπορεί να αποδίδεται με διαφορετικούς χαρακτηρισμούς σε διαφορετικές περιπτώσεις καταπόνησεων: Σκληραγώγηση στην περίπτωση των χαμηλών θερμοκρασιών (βλ. ενότητα 4.6), επίκτητη θερμοανθεκτικότητα στην περίπτωση των υψηλών θερμοκρασιών (βλ. ενότητα 4.8.3), γόμωση στην περίπτωση των παθογόνων (βλ. ενότητα 13.7). Παρά το γεγονός ότι μπορεί να δημιουργηθεί σύγχυση, οι όροι αυτοί έχουν καθιερωθεί στον αντίστοιχο επιστημονικό τομέα και για το λόγο αυτό αναφέρονται και στο βιβλίο αυτό.

Σε πολλές περιπτώσεις αλληλεπιδρούν περισσότεροι του ενός παράγοντες καταπόνησης. Είναι δε χαρακτηριστικό ότι συχνά εμφανίζεται το φαινόμενο της **διασταυρούμενης ανθεκτικότητας**, δηλ. να επάγεται η ανθεκτικότητα έναντι ενός παράγοντα καταπόνησης μέσω του εγκλιματισμού σε άλλον παράγοντα (βλ. ενότητα 14.4). Π.χ. η έκθεση σε αυξημένα επίπεδα υπεριώδους-B ακτινοβολίας επιφέρει συνήθως συσσώρευση αμυντικών δευτερογενών μεταβολιτών σε επιφανειακούς ιστούς που έχει ως αποτέλεσμα την ισχυροποίηση των φυτικών οργάνων έναντι προσβολών παθογόνων.



Εικόνα 1.3. Παράγοντες και μηχανισμοί οι οποίοι διαμορφώνουν την ικανότητα ή μη αντιμετώπισης ενός παράγοντα καταπόνησης από έναν φυτικό οργανισμό.

1.3. Η αντιμετώπιση ενός παράγοντα καταπόνησης προϋποθέτει την αντίληψη ενός ερεθίσματος και τη διαβίβαση του σήματος ώστε να συμβούν οι απαραίτητες μεταβολικές τροποποιήσεις ή/και να εκφραστούν τα κατάλληλα γονίδια

Ανεξάρτητα από το είδος του παράγοντα που προκαλεί μία καταπόνηση, η φυσιολογική διαδικασία που έχει ως τελικό αποτέλεσμα την αντιμετώπιση των δυσμενών συνθηκών ακολουθεί συνήθως μια ορισμένη σειρά γεγονότων που περιλαμβάνει τρία στάδια (**εικόνα 1.4**). Στο στάδιο της **αντίληψης** τα φυτά αντιλαμβάνονται συγκεκριμένα εξωτερικά **ερεθίσματα** (π.χ. ακραίες τιμές θερμοκρασίας, παρουσία διεγερτών, αλλαγές στην ένταση ή/και στην ποιότητα της ακτινοβολίας) μέσω εξειδικευμένων **αισθητήρων** ή **υποδοχέων**. Η αντίληψη του κατάλληλου ερεθίσματος προκαλεί μεταβολές στις ιδιότητες του αισθητήρα. Στο δεύτερο στάδιο, το στάδιο της **διαβίβασης σήματος**, οι μεταβολές στις ιδιότητες του αισθητήρα σηματοδοτούν μια ακολουθία διαδικασιών που έχουν ως αποτέλεσμα να μεταβιβάζεται ένα εσωτερικό σήμα (μήνυμα) προς τα σημεία εκείνα στα οποία τελικώς θα εκδηλωθεί η κατάλληλη αντίδραση. Η διαβίβαση του σήματος μπορεί να συμβεί μεταξύ διαφορετικών κυττάρων ή μεταξύ διαφορετικών περιοχών του ίδιου κυττάρου. Στη διαδικασία διαβίβασης σήματος περιλαμβάνονται επίσης φαινόμενα ενίσχυσης του σήματος και διασταυρούμενης επικοινωνίας (cross-talk) μεταξύ μηχανισμών διαβίβασης διαφορετικών σημάτων. Το τελευταίο φαινόμενο αφορά σε περιπτώσεις

κατά τις οποίες ένας παράγοντας (π.χ. μια πρωτεΐνη) της ακολουθίας διαβίβασης ενός σήματος επηρεάζει και μια δεύτερη ακολουθία η οποία προφανώς μοιράζεται τον ίδιο ενδιάμεσο παράγοντα διαβίβασης σήματος με την πρώτη. Στη διαβίβαση σήματος συμμετέχουν πολυάριθμα συστατικά του κυττάρου, μεταξύ των οποίων περιλαμβάνονται τα ιόντα Ca^{2+} , τα κυκλικά νουκλεοτίδια, τα πολυφωσφοροϊννοσιτίδια, ρυθμιστικές πρωτεΐνες όπως οι μιτωτικές κινάσες (**εικόνα 1.5**), ορμόνες, κ.ά. Το τελικό αποτέλεσμα, του σταδίου της διαβίβασης αφορά είτε σε μεταβολικές τροποποιήσεις (τροποποίηση της δραστηριότητας υπαρχόντων ενζυμικών μορίων, αλλαγές στις ιδιότητες των μεμβρανών κ.ά.) είτε σε μεταβολές στην έκφραση γονιδίων που έχουν ως αποτέλεσμα τη σύνθεση νέων οικογενειών πρωτεϊνών. Οι πρωτεΐνες αυτές ονομάζονται **πρωτεΐνες καταπόνησης** (π.χ. **οι θερμοεπαγόμενες πρωτεΐνες**, βλ. ενότητα 4.8.3). Στο τρίτο στάδιο, το στάδιο της **απάντησης** γίνεται τελικώς ορατή η αντίδραση (δηλ. ο εγκλιματισμός) των κυττάρων στο αρχικό ερέθισμα. Το είδος της απάντησης εξαρτάται από το είδος του αρχικού ερεθίσματος, ενώ το μέγεθός της από το μέγεθος της **δόσης** (του συνδυασμού της έντασης του ερεθίσματος και του χρόνου επίδρασής του).



Στάδιο αντίληψης: Το στάδιο κατά το οποίο τα φυτά αντιλαμβάνονται συγκεκριμένα εξωτερικά ερεθίσματα μέσω εξειδικευμένων δεκτών ή αισθητήρων. Η αντίληψη του κατάλληλου ερεθίσματος προκαλεί μεταβολές στις ιδιότητες του αισθητήρα.

Στάδιο διαβίβασης: Το στάδιο κατά το οποίο οι μεταβολές στις ιδιότητες του αισθητήρα σηματοδοτούν μια ακολουθία διαδικασιών που έχουν ως αποτέλεσμα να μεταβιβάζεται ένα εσωτερικό σήμα από τον αισθητήρα προς τα σημεία εκείνα στα οποία τελικώς θα εκδηλωθεί η κατάλληλη αντίδραση.

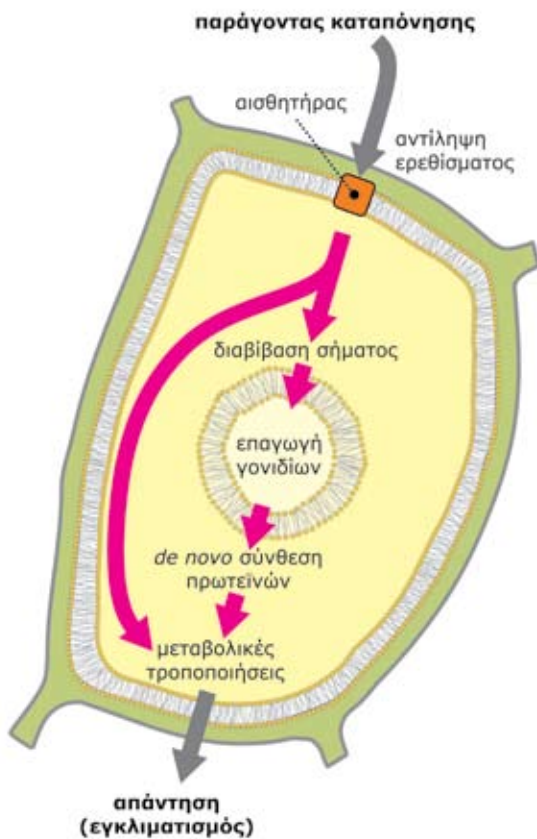
Στάδιο απάντησης: Το στάδιο κατά το οποίο η αντίδραση των κυττάρων στο αρχικό ερέθισμα γίνεται τελικώς ορατή.

Πρωτεΐνες καταπόνησης: Πρωτεΐνες των οποίων η σύνθεση επάγεται υπό την επίδραση ενός ή περισσότερων παραγόντων καταπόνησης.

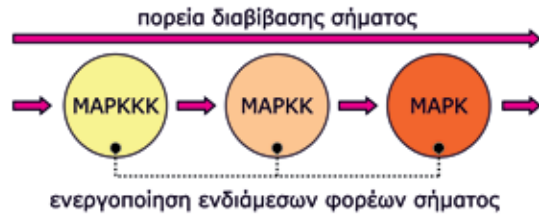
Δόση ερεθίσματος: Ο συνδυασμός της έντασης του ερεθίσματος και του χρόνου επίδρασής του. Η δόση ως όρος χρησιμοποιείται επίσης στην περίπτωση επίδρασης ρύπων, τοξικών ουσιών κ.λπ.

Ερέθισμα: Η μεταβολή στην ποσότητα ή την ποιότητα μιας παραμέτρου του περιβάλλοντος

Αισθητήρες ή υποδοχείς: Μόρια, συνήθως πρωτεΐνες που εντοπίζονται σε μεμβράνες, τα οποία αντιλαμβάνονται ερεθίσματα μέσω τροποποίησης της δομής τους.



Εικόνα 1.4. Τα στάδια που μεσολαβούν από την έκθεση ενός φυτού σε δυσμενείς συνθήκες έως την εκδήλωση των μηχανισμών εγκλιματισμού σε κυτταρικό επίπεδο.



Εικόνα 1.5. Οι μιτωτικές κινάσες εμπλέκονται σε πολυάριθμους μηχανισμούς διαβίβασης σήματος. Η ακολουθία διαβίβασης σήματος των μιτωτικών κινάσεων περιλαμβάνει τρία ένζυμα, τη μιτωτική κινάση (MAP kinase, MAPK), τη μιτωτική κινάση της κινάσης (MAP kinase kinase, MAPKK) και τη μιτωτική κινάση της κινάσης της κινάσης (MAP kinase kinase kinase, MAPKKK) που λειτουργούν εν σειρά. Η MAPKKK ενεργοποιείται από ένα εσωτερικό ή εξωτερικό ερέθισμα και φωσφορυλιώνει τη MKK που με τη σειρά της φωσφορυλιώνει τη MAPK. Κάθε κινάση που φωσφορυλιώνεται ενεργοποιείται, ενώ η παρεμπόδιση της ακολουθίας μπορεί να συμβεί μέσω υδρόλυσης του φωσφορικού δεσμού από φωσφατάσες.

1.4. Οι επιπτώσεις της καταπόνησης μπορούν να διαγνωστούν μέσω της καταγραφής ορισμένων δυσλειτουργιών

Για τη διάγνωση των επιπτώσεων ενός παράγοντα καταπόνησης σε ένα φυτικό οργανισμό, συνήθως διερευνάται η κατάσταση στην οποία βρίσκονται, είτε ορισμένοι εξειδικευμένοι «στόχοι» οι οποίοι επιβαρύνονται ειδικά από τον συγκεκριμένο παράγοντα (π.χ. στην περίπτωση της καταπόνησης με τη μορφή υψηλής έντασης ακτινοβολίας εξειδικευμένο στόχο αποτελούν τα θυλακοειδή των χλωροπλάστων), είτε μη εξειδικευμένοι «στόχοι», των οποίων η κατάσταση καταγράφει μια γενικότερη διαταραχή των φυσιολογικών μηχανισμών. Στην τελευταία περίπτωση χαρακτηριστικά παραδείγματα αποτελούν η ενεργοποίηση ορι-

σμένων βιοσυνθετικών οδών του δευτερογενούς μεταβολισμού, καθώς και των αντιοξειδωτικών συστημάτων των ιστών. Ορισμένα φυτικά είδη, μπορούν σε ορισμένες περιπτώσεις να χρησιμοποιηθούν ως **βιοδείκτες**, δηλ. οργανισμοί εξαιρετικά ευαίσθητοι έναντι ορισμένων παραγόντων καταπόνησης. Ένα παράδειγμα βιοδείκτη είναι το φυτό του καπνού το οποίο εμφανίζεται ιδιαίτερα ευαίσθητο στην παρουσία όζοντος (βλ. **εικόνα 10.3**). Ως εκ τούτου η εμφάνιση συμπτωμάτων σε φυτά-βιοδείκτες αποτελεί ένδειξη της ύπαρξης ενός ή περισσότερων παραγόντων καταπόνησης στο περιβάλλον.

Βιοδείκτες: Φυτικοί οργανισμοί εξαιρετικά ευαίσθητοι σε ένα παράγοντα καταπόνησης που χρησιμοποιούνται για την ανίχνευσή του.

1.5. Η ανάπτυξη μηχανισμών προστασίας/άμυνας έναντι των καταπονήσεων απαιτεί τη δαπάνη ενέργειας

Η ιστορία της εξέλιξης των φυτικών οργανισμών κατέγραψε μια συνεχή προσπάθεια προσαρμογής τους σε καταπονήσεις που ασκούνται από το αβιοτικό ή/και το βιοτικό περιβάλλον. Οι καταπονήσεις αυτές αντιπροσώπευαν και αντιπροσωπεύουν συνεχείς απειλές εξαφάνισης από την επέκταση των ασθενειών, την επικράτηση ακραίων περιβαλλοντικών συνθηκών, ανεξέλεγκτης βόσκησης, κ.ά. Η τελική επιβίωση των φυτικών οργανισμών φαίνεται ότι οφείλεται στην απεριόριστη ευελιξία τους να προσαρμόζονται και να αποικούν ακόμη και τα πλέον αντίξοα περιβάλλοντα. Οι τροποποιήσεις οι οποίες επιβάλλονται σε λειτουργικό επίπεδο λόγω της ύπαρξης παραγόντων καταπόνησης, φαίνεται ότι αποτελούν το προϊόν του κατάλληλου συγκερασμού μεταξύ παραγωγικότητας και επιβίωσης. Η επιβίωση στις συνθήκες αυτές επιβάλλει μεταβολικές τροποποιήσεις, επομένως σύνθεση μεταβολιτών με ορισμένο ενεργειακό κόστος (πίνακας 1.2). Π.χ. Προκειμένου να αντιμετωπίσουν βιοτικούς παράγοντες καταπόνησης, οι φυτικοί οργανισμοί θωρακίζουν τους ιστούς τους είτε παρεμβάλλοντας φυσικά αμυντικά φράγματα, είτε συνθέτοντας ενώσεις του δευτερογενούς μεταβολισμού τοξικές ή/και αποτρεπτικές προς τους εχθρούς τους (βλ. κεφάλαια 12 και 13). Τόσο η κατασκευή αμυντικών δομών, όσο και η σύνθεση κάθε επιμέρους δευτερογενούς μεταβολίτη ο οποίος συμμετέχει σε αμυντικούς μηχανισμούς παρουσιάζουν ένα ορισμένο ενεργειακό κόστος, συνήθως υψηλό. Επομένως η συσσώρευση σε υψηλές συγκεντρώσεις τέτοιου είδους συστατικών έχει ως αποτέλεσμα ένα σημαντικό ποσοστό φωτοσυνθετικού προϊόντος (σε ορισμένα φυτά το ποσοστό των αμυντικών μεταβολιτών ξεπερνά το 10% της ξηρής τους μάζας), να επενδύεται στην άμυνα. Η συγκεκριμένη κατανομή πόρων (βλ. ενότητα 14.1) θεωρείται απολύτως αναγκαία, εφ' όσον συμβάλλει στην αποτελεσματικότερη προσαρμογή και εγκλιματισμό του οργανισμού.

Ανάλογο ενεργειακό κόστος παρουσιάζουν και οι μεταβολικές τροποποιήσεις που έχουν ως στόχο την επίτευξη κυτταρικής ομοιόστασης ώστε να αντιμετωπιστούν οι κάθε είδους αντίξοες συνθήκες του περιβάλλοντος, όπως π.χ. η σύνθεση συμβατών οσμωλυτών με σκοπό την οσμωρύθμιση του πρωτοπλάστη (βλ. ενότητες 2.4.3 και

3.4.3). Για τη σύνθεση ενός συμβατού οσμωλύτη του τύπου της πολυυδρόξυ αλκοόλης απαιτείται η κατανάλωση 54 mole ATP ανά mole σακχάρου. Η συσσώρευση ενός τέτοιου είδους μορίου σε συγκέντρωση 300 mM αντιπροσωπεύει ένα ποσοστό της τάξης του 10% του Ξ.Β. του ιστού.

Πίνακας 1.2. Το κόστος κατασκευής ορισμένων αμυντικών μεταβολιτών και το κόστος αναπλήρωσης ορισμένων οργάνων. Larcher 1995

μεταβολίτης ή ιστός	κόστος κατασκευής (g γλυκόζης g ⁻¹ ΞΒ)
αμυντικοί μεταβολίτες	
Ταννίνες	1,6
Αλκαλοειδή	2,8-3,3
Μονοτερπένια	2,8-3,5
Λιγνίνη	2,5
πολυτερπένια	3,3
φυτικά όργανα	
φύλλα με χαμηλά επίπεδα αμυντικών μεταβολιτών	1,3
φύλλα με υψηλά επίπεδα αμυντικών μεταβολιτών	1,8
μη λιγνινοποιημένοι βλαστοί	1,1
λιγνινοποιημένοι βλαστοί	1,6

2

ΥΔΑΤΙΚΗ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗ



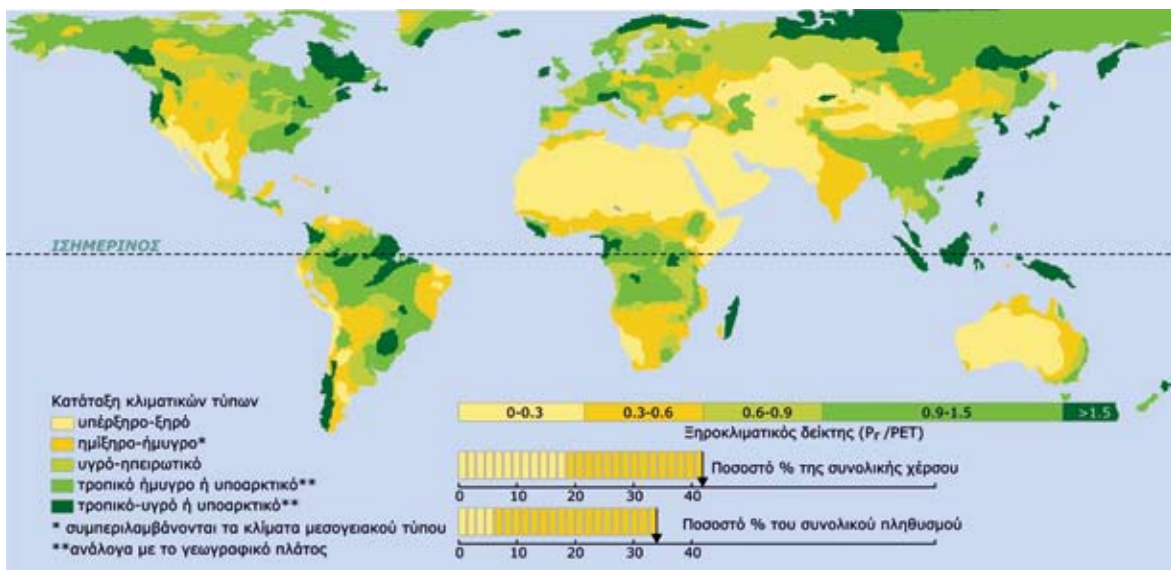
Carraris spinosa σε βραχώδη παραλία της Κεφαλονιάς. Το φυτό αυτό μπορεί να χαρακτηριστεί ως φρεατόφυτο, ωστόσο παρουσιάζει ανθεκτικότητα και έναντι της αλατότητας.

2.1. Η διαθεσιμότητα του νερού στο περιβάλλον επηρεάζει την ανάπτυξη και την επιβίωση των φυτικών οργανισμών.

Στο κεφάλαιο αυτό οι δυσμενείς επιδράσεις της υδατικής καταπόνησης εξετάζονται μόνο υπό το πρίσμα της έλλειψης, και όχι της περίσσειας νερού (συνήθως με τη μορφή της κατάκλυσης), αφού η τελευταία προκαλεί ουσιαστικά καταπόνηση από έλλειψη οξυγόνου (**υποξία ή ανοξία**, βλ. κεφάλαιο 6).

Η υδατική καταπόνηση εμφανίζεται είτε με τη μορφή της **αφυδάτωσης** (ως σύμπτωμα της ξηρασίας), είτε της **οσμωτικής καταπόνησης** (ως σύμπτωμα της αλατότητας). Το κοινό χαρακτηριστικό και των δύο περιπτώσεων είναι η διαμόρφωση χαμηλού δυναμικού του νερού στο εδαφικό διάλυμα (και επομένως πτώση του δυναμικού του νερού και έλλειψη νερού στους φυτικούς ιστούς).

Η ξηρασία, ως κλιματικός παράγοντας, είναι το αποτέλεσμα του συνδυασμού της περιορισμένης διαθεσιμότητας νερού (από την ατμόσφαιρα ή/και από το έδαφος) και της απώλειάς του (μέσω της εξατμισοδιαπνοής). Ανάλογες κλιματικές συνθήκες επικρατούν στο 41% της χέρσου του πλανήτη, ενώ εποχικό ή τοπικό περιορισμό στη διαθεσιμότητα νερού υφίσταται ένα ακόμη σημαντικό ποσοστό της ξηράς. Στα εδάφη αυτά κατοικεί το 34% περίπου του παγκόσμιου πληθυσμού (**εικόνα 2.1**). Η ξηρασία αποτελεί έναν από τους σημαντικότερους παράγοντες καταπόνησης οι οποίοι περιορίζουν τη γεωργική παραγωγή σε παγκόσμιο επίπεδο (**πίνακας 2.1**).



Εικόνα 2.1. Η κατανομή των ξηρών περιοχών στον πλανήτη με κριτήριο τον ξηροκλιματικό δείκτη. Ο δείκτης αυτός προκύπτει ως το ηλικίο του ύψους της ετήσιας βροχόπτωσης προς τον δυνητικό ρυθμό εξατμισοδιαπνοής (P_r/PET). Τα υπέρξηρα έως ήμισυγρο εδάφη καλύπτουν ποσοστό πλέον του 40% της χέρσου, στα οποία είναι συγκεντρωμένο το 34% του παγκόσμιου πληθυσμού.

Τα στοιχεία αφορούν το έτος 1994 και προέρχονται από επεξεργασία δεδομένων του UNEP (2006). The UNEP GEO Data Portal. United Nations Environment Programme. <http://geodata.grid.unep.ch>. Τα πληθυσμιακά στοιχεία και τα στοιχεία εδαφοκάλυψης αφορούν στο έτος 2000 και προέρχονται από το World Resource Institute (<http://wri.org>).

Αφυδάτωση: Η πτώση του δυναμικού του νερού των φυτικών κυττάρων σε πολύ χαμηλά επίπεδα λόγω έλλειψης νερού στο εξωτερικό περιβάλλον.

Οσμωτική καταπόνηση: Η πτώση του δυναμικού του νερού των φυτικών κυττάρων σε χαμηλά επίπεδα λόγω υψηλής συγκέντρωσης ιόντων ή μορίων του εξωτερικού διαλύματος.



Πίνακας 2.1. Παραγωγή καλαμποκιού και σόγιας στις ΗΠΑ (ως % του μέσου όρου των ετών 1979–1988). Οι πλάγιοι αριθμοί αφορούν σε περιόδους ξηρασίας. Taiz and Zeiger 1998

έτος	καλαμπόκι	σόγια
1979	104	106
1980	87	88
1981	104	100
1982	108	104
1983	77	87
1984	101	93
1985	112	113
1986	113	110
1987	114	111
1988	80	89

2.2. Η ξηρασία προκαλεί μεταβολές στο εδαφικό περιβάλλον και στη ριζόσφαιρα

Το έδαφος είναι ένα σύνθετο σύστημα το οποίο αποτελείται από εδαφικά τεμαχίδια ποικίλου μεγέθους. Η μηχανική σύσταση του εδάφους, όπως ονομάζεται, καθορίζει τελικά το πορώδες (δηλ. το ποσοστό των κενών χώρων ως προς τον συνολικό όγκο) αλλά και την κατανομή των πόρων ανάλογα με τη διάμετρό τους. Μπορούν να διακριθούν δύο κατηγορίες πόρων: οι τριχοειδείς πόροι και οι πόροι μεγαλύτερης διαμέτρου. Στους πρώτους το νερό συγκρατείται μέσω τριχοειδών δυνάμεων και για το λόγο αυτό δεν επηρεάζεται από τις δυνάμεις βαρύτητας, ενώ στους δεύτερους το νερό αποστραγγίζεται προς βαθύτερα στρώματα.

Λαμβάνοντας υπόψη τα παραπάνω, το εδαφικό νερό μπορεί να διακριθεί σε τρία κλάσματα ανάλογα με τη φύση των δυνάμεων οι οποίες το συγκρατούν στο έδαφος και επομένως ανάλογα με την ευκολία με την οποία τα φυτά το αντλούν μέσω του ριζικού συστήματος. Το πρώτο κλάσμα είναι αυτό του αποστραγγιζόμενου νερού το οποίο δεν είναι διαθέσιμο στα φυτά για μεγάλα χρονικά διαστήματα. Το δεύτερο είναι αυτό του τριχοειδούς νερού το οποίο αποτελεί την κύρια πηγή τροφοδοσίας των φυτών με νερό, αφενός επειδή είναι δυνατή η απορρόφησή του από τις ρίζες και αφετέρου επειδή παραμένει στο έδαφος για μεγάλα χρονικά διαστήματα. Ένα τρίτο κλάσμα αφορά στο νερό το οποίο έχει προσροφηθεί

στις υγροσκοπικές επιφάνειες των ορυκτών συστατικών και στην οργανική ουσία του εδάφους. Λόγω των ισχυρών δυνάμεων συγκράτησής του, το νερό αυτό δεν είναι διαθέσιμο στα φυτά.

Η περιεκτικότητα του εδάφους σε νερό μπορεί να κυμανθεί από τον κορεσμό (μέγιστη) έως την πλήρη αποξήρανση (επιτυγχάνεται μόνο σε εργαστηριακές συνθήκες σε φούρνο ξήρανσης). Το κορεσμένο έδαφος προκύπτει λόγω της υπερβολικής άρδευσης ή της έντονης βροχόπτωσης και χαρακτηρίζεται από την πλήρωση όλων σχεδόν των πόρων με νερό (κατάκλυση ή πλημμύρισμα εδάφους). Αμέσως μετά τη διακοπή της άρδευσης ή της βροχόπτωσης ένα σημαντικό μέρος του νερού αποστραγγίζεται λόγω της βαρύτητας προς βαθύτερα στρώματα (εικόνα 2.2). Μετά την αποστράγγιση οι πόροι πληρώνονται με αέρα, κατάσταση η οποία επιτρέπει την επαρκή οξυγόνωση του ριζικού συστήματος (βλ. επίσης εικόνα 6.1). Στην κατάσταση αυτή η υδατοπεριεκτικότητα του εδάφους αναφέρεται ως κατάσταση εδαφοϊκανότητας (εικόνα 2.2). Η σταδιακή απορρόφηση νερού από τις ρίζες, η εξάτμιση του νερού από τα επιφανειακά στρώματα του εδάφους και η συνακόλουθη κίνηση του νερού προς την επιφάνεια του εδάφους προκαλεί σταδιακή αποξήρανση και πτώση του δυναμικού νερού της θεμελιώδους μάζας εδάφους (εικόνα 2.2). Περαιτέρω απώλεια νερού οδηγεί την υδατοπεριεκτικότητα του



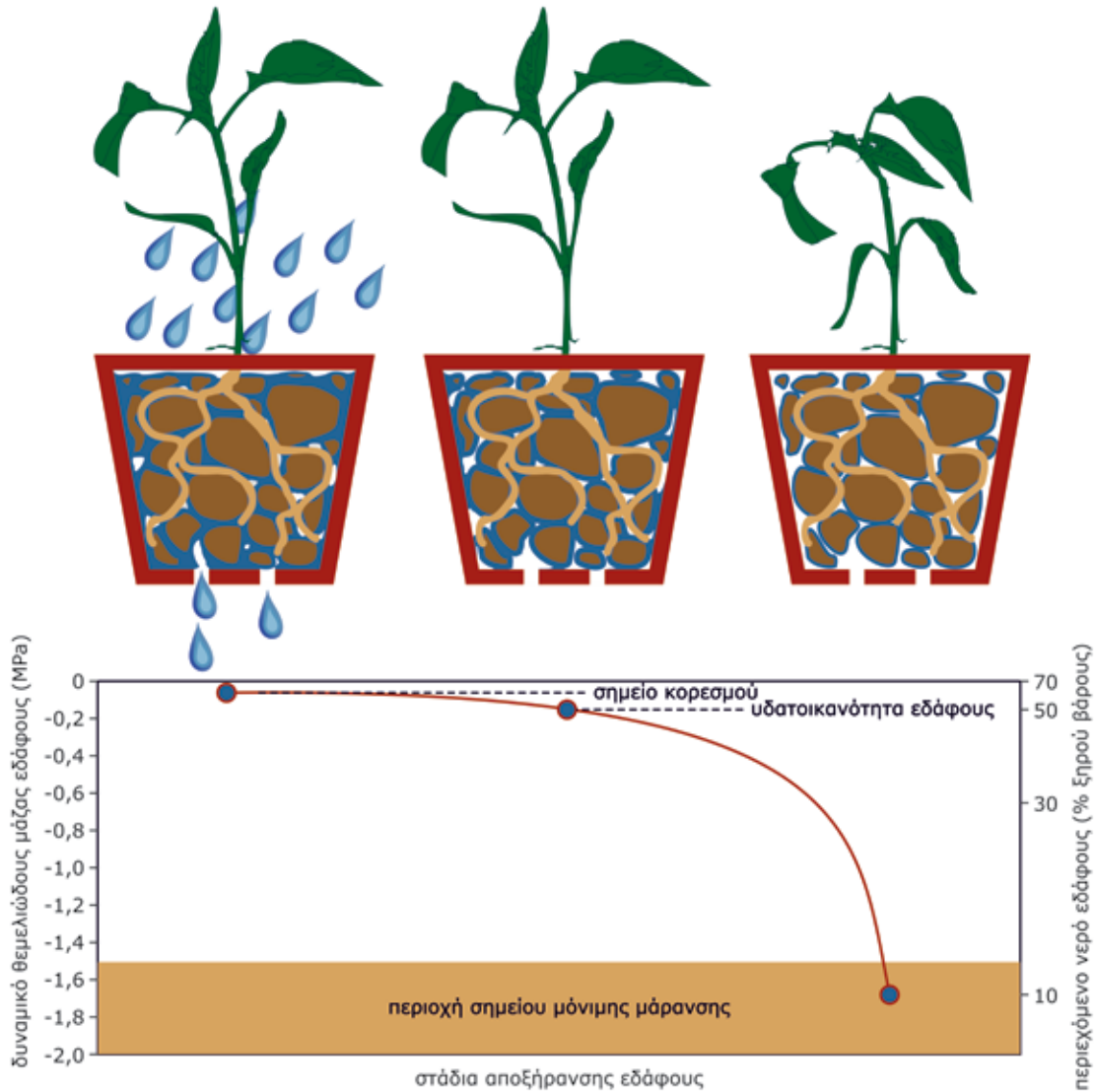
Κατάσταση εδαφοϊκανότητας: Η μέγιστη ποσότητα νερού που μπορεί να συγκρατήσει το έδαφος μετά από την αποστράγγισή του

Σημείο μόνιμης μάρανσης: Η τιμή του δυναμικού νερού της θεμελιώδους μάζας του εδάφους πέραν της οποίας οι ρίζες δεν μπορούν να απορροφήσουν νερό.

εδάφους στο σημείο **μόνιμης μάρανσης** όπου τα φυτά αδυνατούν πλέον να προσλάβουν νερό. Για τα περισσότερα φυτικά είδη, το σημείο μόνιμης μάρανσης βρίσκεται μεταξύ -1,5 και -2,0 MPa. Ωστόσο σε κατάλληλα προσαρμοσμένα ή εγκλιματισμένα φυτά οι τιμές αυτές μετατοπίζονται προς ιδιαίτερα χαμηλά όρια.

Υπό ομαλές συνθήκες τροφοδοσίας του εδάφους με νερό, η εξάτμιση του νερού μέσω της

διαπνοής και η αναπλήρωσή του μέσω απορρόφησης από τις ρίζες δημιουργεί κίνηση του νερού του εδάφους προς τις ρίζες μέσω μαζικής ροής. Το νερό αυτό συμπαρασύρει και διαλυμένα θρεπτικά συστατικά τα οποία εμπλουτίζουν τη ριζόσφαιρα. Η ξήρανση του εδάφους έχει ως αποτέλεσμα να διαταράσσεται η ομαλή μαζική ροή και συνεπώς και η παροχή θρεπτικών προς τη ριζόσφαιρα.



Εικόνα 2.2. Α. Αντιπροσωπευτικές καταστάσεις του εδάφους και μεταβολές στην κατανομή του αέρα και του νερού. Από αριστερά προς τα δεξιά: Κατάκλυση εδάφους (όλοι σχεδόν οι πόροι έχουν πληρωθεί με νερό), κατάσταση εδαφοϊκανότητας (το νερό συγκρατείται μέσω τριχοειδών φαινομένων), σημείο μόνιμης μάρανσης (απομένει μόνο το προσροφημένο στα εδαφικά τεμαχίδια νερό) **Β.** Η προοδευτική αποξήρανση ενός πλημμυρισμένου εδάφους όπως καταγράφεται με βάση το υδατικό δυναμικό θεμελιώδους μάζας ή την περιεκτικότητα του νερού (ως ποσοστό επί τοις % του ξηρού βάρους του εδάφους). Σημειώνονται επίσης οι τρεις καταστάσεις που απεικονίζονται στο **Α**. Μεταξύ των τιμών -1,5 και -2,0 MPa του δυναμικού νερού εντοπίζεται το σημείο μόνιμης μάρανσης για τα περισσότερα φυτικά είδη (πορτοκαλί περιοχή).
Στοιχεία από Kramer PJ and Boyer JS. 1995. Water relations of plants and soils, Academic Press, London

2.3. Η υδατική καταπόνηση προκαλεί σοβαρές διαταραχές σε μορφολογικό, φυσιολογικό και μοριακό επίπεδο

Η έλλειψη νερού στο περιβάλλον της ρίζας έχει σοβαρές επιπτώσεις σε όλα τα επίπεδα οργάνωσης ενός φυτικού οργανισμού. Ήπια έλλειψη νερού έχει ως αποτέλεσμα την ανάσχεση ή διακοπή της ανάπτυξης καθώς και την ενεργοποίηση μηχανισμών εγκλιματισμού. Εντονότερη έλλειψη νερού προκαλεί χαρακτηριστικά συμπτώματα, ορισμένα από τα οποία γίνονται εμφανή

σε σύντομο χρονικό διάστημα και οφείλονται σε διαταραχές ζωτικών λειτουργιών. Στις περισσότερες περιπτώσεις τα συμπτώματα αυτά είναι κοινά σε όλα τα φυτά και ανάλογα με την ένταση και τη διάρκεια της καταπόνησης είτε συνιστούν στοιχειώδεις μηχανισμούς εγκλιματισμού, είτε συνιστούν βλάβες.

2.3.1. Μειώνεται η πρόσφυση της ρίζας στα σωματίδια του εδάφους

Ο μαρασμός της ρίζας προκαλεί την απομάκρυνσή της από τα σωματίδια του εδάφους τα οποία συγκρατούν ακόμη νερό και στις περισ-

σότερες περιπτώσεις αποκόπτονται και τα ριζικά τριχίδια.

2.3.2. Αυξάνονται οι αντιστάσεις στη ροή του νερού

Η κίνηση του νερού από το έδαφος προς τα σημεία διαπνευστικών απωλειών ακόμα και εάν είναι θερμοδυναμικώς δυνατή (δηλαδή υφίσταται ευνοϊκή διαβάθμιση υδατικού δυναμικού), εξαρτάται από τις μηχανικές και φυσικοχημικές αντιστάσεις κατά μήκος της διαδρομής. Εκτός από την αντίσταση των στομάτων (η οποία είναι ρυθμιζόμενη), τα ανατομικά χαρακτηριστικά των ιστών της ρίζας, τα υδραυλικά χαρακτηριστικά των αγγείων του ξύλου (το εύρος των αγγείων, η ύπαρξη εμβολών, κ.ά.) καθώς και η ύπαρξη των **υδατοποριών** (καναλιών μεταφοράς νερού δια μέσου των μεμβρανών), επηρεάζουν την ανοδική κίνηση του νερού στα φυτά (βλ. επίσης ενότητα 2.5.1.4).

Σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης η υποδερμίδα της ρίζας καλύπτεται με **φελλίνη** (σουβερίνη) ώστε να προστατευτεί το όργανο από την πλήρη αφυδάτωση. Ωστόσο η φελλίνη αποτελεί μία πρόσθετη και μη αναστρέψιμη αντίσταση στη μεταφορά των μορίων νερού. Εκτός αυτού, η ανάπτυξη υψηλών αρνητικών πιέσεων (τάσεων) στα αγγεία του ξύλου για την άντληση νερού συμβάλλει στη δημιουργία **εμβολών**, δηλ. θραύση της στήλης του νερού στα αγγεία και διακοπή της συνέχειάς της. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα την αύξηση των αντιστάσεων στη ροή του νερού μέσα στο σύστημα μεταφοράς.



Υδατοπορίνες: Πρωτεΐνες-κανάλια που διευκολύνουν τη μεταφορά νερού δια μέσου των μεμβρανών (λεπτομέρειες στην ενότητα 2.5.1.4).

Εμβολή: Η δημιουργία φυσαλίδων αέρα στα αγγεία του ξύλου λόγω της μεγάλης αρνητικής πίεσης (τάσης) που αναπτύσσεται μέσα σε αυτά. Έχει ως αποτέλεσμα τη θραύση της συνεχούς στήλης νερού και τη διακοπή της τροφοδοσίας με νερό από το αγγείο.

Φελλίνη: Ετερογενές πολυμερές το οποίο απαρτίζεται από λιπαρά οξέα που συνδέονται μεταξύ τους με εστερικούς δεσμούς που σχηματίζουν πλέγμα. Η φελλίνη παρουσιάζει αυξημένη περιεκτικότητα σε λιπαρά οξέα με μεγάλο αριθμό ατόμων άνθρακα, σε δικαρβοξυλικά λιπαρά οξέα και σε φαινολικές ενώσεις (η δομή της περιγράφεται στην ενότητα 12.3.4).

2.3.3. Παρεμποδίζονται οι κυτταρικές διαιρέσεις και η διάταξη των κυττάρων αλλά υπό συνθήκες ήπιας καταπόνησης τα αναπτυσσόμενα κύτταρα τελικά εγκλιματίζονται

Η υδατική καταπόνηση προκαλεί ραγδαία μείωση του ρυθμού διαίρεσης των κυττάρων στα μεριστώματα του βλαστού και της ρίζας. Η αντίληψη της έλλειψης νερού από τη ρίζα προκαλεί σύνθεση ορμονών ABA και ACC (προδρόμου μορίου του αιθυλενίου που μετατρέπεται σε αιθυλένιο στα φύλλα, βλ. **εικόνα 6.3**) που μεταφέρονται στο υπέργειο μέρος του φυτού μέσω του αγγειακού συστήματος. Στο υπέργειο μέρος οι ορμόνες αυτές σηματοδοτούν διαφορετικές αντιδράσεις στα φύλλα, ανάλογα με το στάδιο ανάπτυξής τους. Στα νεαρά αναπτυσσόμενα φύλλα τα οποία διαθέτουν δραστήρια μεριστώματα παρατηρούνται δύο διακριτές φάσεις αντίδρασης. Κατά την πρώτη φάση παρατηρείται έντονη παρεμπόδιση της κυτταροδιαίρεσης ή/και του ρυθμού επιμήκυνσης των κυττάρων (ανάλογα με το στάδιο οντογένεσης κάθε ιστολογικής ζώνης), ενώ κατά τη δεύτερη παρατηρείται επανεκκίνηση της αύξησης αλλά με χαμηλότερους ρυθμούς. Οι αντιδράσεις αυτές των νεαρών φύλλων δεν είναι αποτέλεσμα διαταραχής των κυτταρικών λειτουργιών, καθώς παρατηρείται ακόμα και σε ήπιας έντασης υδατική καταπόνηση και ανεξάρτητα της ενεργειακής τους κατάστασης, αλλά υποδηλώνει μια σημαντική απάντηση εγκλιματισμού με τον επαναπρογραμματισμό του αναπτυξιακού προτύπου.

Η συνδυαστική δράση των ορμονών ABA και αιθυλενίου αποδίδεται στην επαγωγή του καταβολισμού των γιββερελινών (GAs) με συνέπεια τη μείωση των επιπέδων τους. Οι GAs ρυθμίζουν την κυτταρική αύξηση τόσο υπό βέλτιστες συνθήκες όσο και υπό συνθήκες καταπόνησης. Συγκεκριμένα, η καταστολή της δράσης των GAs, προκαλεί σταθεροποίηση των επιπέδων μιας κατηγορίας ρυθμιστικών μορίων, των **πρωτεΐνων DELLA**, οι οποίες δρουν ως παρεμποδιστές της ανάπτυξης. Είναι σημαντικό το γεγονός ότι οι DELLAs ενεργοποιούν ένα ευρύ φάσμα μηχανισμών εγκλιματισμού στην έλλειψη νερού, όπως την εξουδετέρωση των ενεργών μορφών οξειγόνου (ROS, βλ

κεφάλαιο 8). Ο ανταγωνισμός GAs και DELLAs ρυθμίζει όχι μόνο την κυτταρική επιμήκυνση, αλλά και το ρυθμό των κυτταροδιαίρεσεων. Υπό τις συνθήκες αυτές, η μιτωτική διαίρεση επιβραδύνεται ή σταματά κατά τη μετάβαση από τη φάση G1 στην S. Πέραν των ορμονικών σημάτων και του μηχανισμού δράσης τους, η διακοπή της αύξησης των υπέργειων οργάνων σχετίζεται και με τη μείωση της υδραυλικής αγωγιμότητας του ριζικού συστήματος και του βλαστού που προκαλεί μείωση της πίεσης σπαργής των αναπτυσσόμενων κυττάρων λόγω και της απενεργοποίησης των υδατοπορινών.

Κατά τη φάση της επανεκκίνησης της αύξησης των νεαρών φύλλων λαμβάνουν χώρα σημαντικές φυσιολογικές αλλαγές που έχουν ως αποτέλεσμα τον εγκλιματισμό στις νέες συνθήκες, όπως α) επαναπρογραμματισμός του αναπνευστικού μεταβολισμού με ενεργοποίηση της οδού της εναλλακτικής οξειδάσης με στόχο την ενεργειακή τροφοδοσία των αναπτυσσόμενων κυττάρων χωρίς τον κίνδυνο συσσώρευσης ενεργών μορφών οξειγόνου (ROS), β) περιορισμός του αριθμού των μεριστωματικών κυττάρων που αποσκοπεί στη σημαντική ελάττωση του μεγέθους των φύλλων γ) μεταβολή των μηχανικών χαρακτηριστικών του κυτταρικού τοιχώματος των αναπτυσσόμενων κυττάρων και iv) αύξηση της υδραυλικής αγωγιμότητας μέσω σύνθεσης υδατοπορινών.

Η μεταβολή των μηχανικών χαρακτηριστικών του κυτταρικού τοιχώματος των αναπτυσσόμενων κυττάρων επιβάλλεται διότι η επιμήκυνση των αναπτυσσόμενων κυττάρων εξαρτάται και από την ελαστικότητα του κυτταρικού τοιχώματος. Δεδομένου ότι η υδατική καταπόνηση προκαλεί ελάττωση της πίεσης σπαργής, η αύξηση της ελαστικότητας του κυτταρικού τοιχώματος επιτρέπει την απόκτηση του επιθυμητού τελικού μεγέθους των κυττάρων. Πράγματι, κατά τα στάδια της κυτταρικής διαίρεσης ή της κυτταρικής επιμήκυνσης ενεργοποιούνται μηχανισμοί όπως η πτώση του

Πρωτεΐνες DELLA: Ρυθμιστικές πρωτεΐνες οι οποίες δρουν ως παρεμποδιστές της ανάπτυξης. Παρουσία γιββερελινών οι πρωτεΐνες αυτές αποδομούνται ταχέως, ενώ το αντίθετο συμβαίνει όταν τα επίπεδα των γιββερελινών μειώνονται.



pH και η συσσώρευση ROS στον αποπλασματικό χώρο, η αύξηση της δραστηριότητας ενζύμων αύξησης της ελαστικότητας του κυτταρικού τοιχώματος όπως οι **εκτασίνες** και η **ενδοτρανσγλυκοσυλάση της ξυλογλυκάνης** και η μείωση της βιοσύνθεσης της κυτταρίνης. Ανάλογος μηχανισμός φαίνεται πως λειτουργεί και στα μεριστώματα της ρίζας διατηρώντας την ικανότητα αύξησης του ριζικού συστήματος υπό συνθήκες χαμηλών τιμών δυναμικού νερού του εδάφους.

Είναι σημαντικό να τονιστεί πως όλοι οι παραπάνω μηχανισμοί εγκλιματισμού των αναπτυσσόμενων φύλλων είναι δυνατόν να ενεργοποιηθούν μόνο στην περίπτωση της ήπιας υδατικής καταπόνησης καθώς σε αντίθετη περίπτωση δεν δίνεται στα κύτταρα η ευκαιρία του εγκλιματισμού λόγω σοβαρής διαταραχής της ομοιόστασής τους. Για παράδειγμα, ισχυρή υδατική καταπόνηση προκαλεί μείωση της ελαστικότητας των κυτταρικών τοιχωμάτων των αναπτυσσόμενων φύλλων τα οποία στερούνται πλέον της δυνατότητας διάτασης.

2.3.4. Επηρεάζεται η δομή και λειτουργία των μεμβρανών και των ενζύμων

Οι δυσμενείς επιπτώσεις της υδατικής καταπόνησης σε επίπεδο κυττάρων σχετίζονται με φυσιολογικές βλάβες οι οποίες οφείλονται στην αφυδάτωση του κυτταροπλάσματος. Η σταδιακή αφαίρεση νερού έχει ως αποτέλεσμα τη συρρίκνωση του πρωτοπλάστη, η οποία συνοδεύεται από συμπύκνωση της υδατικής φάσης και παθητική αύξηση της συγκέντρωσης των διαλυμένων ουσιών (**πλάσμούση**, βλ. **εικόνα 2.6**). Το γεγονός αυτό έχει σοβαρές επιπτώσεις στη λεπτή δομή και λειτουργία των κυττάρων (επηρεάζεται η ακεραιότητα των μεμβρανών και η δραστηριότητα των ενζύμων). Η απομάκρυνση μορίων νερού

από το περιβάλλον των μεμβρανών διαταράσσει την ομαλή διάταξη της διπλής λιπιδικής στοιβάδας, γεγονός το οποίο έχει ως αποτέλεσμα να παρατηρείται απώλεια της δραστηριότητας μεμβρανικών αντλιών, αλλά και να δημιουργούνται ανεπιθύμητοι πόροι. Ακόμη και αν ο πρωτοπλάστης ενυδατωθεί εκ νέου, παρατηρείται απώλεια της εκλεκτικής περατότητας των μεμβρανών, και ως εκ τούτου ανεξέλεγκτη διακίνηση ουσιών δια μέσου αυτών. Σε κυτταρικό επίπεδο πλέον επέρχεται απώλεια της διαμερισματοποίησης και συνολική μεταβολική δυσλειτουργία.

2.3.5. Παρεμποδίζεται η φωτοσυνθετική λειτουργία

A. Το αναπόφευκτο κλείσιμο των στοματίων (βλ. επίσης ενότητα 2.4.2.1) παρεμποδίζει τον απρόσκοπτο εφοδιασμό των φωτοσυνθετικών κυττάρων με CO₂ της ατμόσφαιρας. Θα πρέπει ωστόσο να τονιστεί ότι η συμπεριφορά αυτή των

στοματίων επιφέρει αύξηση της **αποδοτικότητας χρήσης νερού (WUE)**, βλ. **εικόνα 2.3.**, βλ. επίσης ενότητα 2.8).

B. Η επικράτηση χαμηλού δυναμικού του νερού στον πρωτοπλάστη επιδρά άμεσα στη δομική



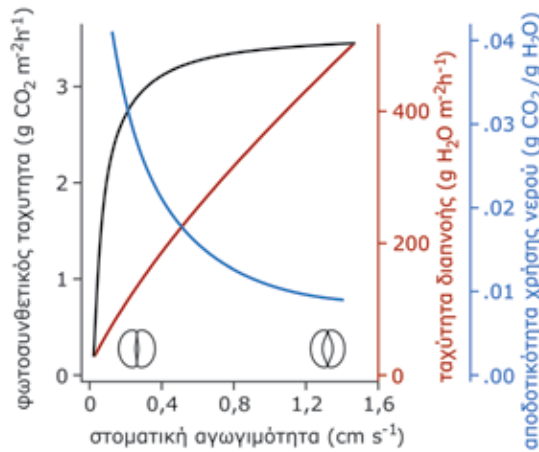
Εκτασίνες: Πρωτεΐνες που εντοπίζονται στα κυτταρικά τοιχώματα και συμβάλλουν στη χαλάρωση του κυτταρικού τοιχώματος μέσω διάσπασης των δεσμών μεταξύ των μικροϊνιδίων κυτταρίνης.

Ενδοτρανσγλυκοσυλάση της ξυλογλυκάνης: Διασπά 1-4 γλυκοζυτικούς δεσμούς του σκελετού της ξυλογλυκάνης (μιας ημικυτταρίνης) μεταφέροντας το προϊόν της διάσπασης (μια ξυλογλυκανοϋλ-ομάδα) σε μια γλυκόζη ενός άλλου πολυμερούς. Σε συνεργασία με τις εκτασίνες τροποποιούν το πλέγμα ξυλογλυκάνης -κυτταρίνης συμβάλλοντας στη χαλάρωση του κυτταρικού τοιχώματος.

Αποδοτικότητα χρήσης νερού (Water Use Efficiency, WUE): Παράμετρος που περιγράφει την αποδοτικότητα με την οποία ένα φυτό χρησιμοποιεί το νερό που είναι διαθέσιμο. Εκφράζεται με διαφορετικούς τρόπους, ανάλογα με τις παραμέτρους που μετρώνται: 1. Ως το πηλίκο της φωτοσυνθετικής ταχύτητας προς το ρυθμό διαπνοής (instantaneous WUE) ή της αγωγιμότητας των στοματίων (intrinsic WUE). 2. Σε συνθήκες αγρού υπολογίζεται μέσω των kg ξηρής βιομάζας που παράγονται ανά kg νερού που διαπνέεται. Το αντίστροφο του πηλίκου αυτού ονομάζεται διαπνευστικό πηλίκο

και λειτουργική ακεραιότητα της φωτοσυνθετικής συσκευής. Στις συνθήκες αυτές εμφανίζονται δυσλειτουργίες, τόσο στη φωτοφωσφορυλίωση, όσο και στη φωτοσυνθετική ροή των ηλεκτρονίων. Παρατηρείται επίσης αύξηση της συγκέντρωσης των ιόντων Mg^{2+} στους χλωροπλάστες, η οποία παρεμποδίζει τη φωτοσυνθετική δραστηριότητα.

γ. Η έντονη υδατική καταπόνηση έχει ως αποτέλεσμα τη συσσώρευση ενεργών μορφών οξειδωτικού καταπόνηση όχι μόνο της φωτοσυνθετικής συσκευής, αλλά και του όλου μεταβολισμού.



Εικόνα 2.3. Μεταβολή της φωτοσυνθετικής ταχύτητας, της ταχύτητας διαπνοής και της αποδοτικότητας χρήσης νερού συναρτήσει της στοματικής αγωγιμότητας. Η μείωση της στοματικής αγωγιμότητας η οποία είναι αποτέλεσμα του κλεισίματος των στομάτων, οδηγεί σε μείωση τόσο της ταχύτητας διαπνοής όσο και της φωτοσυνθετικής ταχύτητας. Ωστόσο, το μερικό κλείσιμο των στομάτων έχει ως αποτέλεσμα την αναλογικά μεγαλύτερη μείωση της διαπνοής συγκριτικά με τη φωτοσύνθεση. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα την αύξηση της αποδοτικότητας χρήσης νερού. Η μεγαλύτερη κατά αναλογία μείωση της διαπνοής συγκριτικά με τη φωτοσύνθεση οφείλεται στο γεγονός ότι οι συνολικές αντιστάσεις στη διάχυση του CO_2 είναι πάντα περισσότερες από τις συνολικές αντιστάσεις στη διάχυση του H_2O ακόμα και εάν τα στόματα είναι τελείως ανοικτά. Έτσι, η αύξηση της στοματικής αντίστασης λόγω κλεισίματος των στομάτων επηρεάζει αναλογικά περισσότερο τη διαπνοή. Fitter and Hay 2001 με τροποποίηση

2.4. Τα φυτά διαθέτουν τρεις κυρίως στρατηγικές ώστε να αντιμετωπίζουν την υδατική καταπόνηση

Κατά κανόνα τα φυτά αντιμετωπίζουν την έλλειψη νερού στο περιβάλλον τους μέσω τριών στρατηγικών:

2.4.1. Διαφυγή

Στην κατηγορία αυτή ανήκουν ετήσια είδη φυτών τα οποία διαθέτουν μικρή ικανότητα προσαρμογής ή εγκλιματισμού στην υδατική καταπόνηση. Ορισμένα εξ αυτών, κυρίως ποώδη, είναι κατάλληλα προσαρμοσμένα ώστε να ολοκληρώνουν τον βιολογικό τους κύκλο μέσα στα στενά όρια της ευνοϊκής περιόδου με επάρκεια νερού. Στη διάρκεια της δυσμενούς περιόδου απαντούν

σε ληθαργικές μορφές (π.χ. σπέρματα). Στην κατηγορία αυτή ανήκουν επίσης φυτά τα οποία είναι προσαρμοσμένα κατάλληλα ώστε κατά τη διάρκεια της δυσμενούς περιόδου να διατηρούν βιολογικά δραστήριο μόνο ένα τμήμα τους, το οποίο ελαχιστοποιεί τις απώλειες νερού. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελούν τα **γεώφυτα** (όπως π.χ. ο ασφόμελος **εικόνα 2.4A**), τα οποία κατά τη διάρ-

κεια της ξηρής περιόδου διατηρούν ζωντανό μόνο το υπόγειο τμήμα τους (βολβούς, κονδύλους, ριζώματα). Στην κατηγορία επίσης αυτή μπορεί να ενταχθούν θάμνοι οι οποίοι αποβάλλουν τα φύλλα τους στη διάρκεια της δυσμενούς περιόδου (π.χ. τα είδη *Euphorbia acanthothamnus* και *E. dendroides* της ελληνικής χλωρίδας **εικόνα 2.4B**).

Τα περισσότερα είδη φυτών που ακολουθούν τη στρατηγική της διαφυγής μπορούν να χαρακτηριστούν ως υγρόφυτα ή μεσόφυτα (**βλ. ενότητα 2.8**). Η κατασκευή των αγγείων, αλλά και των στομάτων δεν ευνοούν την εξοικονόμηση νερού και η τροφοδοσία των φύλλων με νερό γίνεται με υψηλούς ρυθμούς. Τα χαρακτηριστικά αυτά είναι συμβατά με την υψηλή φωτοσυνθετική απόδοση και αποδοτική διαχείριση των θρεπτικών συστατικών. Ωστόσο δεν εγγυώνται την ασφάλεια στη μεταφορά του νερού διότι σε περίπτωση υδατικής καταπόνησης αυξάνεται δραματικά η πιθανότητα εμβολών. Θα πρέπει να σημειωθεί στο σημείο αυτό ότι τα σπέρματα μέσω των οποίων διαιω-

νίζεται το είδος στα φυτά αυτά, ακολουθούν τη στρατηγική της ακραίας ανθεκτικότητας (**βλ. ενότητα 2.4.3**). Αυτό σημαίνει ότι ενώ τα φυτά αυτά παρουσιάζονται εξαιρετικά ευαίσθητα έναντι της υδατικής καταπόνησης, οι αναπαραγωγικές λειτουργικές τους μορφές παρουσιάζουν ισχυρή ανθεκτικότητα έναντι της αφυδάτωσης. Το ίδιο ισχύει και για την πλειονότητα των σπερμάτων όλων των φυτικών ειδών, ανεξάρτητα της στρατηγικής που ακολουθούν, με εξαίρεση ορισμένα είδη των οποίων τα σπέρματα είναι ευαίσθητα στην αφυδάτωση και απελευθερώνονται σε συνθήκες που ευνοούν την άμεση βλάστηση. Το αναπτυξιακό πρόγραμμα μέσω του οποίου τα αναπτυσσόμενα σπέρματα ενισχύουν την ανθεκτικότητά τους έναντι της αφυδάτωσης ακολουθείται σε γενικές γραμμές και από τους ποικιλοϋδρικούς οργανισμούς (**βλ. ενότητα 2.4.3**). Φαίνεται λοιπόν ότι οι ποικιλοϋδρικοί οργανισμοί απέκτησαν μέσω της εξέλιξης την ικανότητα να επεκτείνουν το αναπτυξιακό αυτό πρόγραμμα και στους υπόλοιπους ιστούς τους.



Εικόνα 2.4. **A.** Ασφόδελοι (*Asphodelus ramosus*) κατά το τέλος της εαρινής περιόδου. Είσοδος σε καλοκαιρινό λήθαργο: Το υπέργειο τμήμα ξηραίνεται, οπότε στη διάρκεια της θερινής άνυδρης περιόδου παραμένει ζωντανό εντός του εδάφους μόνο το υπόγειο τμήμα (βλ. επίσης **ένθετο**). **B.** *Euphorbia acanthothamnus* κατά τη διάρκεια της άνοιξης. Στη διάρκεια του θέρους τα φύλλα απορρίπτονται.

2.4.2. Αποφυγή

Τα φυτά της κατηγορίας αυτής διαθέτουν μέτρια έως υψηλή ικανότητα προσαρμογής ή εγκλιματισμού στην υδατική καταπόνηση. Είναι κατάλληλα προσαρμοσμένα, ώστε παρουσία υδατικής καταπόνησης, να διατηρούν το δυναμικό νερού

των κυττάρων τους σε σχετικά υψηλά επίπεδα. Επομένως τα κύτταρα των ιστών τους δεν έχουν την εμπειρία της αφυδάτωσης, έναντι της οποίας παρουσιάζονται σχετικά ευαίσθητα. Δύο κύριες παραλλαγές της στρατηγικής αυτής απαντώνται:



Γεώφυτα: Φυτικά είδη των οποίων το υπέργειο τμήμα ξηραίνεται κατά τη δυσμενή περίοδο, ενώ το υπόγειο παραμένει ζωντανό καθόλη τη διάρκεια του έτους.

2.4.2.1. Αποφυγή με οικονομία νερού

Τα φυτά αυτά διαθέτουν την ικανότητα να περιορίζουν τις διαπνευστικές απώλειες, διατηρώντας ταυτόχρονα την ικανότητα αφομοίωσης CO₂ από την ατμόσφαιρα (παρουσιάζουν υψηλή WUE). Δίδεται προτεραιότητα στην εξοικονόμηση και διαφύλαξη των λιγιστών αποθεμάτων νερού. Στη διάρκεια της δυσμενούς περιόδου τα κύτταρά τους διατηρούν υψηλό δυναμικό νερού. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελούν τα φυτά CAM. Ορισμένες μορφολογικές και φυσιολογικές προσαρμογές συμβάλλουν στην επιτυχία της στρατηγικής αυτής:

A. Μορφολογικοί χαρακτήρες οι οποίοι παρεμβάλλουν ισχυρή αντίσταση στις διαπνευστικές απώλειες νερού. Ορισμένοι από τους χαρακτήρες αυτούς συμβάλλουν επίσης στην αποφυγή της υπερθέρμανσης του ελάσματος. Σε αυτούς περιλαμβάνονται η ισχυρή και παχιά εφυμενίδα, η κάλυψη των επιφανειών από στρώματα τριχών, η τοποθέτηση των στομάτων σε κρύπτες ή η κάλυψή τους από στρώματα κηρών, κ.ά. Ωστόσο πρέπει να επισημανθεί το γεγονός ότι η συμβολή χαρακτήρων όπως το τρίχωμα ή η τοποθέτηση στομάτων σε κρύπτες στη μείωση των διαπνευστικών απωλειών δεν έχει αποδειχτεί πλήρως σε πειραματικό επίπεδο.

B. Ασφαλής διαχείριση νερού μέσω των αγγείων του ξύλου και των στομάτων. Τα στενότερα αγγεία του ξύλου, σε συνδυασμό με τα ανατομικά χαρακτηριστικά των βοθρίων προκαλούν ελάττωση της ροής νερού, ωστόσο αποτρέπουν τη δημιουργία εμβολών και διακοπή της στήλης του νερού (βλ. ενότητα 2.5.1.5). Επίσης η κατάλληλη μορφολογία (μικρότερο μέγεθος, τροποποιημένο σχήμα) και η αυξημένη πυκνότητα στομάτων στοχεύει στον ισχυρό έλεγχο της διαπνοής. Τα στόματα παίζουν το ρόλο των βαλβίδων που αποτρέπουν τη δημιουργία πολύ αρνητικών πιέσεων στα αγγεία του ξύλου και επομένως των εμβολών (βλ. εικόνα 2.12). Επομένως ο ρυθμός απωλειών νερού εναρμονίζεται με το ρυθμό αναπλήρωσης. Η τροφοδοσία με νερό είναι μεν περιορισμένη, αλλά ασφαλής αφού περιορίζει την πιθανότητα εμβολών.

Γ. Περιορισμός στο ελάχιστο των επιφανειών των οργάνων τα οποία έρχονται σε επαφή με την ατμόσφαιρα (π.χ. τα φύλλα τείνουν να πάρουν τη μορφή σφαίρας, το γεωμετρικό σχήμα με τη μι-



Εικόνα 2.5. **A.** Νεαρό boab ή baobab (*Adansonia gregorii*), νοτιοδυτική Αυστραλία. Ο κορμός του αποθηκεύει νερό, ενώ διατηρεί ελάχιστα φύλλα σε περιόδους ξηρασίας. **B.** Στους κάκτους (φυτά με μεταβολισμό CAM) τα φύλλα έχουν μεταμορφωθεί σε άκανθες, ενώ ο βλαστός φωτοσυνθέτει και αποθηκεύει νερό.

κρότερη επιφάνεια για δεδομένο όγκο).

Δ. Ύπαρξη βλαστών οι οποίοι συνεισφέρουν σημαντικά στη φωτοσυνθετική δραστηριότητα του οργανισμού (**εικόνα 2.5 Β**).

Ε. Ιδιόμορφη μεταβολική δραστηριότητα, άνοιγμα στομάτων στη διάρκεια της νύκτας (φυτά τύπου CAM, **εικόνα 2.5 Β**).

ΣΤ. Κλείσιμο των στομάτων στη διάρκεια της περιόδου η οποία ευνοεί σημαντικές απώλειες νε-

ρού (κατά τη διάρκεια της ημέρας για τα φυτά CAM ή κατά τη διάρκεια του μεσημεριού για ορισμένα μεσογειακά είδη αείφυλλων σκληρόφυλλων, βλ. μεσημβρινή καταστολή, βλ. **ενότητα 2.4.2.1**).

Ζ. Αποθήκευση νερού σε κατάλληλους ιστούς. Ο μηχανισμός αυτός είναι εξαιρετικά διαδεδομένος στα παχύφυτα, πολλά από τα οποία διαθέτουν μεταβολισμό τύπου CAM. Αποθήκευση νερού μπορεί επίσης να παρατηρηθεί σε κορμούς (**εικόνα 2.5.Α**), καθώς και στα κυτταρικά τοιχώματα.

2.4.2.2. Αποφυγή με κατανάλωση νερού

Τα φυτά της κατηγορίας αυτής αδιαφορούν για την εξοικονόμηση νερού, το οποίο καταναλώνουν συνήθως σε μεγάλες ποσότητες. Δίδεται προτεραιότητα στην εξεύρεση και αποτελεσματική άντληση του νερού του περιβάλλοντος. Η ύπαρξη της στρατηγικής αυτής συνδέεται με ορισμένες μορφολογικές και φυσιολογικές προσαρμογές, όπως:

Α. Τη δυνατότητα επίτευξης χαμηλού δυναμικού νερού στη ρίζα, ούτως ώστε να δίδεται η δυνατότητα άντλησης νερού από το έδαφος με ταχείς ρυθμούς.

Β. Την αύξηση του λόγου υπόγειο/υπέργειο τμήμα. Δίδεται προτεραιότητα στην ανάπτυξη εκτεταμένου ριζικού συστήματος. Το ριζικό σύστημα ορισμένων **φρεατόφυτων** εισχωρεί σε μεγάλα βάθη, προσεγγίζοντας τον υδροφόρο ορίζοντα (όπως στην περίπτωση της κάπαρης, βλ. **εισαγωγική εικόνα κεφαλαίου**).

Γ. Την αύξηση της αγωγιμότητας στη μεταφορά νερού. Παρατηρείται αύξηση των αγωγών ιστών μεταφοράς νερού (πολυάριθμα αγγεία ξύλου, έντονη παρουσία και διακλάδωση των νεύρων) και μείωση της απόστασης μεταφοράς νερού.

2.4.3. Ανθεκτικότητα

Τα φυτά της κατηγορίας αυτής διαθέτουν ισχυρή ικανότητα προσαρμογής ή εγκλιματισμού στην υδατική καταπόνηση. Είναι κατάλληλα προσαρμοσμένα ώστε να διατηρούν στοιχειώδη μεταβολική δραστηριότητα ακόμη και αν το δυναμικό νερού του κυτταροπλάσματος πέσει σε πολύ χαμηλά επίπεδα. Ορισμένες μορφολογικές και φυσιολογικές προσαρμογές προσδίδουν ανθεκτικότητα έναντι της υδατικής καταπόνησης:

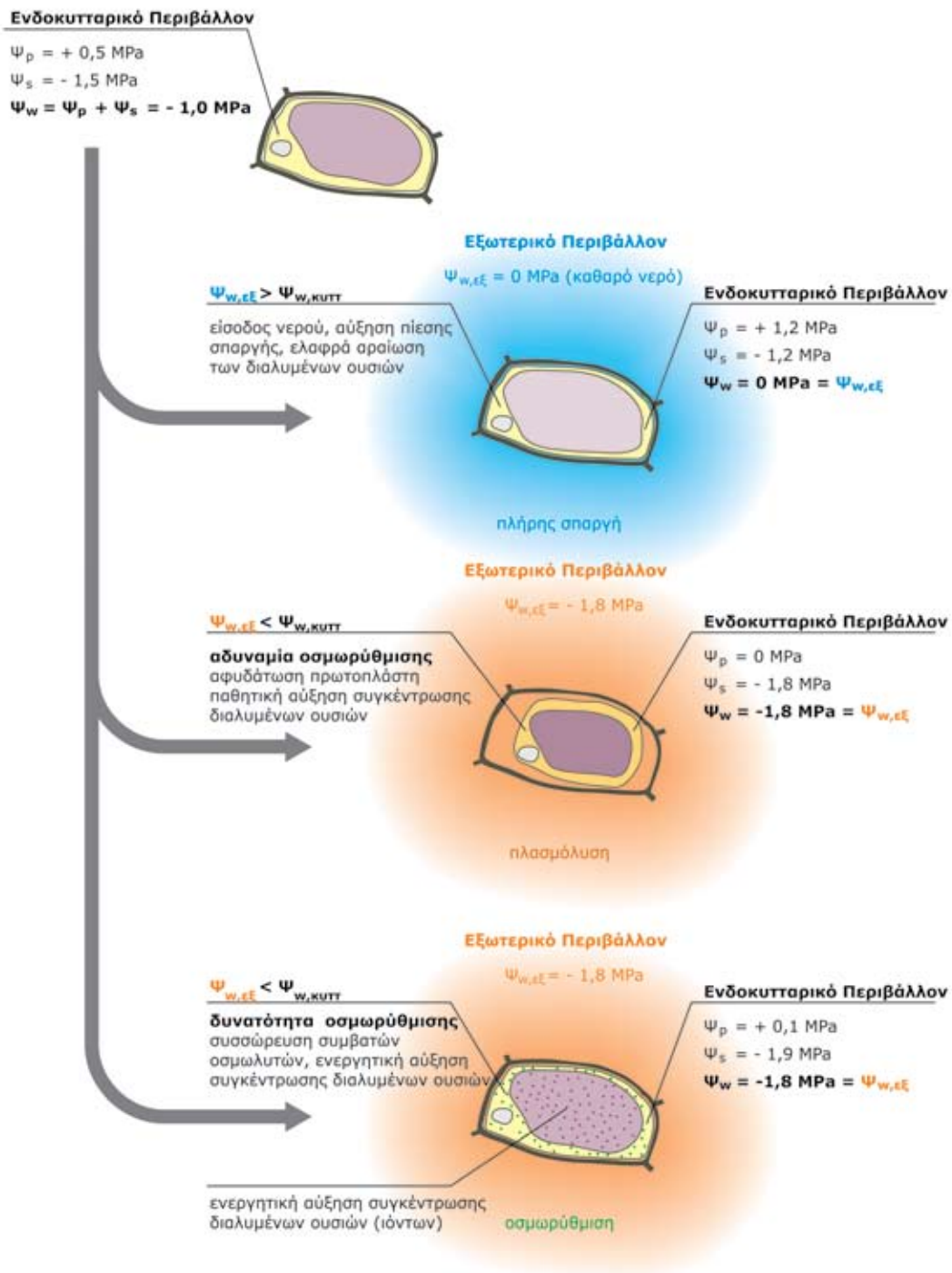
Α. Οσμωτική εξισορρόπηση ή οσμωρύθμιση. Αναφέρεται στην περίπτωση κατά την οποία το οσμωτικό δυναμικό των ιστών ρυθμίζεται σε χαμηλότερα επίπεδα μέσω της συσσώρευσης οσμωτικά ενεργών μεταβολιτών. Η ρύθμιση αυτή αφορά συνήθως σε εγκλιματισμό. Φυσικά σε περίπτωση αφυδάτωσης των ιστών, αναμένεται παθητική πτώση του οσμωτικού δυναμικού λόγω συμπίκνωσης του κυτταρικού χυμού. Η



Φρεατόφυτα: Φυτά με εξαιρετικά ανεπτυγμένο ριζικό σύστημα που τους επιτρέπει να αναζητούν νερό σε μεγάλο βάθος που προσεγγίζει τον υδατικό ορίζοντα

Οσμωτική εξισορρόπηση ή οσμωρύθμιση: Η ενεργός σύνθεση ή/και συσσώρευση οσμωτικά ενεργών μεταβολιτών (συμβατών οσμωλυτών) ή ιόντων μέσα στα κύτταρα με σκοπό το οσμωτικό τους δυναμικό να πέσει σε χαμηλότερα επίπεδα. Η οσμωτική εξισορρόπηση συμβαίνει σε περιπτώσεις που το δυναμικό του νερού του εξωτερικού διαλύματος είναι χαμηλότερο αυτού του κυττάρου και συνεπώς το κύτταρο κινδυνεύει να χάσει νερό.

Συμβατοί οσμωλύτες: Οργανικά μόρια χαμηλού Μ.Β. (επομένως οσμωτικά ενεργά) συμβατά με τον κυτταρικό μεταβολισμό, τα οποία συσσωρεύονται σε συνθήκες υδατικής ή οσμωτικής καταπόνησης κυρίως στο κυτταρόπλασμα.



Εικόνα 2.6. Ορισμένες αντιπροσωπευτικές καταστάσεις των υδατικών παραμέτρων ενός φυτικού κυττάρου. Ένα κύτταρο με δεδομένο δυναμικό νερού, Ψ_w (επάνω) έρχεται σε επαφή είτε με καθαρό νερό, είτε με διάλυμα με χαμηλότερο Ψ_w . Το νερό κινείται αυθόρμητα από περιοχές με υψηλό δυναμικό προς περιοχές με χαμηλότερο δυναμικό. Συνεπώς, όταν το κύτταρο έρθει σε επαφή με καθαρό νερό παρατηρείται είσοδος νερού και μέγιστη αύξηση του δυναμικού πίεσης, επομένως εκδήλωση πλήρους σπαραγγής. Αντίθετα, εάν το κύτταρο αυτό δεν διαθέτει την ικανότητα οσμωρύθμισης και έρθει σε επαφή με διάλυμα με χαμηλότερο Ψ_w θα χάσει σταδιακά νερό, οπότε θα παρατηρηθεί σταδιακή απώλεια των θετικών τιμών του δυναμικού πίεσης και πλασμόλυση. Στην περίπτωση που το κύτταρο ρυθμίσει ενεργά το Ψ_w του πρωτοπλάστη με σύνθεση συμβατών οσμωλυτών (πράσινα στίγματα), το δυναμικό πίεσης διατηρείται σε θετικές τιμές (διατηρείται η σπαραγή) και το Ψ_w εξισορροπείται με εκείνο του διαλύματος. Το κυτταρόπλασμα βρίσκεται επίσης σε οσμωτική ισορροπία με το χυμοτόπιο στο οποίο συσσωρεύονται κυρίως ιόντα (κόκκινα στίγματα).

οσμωτική ωστόσο εξισορρόπηση αναφέρεται ειδικά στην ενεργητική αύξηση της συγκέντρωσης των οσμωτικά ενεργών ουσιών, λόγω βιοσύνθεσης, η οποία επάγεται από την ύπαρξη υδατικής (ή οσμωτικής, βλ. κεφάλαιο 3) καταπόνησης (**εικόνα 2.6**). Η οσμωτική εξισορρόπηση έχει ως αποτέλεσμα τη δημιουργία χαμηλότερου δυναμικού στους ιστούς, έτσι ώστε να διευκολύνεται η πρόσληψη νερού και να διατηρείται ανεκτή πίεση σπαραγής (**εικόνα 2.6**). Στις συνθήκες αυτές καθίσταται δυνατή η αφομοίωση CO₂, αφού τα στόματα μπορεί να παραμένουν πλήρως ή εν μέρει ανοικτά. Στις οσμωτικά ενεργές ουσίες οι οποίες συσσωρεύονται (**εικόνα 2.7**), περιλαμβάνονται ανόργανα ιόντα (όπως K⁺) και οργανικές ενώσεις (βλ. κεφάλαιο 3). Ιδιαίτερο ενδιαφέρον παρουσιάζει η ετερογενής ομάδα των οργανικών ουσιών η οποία περιλαμβάνει εξαιρετικά ευδιάλυτα μόρια, όπως αμινοξέα (προλίνη), ενώσεις του τεταρτοταγούς αμμωνίου (βεταΐνη της αλανίνης, βεταΐνη της προλίνης, βεταΐνη της γλυκίνης) και σάκχαρα- κυρίως του τύπου των πολυ-υδροξυ αλκοολών (μαννιτόλη, σορβιτόλη, πινιτόλη). Οι οργανικές ουσίες αυτές αναφέρονται και ως **συμβατοί**

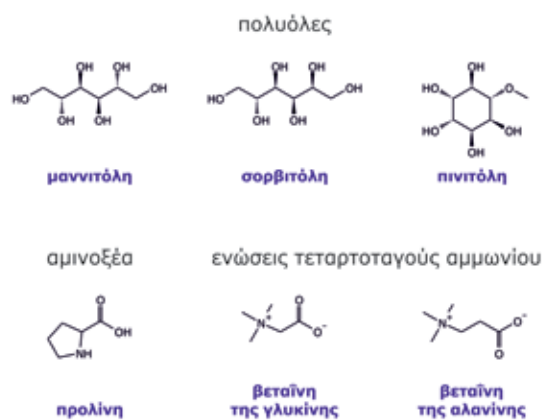
οσμωλύτες, διότι η συσσώρευσή τους δεν επιφέρει μεταβολικές δυσλειτουργίες. Οι συμβατοί οσμωλύτες, πέραν της οσμωτικής ρύθμισης την οποία προσφέρουν, προστατεύουν ευαίσθητα μόρια, κυρίως πρωτεΐνες, από την αφυδάτωση (απομάκρυνση της σφαίρας ενυδάτωσης) και περαιτέρω αποδιάταξη και καταστροφή των μορίων τους (βλ. **εικόνα 3.6**). Εκτός αυτού, ορισμένοι συμβατοί οσμωλύτες (όπως η σορβιτόλη, η μαννιτόλη και η προλίνη) λειτουργούν και ως αντιοξειδωτικές ουσίες, εξουδετερώνοντας ελεύθερες ρίζες οξυγόνου.

Η σύνθεση ενός ορισμένου συμβατού οσμωλύτη στις περισσότερες περιπτώσεις χαρακτηρίζεται από ένα περιορισμένο αριθμό οικογενειών και επομένως αποτελεί ένα πρόσθετο ταξινομικό κριτήριο (**πίνακας 2.2**).

Β. Ανθεκτικότητα έναντι έντονης και παρατεταμένης αφυδάτωσης. Στην κατηγορία αυτή ανήκουν κυρίως **ποικιλοϋδρικοί** οργανισμοί, οι οποίοι έχουν κατάλληλα προσαρμοστεί ώστε τα κύτταρά τους να επιβιώνουν για παρατεταμένα χρονικά διαστήματα, παρόλο ότι το σχετικό τους

Πίνακας 2.2. Οι φυτικές οικογένειες στις οποίες είναι διαδεδομένη η σύνθεση ορισμένων αντιπροσωπευτικών συμβατών οσμωλυτών. Ο πλέον διαδεδομένος συμβατός οσμωλύτης μεταξύ των αλοφύτων είναι η βεταΐνη της γλυκίνης και ακολουθεί η προλίνη. Ωστόσο σε είδη στα οποία συσσωρεύεται βεταΐνη της γλυκίνης η προλίνη παραμένει σε χαμηλά επίπεδα, και το αντίστροφο.

συμβατός οσμωλύτης	κατανομή σε οικογένειες
σορβιτόλη	Rosa ceae, Plantaginaceae
πινιτόλη	Pinaceae, Leguminosae, Caryophyllaceae
βεταΐνη της γλυκίνης	Chenopodiaceae, Gramineae, Solanaceae
προλίνη	Asteraceae, Gramineae
βεταΐνη της αλανίνης	Plumbaginaceae



Εικόνα 2.7. Τα μόρια ορισμένων συμβατών οσμωλυτών.



Ποικιλοϋδρικοί οργανισμοί: Οργανισμοί των οποίων το σχετικό περιεχόμενο σε νερό βρίσκεται σε ισορροπία με τη σχετική υγρασία της ατμόσφαιρας. Οι οργανισμοί αυτοί δεν έχουν δυνατότητα ελέγχου των απωλειών νερού των ιστών τους, ωστόσο τα κύτταρά τους είναι ανθεκτικά στην αφυδάτωση.

Φυτά αναβίωσης: Φυτά των οποίων τα κύτταρα, μέσω της μετάβασης στην κατάσταση αναβίωσης, έχουν την ικανότητα επιβίωσης σε συνθήκες σχεδόν πλήρους αφυδάτωσης.

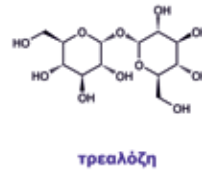
Κατάσταση αναβίωσης: Η ικανότητα επιβίωσης των κυττάρων σε συνθήκες σχεδόν πλήρους αφυδάτωσης

Σύμπλοκα mRNA με πρωτεΐνες (Messenger Ribonucleic Protein Complexes, mRNPs): Σύμπλοκα πρωτεϊνών με mRNAs με σκοπό την προστασία των τελευταίων από αποδόμηση.

Υαλοποίηση κυτταροπλάσματος: Συμπύκνωση του κυτταροπλάσματος χωρίς τη δημιουργία συσσωματωμάτων ή κρυστάλλων

περιεχόμενο σε νερό πέφτει σε πολύ χαμηλά επίπεδα (συνήθως βρίσκεται σε ισορροπία με τη σχετική υγρασία της ατμόσφαιρας). Στην κατηγορία αυτή ανήκουν μονοκύτταροι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί, βρυόφυτα, λειχήνες, καθώς και ανώτερα φυτά. Στην περίπτωση των βρυοφύτων, η ικανότητα επιβίωσης υπό καθεστώς σχεδόν πλήρους αφυδάτωσης οφείλεται κυρίως στη λειτουργία μηχανισμών επιδιόρθωσης των ζημιών που προκλήθηκαν στα κύτταρα από την αφυδάτωση όταν ο οργανισμός ενυδατωθεί εκ νέου. Μια σημαντική προσαρμογή αποτελεί η ικανότητα μετατροπής των μεταγραφημάτων mRNA που σχετίζονται με την αφυδάτωση σε **σύμπλοκα με πρωτεΐνες (mRNPs)** (Messenger Ribonucleic Protein Complexes) που παρέχουν προστασία. Με τον τρόπο αυτό εξασφαλίζεται η άμεση διαθεσιμότητα των μεταγραφημάτων όταν ο οργανισμός ενυδατωθεί ώστε η επιδιόρθωση των ζημιών να είναι άμεση και αποτελεσματική. Στα ανώτερα φυτά περιλαμβάνονται ορισμένα είδη *Ramonda* και *Haberlea* της οικογένειας Gesneriaceae (ενδημικά της Βαλκανικής χερσονήσου), καθώς και τα λεγόμενα **φυτά αναβίωσης**, είδη των οικογενειών Myrothamnaceae, Scrophulariaceae, Lamiaceae, Cyperaceae, Poaceae, Liliaceae και Velloziaceae, τα οποία εποικίζουν ξηρές περιοχές της κεντρικής Ασίας, της Αυστραλίας, της Νότιας Αμερικής και της Νότιας Αφρικής. Κοινό χαρακτηριστικό των ειδών αυτών αποτελεί η ικανότητα επιβίωσης των κυττάρων τους σε συνθήκες σχεδόν πλήρους αφυδάτωσης, η οποία επέρχεται με τη μετάβαση στη λεγόμενη **κατάσταση αναβίωσης**. Η μετάβαση στην κατάσταση αυτή παρουσιάζει κοινά χαρακτηριστικά με τη διαδικασία ωρίμανσης και αφυδάτωσης των σπερμάτων. Η μηχανική σταθεροποίηση των υποκυτταρικών δομών εξασφαλίζεται με την αντικατάσταση του νερού των χυμοτοπίων με συμβατούς οσμωλύτες και αντιστρεπτές μεταβολές στα μηχανικά χαρακτηριστικά του κυτταρικού τοιχώματος (μέσω της επαγωγής της έκφρασης γονιδίων που κωδικοποιούν εκτασίνες

(βλ. ενότητα 2.3.3) και ενδοτρανσγλουκοσυλάσες της ξυλογλυκάνης (βλ. ενότητα 2.3.3). Λόγω της γενικευμένης αποσταθεροποίησης των υποκυτταρικών δομών κάτω από συνθήκες ισχυρής αφυδάτωσης, η επιπρόσθετη προστασία εξασφαλίζεται με την **υαλοποίηση** του κυτταροπλάσματος (βλ. ενότητα 4.4.1). Κρίσιμο βήμα για τη διαδικασία αυτή αποτελεί η σύνθεση ορισμένων μορίων υδατανθράκων (όπως η σακχαρόζη, η ραφινόζη και η τρεαλόζη), τα οποία προσφέρουν προστασία στα φωσφολιπίδια των μεμβρανών, και ορισμένων πρωτεϊνών όπως οι LEA (βλ. ενότητα 2.6) και οι χαμηλού μοριακού βάρους θερμοεπαγόμενες πρωτεΐνες (βλ. ενότητα 4.8.3). Οι ιστοί επίσης των φυτών αυτών χαρακτηρίζονται από την ύπαρξη λιγοστών πλασμοδεσμών, καθώς και από κυτταρικά τοιχώματα ανθεκτικά στην αφυδάτωση. Σημαντικό ρόλο παίζει επίσης η ισχυρή αντιοξειδωτική προστασία, διότι η σταδιακή αφυδάτωση των ιστών επιφέρει αύξηση των ενεργών μορφών οξυγόνου. Σε περίπτωση ενυδάτωσης, τα φυτά ανακτούν σύντομα την κανονική μεταβολική τους δραστηριότητα.



Από εξελικτική άποψη η ανθεκτικότητα στην αφυδάτωση φαίνεται ότι αναπτύχθηκε ως αναγκαίος χαρακτήρας επιβίωσης των φυκών που απετέλεσαν τους προγόνους των φυτών που εποίκισαν την ξηρά. Ο χαρακτήρας αυτός παραμένει ενεργός σε βρυόφυτα και πτέριδες. Τα αρχέγονα σπερματοφύτα φαίνεται ότι διατήρησαν το χαρακτήρα αυτόν μόνο στα σπέρματα βελτιώνοντας την ικανότητα επιβίωσης σε αντίξοες συνθήκες. Υπάρχουν ενδείξεις ότι τα φυτά αναβίωσης στη διάρκεια της εξέλιξης επέκτειναν την ικανότητα ανθεκτικότητας στην αφυδάτωση και σε βλαστητικά όργανα.

2.5. Ο εγκλιματισμός στη υδατική καταπόνηση περιλαμβάνει επίκτητες τροποποιήσεις δομών και λειτουργιών

Ανεξάρτητα των προσαρμοστικών χαρακτηριστικών και της στρατηγικής που διαθέτει κάθε φυτικό είδος, η σταδιακή έλλειψη νερού έχει ως

αποτέλεσμα την ενεργοποίηση μηχανισμών εγκλιματισμού που αποτελεί και την ύστατη προσπάθεια διατήρησης βιολογικής δραστηριότητας.

Η ικανότητα εγκλιματισμού ενός φυτικού είδους (άρα και το εύρος στην έλλειψη νερού που μπορεί να αντιμετωπίσει) εξαρτάται από τη στρατηγική που ακολουθεί (π.χ. τα φυτά που ακολουθούν τη στρατηγική της διαφυγής διαθέτουν χαμηλή ικανότητα εγκλιματισμού). Ο εγκλιματισμός περιλαμβάνει τροποποίηση δομών και λειτουργιών όλου του φυτικού οργανισμού με ένα και μοναδικό στόχο: την εξοικονόμηση νερού. Η αντίληψη της έλλειψης νερού από τα κύτταρα της ρίζας προκαλεί μια αλληλουχία γεγονότων η οποία οδηγεί

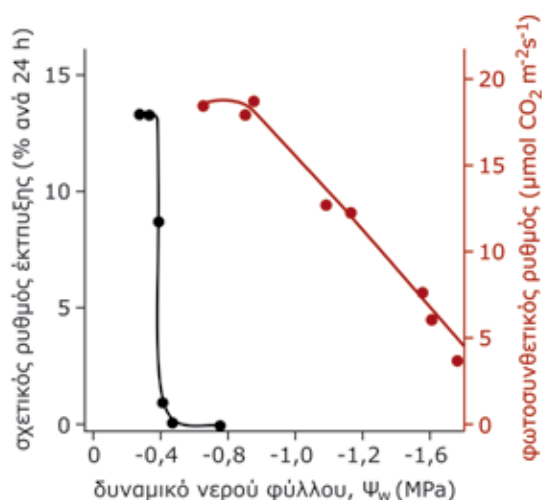
τόσο σε βραχυπρόθεσμες και μακροπρόθεσμες αλλαγές. Ο βραχυπρόθεσμος εγκλιματισμός περιλαμβάνει τροποποιήσεις σε επίπεδο κυρίως λειτουργιών των ήδη υπάρχοντων οργάνων. Ο μακροπρόθεσμος εγκλιματισμός (ο οποίος αφορά φυσικά σε παρατεταμένη περίοδο ξηρασίας) περιλαμβάνει την αντικατάσταση των παλαιών δομών (π.χ. φύλλων) με τη δημιουργία νέων οι οποίες ανταποκρίνονται περισσότερο στις αντίξοες συνθήκες παρατεταμένης έλλειψης νερού (**εικόνες 2.9 και 2.12**).

2.5.1. Ο βραχυπρόθεσμος εγκλιματισμός περιλαμβάνει μορφολογικές και φυσιολογικές τροποποιήσεις στα υπάρχοντα όργανα

2.5.1.1. Περιορίζεται η επιφάνεια των αναπτυσσόμενων φύλλων

Η παρεμπόδιση της έκπτυξης των φύλλων αποτελεί το πρώτο ορατό σύμπτωμα της έλλειψης νερού (**εικόνα 2.8**). Το τελικό μέγεθος ενός φύλλου εξαρτάται από το ρυθμό των κυτταρικών διαιρέσεων αλλά και από τη διάταση των κυττάρων (διαδικασίες που παρεμποδίζονται σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης, βλ. ενότητα 2.3.3). Ως εκ τούτου, η υδατική καταπόνηση έχει ως τελικό βραχυπρόθεσμο αποτέλεσμα το σημαντικό περιορισμό της φυλλικής επιφάνειας.

Το γεγονός ότι η φωτοσύνθεση συνεχίζει να λειτουργεί σχετικά απρόσκοπτα κάτω από ήπια υδατική καταπόνηση ενώ η έκπτυξη των φύλλων παρεμποδίζεται ισχυρά (**εικόνα 2.8**), έχει ως αποτέλεσμα τη διαταραχή του μεταβολισμού του άνθρακα και τη συσσώρευση σακχάρων και άλλων οργανικών ενώσεων. Η μεταβολή στη συγκέντρωση σακχάρων, από κοινού με το ABA και τη μεταβολή στη συγκέντρωση των ROS (βλ. παρακάτω, ενότητες 2.5.1.3 και 2.5.1.6) αποτελούν ένα δίκτυο εσωτερικών ερεθισμάτων που αλληλεπιδρούν με στόχο τον επιτυχή εγκλιματισμό σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης.



Εικόνα 2.8. Η εξάρτηση της έκπτυξης των φύλλων και της φωτοσυνθετικής ταχύτητας από το δυναμικό νερού του φύλλου. Boyer JS 1982. Plant productivity and environment. Science 218: 443



Θερμικό ισοζύγιο του ελάσματος: Η σχέση μεταξύ εισερχόμενης και εξερχόμενης θερμότητας στο έλασμα ενός φύλλου που υποδηλώνει την τάση αύξησης ή μείωσης της θερμοκρασίας του.

2.5.1.2. Μέσω κατάλληλων κινήσεων τροποποιείται το θερμικό ισοζύγιο του ελάσματος ώστε να αποφευχθεί η υπερθέρμανσή του

Η απορρόφηση ηλιακής ακτινοβολίας από τα φύλλα τείνει να ανεβάσει τη θερμοκρασία του φύλλου πάνω από τη θερμοκρασία του περιβάλλοντος. Η εισερχόμενη ενέργεια, Q , εξαρτάται από την ώρα της ημέρας, την εποχή, την ύπαρξη νεφών, και τη θέση του φύλλου στην κόμη. Η απώλεια της υπερβολικής θερμότητας μπορεί να συμβεί με τρεις τρόπους:

Q_1 . Επανεκπομπή στο περιβάλλον με τη μορφή ακτινοβολίας μεγάλου μήκους κύματος

Q_2 . Μεταφορά θερμότητας προς το περιβάλλον. Παράγοντες που ευνοούν τη διαδικασία αυτή είναι ο άνεμος και το μικρό μέγεθος φύλλου

Q_3 . Απώλειες λόγω διαπνοής (ψύξη του ελάσματος λόγω των διαπνευστικών απωλειών). Η διαδικασία ευνοείται από την ύπαρξη χαμηλής σχετικής υγρασίας στην ατμόσφαιρα και ανοικτών στομάτων.

Επομένως το θερμικό ισοζύγιο του φύλλου εξαρτάται από τη σχέση μεταξύ εισερχόμενης και αποβαλλόμενης ενέργειας:

$$Q > = < Q_1 + Q_2 + Q_3 \quad (\text{εξίσωση 2.1})$$

Το κλείσιμο των στομάτων σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης συμβάλλει στον περιορισμό των διαπνευστικών απωλειών, οι οποίες ωστόσο υπό κανονικές συνθήκες έχουν σημαντική συμβολή στην απαγωγή της θερμότητας (Q_3). Σε ορισμένα φυτά (π.χ. στο φασόλι και στη σόγια), οι αναπόφευκτες επιπτώσεις στην αύξηση της θερμοκρασίας του ελάσματος αμβλύνονται λόγω κατάλληλων κινήσεων του ελάσματος, ώστε αυτό να μην εκτίθεται πλέον άμεσα στις ηλιακές ακτίνες. Τον ίδιο ρόλο παίζει και η συστροφή του ελάσματος των αγρωστωδών, η οποία οφείλεται στην ύπαρξη κατάλληλων κυττάρων συστροφής (**εικόνα 3.9**). Ανάλογη συστροφή του ελάσματος υπό συνθήκες υδατικής καταπόνησης παρατηρείται και σε ορισμένα δικότυλα φυτά, όπως στο δεντρολίβανο και στην ασφάκα (**εικόνα 2.9**). Συχνά, αποτελεί χαρακτηριστικό προσαρμογής σε ξηρόφυτα ή αλόφυτα (**εικόνα 2.10**).



Εικόνα 2.9. Συστροφή φύλλων σε θάμνο *Phlomis fruticosa* στη διάρκεια της ξηρής θερινής περιόδου (βραχυπρόθεσμος εγκλιματισμός). Παρατηρείται επίσης και εξισορρόπηση φυλλικής επιφάνειας. Επί πλέον, τα νεαρά φύλλα που εκπτύσσονται διαθέτουν διαφορετικά μορφολογικά και φυσιολογικά χαρακτηριστικά από αυτά που έχουν απορριφθεί στο έδαφος (μακροπρόθεσμος εγκλιματισμός).



Εικόνα 2.10. Εγκάρσια τομή φύλλου του μονοκοτύλου είδους *Amorphilla avenaria*, χαρακτηριστικού ξηροφύτου το οποίο αποικίζει αμμόδεις παραθαλάσσιες εκτάσεις. Η συστροφή του ελάσματος έχει ως αποτέλεσμα το φύλλο να εμφανίζεται κυλινδρικό μακροσκοπικά. Τα στόματα βρίσκονται στην εσωτερική επιφάνεια ενώ η εξωτερική επιφάνεια, εκτεθειμένη στο εξωτερικό περιβάλλον διαθέτει πολύστρωμη επιδερμίδα και ισχυρή εφυμενίδα. Η παρουσία σκληρεγχοματικών ιστών είναι εμφανής.

2.5.1.3. Το αμψισικό οξύ προκαλεί κλείσιμο των στομάτων σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης

Η έλλειψη νερού προκαλεί κλείσιμο των στομάτων, ώστε να περιοριστούν άμεσα οι διαπνευστικές απώλειες. Ως γνωστόν το εύρος του στοματικού πόρου ρυθμίζεται μέσω των αλλαγών στην πίεση σπαραγγής κυρίως των καταφρακτικών κυττάρων. Οι αλλαγές αυτές μπορεί να είναι:

A. Παθητικές. Οφείλονται στην άμεση απώλεια νερού από τα καταφρακτικά κύτταρα, λόγω εξάτμισής του. Το παθητικό κλείσιμο ευνοείται σε ατμοσφαιρικό περιβάλλον με χαμηλή σχετική υγρασία, όταν ο ρυθμός των απωλειών νερού των καταφρακτικών κυττάρων είναι υψηλότερος εκείνου με τον οποίον αναπληρώνεται μέσω των γειτονικών επιδερμικών ή παρακαταφρακτικών κυττάρων.

B. Ενεργητικές. Ο μηχανισμός αυτός ενεργοποιείται μέσω εξειδικευμένων ερεθισμάτων και οφείλεται στη μεταβολική δραστηριότητα των καταφρακτικών κυττάρων. Το κλείσιμο των στομάτων επέρχεται λόγω της εξόδου ιόντων K⁺ από τα καταφρακτικά κύτταρα που έχει ως αποτέλεσμα την απώλεια σπαραγγής τους. Ο μηχανισμός ενεργοποιείται από το αμψισικό οξύ, το οποίο μπορεί να προέρχεται από δύο διαφορετικές πηγές:

Από τα φύλλα. Η ορμόνη αυτή υπό κανονικές

συνθήκες συντίθεται με αργούς ρυθμούς στα κύτταρα του μεσοφύλλου και συσσωρεύεται κυρίως στους χλωροπλάστες. Η σταδιακή αφυδάτωση του κυτταροπλάσματος επιφέρει δύο σημαντικές αλλαγές: **i.** ένα ποσοστό του συνολικού ABA των χλωροπλάστων απελευθερώνεται στους αποπλάσματικούς χώρους, κατά συνέπεια μπορεί πλέον να μεταφερθεί μέσω του διαπνευστικού ρεύματος προς τα καταφρακτικά κύτταρα. **ii.** ο ρυθμός σύνθεσης νέων μορίων ABA αυξάνεται.

Από τις ρίζες. Η αφυδάτωση, ακόμη και ενός τμήματος του ριζικού συστήματος προκαλεί κλείσιμο των στομάτων, παρόλο ότι το υπόλοιπο τμήμα της ρίζας εφοδιάζει επαρκώς με νερό τα υπέργεια όργανα. Οι ρίζες παράγουν και εξαγουν ABA προς τα αγγεία του ξύλου. Η συγκέντρωση της ορμόνης στις ρίζες αυξάνεται δραματικά όταν υπάρχει έλλειψη νερού στο εδαφικό περιβάλλον. Η συγκέντρωση του ABA το οποίο μεταφέρεται στα φύλλα από τις ρίζες μέσω των αγγείων του ξύλου, επαρκεί για να προκαλέσει κλείσιμο των στομάτων. Επομένως το μόριο αυτό μπορεί να χαρακτηριστεί ως ένα **διασυστηματικό** σήμα κινδύνου το οποίο προειδοποιεί ότι επέρχονται προβλήματα στην τροφοδοσία του υπέργειου τμήματος ενός φυτού με νερό.



Διασυστηματικό σήμα κινδύνου: Ένα μόριο το οποίο πληροφορεί τα κύτταρα για την ύπαρξη ενός παράγοντα καταπόνησης. Το μόριο αυτό παράγεται από τα κύτταρα που καταπονούνται και εξαπλώνεται σε όλο το φυτικό σώμα (διασυστηματικά).

2.5.1.4. Ρυθμίζεται η δραστηριότητα των υδατοπορινών και άλλων ενζύμων

Η διακυτταρική κίνηση αλλά και η ενδοκυτταρική κατανομή του νερού υποβοηθείται από τις υδατοπορίνες (βλ. ενότητα 2.3.2). Οι υδατοπορίνες ανήκουν σε μια μεγάλη οικογένεια πρωτεϊνών των MIPs (Membrane Intrinsic Proteins) και εντοπίζονται στην κυτταροπλασματική μεμβράνη (PIPs, Plasma membrane Intrinsic Proteins) και τον τονοπλάστη (TIPs, Tonoplast Intrinsic Proteins). Η φυσιολογική σημασία της παρουσίας των υδατοπορινών σχετίζεται με την ικανότητά τους να τροποποιούν τη διακυτταρική και ενδοκυτταρική κίνηση του νερού ιδιαίτερα σε συνθήκες κρίσιμες για την υδατική οικονομία του φυτού. Η σημασία των υδατοπορινών είναι εμφανής από το πλήθος των ομόλογων πρωτεϊνών οι οποίες

έχουν ανιχνευθεί στα φυτά: 35 υδατοπορίνες στο *Arabidopsis*, 36 στον αραβόσιτο, 55 στη λεύκα, κ.λπ.

Οι PIP υδατοπορίνες σχετίζονται με τη ροή και, περαιτέρω, την οικονομία νερού σε επίπεδο φυτού. Η έκφρασή τους καταστέλλεται σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης αυξάνοντας τις αντιστάσεις στη διακυτταρική κίνηση του νερού ενώ η ικανότητα ανάκαμψης ενός φυτού μετά από την καταπόνηση σχετίζεται μεταξύ άλλων και με την αυξημένη έκφραση των υδατοπορινών αυτής της κατηγορίας. Οι TIP υδατοπορίνες εμπλέκονται στην κατανομή νερού μεταξύ κυτταροπλάσματος και χυμοτοπίου και συνεπώς στην ικανότητα οσμωρύθμισης των κυττάρων.

2.5.1.5. Περιορίζονται οι εμβολές

Οι εμβολές που έχουν συμβεί στα αγγεία του ξύλου περιορίζονται μέσω κατάλληλων μηχανισμών (εικόνα 2.11), κυρίως κατά τη διάρκεια της

νύκτας όταν οι διαπνευστικές απώλειες είναι περιορισμένες.

2.5.1.6. Ενεργοποιούνται αντιοξειδωτικοί μηχανισμοί

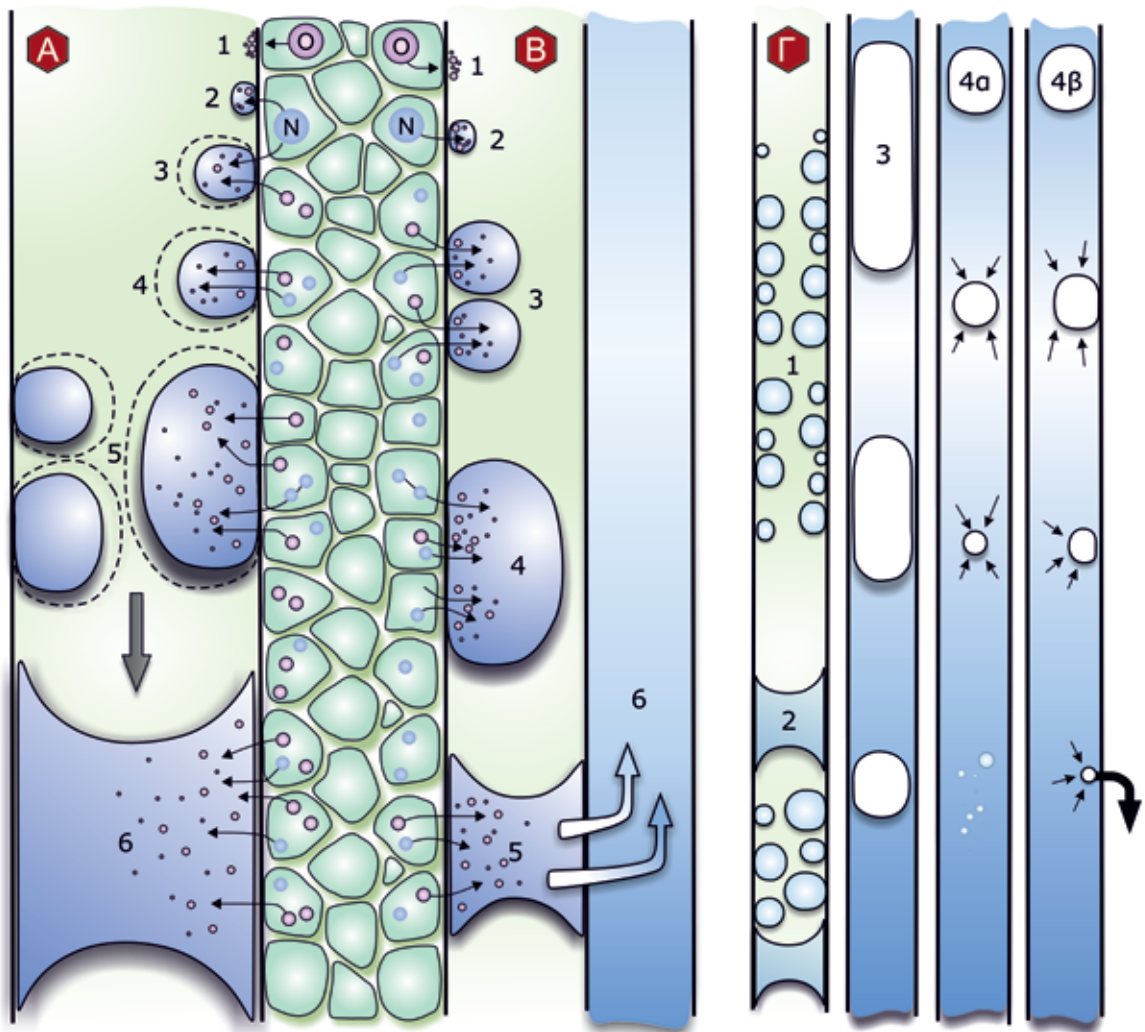
Όπως σε όλες τις περιπτώσεις καταπονήσεων, η αύξηση στη συγκέντρωση των ενεργών μορφών οξυγόνου (ROS, βλ. κεφάλαιο 8) αποτελεί μια μεταβολική παρενέργεια με απρόβλεπτες συνέπειες για την ομαλή πορεία του μεταβολισμού. Η ενεργοποίηση αντιοξειδωτικών μηχανισμών,

αλλά και μηχανισμών επιδιόρθωσης των ζημιών που έχουν προκληθεί από την ανεξέλεγκτη δράση των ROS αποτελούν μια από τις κύριες συνιστώσες εγκλιματισμού στην υδατική καταπόνηση σε βιοχημικό επίπεδο.

2.5.1.7. Η υδατική καταπόνηση επάγει τον μεταβολισμό τύπου *Crassulaceae* σε ορισμένα φυτά

Μια ιδιαίτερη μορφή βραχυπρόθεσμου εγκλιματισμού μέσω μεταβολικών τροποποιήσεων αποτελεί η ανατροπή του μεταβολισμού σε ορισμένα είδη φυτών CAM. Τα φυτά CAM, ως γνωστό, διαθέτουν την υψηλότερη αποδοτικότητα χρήσης νερού από όλα τα γνωστά φυτικά είδη. Ένα φυτό CAM παράγει κατά μέσο όρο 1 g ξηρού βάρους

χρησιμοποιώντας μόνον 125 g νερού, δηλ. η μέση τιμή WUE των φυτών αυτών παρουσιάζεται κατά πέντε φορές υψηλότερη ενός τυπικού C₃ φυτού (πίνακας 2.3). Ορισμένα είδη είναι **προαιρετικά CAM** (π.χ., το είδος *Mesembryanthemum crystallinum*), αφού ο ιδιόμορφος αυτός μεταβολισμός λειτουργεί μόνο σε συνθήκες υδατικής καταπόνη-



Εικόνα 2.11. Μηχανισμοί επιδιόρθωσης εμβολών στο αμπέλι. Η δημιουργία εμβολής προκαλεί τη σύνθεση από τα κύτταρα του ξυλώδους παρεγχύματος οσμωτικά ενεργών μορίων (O) και την απέκκρισή τους προς το γειτονικό αγγείο (A, 1). Δημιουργείται διαφορά οσμωτικού δυναμικού η οποία προκαλεί μετακίνηση νερού (N) από τα κύτταρα του ξυλώδους παρεγχύματος προς το αγγείο (A, 2). Τα σταγονίδια επεκτείνονται έως ότου συνενωθούν καλύπτοντας την κοιλότητα του αγγείου (A, 3-6). Εάν το επιδιορθώμενο αγγείο βρίσκεται σε υδραυλική σύνδεση με ένα άλλο (πλήρες) αγγείο υπό τάση, τότε το νερό μπορεί να παροχετευτεί στο γειτονικό προκαλώντας το άδειασμα του αγγείου (B, 1-6). Αγγεία τα οποία τροφοδοτούνται με ικανές ποσότητες νερού μπορούν να αποφύγουν το άδειασμα προς γειτονικά αγγεία και έτσι επιδιορθώνονται επιτυχώς (Γ, 1-3). Οι μικρές φυσαλίδες αέρα που απομένουν συρρικνώνονται σταδιακά έως ότου διαλυθούν στην υγρή φάση (4a) ή διαφεύγουν μέσω υδρόφοβων μικροκαναλιών του τοιχώματος του αγγείου (Γ, 4β). Brodersen et al. 2010.

σης (είτε με τη μορφή της αφυδάτωσης, είτε με τη μορφή της οσμωτικής καταπόνησης). Απουσία καταπόνησης τα φυτά αυτά συμπεριφέρονται ως C_3 . Η εντυπωσιακή αυτή αλλαγή του μεταβολικού μηχανισμού συνοδεύεται από κατάλληλες διευθετήσεις σε επίπεδο έκφρασης γονιδίων και συνεπώς παραγομένων ενζύμων (π.χ. αύξηση της

δραστηριότητας της καρβοξυλάσης του PEP, της πυροσταφυλικής ορθοφωσφορικής δικιμάσης και του μηλικού ενζύμου), μετακίνηση μηλικού οξέος από και προς τα χυμοτόπια, αναστροφή της περιουδικότητας των κινήσεων των στομάτων, συσσώρευση συμβατών οσμωλυτών (στο είδος *M. crystallinum* συσσωρεύεται κυρίως πινιτόλη), κ.ά.

2.5.2. Ο μακροπρόθεσμος εγκλιματισμός αφορά στην κατασκευή νέων οργάνων που ανταποκρίνονται στις συνθήκες υδατικής καταπόνησης

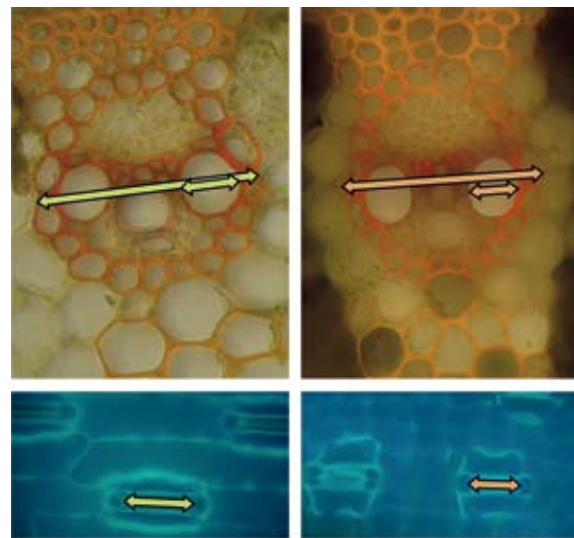
2.5.2.1. Αποβάλλονται τα γηραιότερα φύλλα, ώστε να περιοριστεί η διαπνέουσα επιφάνεια

Σε πολυάριθμα φυτικά είδη (όπως π.χ. στο βαμβάκι), η παρατεταμένη υδατική καταπόνηση επιφέρει γήρανση και αποκοπή των γηραιότερων (κατώτερων) φύλλων. Σε πολλές περιπτώσεις, παρουσία έντονης έλλειψης νερού, μόνον τα κορυφαία νεαρότερα φύλλα παραμένουν στο

βλαστό. Ο μηχανισμός αυτός, στον οποίο εμπλέκεται το αιθυλένιο, αναφέρεται ως **εξισορρόπηση φυλλικής επιφάνειας** και έχει ως προφανή στόχο τον δραστικό περιορισμό των επιφανειών οι οποίες διαπνέουν, και κατά συνέπεια την εξοικονόμηση νερού (**εικόνα 2.9**).

2.5.2.2. Η δομή και η λειτουργία των νέων φύλλων που εκπτύσσονται ανταποκρίνονται καλύτερα στις νέες δυσμενείς συνθήκες παροχής νερού.

Η πτώση των παλαιών φύλλων που αναπτύχθηκαν υπό συνθήκες επάρκειας νερού οφείλεται εν μέρει και στην αδυναμία της υπάρχουσας δομής να ανταποκριθεί στις απαιτήσεις της έλλειψης νερού. Τόσο η κατασκευή των αγγείων, όσο και των στομάτων δεν ευνοούν την εξοικονόμηση νερού και (κυρίως) δεν εγγυώνται την ασφάλεια στη μεταφορά του νερού. Η μεταβολή των δομών αυτών δεν είναι δυνατή μετά την ολοκλήρωση της ανάπτυξης του φύλλου. Για το λόγο αυτό τα παλαιά φύλλα αντικαθίστανται από νέα τα οποία διαθέτουν περισσότερους ξηρομορφικούς χαρακτή-



Εικόνα 2.12. Μακροπρόθεσμος εγκλιματισμός των φύλλων του σταριού στην υδατική καταπόνηση. Τα φύλλα που εκπτύχθηκαν σε καθεστώς έλλειψης νερού φέρουν μικρότερες και πυκνότερες ηθμαγγειώδεις δεσμίδες και στενότερα αγγεία (πάνω δεξιά) έναντι των φύλλων που δεν υπέστησαν υδατική καταπόνηση (πάνω αριστερά). Επίσης τα φύλλα που εκπτύχθηκαν σε καθεστώς έλλειψης νερού φέρουν μικρότερου μεγέθους και πυκνότερα κατανεμημένα στόματα (κάτω δεξιά) έναντι των φύλλων που δεν υπέστησαν υδατική καταπόνηση κάτω αριστερά). Π. Μπρέστα 2009. Μεταπτυχιακή Διατριβή.

Προαιρετικά CAM φυτά: Φυτικά είδη της λειτουργικής ομάδας των φυτών CAM τα οποία υπό συνθήκες επάρκειας νερού λειτουργούν ως C3 φυτά, ωστόσο σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης λειτουργούν ως φυτά CAM.

Εξισορρόπηση φυλλικής επιφάνειας: Η πρόωγη γήρανση και αποκοπή των γηραιότερων φύλλων ως αντίδραση στην υδατική καταπόνηση.

Βραχυπρόθεσμος εγκλιματισμός στην υδατική καταπόνηση: Μορφολογικές και φυσιολογικές τροποποιήσεις στα υπάρχοντα όργανα ώστε να ανταποκριθούν στην έλλειψη νερού.

Μακροπρόθεσμος εγκλιματισμός στην υδατική καταπόνηση: Η δημιουργία νέων οργάνων των οποίων η δομή και λειτουργία είναι συμβατή με την έλλειψη νερού.



ρες, ή ένταση των οποίων εξαρτάται από την ικανότητα εγκλιματισμού του συγκεκριμένου είδους φυτού. Τα φύλλα αυτά συνήθως έχουν μικρότερο μέγεθος, μεγαλύτερο πάχος και πυκνότητα, στενότερα αγγεία, μικρότερα και σε πυκνότερη διάταξη στόματα.

Ο μακροπρόθεσμος εγκλιματισμός των αγγείων του ξύλου δεν περιορίζεται μόνο στα φύλλα. Η

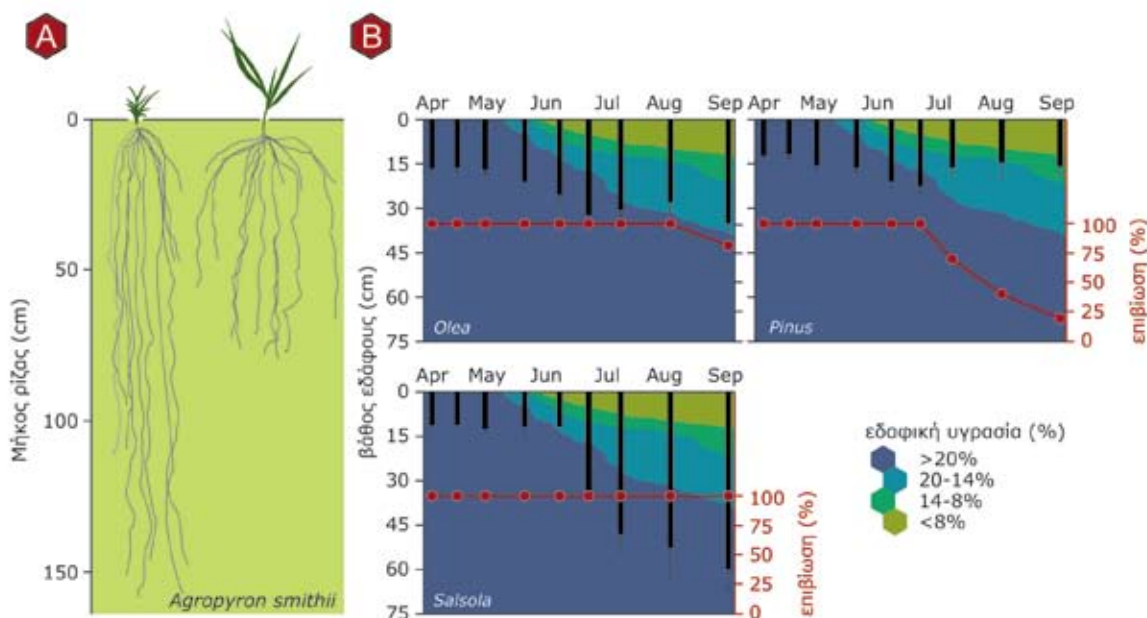
δημιουργία εμβολών ευνοείται σε αγγεία μεγάλης διαμέτρου, αλλά και στο βλαστό και τη ρίζα. Στα πολυετή φυτά το εαρινό ξύλωμα (αποτελούμενο από ευρύπορα αγγεία) αντικαθίσταται σταδιακά από το θερινό (με στενόπορα ή 'ασφαλή' αγγεία) το οποίο λειτουργεί καλύτερα τους θερινούς μήνες.

2.5.2.3. Μεταβάλλεται ο λόγος υπεργείου/υπογείου τμήματος του φυτού

Η ανάπτυξη της ρίζας σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης εμφανίζεται κατά κανόνα λιγότερο ευαίσθητη έναντι εκείνης του βλαστού και ιδιαίτερα των φύλλων. Το γεγονός οφείλεται στους μηχανισμούς οσμωρύθμισης των κυττάρων των ριζών, μέσω των οποίων επιτυγχάνεται η πτώση του δυναμικού του νερού των κυττάρων της σε χαμηλά επίπεδα (χαμηλότερα εκείνων του δυναμικού του εδαφικού νερού). Αυτό έχει ως αποτέλεσμα οι ρίζες να διατηρούν την ικανότητα άντλησης νερού από το έδαφος. Τα κύτταρα επίσης των ριζών έχουν την ικανότητα να αναπτύσσονται σε

χαμηλότερα δυναμικά νερού έναντι των κυττάρων των φύλλων καθώς το κυτταρικό τους τοίχωμα χαρακτηρίζεται από μεγαλύτερη ελαστικότητα. Κάτω λοιπόν από συνθήκες υδατικής καταπόνησης, η σχετική ανάπτυξη της ρίζας είναι ταχύτερη εκείνης του βλαστού, με αποτέλεσμα ο λόγος βλαστού/ρίζας να μεταβάλλεται προς όφελος του υπόγειου τμήματος του φυτού (εικόνα 2.13.A).

Η μεταβολή αυτή δίδει προφανώς προτεραιότητα στην ανάπτυξη του οργάνου το οποίο είναι υπεύθυνο για την άντληση του νερού, και επομέ-



Εικόνα 2.13. Α. Ο εγκλιματισμός του φυτού *Agropyron smithii* σε ξηρά εδάφη. Αριστερά απεικονίζεται ένα φυτό το οποίο αναπτύσσεται σε σχετικά ξηρό έδαφος, δεξιά ένα φυτό το οποίο αναπτύσσεται σε σχετικά υγρό έδαφος. **Β.** Μέγιστο βάθος εισχώρησης ρίζας (μαύρες μπάρες), ισοψείς εδαφικής υγρασίας και επιβίωση φυταρίων αντιπροσωπευτικών φυτικών ειδών με την πρόοδο του χρόνου (κόκκινη γραμμή). Παρατηρείται εκτεταμένη απονέκρωση σε φυτάρια των οποίων η ρίζα δεν εισχωρεί έγκαιρα σε βάθος εδάφους με επαρκή εδαφική υγρασία. Padilla and Pugnaire 2007

νωσ στην επιβίωση του φυτού (**εικόνα 2.13.B**). Ο λόγος βλαστού/ρίζας ρυθμίζεται, εκτός των άλλων (όπως συνθήκες θρέψης, στάδιο ανάπτυξης), τόσο από τη δυνατότητα της ρίζας να τροφοδοτεί με νερό τον βλαστό, όσο και από τη δυνατότητα του βλαστού να τροφοδοτεί με φωτοσυνθετικά προϊόντα τη ρίζα. Η μεταβολή του λόγου αυτού συνοδεύεται επίσης από μεταβολή των σχέσεων παραγωγής/κατανάλωσης, αφού στις συνθήκες αυτές, ένα υψηλότερο ποσοστό φωτοσυνθετικών προϊόντων (τα οποία συσσωρεύονται, βλ. **επίσης ενότητα 2.5.1.1**) κατευθύνεται προς τη ρίζα. Το γεγονός οφείλεται στο ότι κατά τα αρχι-

κά στάδια της υδατικής καταπόνησης ο περιορισμός της διάτασης των φύλλων εμφανίζεται ως το πρώτο σύμπτωμα, επομένως οι ανάγκες των φύλλων σε φωτοσυνθετικό προϊόν περιορίζονται, ενώ η φωτοσυνθετική λειτουργία παρεμποδίζεται σε μετέπειτα στάδια. Τελικό αποτέλεσμα είναι η ρίζα να αναπτύσσεται προς βαθύτερα (υγρότερα) στρώματα εδάφους. Στην αναζήτηση στρωμάτων εδάφους πλούσιων σε υγρασία συμβάλλουν και μηχανισμοί υδροτροπισμού. Στην περίπτωση αυτή ο ιστός ο οποίος αντιλαμβάνεται το ερέθισμα «υγρασία» είναι η καλύπτρα ενώ στην αντίληψη του ερεθίσματος εμπλέκεται το ABA.

2.6. Τόσο ο βραχυπρόθεσμος, όσο και ο μακροπρόθεσμος εγκλιματισμός περιλαμβάνει δραματικές μεταβολές στην έκφραση γονιδίων

Η αντιμετώπιση των δραματικών επιπτώσεων της υδατικής καταπόνησης, επιβάλλει την ιδιαίτερη ρύθμιση της έκφρασης μιας πληθώρας γονιδίων αποσκοπώντας στις αναγκαίες διευθετήσεις εγκλιματισμού στις νέες συνθήκες. Τα γονίδια των οποίων η έκφραση ρυθμίζεται ειδικά κάτω από υδατική καταπόνηση μπορούν να διακριθούν σε δύο ομάδες. Στην πρώτη ομάδα περιλαμβάνονται γονίδια των οποίων τα προϊόντα εμπλέκονται στη διαβίβαση σήματος και στη ρύθμιση της έκφρασης άλλων γονιδίων. Στη δεύτερη ομάδα περιλαμβάνονται γονίδια τα οποία εμπλέκονται στη βιοσύνθεση μορίων τα οποία δρουν προστατευτικά στις μεμβράνες, εμπλέκονται στην οσμωρύθμιση και στον αντιοξειδωτικό μεταβολισμό και την αδρανοποίηση ROS. Επίσης καταστέλλεται η έκφραση άλλων γονιδίων που σχετίζονται με την ανάπτυξη απουσία καταπόνησης, όπως π.χ. των γονιδίων που κωδικοποιούν πρωτεΐνες που συμμετέχουν στη συγκρότηση της φωτοσυνθετικής συσκευής. Ο εγκλιματισμός, βεβαίως, δεν στηρίζεται μόνο στην τροποποίηση του μεταγραφώματος αλλά και σε μετα-μεταφραστικές τροποποιήσεις υπαρχόντων πρωτεϊνών.

Η υδατική καταπόνηση προκαλεί την ενεργοποίηση ορισμένων μεταγραφικών παραγόντων που ρυθμίζουν την έκφραση ομάδων γονιδίων. Οι μηχανισμοί διαβίβασης σήματος περιλαμβάνουν εν πολλοίς άγνωστους αισθητήρες ερεθισμάτων στα οποία περιλαμβάνονται η οξειδοαναγωγική

κατάσταση του στρώματος των χλωροπλαστών (**βλ. ενότητα 8.7**), η συσσωρευση ABA και η σχέση μεταξύ παραγωγής και κατανάλωσης ATP και NADPH. Περαιτέρω, τα ερεθίσματα αυτά προκαλούν αύξηση του κυτταροπλασματικού Ca^{2+} και ενεργοποίηση μηχανισμών διαβίβασης σήματος στους οποίους συμμετέχουν κινάσες πρωτεϊνών ή άλλες ρυθμιστικές πρωτεΐνες.

Υπάρχουν ενδείξεις ότι οι οδοί διαβίβασης σήματος που ευθύνονται για την έκφραση γονιδίων σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης είναι τουλάχιστον τέσσερις. Δύο από αυτούς εξαρτώνται από τη συσσωρευση ABA ενώ οι υπόλοιπα δύο είναι ανεξάρτητοι του ABA. Στο πρώτο μηχανισμό που εξαρτάται από το ABA συμμετέχουν μεταγραφικοί παράγοντες όπως οι **πρωτεΐνες MYC** (MYeloCytomatosis oncogene) και **MYB** (MYeloBlastosis oncogene), ενώ στο δεύτερο οι **πρωτεΐνες AREB/ABF** (ABA-Responsive Element Binding protein/ABA-Binding Factor). Οι πρώτες αναγνωρίζουν περιοχές του DNA με βασική ακολουθία CANNTG και C/TAACNA/G αντίστοιχα ενώ οι τελευταίες αλληλεπιδρούν με την περιοχή ABRE (ABA-responsive element) του DNA. Το ρυθμιστικό αυτό στοιχείο του DNA περιέχει την ακολουθία CACGTG η οποία χαρακτηρίζει έναν αριθμό γονιδίων των οποίων η έκφραση ρυθμίζεται από ερεθίσματα του περιβάλλοντος. Στους μηχανισμούς διαβίβασης σήματος που δεν εξαρτώνται από το ABA συμμετέχουν οι **μεταγραφικοί**

παράγοντες CBF/DREB (CRT-Binding Factors ή DRE-Binding proteins) που προσδένονται στο ρυθμιστικό στοιχείο DRE/CRT (Dehydration Responsive Element/C-Repeat) με βασικό μοτίβο την ακολουθία CCGAC και οι μεταγραφικοί παράγοντες NAC (NAM, ATAF και CUC) και ZF-HD (Zinc-Finger HomeoDomain).

Ένα μεγάλο ποσοστό των γονιδίων των οποίων η έκφραση επάγεται υπό συνθήκες έλλειψης νερού αφορά σε χαρακτηριστικές αντιδράσεις εγκλιματισμού, όπως στην παραγωγή οσμωτικά ενεργών μορίων, την αλλαγή του μορφογενετικού προτύπου ανάπτυξης (απόκτηση νάνων φαινοτύπων, αλλαγή του λόγου υπόγειου/υπέργειου μέρους), στη διαχείριση των αποθεμάτων νερού και τη φωτοσύνθεση. Επάγεται επίσης η μεταγραφή γονιδίων τα οποία κωδικοποιούν πρωτεάσες, δηλ. ένζυμα τα οποία υδρολύουν πρωτεΐνες οι οποίες έχουν μετουσιωθεί ή πρέπει να αντικατασταθούν λόγω των αντίξοων συνθηκών. Για παράδειγμα, η σύνθεση mRNA το οποίο κωδικοποιεί την **ουμπικουϊνίνη** (βλ. επίσης ενότητα 4.8.3), αυξάνεται σε συνθήκες αφυδάτωσης με σκοπό τη σήμανση πρωτεϊνών προς αποδόμηση.

Ένα άλλο ποσοστό γονιδίων αφορά στην προστασία των κυττάρων από ζημιές οι οποίες προξενούνται λόγω της καταπόνησης. Αυξάνονται τα μεταγραφήματα που κωδικοποιούν πρωτεΐνες του αντιοξειδωτικού μεταβολισμού με σκοπό την προστασία των κυττάρων από το αυξημένο φορτίο ROS.

Ενδιαφέρον παρουσιάζει και ο ρόλος των γονιδίων **LEA** (Late Embryogenesis Abundant) όπως του *HVA1* στο κριθάρι και του *OsDhn1* στο ρύζι. Η έκφραση των γονιδίων **LEA** επάγεται κατά τη διάρκεια ωρίμανσης και αφυδάτωσης των σπερμάτων, αλλά και σε ιστούς ή κύτταρα σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης. Τα προϊόντα των γονιδίων αυτών, οι **πρωτεΐνες LEA**, εντοπίζονται στο κυτταρόπλασμα και είναι εξαιρετικά υδρόφιλα μόρια. Ταξινομούνται σε πέντε ομάδες (οικογένειες). Το μόριο πολλών από τις πρωτεΐνες αυτές είναι πλούσιο σε αλανίνη και γλυκίνη, ενώ απουσιάζουν η τρυπτοφάνη και η κυστεΐνη. Στην οικογένεια των LEA ανήκουν και οι **αφυδατάσες** οι οποίες λειτουργούν ως συνοδές πρωτεΐνες που σταθεροποιούν τη δομή κυστιδίων, πρωτεϊνών και μεμβρανών σε συνθήκες αφυδάτωσης των κυττάρων.

2.7. Η ανάκτηση της κανονικής βιολογικής δραστηριότητας μετά από υδατική καταπόνηση παίρνει χρόνο

Ο χρόνος που απαιτείται για την ανάκτηση της κανονικής βιολογικής δραστηριότητας μετά από υδατική καταπόνηση εξαρτάται από την ένταση και τη διάρκεια της καταπόνησης και το είδος του φυτού. Η ανάκτηση μετά από μέτρια και σύντομη υδατική καταπόνηση συμβαίνει μέσα σε μία ή δύο μέρες από τη χορήγηση νερού. Ωστόσο η επανα-

φορά μετά από ισχυρή και παρατεταμένη υδατική καταπόνηση απαιτεί μεγάλο χρονικό διάστημα και σε ορισμένες περιπτώσεις δεν είναι πλήρης. Το γεγονός μπορεί να οφείλεται στο ότι οι ανατομικές τροποποιήσεις (π.χ. στα αγγεία του ξύλου και στα στόματα) που έχουν συμβεί κατά το μακροπρόθεσμο εγκλιματισμό δεν είναι αναστρέψιμες.



Πρωτεΐνες LEA: Υδρόφιλα μόρια τα οποία παρέχουν προστασία σε συνθήκες αφυδάτωσης των κυττάρων.

Ουμπικουϊνίνη: Ρυθμιστική πρωτεΐνη χαμηλού μοριακού βάρους η οποία προσδένεται σε πρωτεϊνικά μόρια τα οποία πρόκειται να αποδομηθούν στα πρωτεασώματα.

Μεταγραφικοί παράγοντες CBF/DREB: Ρυθμιστικές πρωτεΐνες που συμμετέχουν σε ακολουθία διαβίβασης σήματος που δεν εξαρτάται από το ABA και προσδένονται στο ρυθμιστικό στοιχείο DRE/CRT. Εμπλέκονται σε μηχανισμούς εγκλιματισμού έναντι της αφυδάτωσης των κυττάρων (τόσο σε ξηρασία όσο και σε παγετό).

Μεταγραφικοί παράγοντες MYC και MYB: Ρυθμιστικές πρωτεΐνες που συμμετέχουν σε ακολουθία διαβίβασης σήματος που εξαρτάται από το ABA και αναγνωρίζουν περιοχές του DNA με βασική ακολουθία CANNTG και C/TAACNA/G.

Μεταγραφικοί παράγοντες AREB/ABF: Ρυθμιστικές πρωτεΐνες που συμμετέχουν σε ακολουθία διαβίβασης σήματος που εξαρτάται από το ABA και προσδένονται στο ρυθμιστικό στοιχείο ABRE.

Αφυδατάσες: Μια ειδική ομάδα πρωτεϊνών LEA οι οποίες λειτουργούν ως συνοδές πρωτεΐνες που σταθεροποιούν τη δομή κυστιδίων, πρωτεϊνών και μεμβρανών σε συνθήκες αφυδάτωσης των κυττάρων.

2.8. Τα φυτικά είδη μπορούν να ομαδοποιηθούν ανάλογα με τις απαιτήσεις τους σε νερό

Ανάλογα με τις απαιτήσεις τους σε νερό, τα φυτικά είδη μπορούν να καταχωρηθούν σε τέσσερις κατηγορίες:

A. Υδρόφυτα. Τα φυτά αυτά στη διάρκεια της ανάπτυξής τους καλύπτονται, μερικώς ή ολικώς από νερό. Τα φυτά αυτά δεν διαθέτουν αμυντικούς μηχανισμούς προστασίας έναντι των απωλειών νερού και επομένως ακολουθούν κυρίως τη στρατηγική της διαφυγής. Αντίθετα, διαθέτουν κατάλληλους μηχανισμούς ώστε να αντιμετωπίζουν επιτυχώς τις συνθήκες περίσσειας νερού. Οι μηχανισμοί αυτοί διευκολύνουν τη διάχυση του O_2 και του CO_2 . Χαρακτηριστικοί εκπρόσωποι: φυτά ποταμών, λιμνών και θαλασσών.

B. Υγρόφυτα. Αποικίζουν περιβάλλοντα των οποίων η ατμόσφαιρα είναι πλούσια σε υδρατμούς και η διαθεσιμότητα του νερού του εδάφους υψηλή. Κατά κανόνα δεν διαθέτουν μηχανισμούς ελέγχου των απωλειών νερού και χαρακτηρίζονται ως σκιάφυτα. Η σχετική περιεκτικότητά τους σε νερό καθορίζεται συνήθως από τη σχετική υγρασία της ατμόσφαιρας. Χαρακτηριστικοί εκπρόσωποι: Βρύα, λειχήνες, πτέριδες. Ακολουθούν τη στρατηγική της διαφυγής, ορισμένοι όμως εξ αυτών ακολουθούν τη στρατηγική της ανθεκτικότητας (π.χ. λειχήνες).

Γ. Μεσόφυτα. Αποικίζουν περιβάλλοντα με παροδικά υψηλή ή μέτρια υγρή ατμόσφαιρα και σχετικά επαρκή διαθεσιμότητα νερού. Διαθέτουν μηχανισμούς ελέγχου των απωλειών νερού και οργανωμένο ριζικό σύστημα. Χαρακτηριστικοί εκπρόσωποι: Τα περισσότερα καλλιεργούμενα φυτά. Φυτά εύκρατων και τροπικών περιοχών. Τα χαρακτηριστικά τους παραπέμπουν συνήθως στη στρατηγική της διαφυγής.

Δ. Ξηρόφυτα. Ως ξηρόφυτα χαρακτηρίζονται φυτικά είδη τα οποία έχουν την ικανότητα να αντεπεξέρχονται τις δυσμενείς επιπτώσεις έλλειψης νερού στο περιβάλλον τους. Εξαπλώνονται σε μέτρια ξηρές ή ξηρές περιοχές στις οποίες η διαθεσιμότητα νερού είναι περιορισμένη. Τα χαρακτηριστικά τους παραπέμπουν συνήθως στη στρατηγική της αποφυγής ή της ανθεκτικότητας.

Τα καλλιεργούμενα φυτά διαφέρουν σημαντικά όσον αφορά στις απαιτήσεις τους σε νερό (**πίνακας 2.3**). Οι διαφορές αυτές αντικατοπτρίζουν και τη διαφορετική ικανότητα προσαρμογής ή/και εγκλιματισμού σε ξηροφυτικά περιβάλλοντα. Π.χ. τα C_4 φυτά, λόγω κατάλληλων ανατομικών και βιοχημικών προσαρμογών παρουσιάζουν σημαντικά υψηλότερη WUE έναντι των C_3 φυτών. Οι απαιτήσεις των φυτών σε νερό εξαρτώνται από το περιβάλλον στο οποίο διαβιώνουν και τις συνθήκες θρέψης. Σε εδάφη πλούσια σε θρεπτικά συστατικά η συνολική διαπνοή αυξάνεται σημαντικά, ωστόσο το νερό χρησιμοποιείται περισσότερο αποδοτικά αφού η φωτοσυνθετική ταχύτητα αυξάνεται αναλογικά περισσότερο από τη διαπνοή.

Πίνακας 2.3. Η αποδοτικότητα χρήσης νερού ορισμένων καλλιεργούμενων φυτών. Chrispeels and Sadava 1994

είδος	WUE (kg H ₂ O kg ⁻¹ ΞΒ)
μηδική	850
σόγια	650
βρώμη, πατάτα	580
σπάρι	550
ζαχαρότευτλο	380
καλαμπόκι	350
σόργο	300
μέσος όρος φυτών CAM	125

Υδρόφυτα: Φυτικά είδη τα οποία στη διάρκεια της ανάπτυξής τους καλύπτονται, μερικώς ή ολικώς, από νερό και δεν διαθέτουν σημαντικούς αμυντικούς μηχανισμούς προστασίας έναντι των απωλειών νερού.

Υγρόφυτα: Φυτικά είδη τα οποία αποικίζουν περιβάλλοντα των οποίων η ατμόσφαιρα είναι πλούσια σε υδρατμούς και η διαθεσιμότητα του νερού του εδάφους υψηλή. Κατά κανόνα δεν διαθέτουν μηχανισμούς ελέγχου των απωλειών νερού και χαρακτηρίζονται ως σκιάφυτα. Η σχετική περιεκτικότητά τους σε νερό καθορίζεται συνήθως από τη Σχετική Υγρασία της ατμόσφαιρας

Μεσόφυτα: Φυτικά είδη τα οποία αποικίζουν περιβάλλοντα με παροδικά υψηλή ή μέτρια υγρή ατμόσφαιρα και σχετικά επαρκή διαθεσιμότητα νερού. Διαθέτουν μηχανισμούς ελέγχου των απωλειών νερού και οργανωμένο ριζικό σύστημα.

Ξηρόφυτα: Φυτικά είδη τα οποία εξαπλώνονται σε μέτρια ξηρές ή ξηρές περιοχές με περιορισμένη διαθεσιμότητα νερού και έχουν την ικανότητα να αντεπεξέρχονται τις δυσμενείς επιπτώσεις της έλλειψης νερού.



Ένθετο 2.1. Υπολογισμός παραμέτρων οι οποίες δίδουν ένα μέτρο της υδατικής κατάστασης φυτικών ιστών και οργάνων

1. Το δυναμικό του νερού

Στην απλουστευμένη της μορφή, η εξίσωση μέσω της οποίας υπολογίζεται το δυναμικό του νερού είναι η εξής:

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p \quad (\text{εξίσωση 2.1})$$

όπου:

Ψ_w , δυναμικό του νερού

Ψ_s , οσμωτικό δυναμικό

Ψ_p , δυναμικό πίεσης

Η τιμή του δυναμικού του νερού αποτελεί ένδειξη πιθανής υδατικής καταπόνησης ενός ιστού ή ενός οργάνου. Το νερό κινείται αυθόρμητα από περιοχές με υψηλό δυναμικό σε περιοχές με χαμηλό δυναμικό.

Με τον θάλαμο πίεσης τύπου Scholander είναι δυνατό να υπολογιστεί το δυναμικό του νερού του αποπλάστη. Ένας βλαστός ή ένα φύλλο κλείνεται αεροστεγώς με μία πλαστική σακούλα πάνω στο φυτό ούτως ώστε να μην υπάρξουν απώλειες νε-

ρού κατά τη διαδικασία. Το όργανο αποκόπτεται από το φυτό με ένα ξυράφι και τοποθετείται στο θάλαμο πίεσης με τρόπο ώστε το κομμένο άκρο του να προεξέχει από την επιφάνεια της σχισμής κατά μερικά χιλιοστά (εικόνα 2.14.4). Στη συνέχεια διοχετεύεται με αργούς ρυθμούς αέριο άζωτο υπό πίεση, μέχρις ότου εμφανιστεί η πρώτη σταγόνα νερού στο ξύλωμα του κομμένου άκρου. Κατά τη χρονική αυτή στιγμή, η πίεση στο εσωτερικό του θαλάμου είναι ίση (σε απόλυτη τιμή) με το αποπλάσματικό δυναμικό πίεσης το οποίο έχει ίδια τιμή με το αποπλάσματικό δυναμικό του νερού του φύλλου ή του βλαστού.

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p \quad (\text{εξίσωση 2.2})$$

$\Psi_s = 0$ (επειδή η συγκέντρωση των οσμωτικά ενεργών ουσιών στο ξύλωμα θεωρείται εξαιρετικά χαμηλή και δεν συνεισφέρει στη διαμόρφωση αξιόλογου Ψ_s). Επομένως:

$$\Psi_w = \Psi_p \quad (\text{εξίσωση 2.3})$$

2. Το σχετικό περιεχόμενο σε νερό (RWC)

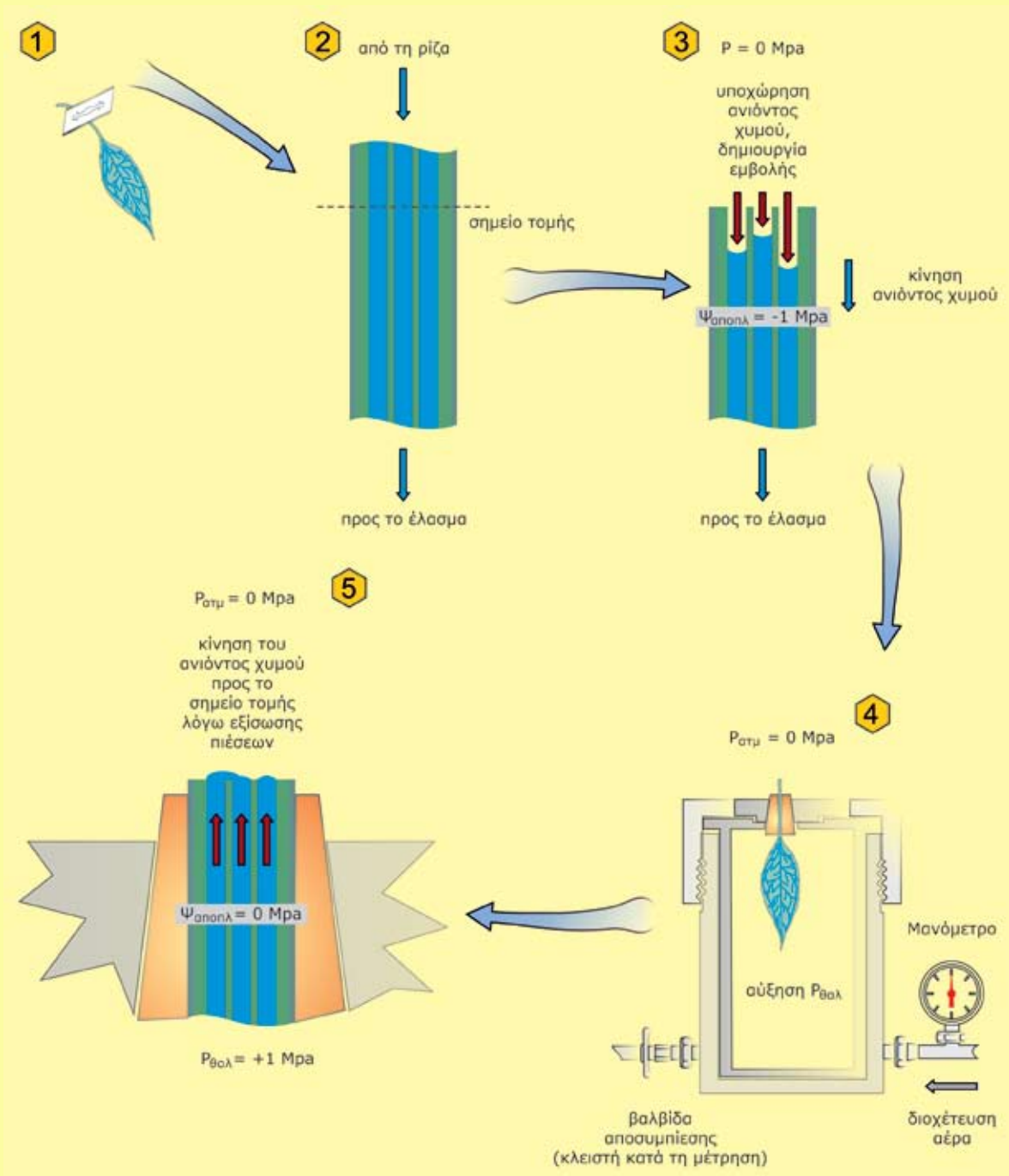
Το σχετικό περιεχόμενο σε νερό δίδει χρήσιμες πληροφορίες, σε συνδυασμό με το δυναμικό του νερού, για την υδατική κατάσταση των ιστών. Δίδεται από τον τύπο:

$$\text{RWC} = \frac{\text{περιεχόμενο σε νερό} / \text{περιεχόμενο σε νερό σε πλήρη σπαργή}}{\text{εξίσωση 2.4}}$$

Δηλ.

$$\text{RWC} = \frac{\text{νωπό βάρος-ξηρό βάρος} / \text{κορεσμένο βάρος-ξηρό βάρος}}{\text{εξίσωση 2.5}}$$

Στην πράξη για να μετρηθεί το RWC υπολογίζεται το νωπό βάρος δύο ομάδων δίσκων που έχουν αποκοπεί από φύλλα: Στην πρώτη ομάδα λαμβάνεται γρήγορα το νωπό βάρος, ενώ στη δεύτερη λαμβάνεται το κορεσμένο βάρος, αφού προηγουμένως οι δίσκοι έχουν επιπλεύσει σε απιονισμένο νερό για 24 ώρες. Στη συνέχεια και οι δύο ομάδες τοποθετούνται σε κλίβανο (στους 80 °C) ώστε να υπολογιστεί και το ξηρό τους βάρος.



Εικόνα 2.14. Θάλαμος πίεσης τύπου Scholander (4). Με την αποκοπή του φύλλου (1, 2) η στήλη του νερού στα αγγεία υποχωρεί, επειδή το νερό στα άθικτα αγγεία βρίσκεται υπό τάση (3). Η επαναφορά της στάθμης του νερού στο αρχικό επίπεδο γίνεται εφαρμόζοντας πίεση (5). Η πίεση που απαιτείται για την επαναφορά ισοδυναμεί αριθμητικά με το δυναμικό του νερού των αγγείων.

Ένθετο 2.2. Χαρακτηριστικές παράμετροι μέσω των οποίων εκφράζονται ορισμένα χαρακτηριστικά των φύλλων

1. Η *Ειδική μάζα φύλλου (SLM)*, εκφράζει το ξηρό βάρος φύλλου στη μονάδα της επιφάνειας. Η SLM των φύλλων των ξηρόφυτων παρουσιάζεται συνήθως υψηλή.

2. Η αναλογία εξωτερικής επιφάνειας σε σχέση με τον συνολικό τους όγκο. Η παράμετρος αυτή παίρνει μικρές τιμές στα φύλλα των ξηρόφυτων.

3. Τα φύλλα επίσης ξηρόφυτων χαρακτηρίζονται από μικρό όγκο των μεσοκυττάρων χώρων,

και μεγάλη αναλογία της εσωτερικής ελεύθερης επιφάνειας (δηλ. της επιφάνειας των μεσοκυττάρων χώρων) ως προς την εξωτερική επιφάνεια του φύλλου (*Ames/A*).

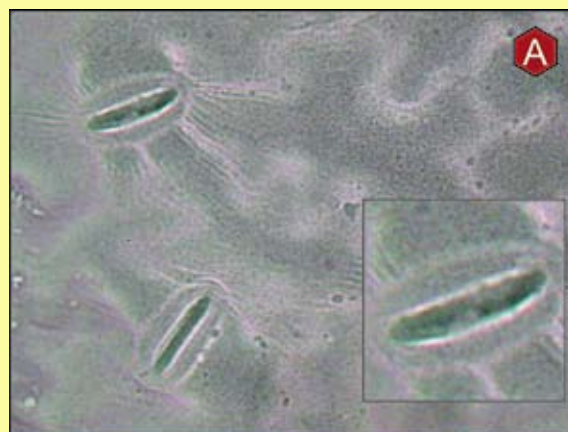
Οι παράμετροι αυτές ουσιαστικά αντανακλούν την αρχιτεκτονική κατασκευή των φύλλων, και επομένως τα ιδιαίτερα χαρακτηριστικά προσαρμογής ή εγκλιματισμού (βλ. επίσης ένθετο 5.1).

Ένθετο 2.3. Μελέτη φωτοσυνθετικών και υδατικών παραμέτρων των φύλλων υπό την επίδραση έλλειψης νερού

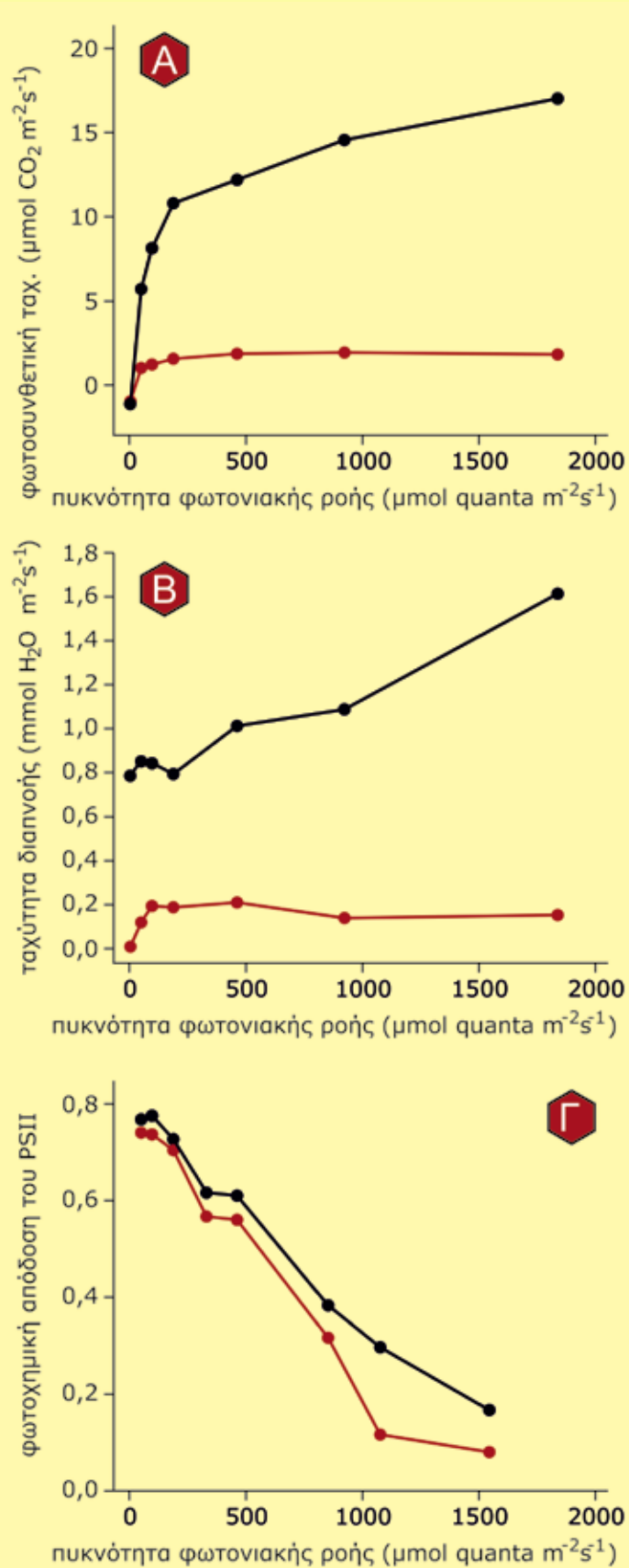
Τα φυτά αντιλαμβάνονται την έλλειψη νερού στο περιβάλλον και ενεργοποιούν τους μηχανισμούς για βραχυπρόθεσμο εγκλιματισμό με σκοπό τη διατήρηση της κυτταρικής ομοιόστασης. Κάτω από τέτοιες συνθήκες το φυτό κλείνει τα στόματα του έτσι ώστε να περιοριστούν οι διαπνευστικές του απώλειες μειώνοντας την ταχύτητα διαπνοής ενώ παράλληλα επηρεάζονται και ζωτικές λειτουργίες του φυτού όπως η φωτοσυνθετική ταχύτητα καθώς και παράμετροι λειτουργίας των φωτεινών αντιδράσεων στην πλευρά του PS II (φωτοχημική απόδοση του PS II). Η έλλειψη νερού στα φύλλα μπορεί επίσης να διαπιστωθεί από τη μείωση του σχετικού περιεχόμενου σε νερό (RWC) κατά κλίμακα του φυτού.

Για τη μελέτη και την κατανόηση των παραπάνω χρησιμοποιούνται δύο ομάδες φυτών *Vicia faba* L., τα οποία αναπτύσσονται για τρεις εβδομάδες

Εικόνα 2.15. Εκτός από τις μετρήσεις με ειδικά όργανα τα οποία μετρούν την ταχύτητα διαπνοής (βλ. επόμενη εικόνα), το εύρος των στοματικών πόρων μπορεί να μετρηθεί με την κατασκευή ενός διαφανούς εκμαγείου της επιφάνειας του φύλλου και παρατήρηση στη συνέχεια του εκμαγείου στο μικροσκόπιο. **A.** Εκμαγείο που έχει ληφθεί από την αποαξονική επιφάνεια φύλλου ποτισμένου φυτού. **B.** Εκμαγείο που έχει ληφθεί από την αποαξονική επιφάνεια φύλλου απότιστου φυτού.



με επάρκεια νερού. Στη συνέχεια μια ομάδα φυτών συνεχίζει να ποτίζεται κανονικά, ενώ μια δεύτερη παραμένει απότιστη. Η **εικόνα 2.15** δείχνει τις διαφορές μεταξύ ποτισμένων και απότιστων φυτών όσον αφορά στο εύρος του στοματικού πόρου, όπως μετράται στο μικροσκόπιο με λήψη αποτυπωμάτων με τη μέθοδο των εκμαγείων των φύλλων. Στην **εικόνα 2.16** φαίνονται οι διαφορές στη φωτοσυνθετική ταχύτητα, την ταχύτητα διαπνοής και αντίστασης διαχύσεως των στομάτων με χρήση φορητού οργάνου μέτρησης φωτοσύνθεσης και παραμέτρων λειτουργίας των φωτεινών αντιδράσεων στην πλευρά του PSII μετρημένες μέσω *in vivo* φθορισμομετρίας χλωροφύλλης. Οι δύο ομάδες φυτών διαφέρουν και ως προς RWC των φύλλων.



Εικόνα 2.16. Η φωτοσυνθετική ταχύτητα (Α), η ταχύτητα διαπνοής (Β) και η φωτοχημική απόδοση του PSII (Γ) (βλ. ένθετο 5.4) συναρτίζονται της έντασης της φωτεινής ακτινοβολίας σε απότιστα (κόκκινη γραμμή) και ποτισμένα (μαύρη γραμμή) φυτά κουκκιού.

Ένθετο 2.4. Συσσώρευση προλίνης σε απότιστα φυτά κριθαριού

Σε πολλά φυτά η υδατική καταπόνηση προκαλεί ενεργό σύνθεση ή/και συσσώρευση οσμωτικά ενεργών μεταβολιτών (συμβατών οσμωλυτών) μέσα στα κύτταρα με σκοπό το οσμωτικό τους δυναμικό να πέσει σε χαμηλότερα επίπεδα. Η συσσώρευση των συμβατών οσμωλυτών αποτρέπει την αφυδάτωση των κυττάρων. Δύο ομάδες φυτών *Hordeum vulgare* αναπτύσσονται για τρεις εβδομάδες με επάρκεια νερού. Στη συνέχεια μια ομάδα φυτών συνεχίζει να ποτίζεται κανονικά, ενώ μια δεύτερη παραμένει απότιστη για τουλάχιστον

δύο εβδομάδες. Ο αντιπροσωπευτικός συμβατός οσμωλύτης του κριθαριού είναι η προλίνη. Για τον προσδιορισμό της χρησιμοποιείται φωτομετρική μέθοδος. Μετά από κατάλληλη αντίδραση σχηματίζεται έγχρωμο σύμπλοκο κόκκινου χρώματος και μέσω της απορρόφησης του έγχρωμου συμπλόκου μπορεί να προσδιοριστεί η συγκέντρωση της προλίνης. Η **εικόνα 2.17** δείχνει την ένταση του χρώματος μετά την αντίδραση εκχυλίσματος φύλλων απότιστων (Α) και ποτισμένων (Β) φυτών.



Εικόνα 2.17. Προσδιορισμός προλίνης σε εκχυλίσματα φύλλων απότιστων (**αριστερά**) και ποτισμένων (**δεξιά**) φυτών κριθαριού. Φαίνεται καθαρά η διαφορά στην ένταση του χρώματος του συμπλόκου το οποίο σχηματίζεται κατά την αντίδραση. Ο ποσοτικός προσδιορισμός απαιτεί την κατασκευή πρότυπης καμπύλης.

3

ΑΛΑΤΟΤΗΤΑ



Άλατα στην επιφάνεια του εδάφους μετά από την εξάτμιση του νερού στο τέλος του καλοκαιριού σε εποχιακή λίμνη στη Νότια Αυστραλία. Στο βάθος δάσος ευκάλυπτων.

3.1. Η αλατότητα παρουσιάζεται σε εκτεταμένες περιοχές του πλανήτη

Ο όρος **αλατότητα** αναφέρεται στην ύπαρξη υψηλών συγκεντρώσεων ιόντων (κατά κανόνα Na^+ και Cl^-), κυρίως στο περιβάλλον της ρίζας. Η αλατότητα, ως παράγοντας καταπόνησης, παρουσιάζεται σε εκτεταμένες περιοχές του πλανήτη (η έκτασή τους φθάνει το 20% του συνόλου των καλλιεργούμενων εδαφών) οι οποίες για διαφορετικούς λόγους εμφανίζουν υψηλή αλατότητα στο έδαφος. **A.** περιοχές οι οποίες συνήθως διαβρέχονται από θαλασσινό νερό (αλίπεδα ή υφάλμυρα έλη). Τα εδάφη τους δεν παρουσιάζουν ομοιόμορφη σύσταση ή/και συγκέντρωση από πλευράς ιόντων. Οι δύο αυτές παράμετροι εξαρτώνται από την υψομετρική διαφορά και απόσταση από τη θάλασσα, το ποσοστό ανάμιξης του γλυκού με

θαλασσινό νερό, αλλά και το ρυθμό εξάτμισης και βροχοπτώσεων. Ο **πίνακας 3.1.** παρουσιάζει τις διαφορές στη σύσταση μεταξύ του θαλασσινού και του 'γλυκού' νερού. **B.** ερημικές περιοχές στα εδάφη των οποίων συσσωρεύονται άλατα επειδή ο ρυθμός εξάτμισης του νερού είναι κατά πολύ υψηλότερος του ρυθμού βροχόπτωσης. **Γ.** υπερβολικά αρδευόμενες γεωργικές εκτάσεις, στις οποίες παρατηρείται συσσώρευση ιόντων στο έδαφος λόγω έντονης εξαμισοδιαπνοής. Στην περίπτωση αυτή οι επιπτώσεις σε επίπεδο γεωργικής παραγωγής είναι σημαντικές, επειδή τα περισσότερα καλλιεργούμενα φυτικά είδη παρουσιάζονται ευαίσθητα σε συνθήκες έστω και ήπιας αλατότητας στο εδαφικό περιβάλλον (**εικόνα 3.1**).

Πίνακας 3.1. Ορισμένα χαρακτηριστικά του θαλασσινού νερού και του νερού άρδευσης καλής ποιότητας. Από διάφορες πηγές

χαρακτηριστικό	θαλασσινό νερό	νερό άρδευσης καλής ποιότητας
ιόν	συγκέντρωση (mM)	
Na^+	469	2,0
K^+	10	1,0
Ca^{2+}	10	0,5-2,5
Mg^{2+}	53	0,25-1,0
Cl^-	546	2,0
SO_4^{2-}	28	0,25-2,5
HCO_3^-	2,3	1,5
οσμωτικό δυναμικό (MPa)	-2,50	-0,03
ολική συγκέντρωση ιόντων (mg l⁻¹ ή ppm)	35000	640
ηλεκτρική αγωγιμότητα (dS m⁻¹)	50	1,0

3.2. Η αλατότητα επιφέρει υποβάθμιση του εδάφους, οσμωτική καταπόνηση, ιοντική καταπόνηση και τοξικότητα στους φυτικούς οργανισμούς

Η καταπόνηση λόγω αλατότητας επιδρά δυσμενώς σε τέσσερα διαφορετικά επίπεδα:

A. *Αλλοιώνονται τα χαρακτηριστικά του εδάφους.* Επηρεάζεται δυσμενώς το πορώδες και κατά συνέπεια ο αερισμός του εδάφους. Επίσης, επηρεάζεται η ηλεκτρική αγωγιμότητα του εδαφικού διαλύματος.

B. *Οι υψηλές συγκεντρώσεις ιόντων δημιουργούν χαμηλά δυναμικά νερού στο έδαφος, παρόλο που το νερό στην περιοχή της ριζόσφαιρας βρίσκεται συνήθως εν αφθονία.* Ως εκ τούτου εμφανίζεται μια μορφή υδατικής καταπόνησης (**οσμωτική καταπόνηση**) καθώς το φυτό αδυνατεί να απορροφήσει ικανές ποσότητες εδαφικού νερού. Ας σημειωθεί στο σημείο αυτό ότι τόσο

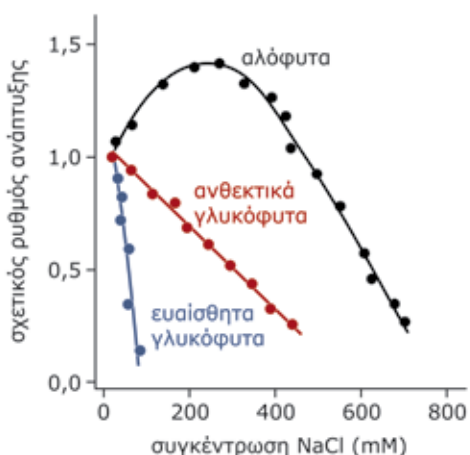
η έλλειψη νερού όσο και η υψηλή εδαφική αλατότητα επηρεάζουν δυσμενώς μια κοινή υδατική παράμετρο, το οσμωτικό δυναμικό το οποίο είναι συνιστώσα του δυναμικού νερού.

Γ. Οι υψηλές συγκεντρώσεις ιόντων δημιουργούν ιοντική καταπόνηση για τρεις λόγους: **1.** Εμφανίζονται δυσχέρειες στην απορρόφηση θρεπτικών συστατικών από το εδαφικό περιβάλλον διότι τα ιόντα Na^+ και Cl^- ανταγωνίζονται την πρόσληψη άλλων ιόντων, π.χ. το Na^+ ανταγωνίζεται κυρίως το K^+ και **2.** η συσσώρευση ιόντων Na^+ και Cl^- εντός των κυττάρων διαταράσσει σταδιακά την **κυτταρική ιοντική ομοιόσταση**, δηλαδή την επιθυμητή κατανομή των ιόντων και φορτίων μεταξύ εσωτερικού και εξωτερικού κυτταρικού περιβάλλοντος και μεταξύ των υποκυτταρικών διαμερισμάτων. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα να παρεμποδίζεται η απορρόφηση ιόντων (π.χ. K^+) από τον αποπλασματικό χώρο προς το εσωτερικό των

κυττάρων. Εκτός αυτού η αύξηση της συγκέντρωσης ιόντων Na^+ έχει ως αποτέλεσμα την αύξηση της δραστηριότητας μεμβρανικών αντλιών πρωτονίων με αποτέλεσμα την άνοδο του pH του κυτταροπλάσματος (βλ. **εικόνα 3.2**). Η διαταραχή αυτή έχει άμεση συνέπεια στη δραστηριότητα βασικών ενζύμων του κυτταρικού μεταβολισμού η οποία σε συνδυασμό με την αυξημένη δαπάνη ATP λόγω λειτουργίας των αντλιών δημιουργεί έλλειψη ενέργειας.

Δ. Τα ιόντα Na^+ και Cl^- , αυτά καθαυτά, ασκούν τοξικότητα όταν βρεθούν στο εσωτερικό των κυττάρων. Παρουσία υπερβολικής συγκέντρωσης Na^+ παρουσιάζονται ανωμαλίες στην περατότητα των μεμβρανών και παρεμπόδιση της καταλυτικής δράσης ενζύμων. Γενικώς κάνουν την εμφάνισή τους δυσλειτουργίες στην αφομοίωση του άνθρακα (λόγω παρεμπόδισης της φωτοσυνθετικής λειτουργίας, αλλά και επιτάχυνσης της αναπνευστικής δραστηριότητας ώστε να αντισταθμιστεί το ενεργειακό κόστος αποκλεισμού των ιόντων ή σύνθεσης νέων μεταβολιτών, βλ. **πίνακα 3.2**), που επιφέρουν επιβράδυνση της ανάπτυξης των ευαίσθητων φυτικών ειδών (**πίνακας 3.3 και εικόνα 3.1**). Κρίσιμη παράμετρος στην περίπτωση αυτή είναι η **κατωφλική αλατότητα**, η οποία καθορίζει την παραγωγικότητα των καλλιεργούμενων φυτικών ειδών σε περιβάλλον αλατότητας (**πίνακας 3.3**).

Ιδιαίτερα ευαίσθητο στόχο αποτελεί η φωτοσυνθετική ροή ηλεκτρονίων η οποία μπορεί να διαταραχθεί ακόμα και με χαμηλές συγκεντρώσεις των παραπάνω ιόντων. Η λειτουργία της φωτοσυνθετικής συσκευής διαταράσσεται επίσης λόγω της μειωμένης στοματικής αγωγιμότητας που επιφέρει μειωμένη τροφοδοσία με CO_2 . Οι συνθήκες αυτές ευνοούν τη δημιουργία ενεργών μορφών οξυγόνου (ROS, βλ. **κεφάλαιο 8**) και οξειδωτική καταπόνηση, που αποτελούν μια σημαντική παρενέργεια της καταπόνησης αλατότητας.



Εικόνα 3.1. Η εξάρτηση της ταχύτητας ανάπτυξης από τη συγκέντρωση αλατιού στο περιβάλλον μέσω για τρεις κατηγορίες φυτών. Greenway and Munns 1980. Mechanisms of salt tolerance in non-halophytes. Annual Review of Plant Physiology, 31: 149



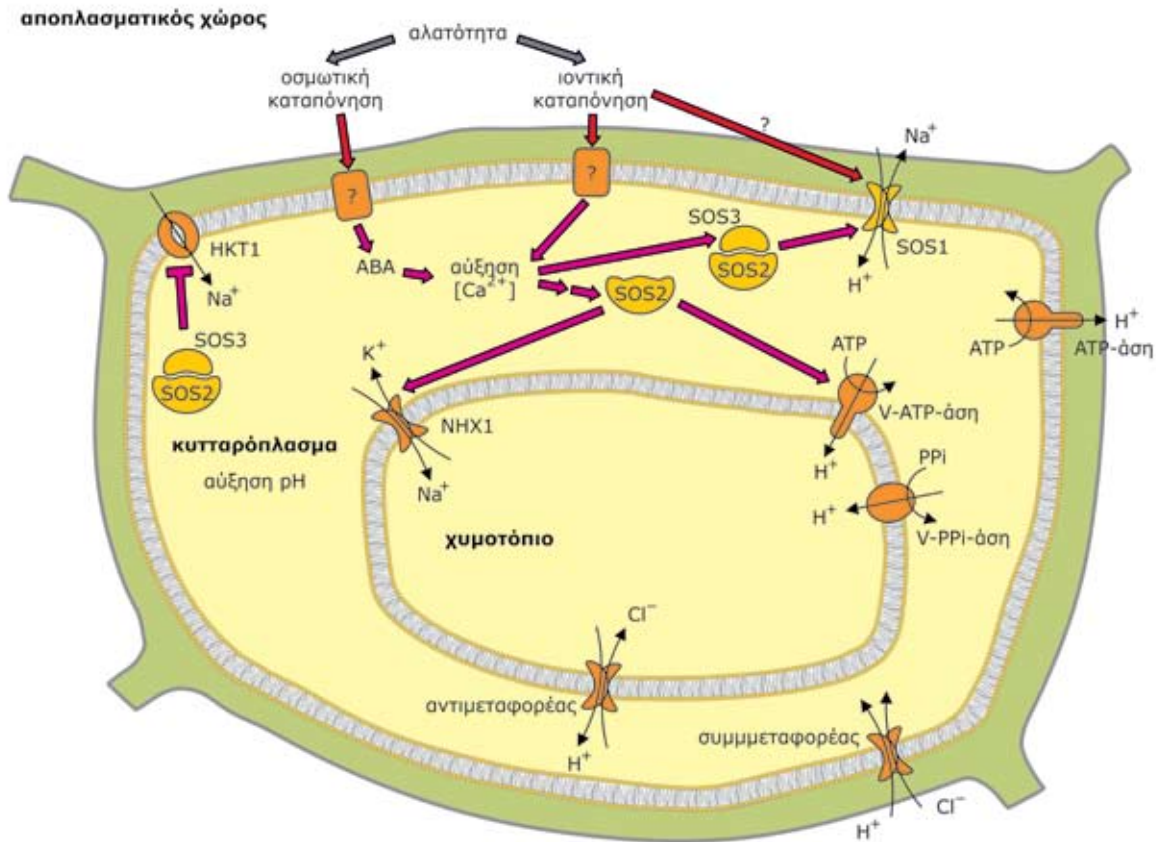
Αλατότητα: Η ύπαρξη υψηλών συγκεντρώσεων ιόντων (κατά κανόνα Na^+ και Cl^-) στο εδαφικό διάλυμα που προκαλεί αλλοίωση των χαρακτηριστικών και πτώση του δυναμικού του νερού του εδάφους που έχουν ως αποτέλεσμα την έλλειψη νερού και ιοντικές διαταραχές στα φυτικά κύτταρα.

Κατωφλική αλατότητα: Το επίπεδο αλατότητας πέραν του οποίου παρατηρείται πτώση της παραγωγικότητας ενός φυτικού είδους.

Οσμωτική καταπόνηση: Μια μορφή υδατικής καταπόνησης που οφείλεται στις υψηλές συγκεντρώσεις ιόντων που δημιουργούν χαμηλά δυναμικά νερού στο έδαφος.

Ιοντική καταπόνηση: Μια μορφή καταπόνησης που οφείλεται στις υψηλές συγκεντρώσεις ιόντων που προκαλούν δυσχέρειες στην απορρόφηση θρεπτικών συστατικών, απώλεια της κυτταρικής ιοντικής ομοιόστασης και τοξικές παρενέργειες σε μεταβολικό επίπεδο.

Κυτταρική ιοντική ομοιόσταση: Η διατήρηση των διαφορών ηλεκτροχημικού δυναμικού και pH μεταξύ των διαφορετικών πλευρών της πλασματικής μεμβράνης και μεταξύ των διαφορετικών υποκυτταρικών διαμερισμάτων σε επιθυμητά επίπεδα.



Εικόνα 3.2. Η αντίληψη του ερεθίσματος της αλατότητας και η διαβίβαση σήματος μέσω των οποίων αποκαθίσταται η ιοντική και οσμωτική ομοιόσταση σε επίπεδο κυττάρου. Η οσμωτική και ιοντική συνιστώσα της αλατότητας γίνεται αντιληπτή μέσω άγνωστων σε μεγάλο βαθμό αισθητηρίων στην κυτταρική μεμβράνη (ενδεχομένως συμπεριλαμβανομένου και του αντιμεταφορέα SOS1) που προκαλούν αύξηση της συγκέντρωσης του κυτταροπλασματικού ασβεστίου και του ABA. Η αύξηση αυτή γίνεται αντιληπτή από την SOS3 η οποία με τη σειρά της ενεργοποιεί την SOS2. Το ενεργό σύμπλοκο SOS3-SOS2 φωσφορυλιώνει τον μεμβρανικό αντιμεταφορέα Na⁺/H⁺ SOS1 με αποτέλεσμα την έξοδο Na⁺. Η πρωτεΐνη SOS2 ρυθμίζει επίσης τη δραστηριότητα του αντιμεταφορέα NHX1 και της ATP-εξαρτώμενης αντλίας πρωτονίων του τονοπλάστη ανεξάρτητα από την παρουσία της SOS3. Παράλληλα, άλλες μεταφορικές πρωτεΐνες συσσωρεύουν τα ιόντα Cl⁻ επίσης στο χυμοτόπιο. Συνδυασμός από Silva and Gerós 2009 και Kader and Lindberg 2010

Πίνακας 3.2. Η επίδραση της αλατότητας (ως οσμωτικό δυναμικό του υποστρώματος ανάπτυξης, Ψ_s) στην επιφάνεια φύλλων και την αναπνευστική και φωτοσυνθετική δραστηριότητα φυτών βαμβάκιου. Marschner 1995

Ψ _s (MPa)	επιφάνεια φύλλων (dm ² ανά φυτό)	φωτοσυνθετική δραστηριότητα (mg CO ₂ dm ⁻² ημέρα ⁻¹)	αναπνευστική δραστηριότητα (mg CO ₂ dm ⁻² ημέρα ⁻¹)
-0,04	30	46	11
-0,64	24	29	16
-1,24	18	23	19

Πίνακας 3.3. Η συμπεριφορά ορισμένων αντιπροσωπευτικών καλλιεργουμένων φυτών έναντι της αλατότητας βάσει δύο καθοριστικών παραμέτρων: Της % πτώσης της παραγωγικότητας όταν η αλατότητα στο έδαφος αυξάνεται κατά 1 dS m⁻¹, και των οριακών επιπέδων αλατότητας, πέραν των οποίων παρατηρείται πτώση της παραγωγικότητας (κατωφλική αλατότητα). Τα φυτά έχουν ομαδοποιηθεί ανάλογα με την ανθεκτικότητά τους. Hanson 1990

καλλιεργούμενο φυτό	πτώση της παραγωγικότητας (%) για αύξηση της αλατότητας κατά 1 dS m ⁻¹	κατωφλική αλατότητα ως EC _e (dS m ⁻¹)
πολύ ευαίσθητα		
βερικοκιά	23,0	1,6
φασόλι	18,9	1,0
καρότα	14,1	1,0
λεμονιά		1,0
κρεμύδι	16,1	1,2
πορτοκαλιά	15,9	1,7
ευαίσθητα		
μηδική	7,3	2,0
λάχανο	9,7	1,8
αγγούρι	13,0	2,5
αμπέλι	9,5	1,5
μαρούλι	13,0	1,3
πατάτα	12,0	1,7
σπανάκι	7,6	2,0
τομάτα	9,9	2,5
ανθεκτικά		
συκιά		4,2
ελιά		4,0
σόργο		4,8
σόγια	20,0	5,0
σπάρρι	7,1	6,0
πολύ ανθεκτικά		
κριθάρι	5,0	8,0
βαμβάκι	5,2	7,7
ζαχαρότευτλο	5,9	7,0

3.3. Η αντίληψη της αλατότητας και η διαβίβαση σήματος πραγματοποιείται μέσω εξειδικευμένων πρωτεϊνών

Όπως αναφέρθηκε παραπάνω, η καταπόνηση λόγω αλατότητας εκδηλώνεται μέσω δύο συνιστωσών: της οσμωτικής και της ιοντικής. Υπάρχουν ενδείξεις ότι η αντίληψη της αλατότητας από τα κύτταρα στηρίζεται και στις δύο αυτές συνιστώσες. Τα οσμωτικά ερεθίσματα γίνονται αντιληπτά από κανάλια μηχανικής ευαισθησίας (βλ. ενότητα 7.3), τροποποιήσεις του κυτταροσκελετού και άλλα συναφή αισθητήρια μηχανικών ερεθισμάτων, διαμεμβρανικές κινάσες πρωτεϊνών και μέσω μεταβολών του οξειδοαναγωγικού δυναμικού των

κυττάρων. Η αντίληψη των ιοντικών ερεθισμάτων (κυρίως των ιόντων Na⁺) ενδεχομένως επιτυγχάνεται μέσω μεμβρανικών αισθητήρων (με υποψήφιες τις μεμβρανικές πρωτεΐνες SOS1 και SOS5) ή ευαίσθητων στα ιόντα Na⁺ ενδοκυτταρικών ενζύμων. Η διαβίβαση σήματος συμβαίνει κυρίως μέσω της ακολουθίας των ρυθμιστικών **πρωτεϊνών SOS** (Salt-Overly-Sensitive). Η αντίληψη οσμωτικών ερεθισμάτων προκαλεί αύξηση των επιπέδων του ABA, μέσω της οποίας επάγεται η μεταγραφή γονιδίων που συμβάλλουν στη δι-



Πρωτεΐνες SOS: Ρυθμιστικές πρωτεΐνες οι οποίες λαμβάνουν μέρος στην αντίληψη και διαβίβαση σήματος στην καταπόνηση αλατότητας.

Αλόφυτα: Φυτικά είδη τα οποία αναπτύσσονται σε εδάφη με υψηλές συγκεντρώσεις αλάτων (200 mM NaCl και άνω, που αντιστοιχεί στο 40% της συγκέντρωσης NaCl στο θαλασσινό νερό).

Γλυκόφυτα: Φυτικά είδη τα οποία είναι ευαίσθητα ακόμη και σε σχετικά χαμηλές συγκεντρώσεις αλάτων στο έδαφος (χαμηλότερες των 50 mM).

ατήρηση της ομοιόστασης. Παράλληλα προκαλεί αύξηση της κυτταροπλασματικής συγκέντρωσης Ca^{2+} την οποία αντιλαμβάνεται ένα αισθητήριο ασβεστίου, η πρωτεΐνη SOS3. Η SOS3 αλληλεπιδρά με τη ρυθμιστική πρωτεΐνη SOS2 και στη συνέχεια το σύμπλοκο SOS3/SOS2 ενεργοποιεί τον αντιμεταφορέα Na^+/H^+ (πρωτεΐνη SOS1) που εντοπίζεται στην πλασματική μεμβράνη και είναι υπεύθυνος για τη μεταφορά των ιόντων Na^+ εκτός των κυττάρων. Επιπρόσθετα, το πρωτεϊνικό σύμπλοκο SOS3/SOS2 ρυθμίζει αρνητικά τη δραστηριότητα του μεταφορέα Na^+ χαμηλής συνάφειας AtHK1, προκαλώντας μείωση της εισόδου ιόντων Na στο κύτταρο (εικόνα 3.2). Τέλος,

η SOS2 αλληλεπιδρά με τον αντιμεταφορέα Na^+/H^+ NHX ο οποίος εντοπίζεται στον τονοπλάστη. Η αύξηση της δραστηριότητάς του προκαλεί απομάκρυνση του Na^+ από το κυτταρόπλασμα και απομόνωσή του στο χυμοτόπιο γεγονός το οποίο συμβάλλει περαιτέρω στην αποκατάσταση της ιοντικής ομοιόστασης του κυττάρου (εικόνα 3.2). Εκτός αυτών η καταπόνηση αλατότητας προκαλεί ταχεία και παροδική συσσώρευση φωσφατιδικού οξέος, ενός ενδιάμεσου μεταβολικού μηνύματος το οποίο προσδένεται σε ορισμένες πρωτεΐνες και ρυθμίζει τη δραστηριότητα και τον ενδοκυτταρικό εντοπισμό τους.

3.4. Η καταπόνηση αλατότητας αντιμετωπίζεται μέσω κυρίως δύο στρατηγικών

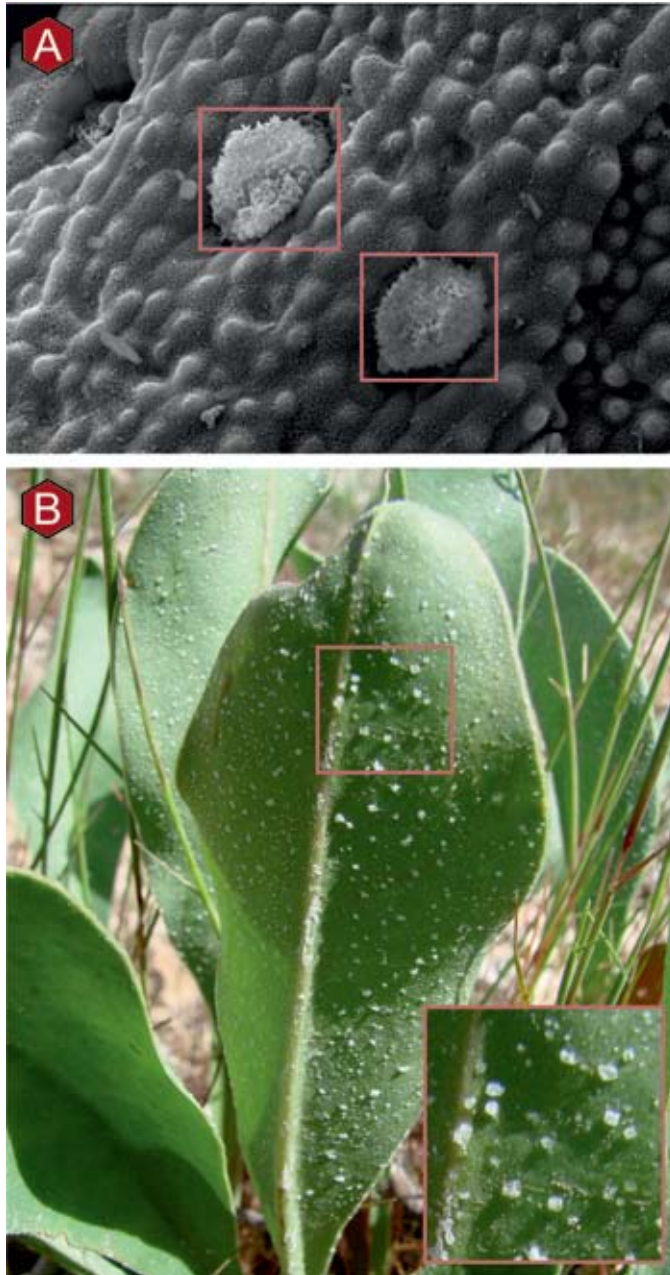
Τα φυτά τα οποία αναπτύσσονται σε εδάφη με υψηλές συγκεντρώσεις αλάτων (200 mM NaCl και άνω, που αντιστοιχεί στο 40% της συγκέντρωσης NaCl στο θαλασσινό νερό) ονομάζονται **αλόφυτα**. Τα αλόφυτα συνιστούν το 1% περίπου της χλωρίδας του πλανήτη και κατανέμονται σε πολυάριθμες οικογένειες, τόσο μονοκότυλων, όσο και δικότυλων. Τα δικότυλα αλόφυτα παρουσιάζουν υψηλότερη ανθεκτικότητα έναντι των μονοκότυλων. Στο σημείο αυτό θα πρέπει να επισημανθεί ότι τα αλόφυτα αναπτύσσονται και επιβιώνουν σε επίπεδα αλατότητας τα οποία είναι θανατηφόρα για το 99% των υπολοίπων ευαίσθητων φυτικών ειδών τα οποία ονομάζονται **γλυκόφυτα**. Στα πε-

ρισσότερα γλυκόφυτα ακόμη και σχετικά χαμηλές συγκεντρώσεις αλάτων (χαμηλότερες των 50 mM) επιφέρουν συνήθως ανεπανόρθωτες φυσιολογικές βλάβες (εικόνα 3.1). Ωστόσο, τόσο μεταξύ των γλυκοφύτων, όσο και μεταξύ των αλοφύτων παρατηρούνται σημαντικές αποκλίσεις στην αντιμετώπιση της αλατότητας. Για παράδειγμα τα περισσότερα καλλιεργούμενα είδη είναι ευαίσθητα στην αλατότητα, ωστόσο τα αγρωστώδη, και ιδιαίτερα το κριθάρι, θεωρούνται περισσότερο ανθεκτικά έναντι των περισσότερων δικότυλων. Οι αντίξοες συνθήκες τις οποίες δημιουργεί το περιβάλλον υψηλής αλατότητας αντιμετωπίζονται από τα φυτά μέσω κυρίως δύο στρατηγικών:

3.4. 1. Η στρατηγική της διαφυγής

Τα γλυκόφυτα που έχουν επιλέξει τη στρατηγική αυτή είναι εξαιρετικά ευαίσθητα έναντι της αλατότητας και δεν μπορούν να ολοκληρώσουν

το βιολογικό τους κύκλο ακόμη και σε εδάφη με χαμηλά επίπεδα αλάτων.

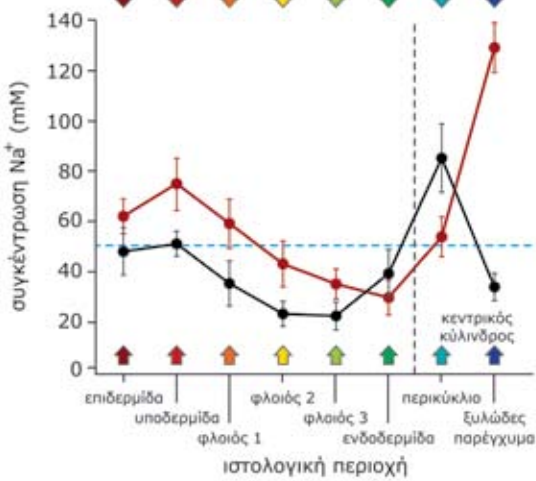
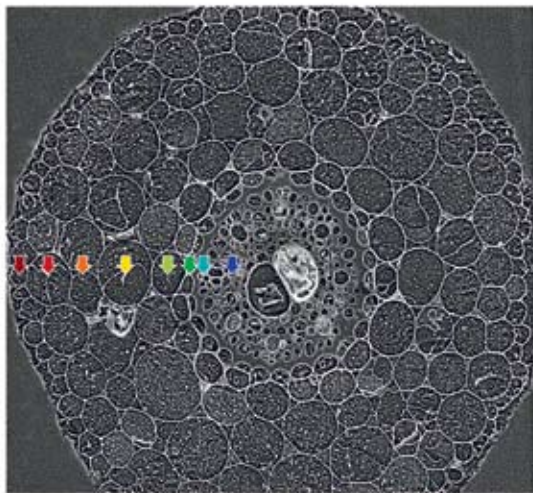


Εικόνα 3.3. Ρυθμιστές αλατότητας. **A.** Αλατούχοι αδένες (πλαίσια) των φύλλων του φυτού *Tamarix* sp., όπως εμφανίζονται στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης. Τα άλατα απομακρύνονται με τη μορφή κόκκων. Φαίνονται επίσης τα επιδερμικά κύτταρα τα οποία παρουσιάζουν προεκβολές με τη μορφή θηλών. **B.** Απομάκρυνση αλάτων στην επιφάνεια του φύλλου του αλόφυτου *Limonium* sp. Τα άλατα εμφανίζονται με τη μορφή κρυστάλλων (ένθετη εικόνα). Η φωτογραφία **A** χορηγήθηκε από τον Καθηγητή του ΓΠΑ Κ. Φασσέα

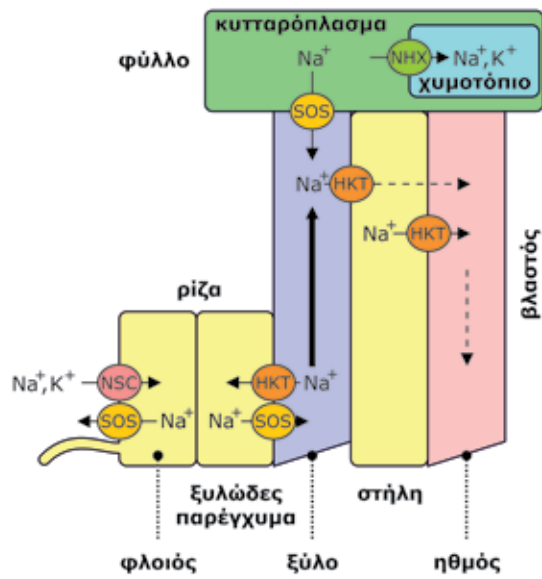
3.4.2. Η στρατηγική της αποφυγής

Τα φυτά τα οποία έχουν επιλέξει τη στρατηγική αυτή (**ρυθμιστές αλατότητας**), δεν επιτρέπουν την είσοδο των ιόντων στο εσωτερικό των ευαίσθητων κυττάρων, ειδικά αυτών των φωτοσυνθετικών ιστών. Η στρατηγική αυτή υλοποιείται μέσω τριών μηχανισμών: **A.** ορισμένα φυτικά είδη δεν απορροφούν το αλάτι, αλλά το αποκλείουν ενεργητικά στο εξωτερικό περιβάλλον των ριζών (π.χ.

το είδος *Rhizophora mangle*, βλ. εισαγωγική εικόνα κεφαλαίου 6). **B.** άλλοι ρυθμιστές αλατότητας επιτρέπουν την είσοδο του αλατιού, το οποίο οδηγείται προς και εκκρίνεται από εξειδικευμένους αλατώδεις αδένες των φύλλων (π.χ. είδη των γενών *Tamarix* και *Limonium*, βλ. **εικόνα 3.3**, καθώς και **εικόνα 3.9**). **Γ.** Σε πολλά είδη γλυκοφύτων μεταξύ των οποίων συμπεριλαμβάνονται



Εικόνα 3.4. Α. Εγκάρσια τομή κύριας ρίζας σιταριού μετά από έκθεση των φυτών σε 50 mM NaCl για 10 ημέρες. Με βέλη σημειώνονται τα σημεία όπου πραγματοποιήθηκε στοιχειακή ανάλυση νατρίου και καλίου όπως φαίνεται στις γραφικές παραστάσεις (B). Από το εξωτερικό προς το εσωτερικό: επιδερμίδα, υποδερμίδα, πρώτη, δεύτερη και τρίτη στοιβάδα φλοιώδους παρεγχύματος, ενδοδερμίδα, περικόκλιο, ξυλώδες παρέγχυμα. **Β.** Συγκέντρωση ιόντων Na⁺ και K⁺ στις διάφορες ιστολογικές περιοχές στην κατά ακτίνα κίνηση από την επιδερμίδα προς τον κεντρικό κύλινδρο για δύο ποικιλίες: 'Line 149' (μαύρη γραμμή) με χαμηλή, και 'Tamaroi' (κόκκινη γραμμή) με υψηλή διακίνηση ιόντων Na⁺ και Cl⁻ προς το υπέργειο μέρος μέσω του ξύλου. Läuchli et al. 2008 με τροποποίηση



Εικόνα 3.5. Μοντέλο λειτουργίας των μεταφορικών πρωτεϊνών SOS1 και HKT μέσω των οποίων επιτυγχάνεται ο αποκλεισμός από τη ρίζα και η ρύθμιση της κατανομής των ιόντων Na⁺ στο υπέργειο μέρος φυτών τα οποία εκτίθενται σε υψηλή αλατότητα. Κανάλια χαμηλής εκλεκτικότητας (Non-Selective Cation channels, NSC) ευθύνονται για την είσοδο ιόντων Na⁺ εντός των κυττάρων της ρίζας. Ο αντιμεταφορέας SOS (Sodium Overly Sensitive) εξωθεί τα ιόντα Na⁺ εκτός των κυττάρων μειώνοντας την καθαρή εισροή του νατρίου. Μεταξύ των κυττάρων του ξυλώδους παρεγχύματος και των αγγείων του ξύλου, ο ίδιος αντιμεταφορέας μεταφέρει ιόντα Na⁺ προς τον ανιόντα χυμό ενώ η μεταφορική πρωτεΐνη HKT (High affinity K⁺ Transporter) μεταφέρει ιόντα Na⁺ προς την αντίθετη κατεύθυνση αποτρέποντας την υπερσυσσώρευση νατρίου στους φωτοσυνθετικούς ιστούς. Η ρύθμιση της κατανομής στο υπέργειο μέρος πραγματοποιείται είτε μέσω βασιπέταλης μεταφοράς από τα κύτταρα του φύλλου πίσω στα αγγεία του ξύλου και μεταφορά των ιόντων Na⁺ προς τον ηθμό με συνδυασμό ενεργού μεταφοράς και διάχυσης (διακεκομμένη γραμμή) προς τα ηθμώδη στοιχεία, είτε μέσω αποκλεισμού στο χυμοτόπιο των κυττάρων του φύλλου με τη βοήθεια ενός αντιμεταφορέα NHX (Na⁺/H⁺ exchanger) του τονοπλάστη. Το παχύτερο βέλος στα αγγεία του ξύλου συγκριτικά με αυτά της κατ' ακτίνα κίνησης στο βλαστό και τον ηθμό παριστάνει την αυξημένη ακροπέταλη μεταφορά συγκριτικά με τη μειωμένη βασιπέταλη μεταφορά ιόντων Na⁺. Pardo 2010 με τροποποίηση

Ρυθμιστές αλατότητας: Φυτικά είδη τα οποία επιλέγουν τη στρατηγική της αποφυγής έναντι της αλατότητας. Τα είδη αυτά δεν επιτρέπουν την είσοδο των ιόντων στο εσωτερικό των ευαίσθητων κυττάρων, είτε μέσω αποκλεισμού στο εξωτερικό περιβάλλον, είτε μέσω περιορισμού σε ιστούς της ρίζας, είτε μέσω μεταφοράς στο υπέργειο τμήμα και απέκκρισης από αλατώδεις αδένες.

Συσσωρευτές άλατος: Φυτικά είδη τα οποία επιλέγουν τη στρατηγική της ανθεκτικότητας έναντι της αλατότητας. Τα είδη αυτά επιτρέπουν την είσοδο των ιόντων στο εσωτερικό των ευαίσθητων κυττάρων. Τα ιόντα περιορίζονται στο χυμοτόπιο, ενώ παράλληλα επιτυγχάνονται ικανοποιητικές πιέσεις οσμωτικής εξισορρόπησης.



πολλά είδη καλλιεργούμενων, το αλάτι απορροφάται από τις ρίζες αλλά παρεμποδίζεται η μεταφορά του μέσω των αγγείων του ξύλου προς το υπέργειο (ευαίσθητο) τμήμα (εικόνα 3.4). Ο έλεγχος πραγματοποιείται στα κύτταρα του ξυλώδους παρεγχύματος. Στην περίπτωση που τα επίπεδα

αλατιού στο διαπνευστικό ρεύμα παραμένουν σε υψηλά επίπεδα, γίνεται προσπάθεια ανακυκλοφορίας μεταξύ υπόγειου και υπέργειου μέρους (με την καθοδική κίνηση να πραγματοποιείται μέσω του ηθμού, εικόνα 3.5).

3.4.3. Η στρατηγική της ανθεκτικότητας

Ο μεταβολισμός των φυτών αυτών (συσσωρευτές άλατος) είναι κατάλληλα προσαρμοσμένος ώστε να μη παρουσιάζονται δυσλειτουργίες παρουσία υψηλών συγκεντρώσεων ιόντων. Η επιβίωση των φυτών αυτών στηρίζεται στην πρόσληψη υψηλών συγκεντρώσεων αλατιού εντός των κυττάρων τους, έτσι ώστε να αντισταθμιστεί το χαμηλό δυναμικό νερού του εδάφους και να επιτυγχάνονται ικανοποιητικές πιέσεις σπαραγγής. Τα ιόντα Na^+ και Cl^- συσσωρεύονται στο χυμοτόπιο, ενώ οι συγκεντρώσεις τους κρατούνται σε χαμηλά επίπεδα στο κυτταρόπλασμα (πίνακες 3.4 και 3.5).

Τα ιόντα Na^+ οδηγούνται από το κυτταρόπλασμα στο χυμοτόπιο μέσω του αντιμεταφορέα Na^+/H^+ (NHX1) του τονοπλάστη (εικόνα 3.2). Η κινητήρια δύναμη για τη λειτουργία του αντιμεταφορέα παρέχεται από τη λειτουργία αντλιών πρωτονίων, συγκεκριμένα μιας χυμοτοπιακής H^+ -ΑΤΡάσης και μιας H^+ -πυροφωσφατάσης (εικόνα 3.2). Η λειτουργία του χυμοτοπιακού αντιμεταφορέα NHX1 αποτελεί ουσιώδες χαρακτηριστικό εκδήλωσης ανθεκτικότητας. Για παράδειγμα, η υπερέκφρασή του σε φυτά *Arabidopsis* τα καθιστά ικανά να αναπτύσσονται σε υψηλές συγκεντρώσεις NaCl . Η συσσώρευση των ιόντων στο χυμοτόπιο προ-

Πίνακας 3.4. Ενδοκυτταρική κατανομή ορισμένων ανοργάνων ιόντων σε κύτταρα μεσοφύλλου ενός αλόφυτου (*Suaeda maritima*) και ενός θαλάσσιου φυτού (*Zostera maritima*) σε συνθήκες αλατότητας στο εξωτερικό περιβάλλον. Flowers and Colmer 2008

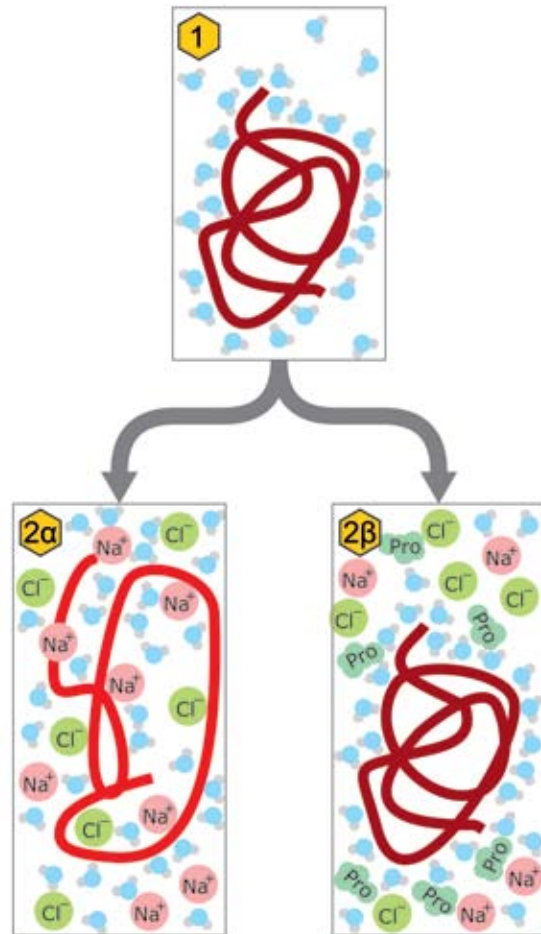
παράμετρος	<i>Suaeda maritima</i> (Chenopodiaceae) σε 50-400 mM Na^+	<i>Zostera marina</i> (Zosteraceae) σε ~600 mM Na^+
$[\text{Na}^+]_{\text{cyt}}$ (mM)	150-218	-
λόγος $[\text{Na}^+]_{\text{vac}}/[\text{Na}^+]_{\text{cyt}}$	1,2-7,1	4,7
λόγος $[\text{Na}^+]_{\text{cyt}}/[\text{K}^+]_{\text{cyt}}$	1,0-2,1	0,1
λόγος $[\text{Na}^+]_{\text{vac}}/[\text{K}^+]_{\text{vac}}$	3,6-27,0	1,8

Πίνακας 3.5. Ενδοκυτταρική κατανομή ορισμένων ανοργάνων ιόντων και οργανικών μορίων σε κύτταρα μεσοφύλλου σπανακιού σε συνθήκες αλατότητας στο εξωτερικό περιβάλλον. Τα ιόντα Na^+ και Cl^- οδηγούνται στο χυμοτόπιο, ενώ η βεταΐνη της γλυκίνης (ως συμβατός οσμωλύτης) συσσωρεύεται στο κυτταρόπλασμα με τελικό αποτέλεσμα την οσμωτική εξισορρόπηση μεταξύ των δύο υποκυτταρικών διαμερισμάτων. Buchanan et al 2000 με τροποποίηση

ιόν ή μόριο	συγκέντρωση στο χυμοτόπιο (mM)	συγκέντρωση στο κυτταρόπλασμα (mM)
βεταΐνη της γλυκίνης	<1	300
οργανικά οξέα	100	60
Cl^-	<150	<50
Na^+	200	<50
K^+	150	120
σύνολο	~600	~580
λόγος $[\text{Na}^+]_{\text{vac}}/[\text{Na}^+]_{\text{cyt}}$		~4,0
λόγος $[\text{Na}^+]_{\text{cyt}}/[\text{K}^+]_{\text{cyt}}$		~0,4
λόγος $[\text{Na}^+]_{\text{vac}}/[\text{K}^+]_{\text{vac}}$		~1,3

καλεί πτώση του οσμωτικού δυναμικού σε αυτό και επομένως υπάρχει κίνδυνος αφυδάτωσης του κυτταροπλάσματος. Για το λόγο αυτό το δυναμικό του νερού του κυτταροπλάσματος εξισορροπείται, μέσω μηχανισμών οσμωρύθμισης ή οσμωτικής εξισορρόπησης (πίνακας 3.5), με εκείνο του χυμοτοπίου έτσι ώστε να μην αφυδατωθεί. Η οσμωρύθμιση στο κυτταρόπλασμα επιτυγχάνεται με τη σύνθεση συμβατών οσμωλυτών, όπως της προλίνης, της μαννιτόλης ή άλλων πολυολών, της βεταΐνης της γλυκίνης, της τρεαλόζης ή ακόμα και της σακχαρόζης. Τα μόρια αυτά, όπως έχει ήδη αναφερθεί, έχουν καθοριστική συμβολή στην πτώση του οσμωτικού δυναμικού ενώ ταυτόχρονα είναι συμβατά με τις μεταβολικές δραστηριότητες του κυττάρου. Οι συμβατοί οσμωλύτες παρουσιάζουν εξειδίκευση, αφού κάθε φυτικό είδος χαρακτηρίζεται από τη σύνθεση ορισμένων οσμωλυτών (πίνακας 2.2 και εικόνα 2.7). Μέσω της οσμωτικής εξισορρόπησης αντιμετωπίζεται η οσμωτική καταπόνηση, ενώ μέσω της συσσώρευσης των ιόντων στο χυμοτόπιο αντιμετωπίζεται η ιοντική καταπόνηση αφού περιορίζεται η επαφή των τοξικών ιόντων με ευαίσθητους στόχους.

Ο μηχανισμός της οσμωτικής εξισορρόπησης μεταξύ του χυμοτοπίου και κυτταροπλάσματος είναι διαδεδομένος τόσο μεταξύ των αλοφύτων, όσο και μεταξύ των γλυκοφύτων (πίνακας 3.5) με μόνη διαφορά το εύρος του εγκλιματισμού. Σε αντίθεση με τα αλόφυτα, τα γλυκόφυτα δεν αναπτύσσουν επαρκώς υψηλές συγκεντρώσεις συμβατών οσμωλυτών ώστε να επιτύχουν ιδιαίτερα υψηλές τιμές οσμωτικού δυναμικού και συνεπώς τα μόρια αυτά δεν επιτυγχάνουν ιδιαίτερη βελτίωση των υδατικών παραμέτρων των κυττάρων. Αντίθετα, πιστεύεται ότι η παρουσία συμβατών οσμωλυτών στα γλυκόφυτα σχετίζεται περισσότερο με την προστασία της τρισδιάστατης δομής των πρωτεϊνών και την αδρανοποίηση ROS. Η πρώτη επιτυγχάνεται μέσω διατήρησης της σφαίρας ενυδάτωσης του πρωτεϊνικού μορίου με ταυτόχρονη αποτροπή της επαφής του με τοξικά ιόντα (εικόνα 3.6).



Εικόνα 3.6. Σχηματική παρουσίαση του τρόπου δράσης των συμβατών οσμωλυτών. Η προστατευτική τους επίδραση έναντι της αποδιάταξης των πρωτεϊνικών μορίων ερμηνεύεται με την υπόθεση ότι διατηρούν τη σφαίρα ενυδάτωσης των πρωτεϊνικών μορίων έτσι ώστε να μην αποδιαταχθούν τα μόρια υπό την επίδραση οσμωτικά ενεργών ιόντων. Η σφαίρα ενυδάτωσης ενός πρωτεϊνικού μορίου (1). Τα μόρια του νερού συμβάλλουν στη διατήρηση της κατάλληλης διαμόρφωσης της τριτοταγούς ή/και τεταρτοταγούς δομής του πρωτεϊνικού μορίου. Παρουσία ιόντων Na⁺ και Cl⁻ το πρωτεϊνικό μόριο αποδιατάσσεται, λόγω διαταραχής της σφαίρας ενυδάτωσης (2α). Τα μόρια του συμβατού οσμωλύτη (στο παράδειγμα πρόκειται για την προλίνη) σταθεροποιούν τη σφαίρα ενυδάτωσης και προστατεύουν το πρωτεϊνικό μόριο από απώλεια της λειτουργικής διαμόρφωσης (2β).

3.5. Ο εγκλιματισμός στην αλατότητα περιλαμβάνει επίκτητες τροποποιήσεις δομών και λειτουργιών

Ανεξάρτητα των προσαρμοστικών χαρακτηριστικών και της στρατηγικής που διαθέτει κάθε φυτικό είδος, η εμφάνιση αλατότητας στο έδαφος έχει ως αποτέλεσμα την ενεργοποίηση μηχανισμών εγκλιματισμού που αποτελεί και την ύστατη προσπάθεια διατήρησης βιολογικής δραστηριότητας. Η ικανότητα εγκλιματισμού (άρα και το εύρος αλατότητας που μπορεί να αντιμετωπίσει) εξαρτάται από τη στρατηγική που ακολουθεί το κάθε φυτικό είδος (π.χ. τα γλυκόφυτα που ακολουθούν τη στρατηγική της διαφυγής διαθέτουν χαμηλή ικανότητα εγκλιματισμού).

Ο εγκλιματισμός περιλαμβάνει τροποποιήσεις δομών και λειτουργιών όλου του φυτικού οργανισμού με δύο στόχους: την αντιμετώπιση της οσμωτικής καταπόνησης και το περιορισμό των τοξικών επιδράσεων των ιόντων Na^+ και Cl^- . Η αντίληψη της αλατότητας (βλ. ενότητα 3.3) από τα κύτταρα της ρίζας προκαλεί καταρχήν δραματικές μεταβολές στην αρχιτεκτονική διάταξη του ριζικού συστήματος. Στις μεταβολές αυτές περιλαμβάνονται η ανακατανομή της αυξίνης που σχετίζεται με την παρεμπόδιση της αύξησης της κύριας ρίζας και την επαγωγή της ανάπτυξης των πλάγιων ριζών, καθώς και η απώλεια της αντίληψης του γεωτροπικού ερεθίσματος. Η καταπόνηση αλατότητας επιφέρει παρεμπόδιση της ανάπτυξης της πρωτογενούς ρίζας λόγω απώλειας του ακραίου μεριστώματος και επαγωγή της έκπτυξης πλάγιων ριζών. Στις αντιδράσεις αυτές εμπλέκεται και το ABA.

Η καταπόνηση αλατότητας επιφέρει αφενός μεν τροποποιήσεις της μεταβολικής δραστηριότητας, αφετέρου *de novo* σύνθεση νέων πρωτεϊνών. Ορισμένες από τις πρωτεΐνες αυτές συντίθενται και υπό την επίδραση του ABA καθώς αποτελούν κοινή αντίδραση εγκλιματισμού της υδατικής καταπόνησης και αυτής λόγω υψηλής αλατότητας. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελούν οι μεταφορικές πρωτεΐνες της κυτταρικής μεμβράνης και του τονοπλάστη (βλ. εικόνα 3.2),

οι **οσμωτίνες**, πρωτεΐνες με M.B. μεταξύ 24 και 50 kDa, οι οποίες συντίθεται σε συνθήκες χαμηλού δυναμικού του νερού ή οσμωτικού σοκ και οι πρωτεΐνες LEA (βλ. ενότητα 2.6). Οι οσμωτίνες ανήκουν στην ευρύτερη οικογένεια των πρωτεϊνών που σχετίζονται με την παθογένεση (PRPs, βλ. ενότητα 13.6.5.2) και εντοπίζονται κυρίως στο χυμοτόπιο ως συσσωματώματα. Σε ορισμένες περιπτώσεις η συγκέντρωσή τους μπορεί να φθάσει το 12 % του συνόλου των πρωτεϊνών των ιστών. Πρόκειται για κατιονικές πρωτεΐνες των οποίων ο ρόλος δεν έχει ακόμη αποσαφηνιστεί. Πιστεύεται ωστόσο, πως πρόκειται για αμυντικές πρωτεΐνες με στόχο την προστασία της κυτταροπλασματική μεμβράνη των φυτικών κυττάρων ή/και τις μεμβρανικές πρωτεΐνες παθογόνων. Επίσης, η ικανότητα εγκλιματισμού σε περιβάλλον αλατότητας σχετίζεται και με την ενεργοποίηση αντιοξειδωτικών μηχανισμών (βλ. κεφάλαιο 8), αφού η υψηλή αλατότητα προκαλεί οξειδωτική καταπόνηση. Σε ορισμένα φυτά διαπιστώνεται συσχέτιση μεταξύ ανθεκτικότητας στην αλατότητα και αντιοξειδωτικής άμυνας η οποία εκτός από τις αντιοξειδωτικές ιδιότητες των οσμωλυτών στηρίζεται και στην αύξηση της δραστηριότητας ενζύμων του αντιοξειδωτικού μεταβολισμού.



Οσμωτίνες: Πρωτεΐνες με M.B. μεταξύ 24 και 50 kDa, οι οποίες συντίθεται σε συνθήκες υδατικής ή οσμωτικής καταπόνησης αλλά και προσβολής από παθογόνα και εντοπίζονται κυρίως στο χυμοτόπιο ως συσσωματώματα. Ανήκουν στην ευρύτερη οικογένεια των πρωτεϊνών που σχετίζονται με την παθογένεση (PRPs) και η λειτουργία τους παραμένει άγνωστη.

Ένθετο 3.1. Προσδιορισμός παραμέτρων που σχετίζονται με την αλατότητα

Η συνήθης μέτρηση της αλατότητας ενός εδάφους περιλαμβάνει δειγματοληψία, κορεσμό του δείγματος του εδάφους με νερό και στη συνέχεια διήθηση σε κενό και καθαρισμό του εδαφικού διαλύματος (εκχυλίσματος) που προκύπτει. Επομένως σύμφωνα με το πρωτόκολλο αυτό, η πραγματική αλατότητα ενός εδάφους στο σημείο της εδαφοϊκανότητας μπορεί να είναι και 100% υψηλότερη αυτής που μετράται στο κορεσμένο εδαφικό διάλυμα. Η αλατότητα μετράται συνήθως ως ηλεκτρική αγωγιμότητα του εκχυλίσματος (EC_e) σε μονάδες deciSiemens ανά μέτρο ($dS m^{-1}$) ή millimhos ανά εκατοστόμετρο ($mmho cm^{-1}$).

$1S m^{-1}=10 mmho cm^{-1}$. Ως αλατούχα εδάφη θεωρούνται εκείνα των οποίων η EC_e είναι υψηλότερη των $4 dS m^{-1}$, η οποία ισοδυναμεί με μια συγκέντρωση περίπου $2560 mg l^{-1}$ συνολικών διαλυτών αλάτων (TDS) η οποία αντιστοιχεί σε περίπου $40 mM NaCl$. Η παραπάνω προσεγγιστική σχέση ισχύει μόνο για νερό άρδευσης καλής ποιότητας. Δεν μπορεί να χρησιμοποιηθεί για τον υπολογισμό των TDS σε νερό με EC_e υψηλότερη των $5 dS m^{-1}$. Βάσει της EC_e μπορεί να υπολογιστεί και το οσμωτικό δυναμικό (Ψ_s) ενός εκχυλίσματος κορεσμένου εδάφους καθώς ισχύει ότι $\Psi_s (MPa) = -0,027 \cdot EC_e (dS m^{-1})$.

Ένθετο 3.2. Επίδραση της αλατότητας στη βλάστηση των σπερμάτων

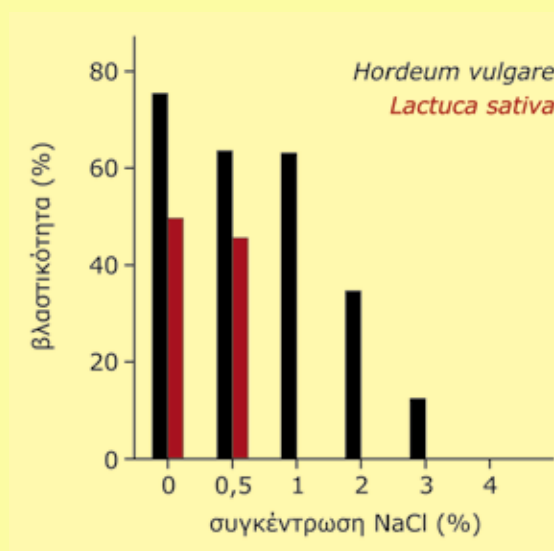
Η αλατότητα του εδάφους αποτελεί ανασταλτικό παράγοντα της βλάστησης των σπερμάτων ακόμα και ορισμένων τυπικών αλόφυτων. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί η περίπτωση του αλόφυτου *Salsola soda* L. του οποίου τα σπέρματα δεν βλαστάνουν παρουσία υψηλών συγκεντρώσεων αλάτων. Τα νεαρά αρτίβλαστα, μετά τη βλάστησή τους στη διάρκεια των ανοιξιάτικων βροχοπτώσεων, εγκλιματίζονται σταδιακά σε υψηλές τιμές αλατότητας.

Στα αρδευόμενα εδάφη σε άγονες περιοχές του πλανήτη, η συγκέντρωση των αλάτων στο

νερό άρδευσης μπορεί να φτάσει σε επίπεδα που έχουν δυσμενείς επιπτώσεις στη βλάστηση των σπερμάτων και την ανάπτυξη των νεαρών αρτίβλαστων. Η ανθεκτικότητα των καλλιεργούμενων φυτών στην αλατότητα ποικίλει από είδος σε είδος. Χαρακτηριστικά παραδείγματα αποτελούν το μαρούλι (*Lactuca sativa* L., ευαίσθητο) και το κριθάρι (*Hordeum vulgare* L., σχετικά ανθεκτικό). Η **εικόνα 3.7** δείχνει τη συμπεριφορά των σπερμάτων των δύο φυτών παρουσία διαφορετικών συγκεντρώσεων $NaCl$, ενώ στην **εικόνα 3.8** παρουσιάζεται η βλαστικότητα των σπερμάτων σε διαφορετικές συγκεντρώσεις $NaCl$.



Εικόνα 3.7. Η βλάστηση των σπερμάτων κριθαριού (Α και Β) και μαρουλιού (Γ και Δ) σε διαφορετικές συγκεντρώσεις NaCl.

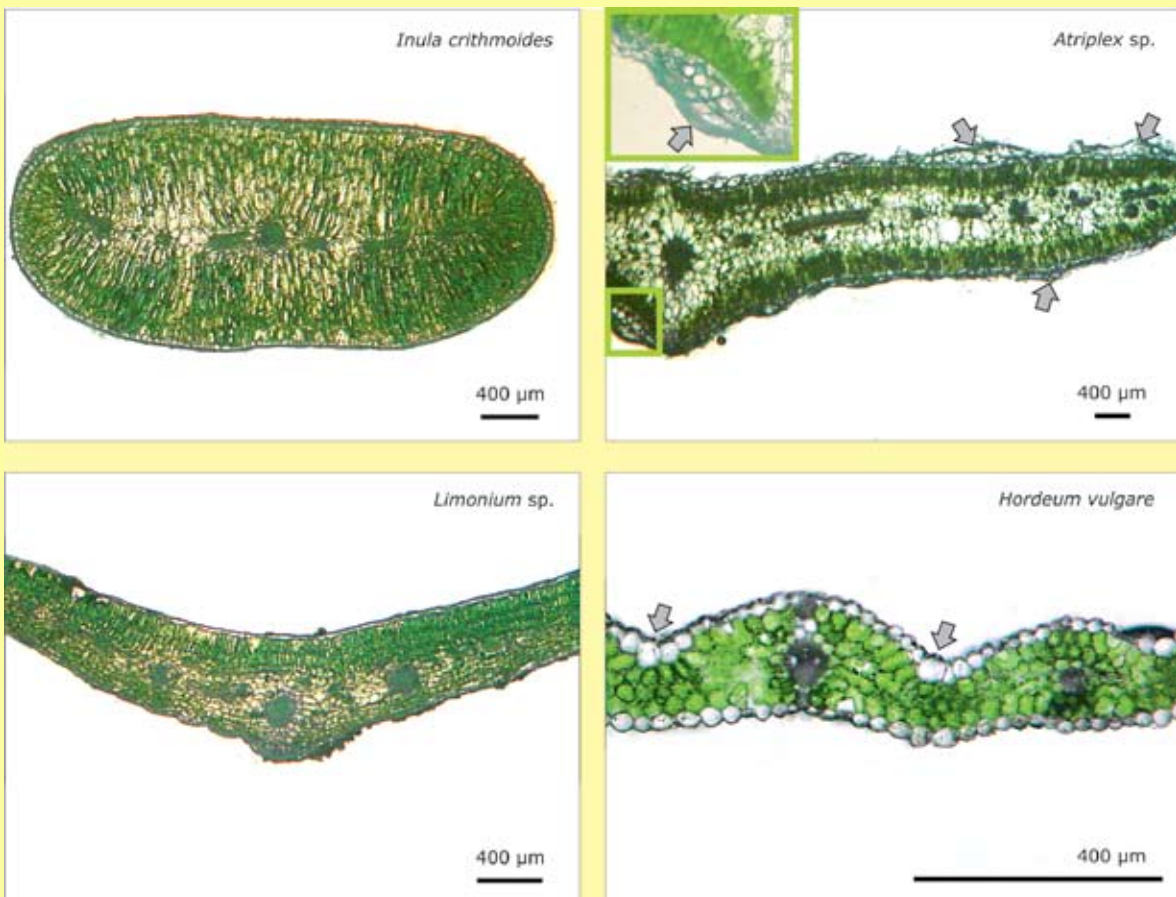


Εικόνα 3.8. Η βλαστικότητα (%) των σπερμάτων μαρουλιού και κριθαριού σε διαφορετικές συγκεντρώσεις NaCl. Τα σπέρματα του μαρουλιού παρουσιάζονται εξαιρετικά ευαίσθητα έναντι της αλατότητας.

Ένθετο 3.3. Αλατότητα και Παχυμορφισμός των φύλλων

Η εκδήλωση παχυμορφισμού στα φύλλα αποτελεί σύνηθες χαρακτηριστικό εγκλιματισμού ή προσαρμογής φυτών τα οποία αναπτύσσονται σε αλατούχα εδάφη. Ο παχυμορφισμός χαρακτηρίζεται από αύξηση του πάχους των φύλλων και αύξηση του περιεχόμενου νερού ανά μονάδα επιφάνειας φύλλου. Παχυμορφισμός των φύλλων, κυρίως ως προσαρμογή, εκδηλώνεται και σε ξηρόφυτα ως απάντηση στην ξηρασία και αποσκοπεί στη διαφύλαξη αποθεμάτων νερού. Στην περίπτωση της αλατότητας ο παχυμορφισμός των φύλλων σχετίζεται με την αντιμετώπιση των υπερβολικών ποσοτήτων αλάτων που συσσωρεύονται στα φύλλα. Αποτελεί έναν μηχανισμό «αραίωσης» των αλάτων, αφού η αύξηση του όγκου των πα-

ρεγχυματικών κυττάρων εξισορροπεί τη σταδιακή είσοδο νέων ιόντων στα κύτταρα, με τελικό αποτέλεσμα η συγκέντρωση των αλάτων να παραμένει σχετικά σταθερή, παρά το γεγονός ότι η συνολική ποσότητά τους αυξάνεται. Ο μηχανισμός αυτός έχει ως τελικό αποτέλεσμα τη διατήρηση του δυναμικού του νερού των κυττάρων σε ανεκτά επίπεδα. Στον **πίνακα 3.6** παρουσιάζονται το πάχος του φύλλου, ο παχυμορφισμός και η αγωγιμότητα του εδαφικού διαλύματος ανάπτυξης (μετρημένη στο πεδίο) τριών αλοφύτων και ενός καλλιεργούμενου γλυκόφυτου. Στην **εικόνα 3.9** παρουσιάζονται εγκάρσιες τομές των φύλλων των τεσσάρων φυτικών ειδών.



Εικόνα 3.9. Εγκάρσιες τομές των φύλλων των τεσσάρων φυτικών ειδών. Φαίνεται καθαρά το μεγάλο πάχος των φύλλων των αλόφυτων έναντι του γλυκόφυτου καλλιεργούμενου. Τα βέλη δείχνουν αλατώδεις αδένες. Στο φύλλο του κριθαριού διακρίνονται καθαρά τα ευμεγέθη κύτταρα συστροφής στην επιδερμίδα (βέλη).

Πίνακας 3.6. Το πάχος του φύλλου, ο παχυμορφισμός (ΠΦ) και η αγωγιμότητα του εδαφικού διαλύματος ανά-
πτυξης των *Atriplex* sp., *Limonium* sp., *Inula crithmoides* και *Hordeum vulgare*.

είδος φυτού	πάχος φύλλου (μm)	αγωγιμότητα εδαφικού διαλύματος (dS m^{-1})	ΠΦ= $\text{NB-}\Xi\text{B}$ / επιφάνεια φύλλου (mg cm^{-2})
<i>Atriplex</i> sp.	1400	14,47	53
<i>Limonium</i> sp.	500	1,525	35
<i>Inula crithmoides</i>	1600	1,525	31
<i>Hordeum vulgare</i>	170	0,214	7,3

4

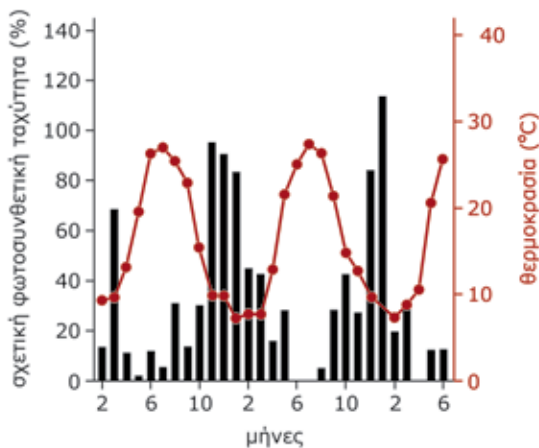
ΑΚΡΑΙΕΣ ΘΕΡΜΟΚΡΑΣΙΕΣ



Σχηματισμός πάγου στην επιφάνεια των φύλλων.

4.1. Η ανάπτυξη των φυτικών οργανισμών περιορίζεται από ανώτερα και κατώτερα όρια θερμοκρασίας του περιβάλλοντος

Κάθε φυτικός οργανισμός αυξάνεται και αναπτύσσεται ικανοποιητικά σε μια περιοχή θερμοκρασιών η οποία χαρακτηρίζεται ως βέλτιστη και διαθέτει κατώτερο και ανώτερο όριο. Όταν η θερμοκρασία προσεγγίζει τα όρια αυτά παρατηρείται αναστρέψιμη παρεμπόδιση της ανάπτυξης, ενώ εάν τα υπερβεί προξενούνται μόνιμες φυσιολογικές βλάβες με συνέπεια ο οργανισμός να αδυνατεί να ολοκληρώσει τον βιολογικό του κύκλο (θανατηφόρα όρια, βλ. **εικόνα 1.1**). Με εξαίρεση τα τροπικά δάση στα οποία οι κλιματικές συνθήκες παραμένουν σχετικά σταθερές καθ' όλο το έτος, οι θερμοκρασίες του φυσικού περιβάλλοντος ακολουθούν ευρείες διακυμάνσεις, συχνά ακραίες, είτε σε ημερήσια βάση (π.χ. έρημοι), είτε σε εποχιακή (**εικόνα 4.1**).



Εικόνα 4.1. Χαρακτηριστικό ομβροθερμικό διάγραμμα Μεσογειακού κλίματος (προέρχεται από την περιοχή Τατοΐου, 38° 06' N, 23° 47' E) για τις χρονιές 1995-1997.

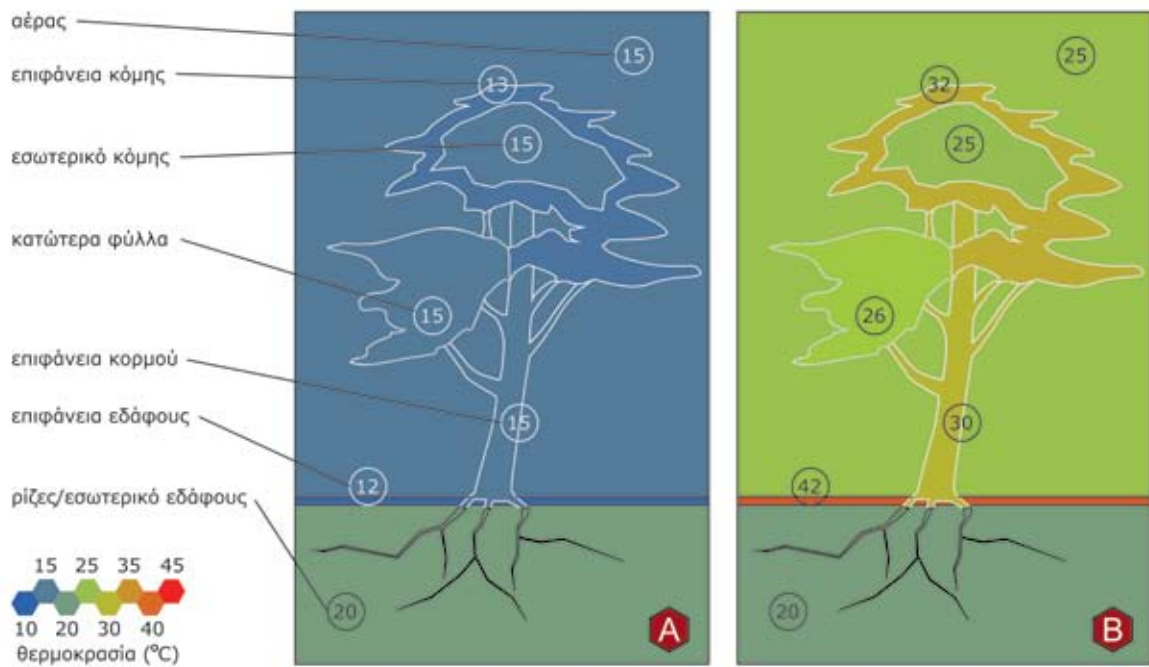
Εκτός αυτού, ανεξάρτητα από το περιβάλλον στο οποίο διαβιεί ένα φυτό, παρατηρούνται σημαντικές διακυμάνσεις της θερμοκρασίας μεταξύ των επί μέρους ιστών ή οργάνων του (**εικόνα 4.2**). Οι σημαντικές διαφορές στο θερμοκρασιακό καθεστώς μεταξύ διαφορετικών κλιματικών περιοχών, αλλά και το γεγονός ότι τα φυτά δεν διαθέτουν μηχανισμούς ρύθμισης της θερμοκρασίας τους (ως ποικιλόθερμοι οργανισμοί), διαμόρφωσαν στη διάρκεια της εξέλιξης ιδιαίτερες φυσιολογικές, ανατομικές και μορφολογικές προσαρμογές στις επί μέρους κλιματικές συνθήκες. Το είδος των προσαρμογών αυτών καθορίζει και τα όρια εξάπλωσης ενός συγκεκριμένου φυτικού είδους. Λαμβάνοντας λοιπόν υπόψη τα όρια θερμοκρασίας εντός των οποίων αναπτύσσονται, οι φυτικοί οργανισμοί μπορούν να διακριθούν σε τρεις κατηγορίες: **Ψυχρόφιλοι**, των οποίων η βέλτιστη ανάπτυξη παρατηρείται σε σχετικά χαμηλές θερμοκρασίες (0-20°C), **μεσόφιλοι** (10-30°C) και **θερμόφιλοι** (30-65°C).

Ο εγκλιματισμός των φυτικών ιστών στις επικρατούσες θερμοκρασίες αποτελεί καθοριστικό παράγοντα της ανθεκτικότητάς τους (**εικόνα 4.3**). Οι καταστάσεις ληθάργου των οργανισμών σε αφυδατωμένη μορφή (π.χ. σπόρια μικροοργανισμών ή αφυδατωμένοι ποικιλοϋδρικοί οργανισμοί), ευνοούν την επιβίωση σε ακραίες θερμοκρασίες (**πίνακας 4.1**).

Οι ακραίες θερμοκρασίες επιφέρουν δραματικές αλλαγές στην κινητική ενέργεια των μορίων. Οι χαμηλές θερμοκρασίες προκαλούν ακαμψία των μεμβρανών και αύξηση της απαιτούμενης ενέργειας ενεργοποίησης των βιοχημικών αντιδράσεων. Η μετάβαση εξάλλου του νερού από

Πίνακας 4.1. Θανατηφόρες υψηλές θερμοκρασίες για ορισμένους ποικιλοϋδρικούς οργανισμούς. Larcher 1995

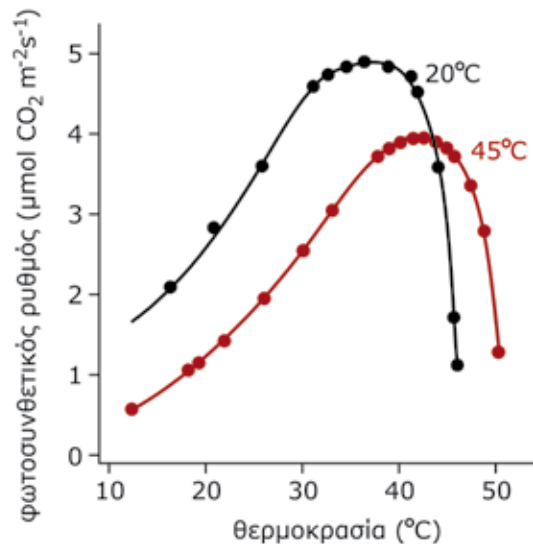
Είδος οργανισμού	Θανατηφόρος θερμοκρασία (°C)	
	Ένυδρη κατάσταση	Αφυδατωμένη κατάσταση
σπόρια βακτηρίων	80-120	έως 160
σπόρια μυκήτων	50-60	>100
λειχήνες εύκρατων περιοχών	33-46	70-100
ποικιλοϋδρικά πτεριδόφυτα	47-50	60-100
<i>Ramonda myconi</i>	48	56
<i>Myrothamnus flabellifolia</i>		80



Εικόνα 4.2. Ημερονύκτιες διακυμάνσεις της θερμοκρασίας σε ορισμένα όργανα ενός δένδρου. Είναι χαρακτηριστικό ότι κατά τη διάρκεια της νύκτας την υψηλότερη θερμοκρασία διαθέτουν οι ρίζες, ενώ στη διάρκεια της ημέρας η περιοχή του κορμού η οποία βρίσκεται κοντά στην επιφάνεια του εδάφους.

την υγρή στη στερεή κατάσταση σε συνθήκες παγετού, αποτελεί ένα κρίσιμο συμβάν για τη διατήρηση των ζωτικών λειτουργιών των κυττάρων. Από την άλλη πλευρά οι υψηλές θερμοκρασίες επιταχύνουν τις κινήσεις των μορίων, με συνέπεια να χαλαρώνουν οι δεσμοί των μεγαλομορίων και να αυξάνεται η ρευστότητα των μεμβρανών.

Εικόνα 4.3. Εγκλιματισμός της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας των φύλλων της πικροδάφνης (*Nerium oleander*) ως προς τη θερμοκρασία ανάπτυξης. Τα φυτά αναπτύχθηκαν σε θερμοκρασίες 20°C ή 45°C. Οι δύο καμπύλες καταγράφουν τη φωτοσυνθετική δραστηριότητα των φυτών (τα οποία αναπτύχθηκαν σε διαφορετικές θερμοκρασίες περιβάλλοντος) σε διαφορετικές θερμοκρασίες. Badger et al. 1982. An analysis of photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants: Temperature acclimation in the desert evergreen *Nerium oleander* L. *Plant Cell and Environment* 5: 85

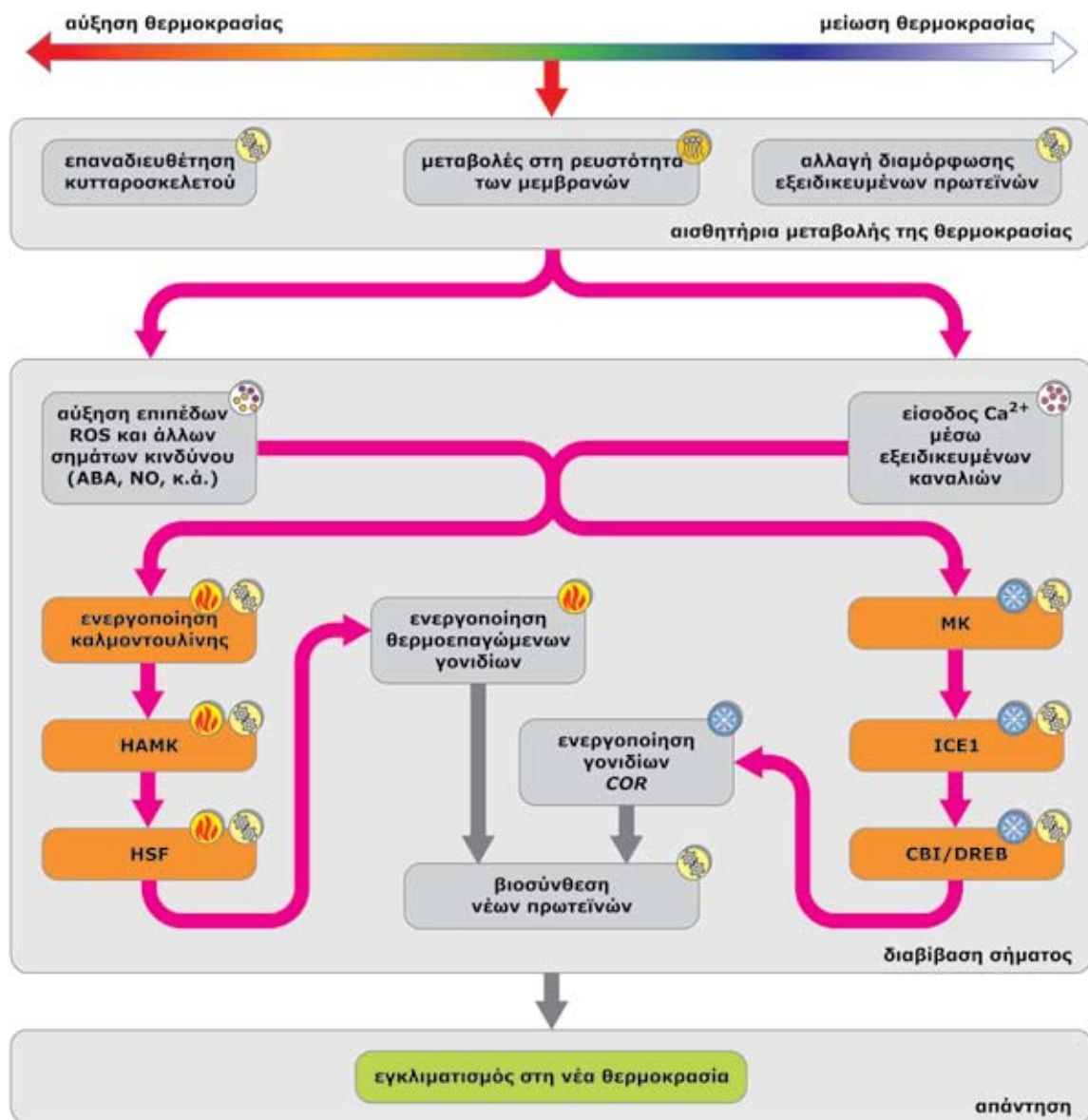


Ψυχρόφιλοι φυτικοί οργανισμοί: Φυτικοί οργανισμοί των οποίων η βέλτιστη ανάπτυξη παρατηρείται σε σχετικά χαμηλές θερμοκρασίες (0-20°C).
Μεσόφιλοι φυτικοί οργανισμοί: Φυτικοί οργανισμοί των οποίων η βέλτιστη ανάπτυξη παρατηρείται σε μέτριες θερμοκρασίες (10-30°C).
Θερμόφιλοι φυτικοί οργανισμοί: Φυτικοί οργανισμοί των οποίων η βέλτιστη ανάπτυξη παρατηρείται σε υψηλές θερμοκρασίες (30-65°C).

4.2. Η αντίληψη των θερμοκρασιακών διαταραχών συμβαίνει μέσω περισσότερων του ενός αισθητήρων

Η αντίληψη των μεταβολών της θερμοκρασίας από τα φυτικά κύτταρα φαίνεται ότι δεν πραγματοποιείται μέσω ενός μοναδικού 'θερμομέτρου', αλλά μέσω ενός κυτταρικού δικτύου που αποτελείται από 'θερμοστάτες' που αντιλαμβάνονται τις μεταβολές θερμοκρασίας που τείνουν να ανατρέψουν την κυτταρική ομοιόσταση. Οι 'θερμοστάτες' αυτοί αποτελούν συστατικά του κυττάρου ευαίσθητα σε μεταβολές της θερμοκρασίας, στα

οποία περιλαμβάνονται η κυτταρική μεμβράνη, ο κυτταροσκελετός και ορισμένες πρωτεΐνες. Οι μεταβολές στα συστατικά αυτά ενεργοποιούν ένα δίκτυο διαβίβασης σήματος μέσω του οποίου συμβαίνουν αλλαγές σε μεταγραφικό και μετα-μεταγραφικό επίπεδο οι οποίες επιφέρουν μεταβολική ισορροπία στις νέες συνθήκες θερμοκρασιακού περιβάλλοντος (εικόνα 4.4). Στο σημείο αυτό θα πρέπει να τονιστεί ότι ενώ οι αισθητήρες αντίλη-



Εικόνα 4.4. Η αντίληψη των διαταραχών της θερμοκρασίας και το δίκτυο διαβίβασης σήματος.

ψης των μεταβολών της θερμοκρασίας είναι κοινοί, τόσο για τις υψηλές όσο και για τις χαμηλές θερμοκρασίες, το δίκτυο διαβίβασης σήματος έχει δυνατότητα διάκρισης του είδους του ερεθίσματος και ως εκ τούτου ενεργοποιούνται διαφορετικοί μεταγραφικοί παράγοντες και μεταγράφονται διαφορετικά γονίδια για κάθε περίπτωση (**εικόνα 4.4**).

Η αντίληψη θερμοκρασιακών μεταβολών από τις κυτταρικές μεμβράνες συμβαίνει μέσω της αλλαγής της ρευστότητάς τους. Ως γνωστόν οι μεμβράνες συνιστούν ένα ευκίνητο μωσαϊκό λιπιδίων και πρωτεϊνών. Η αύξηση της θερμοκρασίας ευνοεί θερμοδυναμικά τις κινήσεις των μορίων των λιπιδίων, με αποτέλεσμα οι μεμβράνες να γίνονται ρευστότερες και περισσότερο εύκαμπτες. Το αντίθετο συμβαίνει με την πτώση της θερμοκρασίας (για τη συμπεριφορά των μεμβρανών στις ακραίες θερμοκρασίες **βλ. επίσης ενότητες 4.6.2 και 4.7**). Η ρευστότητα των μεμβρανών μπορεί να λειτουργεί ως ένας αισθητήρας θερμοκρασίας διότι μέσα σε σύντομο χρονικό διάστημα (milliseconds) συνοδεύεται και από είσοδο ιόντων Ca^{2+} στο εσωτερικό των κυττάρων. Πράγματι έχει διαπιστωθεί η ύπαρξη εξειδικευμένων καναλιών Ca^{2+} στις μεμβράνες τα οποία αντιδρούν σε μεταβολές της θερμοκρασίας ή σε χημικές ενώσεις που προκαλούν μεταβολές στη ρευστότητα των μεμβρανών. Θα πρέπει να τονιστεί στο σημείο αυτό ότι οι θερμοκρασιακές μεταβολές δεν επηρεάζουν τα κανάλια ασβεστίου που εμπλέκονται στην αντίληψη των οσμωτικών ερεθισμάτων (**βλ. ενότητα 3.3**), ενώ η οσμωτική καταπόνηση δεν επηρεάζει τη λειτουργία των καναλιών ασβεστίου που εμπλέκονται στην αντίληψη θερμοκρασιακών ερεθισμάτων, παρόλο που και στις δύο περιπτώσεις τα κανάλια εκτελούν την ίδια λειτουργία. Η είσοδος ιόντων Ca^{2+} στο εσωτερικό των κυττάρων έχει ως αποτέλεσμα την ενεργοποίηση των μηχανισμών διαβίβασης σήματος. Η καταπόνηση επιφέρει επίσης αύξηση στα επίπεδα των ROS, αλλά και άλλων ενώσεων που είναι σημαντικά ενδιάμεσα σήματα (όπως το ABA και το NO). Η τε-

λική απάντηση στην περίπτωση των μεμβρανών (η αλλαγή στη σύστασή της, **βλ. ενότητα 4.6.2**) έχει στόχο να επαναφέρει τη ρευστότητά τους σε λειτουργικά επίπεδα.

Η αντίληψη της θερμοκρασίας συμβαίνει και μέσω της επαναδιευθέτησης του κυτταροσκελετού, μηχανισμός ο οποίος συμβάλλει και στην αντίληψη άλλων ερεθισμάτων, όπως π.χ. προσβολές από παθογόνα (**βλ. ενότητα 13.6.5.4**). Η αρχιτεκτονική του κυτταροσκελετού μεταβάλλεται μέσω πολυμερισμού-αποπολυμερισμού των συστατικών του (μικροσωληνίσκων, νηματίων ακτίνης και πρωτεϊνών) που έχει ως αποτέλεσμα την ενεργοποίηση μιας μιτωτικής κίνησης (Heat Activated Mitogen Kinase, HAMK) (για το μηχανισμό διαβίβασης σήματος **βλ. ενότητα 1.3**). Φαίνεται επίσης ότι η αλλαγή στη διαμόρφωση ορισμένων εξειδικευμένων πρωτεϊνών λόγω αλλαγής της θερμοκρασίας συμβάλλει επίσης στην αντίληψη των θερμοκρασιακών μεταβολών. Π.χ. η συσσώρευση πρωτεϊνών με αλλοιωμένη αναδίπλωση προκαλεί την ενεργοποίηση μεταγραφικών παραγόντων που ελέγχουν την έκφραση γονιδίων που κωδικοποιούν τις θερμοεπαγόμενες πρωτεΐνες (**βλ. ενότητα 4.8.3**).

Λαμβάνοντας υπόψη όλα τα παραπάνω, προκύπτει ένα ερώτημα. Με ποιο τρόπο το ίδιο μεταβολικό συμβάν (στη συγκεκριμένη περίπτωση η είσοδος ιόντων ασβεστίου στο κύτταρο) σχετίζεται με την αντίληψη εντελώς διαφορετικών ερεθισμάτων (ψύχος και υψηλές θερμοκρασίες); Η απάντηση δεν έχει δοθεί μέχρι στιγμής, ωστόσο θεωρείται πιθανό ότι κάθε αύξηση ενδοκυτταρικού ασβεστίου συνοδεύεται και από ιδιόμορφα, μοναδικά χαρακτηριστικά (**αποτύπωμα ασβεστίου**, calcium signature), τα οποία προσδίδουν και την ταυτότητα του ερεθίσματος. Πιθανόν τα ιδιόμορφα αυτά χαρακτηριστικά αποτελούν το συνδυασμό των αντιδράσεων και των τριών διαφορετικών αισθητήρων (πλασματική μεμβράνη, κυτταροσκελετός, ευαίσθητες πρωτεΐνες).



Αποτύπωμα ασβεστίου, calcium signature: Τα ιδιόμορφα, μοναδικά χαρακτηριστικά που συνοδεύουν κάθε αύξηση ενδοκυτταρικού ασβεστίου που προκαλείται από διαφορετικό ερέθισμα, έτσι ώστε να είναι δυνατή η ταυτοποίηση του ερεθίσματος.

4.3. Το ψύχος αποτελεί παράγοντα καταπόνησης για μεσόφιλους και θερμοφιλους φυτικούς οργανισμούς

Ο όρος **ψύχος** αντιπροσωπεύει το εύρος θερμοκρασιών μεταξύ 0 και 15 °C. Οι θερμοκρασίες αυτές δεν αποτελούν σημαντικό παράγοντα καταπόνησης ψυχρόφιλων φυτών τα οποία ενδημούν σε ψυχρά κλίματα. Ωστόσο φυτά τα οποία έχουν προσαρμοστεί σε θερμά κλίματα, στα οποία συγκαταλέγονται πολλά καλλιεργούμενα όπως το καλαμπόκι, η τομάτα, η σόγια, το βαμβάκι κ.ά., χαρακτηρίζονται ως ευαίσθητα σε χαμηλές θερμοκρασίες και τα συμπτώματα καταπόνησης εμφανίζονται εάν εκτεθούν σε θερμοκρασίες κάτω από 10°C. Τα συμπτώματα εξαρτώνται από το είδος, την ηλικία του φυτού, το είδος του ιστού ή του οργάνου και τη διάρκεια έκθεσης στις χαμηλές θερμοκρασίες (**πίνακες 4.2 και 4.3**).

Συνήθως τα νεαρά αρτίβλαστα παρουσιάζουν συμπτώματα χλώρωσης, μειωμένης έκπτυξης φύλλων και μάρανσης (ανεξάρτητα από την παροχή νερού), ενώ σε ακραίες περιπτώσεις παρατηρούνται νεκρωτικές κηλίδες ή/και ο θάνατος του φυτού. Υψηλή ευαισθησία έναντι των χαμηλών θερμοκρασιών παρουσιάζει το αναπαραγωγικό στάδιο ορισμένων τουλάχιστον φυτικών ειδών, όπως του ρυζιού.

Ο μαρasmus των φύλλων, παρόλο που η διαθεσιμότητα νερού είναι επαρκής, αποτελεί την πρώτη ένδειξη καταπόνησης από ψύχος. Ο μα-

ρasmus αποδίδεται σε ορισμένους παράγοντες οι οποίοι μπορεί να δρουν είτε ανεξάρτητα είτε σε συνδυασμό, όπως:

A. Σε χαμηλές θερμοκρασίες μειώνεται αισθητά η αγωγιμότητα μεμβρανών των ριζών, μέσω των οποίων μεταφέρονται τα μόρια νερού, ενώ ταυτόχρονα αυξάνεται το ιξώδες του νερού.

B. Ο μηχανισμός των στοματικών κινήσεων παρουσιάζει παρεμπόδιση ή υστέρηση να ανταποκριθεί στο υπάρχον έλλειμμα νερού. Η δράση των παραγόντων αυτών δημιουργεί ουσιαστικά συνθήκες υδατικής καταπόνησης.

Τα συμπτώματα τα οποία προαναφέρθηκαν αντικατοπτρίζουν μια εκτεταμένη μεταβολική δυσλειτουργία η οποία περιλαμβάνει περιορισμό των δραστηριοτήτων της αναπνοής, της φωτοσύνθεσης, της πρωτεϊνοσύνθεσης, της πρόσληψης νερού και θρεπτικών συστατικών κ.ά. Οι δυσλειτουργίες αυτές αποδίδονται σε αναστρέψιμες μεταβολές τις οποίες προξενούν οι χαμηλές θερμοκρασίες στη δομή των κυτταρικών μεμβρανών (μετατροπή της ρευστής λειτουργικής μορφής τους σε ημικρυσταλλική). Οι συνέπειες της μετάβασης των μεμβρανών στην ημικρυσταλλική μορφή εμφανίζουν αναλογίες προς εκείνες της υδατικής καταπόνησης. Αλλοιώνεται η ακεραιότητα

Πίνακας 4.2. Η ανθεκτικότητα ορισμένων καλλιεργουμένων φυτών σε θερμοκρασίες παγετού σε διαφορετικά στάδια ανάπτυξης. Hanson 1990

αντιπροσωπευτικά φυτά	ζημιογόνος θερμοκρασία παγετού (°C) κατά το στάδιο		
	βλάστησης	άνθησης	καρπόδεσης
χαμερινές ποικιλίες σίτου	-37		
εαρινές ποικιλίες σίτου	-9	-1	-2
βρώμη	-8	-1	-2
κριθάρι	-7	-1	-2
μπιζέλι	-7	-2	-3
φακή	-7	-2	-2
φασόλι	-5	-2	-3
ηλιανθος	-5	-2	-2
λινάρι	-5	-2	-2
ζαχαρότευτλο	-6	-2	
σόγια	-3	-2	-2
καλαμπόκι	-2	-1	-2
πατάτα	-2	-1	-1
σόργο	-2	-1	-2
βαμβάκι	-1	-1	-2
ρύζι	-0,5	-0,5	-0,5
τομάτα	0	0	0
καπνός	0	0	0

και η περατότητα των μεμβρανών με αποτέλεσμα την απώλεια της διαμερισματοποίησης και την ανεξέλεγκτη διαρροή μεταβολιτών. Προκαλούνται επίσης διαταραχές στη δομή και λειτουργία μεμβρανικών πρωτεϊνών οι οποίες αποτελούν αναπόσπαστα μέρη λειτουργιών όπως η αναπνοή και η φωτοσύνθεση. Η πτώση της θερμοκρασίας επιφέρει επίσης μεταβολές στη διαμόρφωση πολλών

πρωτεϊνών και αποσταθεροποίηση πρωτεϊνικών συμπλόκων, αλλά και ελάττωση της ταχύτητας των ενζυμικών αντιδράσεων. Ένα επίσης σημαντικό σύμπτωμα των χαμηλών θερμοκρασιών αποτελεί η συσσώρευση ενεργών μορφών οξυγόνου που προκαλούν μεταβολικές παρενέργειες και βλάβες στις μεμβράνες.

4.4. Οι ακραίες θερμοκρασίες κάτω των 0°C αποτελούν παράγοντα καταπόνησης για όλους τους φυτικούς οργανισμούς

4.4.1. Η επικράτηση θερμοκρασιών παγετού επιφέρει φυσιολογικές βλάβες ανάλογες μιας έντονης έλλειψης νερού, ενώ ο σχηματισμός πάγου στα κύτταρα έχει καταστροφικές συνέπειες

Με τον όρο **παγετός** αναφερόμαστε σε θερμοκρασίες κάτω των 0 °C. Η επικράτηση πολύ χαμηλών θερμοκρασιών αποτελεί σημαντικό παράγοντα καταπόνησης φυτών τα οποία αναπτύσσονται κυρίως σε βόρειες εύκρατες, υποαρκτικές και αλπικές περιοχές. Π. χ. στην περιοχή των βόρειων δασών της Σιβηρίας η θερμοκρασία μπορεί να πέσει στους -60 έως -70°C.

Οι θερμοκρασίες κάτω των 0°C έχουν εντονότερες ζημιογόνες επιδράσεις από αυτές που ήδη περιγράφηκαν στην περίπτωση του ψύχους, και επιπροσθέτως ευνοούν τον σχηματισμό κρυστάλλων πάγου στα κύτταρα. Στην περίπτωση αυτή το τελικό αποτέλεσμα είναι ο θάνατος των κυττάρων λόγω μηχανικής καταστροφής της λεπτής δομής τους (**εικόνες 4.5 και 4.6**).

Η περιεκτικότητα των ιστών σε νερό αποτελεί έναν καθοριστικό παράγοντα ανθεκτικότητας των φυτικών ιστών έναντι των συνθηκών παγετού. Αφυδατωμένοι ιστοί, όπως σπέρματα ή σπόρια μυκήτων, μπορούν να αντεπεξέλθουν παρατεταμένη διατήρησή τους σε θερμοκρασίες οι οποίες προσεγγίζουν το απόλυτο μηδέν (0 °K), χωρίς

να παρατηρηθεί καταστροφική βλάβη. Οι ενυδατωμένοι μη ανθεκτικοί ιστοί μπορούν επίσης να επιβιώσουν σε ακραίες θερμοκρασίες (π.χ. με εμβάπτιση σε υγρό άζωτο), εφόσον η διαδικασία συμβεί αστραπιαία. Το γεγονός αποδίδεται στην **υαλοποίηση** των μορίων του νερού, δηλ. τη μετάβαση στη στερεά κατάσταση είτε χωρίς τη δημιουργία κρυστάλλων πάγου είτε με το σχηματισμό εξαιρετικά μικρού μεγέθους κρυστάλλων οι οποίοι δεν προξενούν μηχανική καταπόνηση στους ιστούς. Η υαλοποίηση του νερού ευνοείται από την ύπαρξη υψηλών συγκεντρώσεων σακχαρόζης και άλλων σακχάρων. Στις περιπτώσεις αυτές προϋπόθεση για την τελική επιβίωση των ιστών αποτελεί η εξ' ίσου αστραπιαία επαναφορά τους σε φυσιολογικές θερμοκρασίες ώστε να αποφευχθεί ο σχηματισμός κρυστάλλων πάγου κατά τη μετάβαση.

Στις συνθήκες φυσικού περιβάλλοντος ο ρυθμός ψύξης δεν είναι ποτέ τόσο ταχύς ώστε να αποφευχθεί ο σχηματισμός κρυστάλλων πάγου εντός των ιστών. Στις συνθήκες αυτές ο σχηματισμός πάγου περιορίζεται κατά κανόνα στους

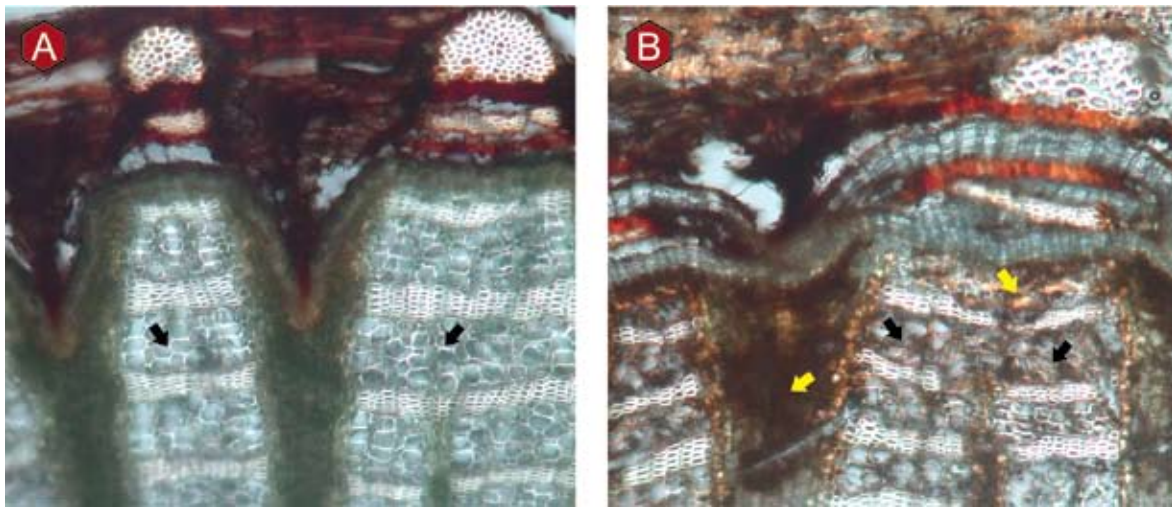


Ψύχος: Το εύρος θερμοκρασιών μεταξύ 0 και 15 °C. Αποτελεί παράγοντα καταπόνησης για φυτικά είδη τα οποία έχουν προσαρμοστεί σε θερμά κλίματα.

Παγετός: Οι θερμοκρασίες κάτω των 0 °C. Αποτελούν σημαντικό παράγοντα καταπόνησης φυτών τα οποία αναπτύσσονται κυρίως σε βόρειες εύκρατες, υποαρκτικές και αλπικές περιοχές.

Πίνακας 4.3. Η ανθεκτικότητα έναντι χαμηλών θερμοκρασιών ορισμένων οργάνων αντιπροσωπευτικών αείφυλλων σκληρόφυλλων της Μεσογειακής χλωρίδας κατά τη διάρκεια του Χειμώνα. Οι τιμές αντιπροσωπεύουν τις θερμοκρασίες οι οποίες επιφέρουν βλάβες σε ποσοστό 50% στους ιστούς. Larcher 2000

φυτικό είδος	φύλλα	οφθαλμοί	μερίστωμα βλαστού	μερίστωμα ρίζας
<i>Ceratonia siliqua</i>	-6	-8	-9	
<i>Nerium oleander</i>	-8	-12	-14	
<i>Olea europaea</i>	-12	-12	-16	-6
<i>Quercus ilex</i>	-15	-17	-28	-7



Εικόνα 4.5. Οι επιπτώσεις ενός επεισοδίου παγετού στο βλαστό του αμπελιού όπως εμφανίζονται στο οπτικό μικροσκόπιο σε πεδίο πολωμένου φωτός. **Δεξιά** εγκάρσια τομή βλαστού αμπελιού από την περιοχή Τυρνάβου στην οποία συνέβη επεισόδιο παγετού τον Δεκέμβριο 2001. **Αριστερά** εγκάρσια τομή βλαστού αμπελιού που προέρχεται από περιοχή στην οποία δε συνέβη παγετός κατά το ίδιο χρονικό διάστημα. Φαίνονται καθαρά οι αλλοιώσεις που έχει υποστεί η περιοχή του ηθμού (μαύρα βέλη), καθώς και ο έντονος καφέ μεταχρωματισμός στις εντεριωνίες ακτίνες και τον ηθμό (κίτρινα βέλη) ο οποίος αποδίδεται στην οξειδωση φαινολικών συστατικών των κυττάρων λόγω της ρήξης των κυτταρικών μεμβρανών των καταπονημένων φυτών. Τα δείγματα χορηγήθηκαν από τον Καθηγητή του ΓΠΑ Μ. Σταυρακάκη

Υαλοποίηση των μορίων του νερού: Η μετάβαση του νερού στη στερεά κατάσταση είτε χωρίς τη δημιουργία κρυστάλλων πάγου είτε με το σχηματισμό εξαιρετικά μικρού μεγέθους κρυστάλλων οι οποίοι δεν προσξενούν μηχανική καταπόνηση στους ιστούς.

Υπέρψυξη: Η ψύξη κυττάρων ή ιστών σε θερμοκρασίες κάτω του μηδενός χωρίς να παρατηρηθεί σχηματισμός πάγου.

Πρώτη εξώθερμος: Η αιφνίδια αύξηση της θερμοκρασίας ενός ιστού στην περιοχή των -6 έως -8°C καθώς η θερμοκρασία του ελαττώνεται προοδευτικά, λόγω σχηματισμού πάγου στον αποπλάστη.

Δεύτερη εξώθερμος: Η εξώθερμος που αποτελεί συνέχεια της πρώτης και οφείλεται στη μετακίνηση νερού από τα κύτταρα προς τον αποπλάστη και ενσωμάτωσή του στους ήδη σχηματισμένους κρυστάλλους πάγου.

Τρίτη εξώθερμος: Η εξώθερμος που αντιπροσωπεύει τον σχηματισμό πάγου στον πρωτοπλάστη ο οποίος προκαλεί το θάνατο των κυττάρων.

Πλασμόλυση παγετού: Η σταδιακή αφυδάτωση του πρωτοπλάστη λόγω σχηματισμού πάγου στον αποπλάστη.

Υπερψυγμένο νερό: Η παραμονή του νερού σε υγρή μορφή παρά το γεγονός ότι η θερμοκρασία του είναι κάτω από 0°C.

Πυρήνες κρυστάλλωσης: Συστατικά των διαλυμάτων τα οποία διευκολύνουν την έναρξη σχηματισμού κρυστάλλων πάγου.





αποπλασματικούς χώρους, ενώ νερό από την περιοχή του πρωτοπλάστη μετακινείται εκτός αυτού και συμμετέχει στο σχηματισμό των αποπλασματικών κρυστάλλων πάγου (εικόνα 4.6). Ο σχηματισμός αποπλασματικού πάγου δεν έχει θανατηφόρες συνέπειες στα κύτταρα και η επαναθέρμανση δεν δημιουργεί σημαντικές βλάβες.

Εικόνα 4.6. Ζημιές από παγετό στο ευαίσθητο κωλιωπιστικό *Begonia* sp. Η καταστροφή των κυττάρων λόγω του σχηματισμού κρυστάλλων πάγου προκάλεσε την έξοδο του κυτταρικού χυμού (κόκκινες σταγόνες λόγω της παρουσίας ανθοκυανινών).

4.4.2. Θερμική ανάλυση: ένα χρήσιμο εργαλείο

Χρήσιμες πληροφορίες για την πορεία σχηματισμού πάγου σε ξυλώδεις ιστούς συλλέγονται μέσω της μεθόδου της θερμικής ανάλυσης. Ένα ηλεκτρόδιο καταγράφει τη θερμοκρασία του ιστού καθώς το περιβάλλον του ιστού ψύχεται συνεχώς και με σταθερό ρυθμό. Δεδομένου ότι η μετάβαση από την υγρή στη στερεά φάση του νερού αποτελεί εξεργονική αντίδραση ($\Delta G = -6 \text{ kJ} \cdot \text{mole}^{-1}$ στους 0°C), με τη διαδικασία αυτή μπορεί να καταγραφεί η έκλυση θερμότητας όταν σχηματίζονται οι κρύσταλλοι πάγου στους ιστούς. Στην **εικόνα 4.8** παρουσιάζεται η καταγραφή μιας τυπικής θερμικής ανάλυσης. Είναι χαρακτηριστικό ότι ο ιστός αποκτά θερμοκρασίες κάτω του μηδενός χωρίς να παρατηρηθεί σχηματισμός πάγου. Το φαινόμενο ονομάζεται υπέρψυξη. Στην περιοχή των -6 έως -8°C παρατηρείται μια αιφνίδια αύξηση της θερμοκρασίας του ιστού η οποία ονομάζεται **πρώτη εξώθερμος**. Η πρώτη εξώθερμος αντιπροσωπεύει τον σχηματισμό πάγου στους αποπλασματικούς χώρους των κυττάρων του ιστού. Ο σχηματισμός πάγου συμβαίνει αρχικά στους χώρους αυτούς διότι το νερό το οποίο υπάρχει εκεί περιέχει λιγότερες διαλελυμένες ουσίες από το αντίστοιχο του κυτταροπλάσματος και ως εκ τούτου παρουσιάζει σημείο πήξης λίγους μόνο βαθμούς χαμηλότερο από εκείνο του καθαρού νερού. Η τάση ατμών του πάγου σε μια δεδομένη θερμοκρασία είναι σημαντικά χαμηλότερη εκείνης του νερού και λόγω του γεγονότος αυτού ο σχηματισμός πάγου στον αποπλάστη δημιουργεί μεταξύ αυτού και των κυττάρων που τον περιβάλλουν μία κλιμάκωση τάσης ατμών. Η κλιμάκωση

αυτή προκαλεί μετακίνηση νερού από τα κύτταρα προς τον αποπλάστη και ενσωμάτωσή του στους ήδη σχηματισμένους κρυστάλλους πάγου. Το γεγονός καταγράφεται με τη μορφή μιας **δεύτερης εξωθέρμου** η οποία αποτελεί συνέχεια της πρώτης και έχει τη μορφή ώμου. Η συνεχιζόμενη μετακίνηση νερού από τον πρωτοπλάστη προς τον αποπλάστη έχει δύο σημαντικές συνέπειες: **1.** αυξάνεται η συγκέντρωση των διαλελυμένων ουσιών του πρωτοπλάστη προξενώντας πτώση του σημείου πήξης του νερού (έχει υπολογιστεί μία μείωση περίπου 2°C για κάθε mol l^{-1}) και **2.** η συνεχής απομάκρυνση μορίων νερού από τα κύτταρα επιφέρει τη σταδιακή αφυδάτωσή τους (**πλασμόλυση παγετού**). Επομένως το καθαρό φυσιολογικό αποτέλεσμα ισοδυναμεί με υδατική καταπόνηση (**εικόνα 4.8**). Σύμφωνα με τα παραπάνω αναμένεται ότι φυτά τα οποία έχουν εγκλιματιστεί σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης, θα παρουσιάζουν υψηλότερη ανθεκτικότητα έναντι του παγετού. Σε πολύ χαμηλές θερμοκρασίες (**εικόνα 4.8**) παρατηρείται η **τρίτη εξώθερμος** που αντιπροσωπεύει τον σχηματισμό πάγου στον πρωτοπλάστη ο οποίος προκαλεί το θάνατο των κυττάρων.

4.5. Τα φυτά αντιμετωπίζουν τις δυσμενείς συνθήκες ακραίων χαμηλών θερμοκρασιών μέσω τριών στρατηγικών

4.5.1. Διαφυγή

Η στρατηγική αυτή ακολουθείται από φυτικά είδη (κυρίως θερμοφιλα) τα οποία εξαπλώνονται

σε θερμά κλίματα και επομένως ουδέποτε εκτίθενται σε ακραίες χαμηλές θερμοκρασίες.

4.5.2. Αποφυγή

Η αποφυγή του παγώματος των ιστών των ανθεκτικών στον παγετό φυτών βασίζεται καταρχήν στον περιορισμό των θερμικών απωλειών των ιστών, μέσω κατάλληλων μορφολογικών, ανατομικών και φυσιολογικών προσαρμογών. Στα μορφολογικά-ανατομικά χαρακτηριστικά περιλαμβάνονται οι αλληπάλληλες επικαλύψεις των οφθαλμών με λέπια ή τρίχωμα (εικόνα 4.7), η παραμονή των διαχειμαζόντων οργάνων κάτω από στρώματα φύλλων ή στρωμνής ή εντός του εδάφους, και φυσικά η αποκοπή και πτώση των ευαίσθητων οργάνων (π.χ. φύλλων) πριν από την έναρξη των συνθηκών παγετού. Σε ορισμένες περιπτώσεις οι κατάλληλες κινήσεις των φύλλων συνεισφέρουν στον περιορισμό των θερμικών απωλειών. Σε φυσιολογικό επίπεδο ο βιοχημικός εξοπλισμός είναι ο κατάλληλος ώστε να αποφεύγεται ο σχηματισμός πάγου εντός των κυττάρων. Στα φυτά τα οποία είναι ανθεκτικά στις πολύ χαμηλές θερμοκρασίες το νερό του συμπλάστη δεν παγώνει, ακόμη και εάν οι θερμοκρασίες είναι πολύ κατώτερες του σημείου πήξεως. Το νερό στους ιστούς των φυτών αυτών παραμένει σε μια ασταθή θερμοδυναμικά κατάσταση, εκείνη του **υπερψυγμένου υγρού**. Το φαινόμενο της **υπέρψυξης** των ιστών οφείλεται στο γεγονός ότι τα κύτταρα δεν διαθέτουν **πυρήνες κρυστάλλωσης**, η παρουσία των οποίων θεωρείται απαραίτητη για την έναρξη σχηματισμού κρυστάλλων πάγου. Επιπροσθέτως ο σχηματισμός πάγου δεν συμβαίνει όταν ο όγκος του νερού είναι πολύ μικρός και όταν η εξάπλωση των κρυστάλλων του πάγου από παρακείμενους ιστούς μπορεί να αποφευχθεί. Ορισμένα βακτήρια των ειδών *Erwinia* και *Pseudomonas* τα οποία δι-

αθέτουν συνήθως επιφυτικούς πληθυσμούς στην επιφάνεια φυτικών οργάνων, συμπεριφέρονται ως πυρήνες κρυστάλλωσης λόγω της ιδιαίτερης διευθέτησης των μορίων του νερού τα οποία προσκολλώνται στις πρωτεΐνες της επιφάνειας των βακτηρίων. Το φαινόμενο αυτό παρουσιάζει ενδιαφέρον σε επίπεδο γεωργικής πρακτικής, επειδή ο σχηματισμός πάγου παρουσία των βακτηρίων αυτών συμβαίνει πλησίον των 0 °C.

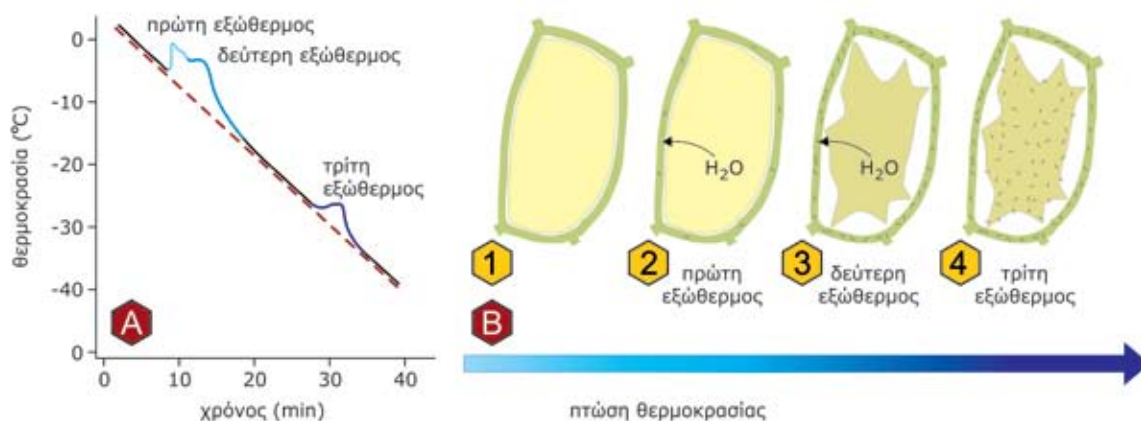


Εικόνα 4.7. Ροζέτα του φυτού *Verbascum* sp. Τα φύλλα που εκπτύσσονται καλύπτονται από τρίχωμα και αλληλοκαλύπτονται, παρέχοντας θερμομόνωση και προστασία στα νεαρότερα φύλλα και στο μερίστωμα.

4.5.3. Ανθεκτικότητα

Το βορειότερο όριο εξάπλωσης των δασών των φυλλοβόλων στον Καναδά και τις ΗΠΑ αφορά σε μία περιοχή στην οποία η ελάχιστη θερμοκρασία αγγίζει τους -40°C . Η ανθεκτικότητα των φυτών τα οποία ενδημούν στις ψυχρές αυτές κλιματικές ζώνες συνδέεται με την ικανότητα των κυττάρων τους να περιορίζουν το σχηματισμό πάγου στον αποπλάστη, και στην ικανότητά τους να ανταπεξέρχονται την έντονη αφυδάτωση, σε συνδυασμό με το φαινόμενο της **βαθιάς υπέρψυξης**. Το καθαρό νερό το οποίο είναι απαλλαγμένο από συστατικά τα οποία συμπεριφέρονται ως πυρήνες κρυστάλλωσης, υπερψύχεται σε ελάχιστη θερμοκρασία -40°C . Στη θερμοκρασία αυτή παρατηρείται αυθόρμητος σχηματισμός πάγου, ανεξάρτητα από την ύπαρξη ή όχι τέτοιου είδους συστατικών. Κάτω από ελεγχόμενες συνθήκες οι ξυλώδεις ιστοί συνήθως υπερψύχονται σε ελάχιστη θερμοκρασία

-15°C . Ορισμένοι ωστόσο ιστοί, όπως ξυλοφόροι οφθαλμοί κωνοφόρων και ανθοφόροι οφθαλμοί ορισμένων φυλλοβόλων δένδρων, χαρακτηρίζονται από το φαινόμενο της **βαθιάς υπέρψυξης**, δηλ το υδατικό τους περιεχόμενο συμπεριφέρεται ως υπερψυγμένο υγρό σε θερμοκρασίες έως -40°C . Σε ακραίες περιπτώσεις έχει παρατηρηθεί βαθιά υπέρψυξη σε -47°C . Το φαινόμενο της βαθιάς υπέρψυξης θεωρείται διαδεδομένο σε διαχειμάζοντες βλαστούς πολλών φυτικών ειδών. Φαίνεται ότι αποτελεί έναν αποτελεσματικό μηχανισμό ο οποίος μεταθέτει τον σχηματισμό πάγου σε χαμηλότερες θερμοκρασίες. Εάν συμβεί έναρξη σχηματισμού πάγου υπό συνθήκες βαθιάς υπέρψυξης, η θερμική ανάλυση καταγράφει την τρίτη εξώθερμο, που αντιπροσωπεύει τον σχηματισμό πάγου στον πρωτοπλάστη ο οποίος προκαλεί το θάνατο τον κυττάρων (**εικόνα 4.8**).



Εικόνα 4.8. Α. Χαρακτηριστική καμπύλη θερμικής ανάλυσης ξυλώδους ιστού. Οι εξώθερμοι αντιπροσωπεύουν τα σημεία εκείνα στα οποία παρατηρείται άνοδος θερμοκρασίας του ιστού, παρόλο που η θερμοκρασία του περιβάλλοντος μειώνεται με σταθερή ταχύτητα (στικτή γραμμή). **Β.** Η έκθεση των φυτικών κυττάρων σε θερμοκρασίες παγετού προκαλεί έλλειψη νερού, λόγω της μετακίνησής του από τον πρωτοπλάστη προς τον αποπλάστη όπου σταδιακά σχηματίζονται κρύσταλλοι πάγου (**στάδιο 2**, αντιστοιχεί στην πρώτη εξώθερμο). Η συνεχής απομάκρυνση μορίων νερού προκαλεί πλασμόλυση παγετού (**στάδιο 3**, αντιστοιχεί στη δεύτερη εξώθερμο), ενώ σε πολύ χαμηλές θερμοκρασίες ο σχηματισμός κρυστάλλων πάγου επεκτείνεται και στον πρωτοπλάστη (**στάδιο 4**, αντιστοιχεί στην τρίτη εξώθερμο), οπότε επέρχεται θάνατος του κυττάρου λόγω μηχανικής καταστροφής των δομών του.

4.6. Η σκληραγώγηση επιφέρει αλλαγές που έχουν ως αποτέλεσμα την εμφάνιση ανθεκτικότητας

Η ανθεκτικότητα έναντι ακραίων χαμηλών θερμοκρασιών αυξάνεται θεαματικά εάν προηγηθεί κατάλληλος εγκλιματισμός (**σκληραγώγηση**) των φυτών. Τα νεαρά αρτίβλαστα χειμερινών ποικιλιών σίκαλης αδυνατούν να επιβιώσουν σε θερμοκρασίες χαμηλότερες των -4 έως -5 °C. Ωστόσο ο εγκλιματισμός τους σε θερμοκρασίες γύρω στους 5 °C έχει ως αποτέλεσμα την επιβίωσή τους σε θερμοκρασίες έως και -30 °C. Η ανθεκτικότητα σε συνθήκες παγετού αποτελεί σημαντικό παράγοντα που επηρεάζει τη γεωργική παραγωγή εύκρατων περιοχών.

Φυλλοβόλα δένδρα βόρειων κλιμάτων στην περιοχή του αρκτικού κύκλου όπως ορισμένα είδη σημύδας (*Betula* sp.), λεύκας (*Populus* sp.) και ιτιάς (*Salix* sp.) επιβιώνουν στις αντίξοες συνθήκες κλίματος επειδή είναι εφοδιασμένα με την ικανότητα να εγκλιματίζονται σταδιακά, με τελικό αποτέλεσμα να επέρχεται σκληραγώγηση και ανθεκτικότητα σε εξαιρετικά χαμηλές θερμοκρασίες. Έκθεση σε τέτοιου είδους θερμοκρασίες στη διάρκεια της κανονικής περιόδου ανάπτυξής τους,

επιφέρει σοβαρές βλάβες ή ακόμη και τον θάνατο. Ακόμη και ένα μεμονωμένο επεισόδιο ήπιου παγετού κατά τη διάρκεια της Άνοιξης ή του Καλοκαιριού μπορεί να αποβεί μοιραίο. Ωστόσο εγκλιματισμένοι ιστοί των ειδών αυτών μπορούν να επιβιώσουν σε εξαιρετικά χαμηλές θερμοκρασίες, επειδή δεν εμφανίζουν το φαινόμενο της βαθιάς υπέρψυξης και τρίτη εξώθερμο (βλ. **εικόνα 4.8**). Η διαδικασία εγκλιματισμού περιλαμβάνει δύο στάδια. Το πρώτο παρατηρείται το Φθινόπωρο, πριν από την πτώση των φύλλων, επάγεται από φωτοπεριοδικούς μηχανισμούς ευαίσθητους στις βραχείες ημέρες και ελέγχεται από το φυτόχρωμα. Το δεύτερο στάδιο, η έναρξη του οποίου εντοπίζεται κατά την εκδήλωση του πρώτου παγετού, επάγεται από έκθεση σε χαμηλές θερμοκρασίες. Κατά το στάδιο αυτό συμβαίνουν εκτεταμένες μεταβολικές αλλαγές.

Σε φυσιολογικό επίπεδο η σκληραγώγηση περιλαμβάνει την ενεργοποίηση ορισμένων μηχανισμών:

4.6.1. Μεταβολές στην αρχιτεκτονική των κυττάρων

Παρατηρούνται μεταβολές (εναπόθεση λιγνίνης, πάχυνση κυτταρικών τοιχωμάτων, κ.ά.) που στόχο έχουν την ισχυροποίηση του κυτταρικού τοιχώματος ώστε μη δημιουργηθούν ζημιές λόγω της αφυδάτωσης και της συρρίκνωσης του κυττάρου, αλλά και λόγω της δημιουργίας κρυστάλλων πάγου. Η επικράτηση επίσης χαμηλών θερμο-

κρασιών έχει ως αποτέλεσμα την αποσταθεροποίηση και τον αποπολυμερισμό των μικροσωληνίσκων (που αποτελεί και μηχανισμό αντίληψης των χαμηλών θερμοκρασιών, βλ. **ενότητα 4.2**). Οι ευαίσθητοι στις χαμηλές θερμοκρασίες μικροσωληνίσκοι αντικαθίστανται από άλλους οι οποίοι επιδεικνύουν σταθερότητα στις συνθήκες αυτές.

Βαθιά υπέρψυξη: Η ιδιότητα διαλυμάτων ή ιστών να διατηρούνται υπερψυγμένοι ακόμα και σε πολύ χαμηλές θερμοκρασίες (έως -40 °C).

Σκληραγώγηση: Η απόκτηση ανθεκτικότητας έναντι ακραίων χαμηλών θερμοκρασιών μέσω προοδευτικού εγκλιματισμού.



4.6.2. Σταθεροποίηση των μεμβρανών

Οι μηχανισμοί σταθεροποίησης περιλαμβάνουν μεταβολές της σύστασης των μεμβρανών σε λιπίδια, σύνθεση πρωτεϊνών οι οποίες συμβάλλουν στη σταθεροποίηση της δομής τους και ενεργοποίηση των αντιοξειδωτικών συστημάτων.

Όπως είναι γνωστό, οι μεμβράνες αποτελούνται κυρίως από διακυλογλυκερίδια τα οποία περιλαμβάνουν δύο λιπαρά οξέα των 16 ή 18 ατόμων άνθρακα. Ορισμένα από τα λιπαρά οξέα είναι ακόρεστα (δηλ. περιλαμβάνουν έναν ή περισσότερους διπλούς δεσμούς), ενώ άλλα κορεσμένα. Τα λιπίδια τα οποία απαρτίζονται από ακόρεστα λιπαρά οξέα στερεοποιούνται σε χαμηλότερες θερμοκρασίες από ότι τα κορεσμένα. Επομένως το είδος των λιπιδίων τα οποία συγκροτούν τις μεμβράνες (δηλ. η αναλογία ακόρεστων προς

κορεσμένα), επηρεάζει τη ρευστότητα τους. Η μετάπτωση των μεμβρανών από τη ρευστή μορφή στην ημικρυσταλλική υπό μορφή πηκτής (gel) μπορεί να καταγραφεί ως μία απότομη μετάβαση γνωστή ως **μεταβατική θερμοκρασία**. Τα φυτά τα οποία εμφανίζονται ανθεκτικά στις χαμηλές θερμοκρασίες εμφανίζουν υψηλότερη αναλογία σε ακόρεστα λιπαρά οξέα και αντίστοιχα χαμηλότερη μεταβατική θερμοκρασία (0-2°C) έναντι των ευαίσθητων, για τα οποία η μεταβατική θερμοκρασία είναι μεταξύ 10 και 17°C (**πίνακας 4.4**). Επομένως οι μεμβράνες των ανθεκτικών στις χαμηλές θερμοκρασίες φυτών, διαθέτουν την ικανότητα να διατηρούν τη ρευστή μορφή τους σε πολύ χαμηλότερες θερμοκρασίες έτσι ώστε να παρέχεται η αναγκαία προστασία σε ζωτικές κυτταρικές λειτουργίες.

Πίνακας 4.4. Ο λόγος ακόρεστων/κεκορεσμένων λιπαρών οξέων των λιπιδίων των μεμβρανών απομονωμένων μιτοχονδρίων ευαίσθητων και ανθεκτικών στο ψύχος ιστών. Horkins 1999

φυτικό είδος	φυτικό όργανο	λόγος ακόρεστων / κεκορεσμένων λιπαρών οξέων
φυτά ευαίσθητα στο ψύχος		
<i>Phaseolus vulgaris</i>	βλαστός	2,8
<i>Ipomoea batatas</i>	κόνδυλος	1,7
<i>Zea mays</i>	βλαστός	2,1
<i>Lycopersicon esculentum</i>	καρπός	2,8
φυτά ανθεκτικά στο ψύχος		
<i>Brassica oleracea</i>	οφθαλμοί	3,2
<i>Brassica campestris</i>	ρίζα	3,9
<i>Pisum sativum</i>	βλαστός	3,8



Μεταβατική θερμοκρασία: Η θερμοκρασία κατά την οποία οι μεμβράνες μεταπίπτουν από τη ρευστή μορφή στην ημικρυσταλλική υπό μορφή πηκτής (gel). Η τιμή της εξαρτάται από το είδος των λιπιδίων τα οποία συγκροτούν τις μεμβράνες.

Πρωτεΐνες COR (Cold Responsive): Υδρόφιλες πρωτεΐνες που σχηματίζουν αμφίφιλη (περιλαμβάνει τόσο υδρόφιλες, όσο και υδρόφοβες περιοχές) α-έλικα και έχουν προστατευτικούς ρόλους. Στις πρωτεΐνες αυτές περιλαμβάνονται και αφυδατάσες που ανήκουν στην ομάδα II των πρωτεϊνών LEA.

Αντιπαγετικές πρωτεΐνες (Antifreeze Proteins, AFPs): Πρωτεΐνες οι οποίες απεκκρίνονται στους αποπλασματικούς χώρους και προκαλούν θερμική υστέρηση, καθυστερούν δηλ. τη δημιουργία ή την εξάπλωση των παγοκρυστάλλων. Οι περισσότερες AFPs είναι πρωτεΐνες οι οποίες σχετίζονται με την παθογένεση (PRPs).

Πρωτεΐνες ψυχρού σοκ (Cold Shock Proteins, CSPs): Πρωτεΐνες οι οποίες προσδένονται σε μόρια RNA και προστατεύουν τη δευτεροταγή δομή του μορίου σε συνθήκες θερμοκρασιών παγετού.

4.6.3. Εκτεταμένες μεταβολικές αλλαγές

Αυτές περιλαμβάνουν την αύξηση στη συγκέντρωση φωσφορυλιωμένων μεταβολιτών, τη μετατροπή των αποθεμάτων αμύλου σε σάκχαρα, τη συσσώρευση γλυκοπρωτεϊνών και αντιπαγετικών πρωτεϊνών, τη συσσώρευση συμβατών οσμωλυτών και την ανάπτυξη αντοχής του πρωτοπλάστη έναντι της αφυδάτωσης.

Δεδομένου ότι ένα από τα συμπτώματα της επικράτησης ακραίων χαμηλών θερμοκρασιών είναι η σταδιακή αφυδάτωση των κυττάρων, είναι φυσικό η ανθεκτικότητα έναντι του παράγοντα αυτού να συνδέεται και με την ικανότητα σύνθεσης ουσιών που προστατεύουν τον πρωτοπλάστη από την απώλεια νερού. Στις ουσίες αυτές πε-

ριλαμβάνονται η σακχαρόζη, απλά σάκχαρα, η προλίνη, κ.ά. Η μετάλλαξη *eskimo1* του *Arabidopsis* η οποία είναι ανθεκτική στις θερμοκρασίες παγετού, συσσωρεύει σακχαρόζη και προλίνη λόγω υπερέκφρασης ορισμένων γονιδίων. Η προλίνη ενεργοποιεί επίσης την έκφραση γονιδίων τα οποία διαθέτουν το κατάλληλο ρυθμιστικό στοιχείο (Proline Responsive Element, PRE).

Παρατηρείται επίσης αύξηση των επιπέδων ABA, το οποίο εμφανίζεται να παίζει σημαντικό ρόλο στη ρύθμιση της διαδικασίας, αλλά και σαλικυλικού οξέος. Η εφαρμογή εξωγενούς ABA σε νεαρά φυτά ή ελεύθερα κύτταρα *in vitro* επιφέρει αύξηση της αντοχής έναντι του ψύχους.

4.6.4. Σύνθεση εξειδικευμένων πρωτεϊνών καταπόνησης

Κατά τη διάρκεια εγκλιματισμού σε ακραίες χαμηλές θερμοκρασίες παρατηρείται σύνθεση πρωτεϊνών καταπόνησης οι οποίες μπορούν να καταχωρηθούν στις εξής ομάδες:

A. Πρωτεΐνες COR/LEA και αφυδατάσες. Μια από τις χαρακτηριστικότερες αντιδράσεις εγκλιματισμού αποτελεί η σύνθεση υδρόφιλων πρωτεϊνών COR (Cold Responsive) που σχηματίζουν αμφίφιλη (περιλαμβάνει τόσο υδρόφιλες, όσο και υδρόφοβες περιοχές) α-έλικα. Τα γονίδια που κωδικοποιούν τις πρωτεΐνες αυτές επάγονται όχι μόνο από τις χαμηλές θερμοκρασίες, αλλά και από την έλλειψη νερού και/ή το ABA (βλ. ενότητα 2.6, βλ. επίσης ενότητα 4.6.5). Στις πρωτεΐνες αυτές περιλαμβάνονται και αφυδατάσες που ανήκουν στην ομάδα II των πρωτεϊνών LEA (βλ. ενότητα 2.6). Ο ρόλος των αφυδατασών δεν έχει πλήρως διευκρινιστεί, ωστόσο υπάρχουν ισχυρές ενδείξεις ότι οι πρωτεΐνες αυτές αποτρέπουν την αποσταθεροποίηση των μεμβρανών σε συνθήκες αφυδάτωσης του κυττάρου και επίσης παρουσιάζουν αντιοξειδωτικές, αντιπαγετικές και κρυσταλλοστατικές ιδιότητες. Ανάλογες ιδιότητες παρουσιάζουν και άλλες πρωτεΐνες που συσσωρεύονται σε συνθήκες χαμηλών θερμοκρασιών και δεν ανήκουν στην ομάδα των αφυδατασών, όπως η πρωτεΐνη COR15A, η οποία παρέχει αντιπαγετική προστασία σε πρωτεΐνες του στρώματος των χλωροπλαστών.

B. Αντιπαγετικές πρωτεΐνες (Antifreeze Proteins, AFPs). Οι πρωτεΐνες αυτές απεκκρίνονται στους αποπλασματικούς χώρους και προκαλούν θερμική υστέρηση, καθυστερούν δηλ. τη δημιουργία ή την εξάπλωση των παγοκρυστάλλων. Προσδένονται στην επιφάνεια των κρυστάλλων πάγου και ενσωματώνονται στο κρυσταλλικό πλέγμα. Οι περισσότερες AFPs είναι πρωτεΐνες οι οποίες σχετίζονται με την παθογένεση, PRPs (βλ. ενότητα 13.6.5.2). Οι πρωτεΐνες αυτές οι οποίες παίζουν σημαντικό ρόλο και στην άμυνα έναντι των παθογόνων, παρουσιάζουν την ικανότητα να παρεμποδίζουν τη δημιουργία κρυστάλλων πάγου στα κύτταρα. Παρόλο που ο ρόλος τους είναι διπτός, για να συμπεριφερθούν ως αντιπαγετικοί παράγοντες απαιτούνται ορισμένες δομικές μεταβολές των μορίων τους. Στις συνθήκες λοιπόν παγετού παρατηρείται η δημιουργία ολιγομερών συμπλόκων, τα οποία λόγω της εκτεταμένης επιφάνειας την οποίαν αναπτύσσουν, αλληλεπιδρούν με τους κρυστάλλους πάγου και παρεμποδίζουν την επέκτασή τους ή και την εμφάνισή τους. Το είδος του ρόλου τον οποίον θα επιτελέσουν τελικά εξαρτάται από το είδος του ερεθίσματος το οποίο δέχονται τα κύτταρα (προσβολή ή συνθήκες παγετού). Μεταξύ των αντιπαγετικών πρωτεϊνών περιλαμβάνονται χιτίνασες, (1→3)-ενδογλουκανάσες και οι οσμωτίνες (βλ. ενότητες 3.5 και 14.2).

Γ. Πρωτεΐνες ψυχρού σοκ (Cold Shock Proteins, CSPs). Πρόκειται για πρωτεΐνες οι οποίες προσδένονται σε μόρια RNA και προστατεύουν τη δευτεροταγή δομή του μορίου. Η λειτουργία αυτή είναι ζωτικής σημασίας και διασφαλίζει την απρόσκοπτη μετάφραση των mRNAs σε συνθή-

κες χαμηλών θερμοκρασιών.

Η **εικόνα 4.9** συνοψίζει τις επιπτώσεις των χαμηλών θερμοκρασιών στους φυτικούς ιστούς και τις αντιδράσεις που έχουν ως στόχο την επιβίωση των κυττάρων στις αντίξοες συνθήκες.

4.6.5. Μεταβολές στην έκφραση των γονιδίων

Ο εγκλιματισμός σε ακραίες χαμηλές θερμοκρασίες απαιτεί αυξημένη κατανάλωση ενέργειας και μεταβολές στην έκφραση πολυάριθμων γονιδίων, που στην περίπτωση του *Arabidopsis* συνιστούν πάνω από το 4% του γονιδιώματος. Κατά τη διάρκεια εγκλιματισμού, όπως ήδη αναφέρθηκε, παρατηρείται αυξημένη σύνθεση πρωτεϊνών, των οποίων η ποιοτική σύνθεση εμφανίζεται τροποποιημένη έναντι αυτής που συμβαίνει απουσία καταπόνησης. Για την ενεργοποίηση των γονιδίων που κωδικοποιούν τις πρωτεΐνες αυτές θεωρείται υπεύθυνη μια οικογένεια ρυθμιστικών πρωτεϊνών, οι πρωτεΐνες CBF/DREB (βλ. ενότητες 2.6 και 15.1.2). Οι ενεργοποιητές αυτοί προσδένονται σε ειδικό προαγωγέα, το ρυθμιστικό στοιχείο CRT/DRE (C-repeat/dehydration responsive element). Οι πρωτεΐνες CBF/DREB1 είναι δυνατό να επάγουν τη μεταγραφή των γονιδίων (όπως τα γονίδια *COLD RESPONSIVE*, *COR*) τα οποία ελέγχονται από το ρυθμιστικό στοιχείο CRT/DRE σε σύντομο χρονικό διάστημα, δίχως να μεσολαβήσει έκθεση σε ψύχος. Υπάρχουν ισχυρές ενδείξεις ότι τα γονίδια αυτά ενεργοποιούνται όχι μόνο παρουσία χαμηλών θερμοκρασιών, αλλά και οσμω-

τικής ή υδατικής καταπόνησης (δηλ. παραγόντων καταπόνησης που έχουν ως κοινό αποτέλεσμα την αφυδάτωση των ιστών) και ABA (της ορμόνης της οποίας τα επίπεδά της σχετίζονται με την υδατική κατάσταση των ιστών). Οι ρυθμιστικές πρωτεΐνες CBF/DREB παίζουν σημαντικό ρόλο στη σκληραγώγηση έναντι χαμηλών θερμοκρασιών. Η έκφραση των γονιδίων που κωδικοποιούν τις πρωτεΐνες CBF/DREB επάγεται από μια άλλη ρυθμιστική πρωτεΐνη, την **ICE1** (Inducer of CBF Expression1) η οποία πιθανόν ενεργοποιείται μέσω μιτωτικών κινασών (**εικόνα 4.4**). Θα πρέπει να τονιστεί στο σημείο αυτό ότι η διαβίβαση σήματος φαίνεται ότι είναι εξαιρετικά πολύπλοκη και δεν περιλαμβάνει μόνο την ακολουθία ICE1-CBF/DREB-COR που προαναφέρθηκε.

Τα γονίδια *COR* κωδικοποιούν πρωτεΐνες (πρωτεΐνες *COR*) οι οποίες εμπλέκονται όχι μόνο στην αντιπαγετική προστασία, αλλά και στο μεταβολισμό των φωσφοϊνοσιδίων, στο μεταβολισμό των λιπιδίων, στη βιοσύνθεση οσμωλυτών, στην αποτοξίνωση ROS, στη μεταφορά δια μέσου των μεμβρανών, στο μεταβολισμό, στους μηχανισμούς διαβίβασης σήματος των ορμονών, κ.ά.

4.7. Οι υψηλές θερμοκρασίες του περιβάλλοντος αποτελούν έναν σημαντικό παράγοντα καταπόνησης των φυτικών οργανισμών

Το ανώτατο όριο ανθεκτικότητας για τα περισσότερα φυτά είναι η θερμοκρασία των 50-55°C (**πίνακας 4.5**). Η υδατική κατάσταση των ιστών επηρεάζει την αντοχή τους στις υψηλές

θερμοκρασίες. Αφυδατωμένοι ιστοί μπορούν να επιβιώσουν σε εξαιρετικά υψηλές θερμοκρασίες (**πίνακας 4.1**). Κατά κανόνα μόνο μονοκύτταροι οργανισμοί είναι ικανοί να ολοκληρώσουν τον βι-

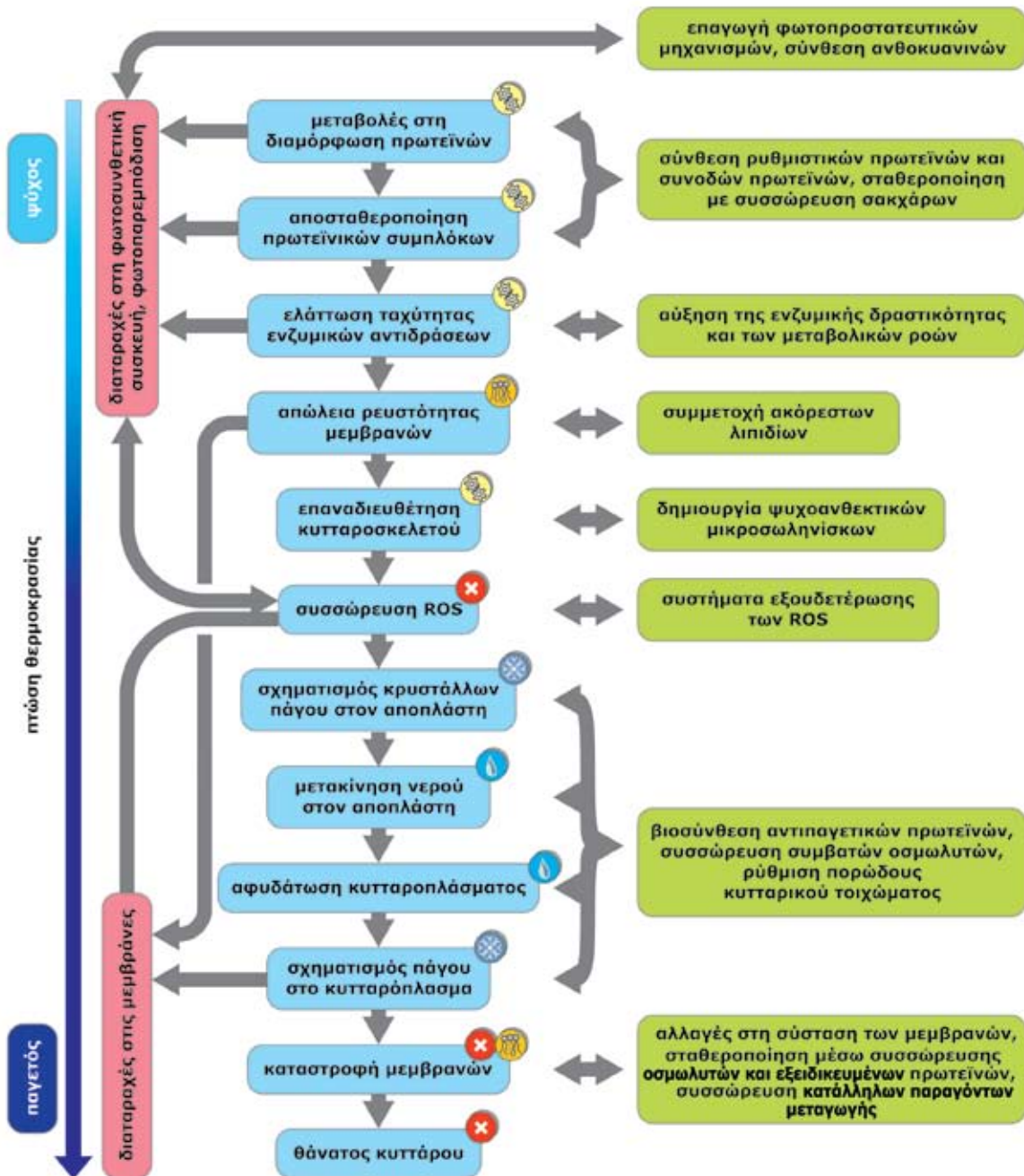


ICE1: Ρυθμιστική πρωτεΐνη η οποία συμμετέχει στη διαβίβαση σήματος σε συνθήκες παγετού και επάγει την έκφραση των γονιδίων που κωδικοποιούν τις πρωτεΐνες CBF/DREB.

Γονίδια COR: Κωδικοποιούν πρωτεΐνες (πρωτεΐνες *COR*) οι οποίες συμμετέχουν σε μηχανισμούς προστασίας των κυττάρων έναντι των συνθηκών παγετού.

ολογικό τους κύκλο σε θερμοκρασίες ανώτερες των 50°C, ενώ σε θερμοκρασίες ανώτερες των 60°C μόνο προκαρυωτικοί οργανισμοί. Πολλά ωστόσο φυτά, αντιπροσωπευτικά της βλάστησης των ερήμων, διαθέτουν τα κατάλληλα χαρακτηριστικά ώστε να αντεπεξέρχονται την καταπόνηση εξαιρετικά υψηλών θερμοκρασιών. Στα είδη

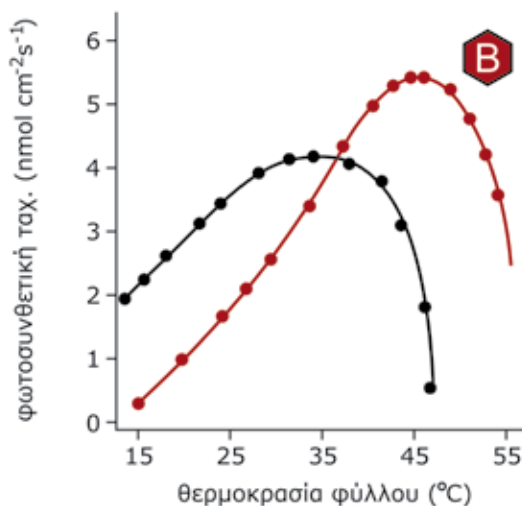
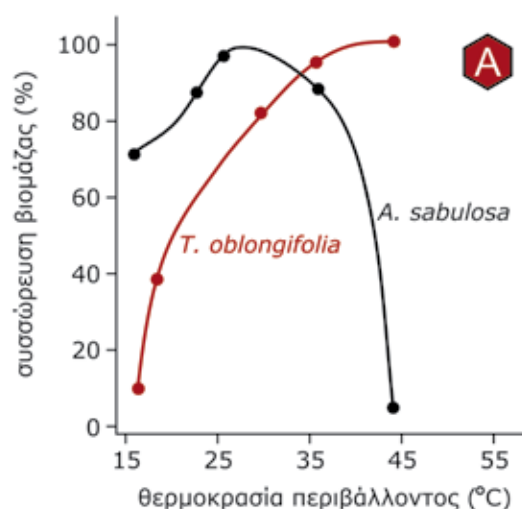
αυτά περιλαμβάνονται ο θάμνος *Tidestromia oblongifolia* (εικόνα 4.10), κάκτοι και μέλη της οικογένειας Amaryllidaceae (π.χ. *Agave* sp.). Τα φυτά αυτά αντέχουν σε θερμοκρασίες οι οποίες υπερβαίνουν τους 60 °C, ενώ σε βραχυχρόνια έκθεση αντέχουν σε θερμοκρασίες οι οποίες υπερβαίνουν τους 70 °C.



Εικόνα 4.9. Σύνοψη των επιπτώσεων των χαμηλών θερμοκρασιών στους φυτικούς ιστούς και των αντιδράσεων που έχουν ως στόχο την επιβίωση των κυττάρων στις αντίξοες συνθήκες.

Φυτά τα οποία αναπτύσσονται σε ξηροθερμικά περιβάλλοντα εκτίθενται συνήθως σε υψηλές θερμοκρασίες, οι οποίες συνοδεύονται από υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας, περιορισμένη παροχή νερού και έντονες διαπνευστικές απώλειες. Στις περισσότερες περιπτώσεις η διάκριση των επιπτώσεων κάθε επί μέρους παράγοντα καθίσταται εξαιρετικά δυσχερής, φαίνεται ωστόσο ότι η θερμοκρασία αποτελεί τον κρίσιμότερο παράγοντα καταπόνησης. Η επικράτηση υψηλών θερμοκρασιών, ακόμη και για ένα σύντομο χρονικό διάστημα αποτελεί μια μόνιμη απειλή για τα καλλιεργούμενα φυτά. Οι υψηλές θερμοκρασίες έχουν καταστροφικά αποτελέσματα κυρίως κατά το στάδιο της αναπαραγωγής, διότι πόροι οι οποίοι προορίζονταν π.χ. για το γέμισμα του καρπού, κατευθύνονται αναγκαστικά προς την αντιμετώπιση της καταπόνησης, συνεπώς παρατηρείται πτώση ή ακόμη και πλήρης καταστροφή της παραγωγής. Εκτός αυτού τα μεριστώματα είναι περισσότερο ευαίσθητα σε ακραίες θερμοκρασίες έναντι των άλλων ιστών. Ακόμη και σύντομη έκθεση σε

Εικόνα 4.10. Διαφορές μεταξύ φυσιολογικών χαρακτηριστικών φυτών τα οποία έχουν προσαρμοστεί σε περιβάλλοντα με διαφορετική θερμοκρασία. Ο θάμνος *Tidestromia oblongifolia* αποικεί θερμές ερημικές περιοχές, ενώ το *Atriplex sabulosa* ψυχρές παραθαλάσσιες περιοχές των Η.Π.Α. **A.** Η συσσώρευση βιομάζας των δύο φυτών εν σχέσει με τη θερμοκρασία περιβάλλοντος. **B.** Η φωτοσυνθετική δραστηριότητα σε διαφορετικές θερμοκρασίες περιβάλλοντος. Το *A. sabulosa* αναπτύχθηκε σε θερμοπερίοδο 25/15 °C, ενώ το *T. oblongifolia* σε 45/32 °C. Bjorkman, 1975



Πίνακας 4.5. Θανατηφόρες υψηλές θερμοκρασίες για ορισμένους φυτικούς ιστούς καλλιεργούμενων ή μη φυτών. Hanson 1990, Larcher 2000*

φυτικό είδος	ιστός ή όργανο	θανατηφόρος θερμοκρασία (°C)	χρόνος έκθεσης (min)
<i>καλλιεργούμενα</i>			
<i>Zea mays</i>	φύλλα	49-51	10
<i>Solanum tuberosum</i>	φύλλα	42,5	60
<i>Hordeum vulgare</i>	ένυδρος καρπός	65	8
<i>Triticum sp.</i>	αφυδατωμένος καρπός	90,8	8
<i>Vitis vinifera</i>	ώριμη ράγα	63	
<i>Medicago sativa</i>	σπέρματα	120	30
<i>Lycopersion esculentum</i>	καρπός	45	
<i>Malus domestica</i>	καρπός	49-52	
<i>Olea europaea*</i>	φύλλα	57	30
<i>διάφορα αντιπροσωπευτικά είδη</i>			
Κωνοφόρα	αρτίβλαστα	54-55	5
Δενδρώδη είδη	κύτταρα φλοιώδους παρεγχύματος	57-59	30
<i>Opuntia</i> (κάκτος)	βλαστός	>65	
<i>Iris sp.</i>	βλαστός	55	
<i>αείφυλλα σκληρόφυλλα</i>			
<i>Quercus ilex*</i>	φύλλα	55	30
<i>Pistacia lentiscus*</i>	φύλλα	56	30

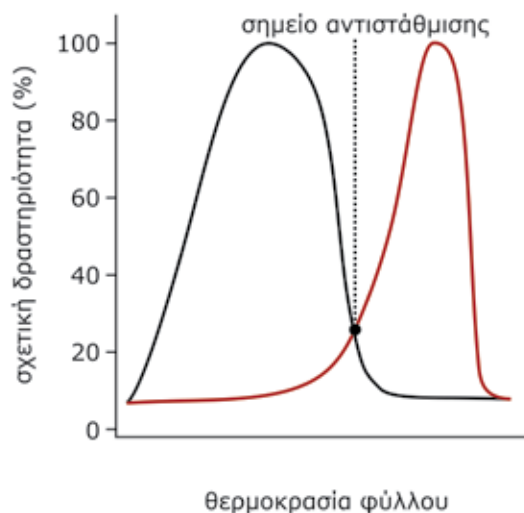
υψηλές θερμοκρασίες μπορεί να επιφέρει ζημιές σε ευαίσθητα όργανα ή ιστούς, όπως αποβολή ανθοφόρων οφθαλμών και ανθέων ή ανωμαλίες στην ανάπτυξη των γυρεόκοκκων και των ανθήρων. Η καταπόνηση λόγω υψηλών θερμοκρασιών αποτελεί επίσης ένα συνήθη κίνδυνο και για τα φυτά τα οποία αναπτύσσονται σε θερμοκήπια, λόγω της απουσίας ρευμάτων αέρα αλλά και της ύπαρξης υψηλής σχετικής υγρασίας. Οι συνθήκες αυτές δεν ευνοούν την απαγωγή της θερμότητας των φυτικών οργάνων και τη διατήρηση της θερμοκρασίας τους σε ανεκτά επίπεδα.

Για ένα μεγάλο χρονικό διάστημα στο παρελθόν ήταν αποδεκτό ότι το ανώτατο όριο αντοχής υψηλών θερμοκρασιών των περισσότερων φυτών καθορίζεται από τη μη αντιστρεπτή μετουσίωση ενζυμικών μορίων. Η σύγχρονη άποψη θεωρεί ότι η ζημιογόνος επίδραση των υψηλών θερμοκρασιών εστιάζεται κυρίως στις ιδιότητες των μεμβρανών. Η αυξημένη ρευστότητα των μεμβρανών στις υψηλές θερμοκρασίες συνοδεύεται και από πολυάριθμες παρενέργειες, όπως διαρροή ηλεκτρολυτών και αυξημένη παραγωγή ROS. Μία σημαντική διαφορά στη σύσταση των μεμβρανών μεταξύ θερμοφίλων και μεσόφιλων φυτών είναι η υψηλότερη αναλογία σε κορεσμένα λιπαρά οξέα των μεμβρανών της πρώτης κατηγορίας (βλ. και Πίνακα 4.4). Η ρευστότητα των μεμβρανών αυξάνεται σε υψηλές θερμοκρασίες, γεγονός το οποίο δημιουργεί προβλήματα στην περατότητα και στις καταλυτικές τους ιδιότητες. Η υψηλότερη συμμετοχή κορεσμένων λιπαρών οξέων προσδίδει περιορισμένη ρευστότητα η οποία διατηρεί ισχυρότερες τις υδροφοβικές αλληλεπιδράσεις των μορίων τα οποία απαρτίζουν τη μεμβράνη και ως εκ τούτου η δομή εμφανίζεται σταθερότερη σε υψηλές θερμοκρασίες. Ο εγκλιματισμός της πικροδάφνης (*Nerium oleander*) σε υψηλές θερμοκρασίες, έχει ως αποτέλεσμα να αυξάνεται η συμμετοχή λιπιδίων με υψηλότερο βαθμό κορεσμού στις μεμβράνες.

Σε επίπεδο λειτουργιών, ένα από τα πλέον ευαίσθητα σημεία -στόχοι θεωρούνται οι μεμβράνες των θυλακοειδών των χλωροπλαστών. Η λειτουργία του φωτοσυστήματος II εμφανίζεται ιδιαίτερα ευαίσθητη έναντι των υψηλών θερμοκρασιών. Το σύμπλοκο το οποίο είναι υπεύθυνο για τη φωτόλυση του νερού και την παραγωγή οξυγόνου αποδραστηριοποιείται σε υψηλές θερμοκρασίες με αποτέλεσμα τη διακοπή της ροής ηλεκτρονίων προς το φωτοσύνστημα I. Η υψηλή θερμοκρασία προκαλεί επίσης επαναδιευθετήσεις των συμπλόκων μεταξύ των φωτοσυνθετικών χρωστικών και

των πρωτεϊνών οι οποίες προκαλούν δυσλειτουργίες στη ροή των ηλεκτρονίων και τη φωτοφωσφορλίωση.

Η άνοδος της θερμοκρασίας επηρεάζει τόσο τη φωτοσύνθεση, όσο και την αναπνοή, ωστόσο η αναπνοή παρεμποδίζεται σε σαφώς υψηλότερες θερμοκρασίες εν συγκρίσει με τη φωτοσύνθεση (εικόνα 4.11). Το γεγονός έχει ως αποτέλεσμα αυξανόμενης της θερμοκρασίας να ανατρέπεται το ισοζύγιο της ταχύτητας αφομοίωσης του CO₂ (μέσω της φωτοσύνθεσης) και της ταχύτητας έκλυσης CO₂ (μέσω της αναπνοής), σταδιακά εις βάρος της πρώτης. Σε μια ορισμένη θερμοκρασία οι ταχύτητες αφομοίωσης και έκλυσης CO₂ μέσω των δύο λειτουργιών εξισώνονται, οπότε επέρχεται το **σημείο αντιστάθμισης της θερμοκρασίας**. Αυξανόμενης περαιτέρω της θερμοκρασίας επικρατεί η έκλυση CO₂.



Εικόνα 4.11. Οι αντιπροσωπευτικές τάσεις εξάρτησης της φωτοσυνθετικής και αναπνευστικής δραστηριότητας από τη θερμοκρασία.

4.8. Η επικράτηση υψηλών θερμοκρασιών στο περιβάλλον αντιμετωπίζεται μέσω τριών στρατηγικών από πλευράς φυτικών οργανισμών

4.8.1. Διαφυγή

Τη στρατηγική αυτοί ακολουθούν είτε ψυχρόφιλα είδη τα οποία δεν εξαπλώνονται σε θερμές κλιματικές ζώνες, είτε φυτά τα οποία κατά τη διάρ-

κεια της δυσμενούς θερμής περιόδου απαντώνται σε ληθαργικές μορφές.

4.8.2. Αποφυγή

Ένα από τα σημαντικότερα προβλήματα το οποίο καλούνται να αντιμετωπίσουν τα φυτά τα οποία αποικίζουν θερμά περιβάλλοντα είναι η άνοδος της θερμοκρασίας των υπεργείων οργάνων τους κατά τουλάχιστον 5°C σε σχέση με εκείνη του περιβάλλοντος, λόγω της υψηλής έντασης της ακτινοβολίας και της υψηλής θερμοκρασίας. Ορισμένα μορφολογικά-ανατομικά χαρακτηριστικά συμβάλλουν στην αποφυγή της υπερθέρμανσης:

- A. Κάθετος προσανατολισμός του φύλλου.
- B. Συστροφή των φύλλων.
- Γ. Ύπαρξη ανακλαστικών επιφανειών, (τρίχωμα, βλ. **εικόνες 4.7 και 4.15**, κατάλληλη διευ-

θέτηση επιεφυμενιδικών κηρών).

Δ. Περιορισμένου μεγέθους φύλλα, τα οποία συνήθως φέρουν έντονες εγκοπώσεις (ελαχιστοποιείται το πάχος του οριακού στρώματος- μειστοποιούνται οι θερμικές απώλειες).

Ε. Διμορφισμός των φύλλων. Η μορφολογία του φύλλου είναι διαφορετική στη διάρκεια της θερμής και ψυχρής περιόδου.

Τα χαρακτηριστικά αυτά βοηθούν επίσης και στον περιορισμό των διαπνευστικών απωλειών, οι οποίες ωστόσο υπό κανονικές συνθήκες έχουν σημαντική συμβολή στην απαγωγή της θερμότητας.

4.8.3. Ανθεκτικότητα

Όπως και στην περίπτωση των ακραίων χαμηλών θερμοκρασιών, η ανθεκτικότητα έναντι των υψηλών θερμοκρασιών αυξάνεται θεαματικά εάν προηγηθεί κατάλληλος εγκλιματισμός των φυτών. Φυτά τα οποία έχουν εγκλιματιστεί σε περιβάλλον υψηλών (αλλά όχι θανατηφόρων) θερμοκρασιών για ένα περιορισμένο χρονικό διάστημα λεπτών ή ωρών, είναι ικανά στη συνέχεια να επιβιώσουν σε θερμοκρασίες οι οποίες σε κανονικές συνθήκες θα ήταν θανατηφόρες, αποκτούν δηλ. **επίκτητη θερμοανθεκτικότητα** (εγκλιματισμός αντίστοιχος της σκληραγωγησης). Η επίκτητη θερμοανθεκτικότητα συνδέεται με την ενεργοποίηση ορισμένων μηχανισμών προστασίας στους οποίους εμπλέκονται οι HSPs (βλ. παρακάτω), το ABA, το σαλικυλικό οξύ και αντιοξειδωτικές ενώσεις. Με

τον εγκλιματισμό των φυτών σε ακραίες υψηλές θερμοκρασίες πιστεύεται επίσης ότι συνδέεται και η έκλυση στο αέριο περιβάλλον σημαντικών ποσοτήτων αερίου ισοπρενίου (βλ. **ενότητα 12.3.2**). Υπολογίζεται ότι οι απώλειες άνθρακα μέσω της σύνθεσης και απελευθέρωσης ισοπρενίου στο αέριο περιβάλλον ανέρχονται στους 5×10^8 μετρικούς τόνους ετησίως. Η παραγωγή του δευτερογενούς αυτού μεταβολίτη (ο οποίος συμπεριλαμβάνεται στα VOCs, βλ. **ενότητα 10.1**) επάγεται από την ύπαρξη φωτισμού ενώ η συνθετάση του ισοπρενίου εντοπίζεται στους χλωροπλάστες. Το ισοπρένιο πιθανόν προστατεύει το PSII από οξειδωτική καταπόνηση διότι έχει τη δυνατότητα να σχηματίζει ομοιοπολικούς δεσμούς με ορισμένες ROS.

Η αντίληψη ενός **θερμικού σοκ** από τα φυτικά κύτταρα έχει ως αποτέλεσμα την είσοδο ιόντων Ca^{2+} στο εσωτερικό των κυττάρων που με τη σειρά της προκαλεί την ενεργοποίηση των μηχανισμών διαβίβασης σήματος (εικόνα 4.4). Στο μηχανισμό αυτό παίρνουν μέρος η καλμοντουλίνη (βλ. ενότητα 7.4) και μια μιτωτική κινάση (Heat Activated Mitogen Kinase, HAMK). Σημαντικά ενδιάμεσα σήματα αποτελούν επίσης το H_2O_2 και το NO (βλ. ενότητα 4.2). Η διαβίβαση σήματος προκαλεί την ενεργοποίηση του μεταγραφικού παράγοντα HSF (heat shock transcription factor) που παίζει καθοριστικό ρόλο στην έκφραση των γονιδίων τα οποία κωδικοποιούν θερμοεπαγόμενες πρωτεΐνες. Ο παράγοντας αυτός αναγνωρίζει το ρυθμιστικό στοιχείο HSE (heat shock element) του DNA το οποίο περιλαμβάνει συντηρημένες ακολουθίες. Σε κανονικές συνθήκες ο HSF υπάρχει στα κύτταρα υπό τη μορφή μονομερούς πρωτεΐνης η οποία δεν έχει την ικανότητα σύνδεσης με το DNA. Ωστόσο σε συνθήκες υψηλής θερμοκρασίας συναρμολογείται η τριμερής μορφή του HSF ο οποίος έχει την ικανότητα σύνδεσης με το υπεύθυνο ρυθμιστικό στοιχείο. Η επαγωγή των γονιδίων επιφέρει τη *de novo* σύνθεση ορισμένων πρωτεϊνών (κυρίως κατά το στάδιο του εγκλιματισμού), οι οποίες φαίνεται ότι παρέχουν την αναγκαία προστασία σε ζωτικούς μηχανισμούς των κυττάρων και σχετίζονται με την εκδήλωση ανθεκτικότητας. Στους περισσότερους φυτικούς οργανισμούς (αλλά και σε όλο το φάσμα των οργανισμών, από βακτήρια έως τον άνθρωπο) η έκθεση για σύντομο συνήθως χρονικό διάστημα σε θερμοκρασίες οι οποίες υπερβαίνουν το βέλτιστο, επιφέρει παρεμπόδιση της σύνθεσης των περισσότερων πρωτεϊνικών μορίων, επάγει ωστόσο τη σύνθεση μιας οικογένειας πρωτεϊνών, γνωστών ως **θερμοεπαγόμενες πρωτεΐνες ή πρωτεΐνες θερμικού σοκ (Heat Shock Proteins, HSP)**. Οι πρωτεΐνες αυτές παρουσιάζουν σημαντικές ομοιότητες ανεξάρτητα από το φυτικό είδος στο οποίο συντίθενται, ενώ η λειτουργία τους συνδέεται άμεσα με την ικανότητα επιβίωσης σε υψηλές θερμοκρασίες. Το χρονικό διάστημα έκθεσης κυμαίνεται μεταξύ των 15 min και λίγων ωρών σε θερμοκρασίες υψηλότερες κατά 5 έως 15°C από την κανο-

νική θερμοκρασία ανάπτυξης. Σε ιστούς οι οποίοι δεν βρίσκονται υπό συνθήκες καταπόνησης οι θερμοεπαγόμενες πρωτεΐνες δεν ανιχνεύονται ή ανιχνεύονται σε ίχνη.

Η σύνθεσή τους είναι ταχεία, ενώ τα υπεύθυνα mRNAs μπορεί να κάνουν την εμφάνισή τους μέσα σε 3 έως 5 min και οι HSPs μέσα σε 30 min από την εφαρμογή του θερμικού σοκ. Οι πρωτεΐνες αυτές παύουν να συντίθενται μέσα σε λίγες ώρες από την επαναφορά των φυτών σε κανονικές θερμοκρασίες. Η ταχύτητα με την οποία παράγονται αποτελεί ένδειξη ότι οι HSP διαδραματίζουν κρίσιμο ρόλο στην προστασία των κυττάρων έναντι της αιφνίδιας αύξησης της θερμοκρασίας. Οι περισσότερες HSPs συμπεριφέρονται ως συνοδές πρωτεΐνες και ο λειτουργικός τους ρόλος αφορά τη σταθεροποίηση ευαίσθητων πρωτεϊνών ή πρωτεϊνικών συμπλόκων, την αναδίπλωση ή χαλάρωση πολυπεπτιδίων, την προστασία πρωτεϊνών από τη θερμική καταπόνηση, αλλά και τη μεταφορά πρωτεϊνικών μορίων σε ένα συγκεκριμένο υποκυτταρικό διαμέρισμα ή τη διάθεσή τους για αποικοδόμηση (πίνακας 4.6). Οι περισσότερες HSPs παρουσιάζουν χαρακτηριστική ομοιότητα μεταξύ όλων των οργανισμών.

Με βάση το μοριακό τους βάρος, οι θερμοεπαγόμενες πρωτεΐνες διακρίνονται σε πέντε κατηγορίες (πίνακας 4.6): Την *HSP 100*, την *HSP 90*, την *HSP 70*, την *HSP 60* και την *ετερογενή ομάδα* η οποία περιλαμβάνει πρωτεΐνες με M.B. μεταξύ των 17 και 28 kDa. Ιδιαίτερο ενδιαφέρον παρουσιάζει η ετερογενής ομάδα των HSPs (εικόνες 4.12 και 4.13), η οποία στους φυτικούς οργανισμούς εμφανίζει πολυάριθμα μέλη. Το C-άκρο όλων των πρωτεϊνών αυτών φέρει ένα συντηρημένο τμήμα 90 αμινοξέων που παρουσιάζει ομολογία με τον τύπο των α-κρυσταλλινών, των πρωτεϊνών οι οποίες συμμετέχουν στην κατασκευή του φακού των οφθαλμών των σπονδυλωτών (εικόνα 4.12). Όλες οι HSPs της ομάδας αυτής κωδικοποιούνται από έξι οικογένειες γονιδίων του πυρήνα και κατατάσσονται σε έξι αντίστοιχες κλάσεις, εκ των οποίων οι τρεις (CI, CII, CIII) εντοπίζονται στο κυτταρόπλασμα ή στο πυρήνα και οι άλλες τρεις σε πλαστίδια, μιτοχόνδρια και ενδοπλασματικό δί-

Σημείο αντιστάθμισης της θερμοκρασίας: Η θερμοκρασία στην οποία η ταχύτητα αφομοίωσης CO_2 αντισταθμίζεται από την ταχύτητα έκλυσης CO_2 , οπότε η καθαρή ανταλλαγή αερίων μηδενίζεται.

Επικτήτη θερμοανθεκτικότητα: Η απόκτηση ανθεκτικότητας έναντι των υψηλών θερμοκρασιών μέσω κατάλληλου εγκλιματισμού.

Θερμικό σοκ: Η αιφνίδια αύξηση της θερμοκρασίας στο περιβάλλον ανάπτυξης ενός φυτού.

Θερμοεπαγόμενες πρωτεΐνες ή πρωτεΐνες θερμικού σοκ (heat shock proteins, HSP): Οικογένεια πρωτεϊνών της οποίας η σύνθεση επάγεται σε συνθήκες θερμικού σοκ.



κτυο. Η ικανότητα των πρωτεϊνών αυτών να συναθροίζονται και να σχηματίζουν σωματίδια θερμικού σοκ (Heat Shock Granules, HSGs) και η διάλυσή τους αποτελεί προϋπόθεση για την επιβίωση των φυτικών κυττάρων σε συνθήκες συνεχούς θερμικής καταπόνησης.

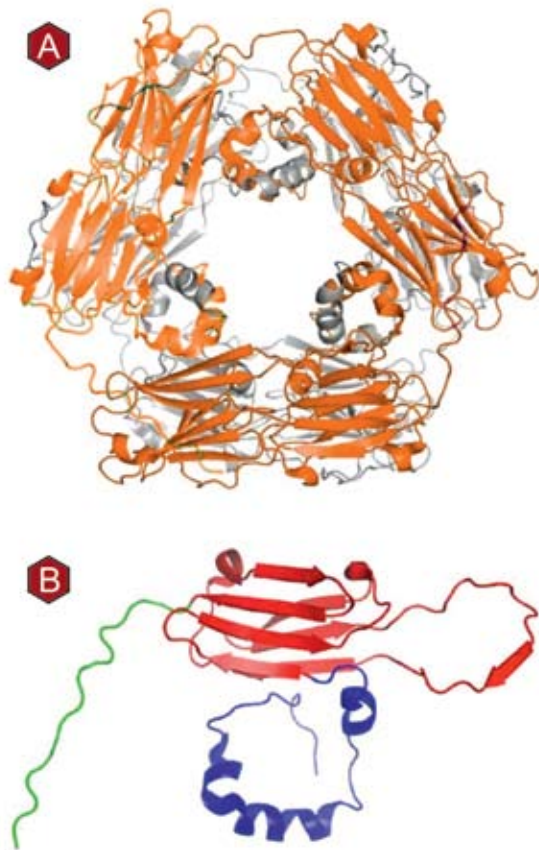
Εκτός των HSPs, σε συνθήκες θερμικού σοκ επάγεται και η σύνθεση και άλλων γνωστών πρωτεϊνών που παίρνουν μέρος σε μηχανισμούς προστασίας. Μεταξύ των πρωτεϊνών αυτών περιλαμβάνονται μέλη της οικογένειας των μεταγραφικών παραγόντων DREB2 (βλ. ενότητες 2.6 και 4.6.5.), η ουμπικουΐνη (της οποίας ο ρόλος αφορά τη σήμανση πρωτεϊνικών μορίων τα οποία θα υποστούν πρωτεολυτική αποδόμηση, βλ. επίσης ενότητα 2.6), εκτασίνες (βλ. ενότητα 2.3.3),

ένζυμα του μεταβολισμού των ολιγοσακχαριτών (οι ολιγοσακχαρίτες όπως η ραφινόζη πιθανόν παίζουν το ρόλο συμβατών οσμωλυτών) και ένζυμα του αντιοξειδωτικού μεταβολισμού, όπως η δεσμουτάση του υπεροξειδίου (πίνακας 4.6).

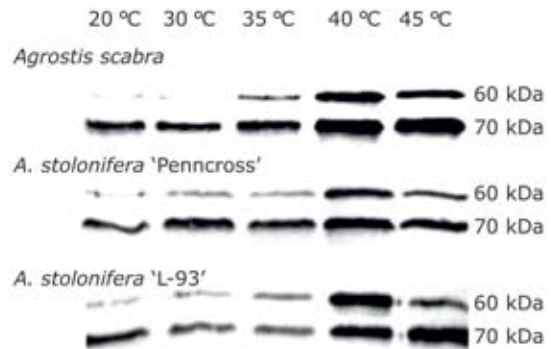
Φαίνεται λοιπόν ότι οι δραματικές αλλαγές στην ποιοτική σύσταση των πρωτεϊνών σε συνθήκες θερμικού σοκ αντικατοπτρίζουν τις ανάγκες επαναδιευθέτησης του μεταβολισμού και διατήρησης της ομοιόστασης των κυττάρων. Εξασφαλίζεται η προστασία των πρωτεϊνικών μορίων και ενισχύονται οι μηχανισμοί προστασίας, ενώ ταυτόχρονα τα αυξημένα επίπεδα ουμπικουΐνης και πρωτεασών αντιπροσωπεύουν την ανάγκη αποδόμησης πρωτεϊνικών μορίων τα οποία έχουν υποστεί βλάβη λόγω της υψηλής θερμοκρασίας ή δεν ανταποκρίνονται στις νέες συνθήκες.

Πίνακας 4.6. Κατηγορίες θερμοεπαγόμενων πρωτεϊνών και πιθανή λειτουργία τους. Ο αριθμός τους και το μοριακό τους βάρος εξαρτάται από το είδος του φυτού.

είδος πρωτεΐνης	πιθανή λειτουργία	μοριακός μηχανισμός
HSPs		
HSP 100	Συνοδές πρωτεΐνες: επαναδιαλύουν συσσωματώματα πρωτεϊνών σε συνεργασία με τις HSPs70.	Ομοίως με τις HSPs90.
HSP 90	Συνοδές πρωτεΐνες: Διευκολύνουν την αναδίπλωση πολυπεπτιδικών αλυσίδων σε συνεργασία με τις HSPs70. Παίρνουν επίσης μέρος στη διαβίβαση σήματος και στη μεταφορά πρωτεϊνών.	Αποτελούνται από μια N-τελική δομική περιοχή με δράση ΑΤΡάσης, μια μεσαία η οποία προσδέεται σε πρωτεΐνες και μια C-τελική περιοχή υπεύθυνη για το διμερισμό του μορίου. Η υδρόλυση ΑΤΡ επιτρέπει την πρόσδεση του μορίου σε πρωτεΐνες που εμπλέκονται σε μηχανισμούς διαβίβασης σήματος ή σε μεταγραφικούς παράγοντες.
HSP 70	Συνοδές πρωτεΐνες: Διευκολύνουν την αναδίπλωση πολυπεπτιδικών αλυσίδων. Αποτρέπουν τη δημιουργία πρωτεϊνικών συσσωματωμάτων. Παίρνουν επίσης μέρος στη διαβίβαση σήματος.	Αποτελούνται από μια N-τελική δομική περιοχή με δράση ΑΤΡάσης και μια C-τελική περιοχή υπεύθυνη για την πρόσδεση σε άλλες πρωτεΐνες. Η υδρόλυση ΑΤΡ επιτρέπει την πρόσδεση του μορίου σε άλλες πρωτεΐνες.
HSP 60	Συνοδές πρωτεΐνες: Παίρνουν μέρος σε αντιδράσεις συναρμολόγησης ή αποσυναρμολόγησης υπομονάδων ενζύμων ή πολυενζυμικών συμπλόκων και διευκολύνουν τις πρωτεΐνες που μόλις έχουν συντεθεί να πάρουν την τελική μορφή τους.	Ομοίως με τις HSPs70.
LMW HSP (17-28 kDa)	Συνοδές πρωτεΐνες: Αποτρέπουν τη δημιουργία πρωτεϊνικών συσσωματωμάτων σε συνεργασία με άλλες HSPs, προστατεύουν τις μεμβράνες και τη φωτοσυνθετική συσκευή.	Αποτελούνται από N-τελική δομική περιοχή, μια συντηρημένη δομική περιοχή του τύπου της α-κρυσταλλίνης και μια βραχεία τελική C-δομική περιοχή. Δεν έχουν δράση ΑΤΡάσης. Συγκροτούν μεγάλα συγκροτήματα ομο-ολιγομερών τα οποία προσδέονται σε άλλες πρωτεΐνες.
άλλες πρωτεΐνες		
Ουμπικουΐνη	Αναλαμβάνει την επισήμανση πρωτεϊνικών μορίων τα οποία πρόκειται να αποδομηθούν.	
Εκτασίνες	Συμμετέχουν στο μηχανισμό διάτασης των κυτταρικών τοιχωμάτων.	
Ένζυμα του μεταβολισμού ολιγοσακχαριτών	Συμμετέχουν στη βιοσύνθεση ολιγοσακχαριτών που συμπεριφέρονται ως ωσμολύτες	
Ένζυμα του αντιοξειδωτικού μεταβολισμού (θειορεδοξίνη, δεσμουτάση του υπεροξειδίου, υπεροξειδάσες)	Εξουδετέρωση ROS.	
Μέλη της οικογένειας LEA, αφυδατάσες	Προστασία πρωτεϊνικών μορίων από αφυδάτωση.	



Εικόνα 4.12. **A.** Η κρυσταλλική δομή της HSP 16.9 του σιταριού. Πρόκειται για μία ομο-δωδεκαμερή πρωτεΐνη στην οποία τα 12 μονομερή σχηματίζουν δύο στοιβάδες με τη μορφή δίσκων (τα μονομερή του κατώτερου επιπέδου φαίνονται γκρι, ενώ αυτά του πρώτου επιπέδου πορτοκαλί). **B.** Η δομή ενός μονομερούς. Με διαφορετικά χρώματα υποδεικνύονται το N-τελικό άκρο (μπλε), η περιοχή της α-κρυσταλλίνης (κόκκινο) και το C-τελικό άκρο (πράσινο). Xu Y, Zhan C, Huang B. 2011. Heat shock proteins in association with heat tolerance in grasses. *International Journal of Proteomics* (2011): 1-11.



Εικόνα 4.13. Ανίχνευση των HSP60 και HSP70 με ηλεκτροφόρηση και ανοσοεντοπισμό μετά από τρεις ημέρες παραμονής στις αντίστοιχες θερμοκρασίες φυτών *Agrostis scabra* (θερμόφιλο) και *Agrostis stolonifera* (μεσόφιλο). Σε κάθε περίπτωση εφαρμόστηκε ίδια ποσότητα πρωτεΐνης. Στην περιοχή των 40°C παρατηρείται αυξημένη παρουσία των δύο πρωτεϊνών, με περισσότερο έντονη παρουσία στο θερμόφιλο είδος. Xu Y. and Huang B. 2008. Differential protein expression for geothermal *Agrostis scabra* and turf-type *Agrostis stolonifera* differing in heat tolerance. *Environmental and Experimental Botany* 64: 58-64

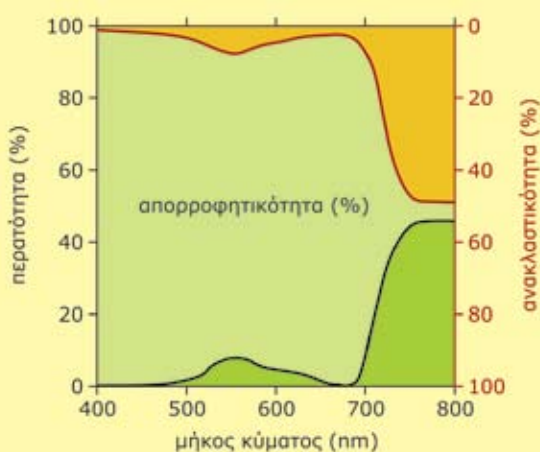
Ένθετο 4.1. Οι οπτικές ιδιότητες των φύλλων επηρεάζουν την κατανομή της ακτινοβολίας στο εσωτερικό τους και το θερμικό τους ισοζύγιο

Η διάδοση της φωτεινής ακτινοβολίας μέσα σε ένα φύλλο δεν είναι ένα απλό φαινόμενο. Συνήθως η κατασκευή των φύλλων ευνοεί οπτικά φαινόμενα όπως σκεδασμός, εστίαση, απορρόφηση κλπ., με τελικό αποτέλεσμα τα φύλλα να δρουν ως 'φωτοπαγίδες'.

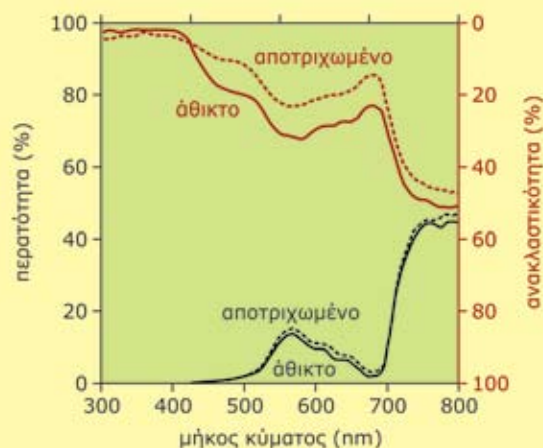
Στις περισσότερες περιπτώσεις η αρχιτεκτονική ενός φύλλου είναι προσαρμοσμένη έτσι ώστε να ευνοεί την επιβίωση του φυτού στις συνθήκες περιβάλλοντος στο οποίο εξαπλώνεται. Είναι φανερό ότι η απόδοση του φωτοσυνθετικού μηχανισμού ενός φύλλου έχει άμεση σχέση και με την αρχιτεκτονική του. Όταν ένα φύλλο φωτίζεται από τη μια μόνον επιφάνειά του, δημιουργούνται κλιμακώσεις φωτονικής ροής στο εσωτερικό του, λόγω της σταδιακής απορρόφησης των φωτονίων από τα αλληπάλληλα στρώματα των χλωροπλαστών. Εξάλλου από τα φάσματα απορρόφησης των φωτοσυνθετικών χρωστικών, αλλά και τα φάσματα δράσης της φωτοσύνθεσης, προκύπτει ότι οι περιοχές του ορατού τμήματος της ακτινοβολίας που χρησιμοποιούνται από τη φωτο-

σύνθεση είναι η 'μπλε' και η 'κόκκινη', ενώ η 'πράσινη' περιοχή χαρακτηρίζεται ως σχετικά αναποτελεσματική. Αυτό σημαίνει ότι τα κατώτερα στρώματα των κυττάρων του χλωροφυλλούχου παρεγγύματος δέχονται φωτεινή ακτινοβολία όχι μόνο χαμηλότερης φωτονικής ροής λόγω απορρόφησης των υπερκειμένων κυττάρων, αλλά και εμπλουτισμένη σε φωτόνια της 'πράσινης' περιοχής. Ως αποτέλεσμα, η φωτεινή ακτινοβολία η οποία εξέρχεται του φύλλου χωρίς να απορροφηθεί (επομένως και το περιβάλλον σκιάς) παρουσιάζεται εμπλουτισμένη σε φωτόνια μη αποδοτικών περιοχών του φάσματος. Ποσοτική περιγραφή των φαινομένων αυτών δίδεται με την καταγραφή των αδρών οπτικών ιδιοτήτων των φύλλων σε ειδικά φασματοφωτόμετρα (εικόνες 4.14 και 4.15).

Θα πρέπει στο σημείο αυτό να τονιστεί ότι οι οπτικές ιδιότητες των φύλλων και κυρίως η παράμετρος της ανακλαστικότητας, επηρεάζουν το θερμικό ισοζύγιο του ελάσματος (βλ. ενότητα 2.5.1.2) και ως εκ τούτου και τη θερμοκρασία του σε συνθήκες περιβάλλοντος. Σημαντικό ρόλο παίζει η ανακλαστικότητα στην περιοχή του υπέρυθρου, αφού η ακτινοβολία αυτή, εφόσον απορροφηθεί, μετατρέπεται ουσιαστικά σε θερμότητα (βλ. ενότητα 5.1).



Εικόνα 4.14. Οι αδρές οπτικές ιδιότητες ενός τυπικού πράσινου φύλλου (*Phaseolus* sp.). Οι μετρήσεις έχουν ληφθεί σε φασματοφωτόμετρο που διαθέτει σφαίρα ολοκλήρωσης. Στο διάγραμμα παρουσιάζεται η % ανάκλαση (R) και η % περατότητα (T) σε διαφορετικά μήκη κύματος. Η % απορρόφηση (ονομάζεται απορροφητικότητα, A και είναι διαφορετική από την απορρόφηση, O.D.), υπολογίζεται από τον τύπο $A+R+T=100$. Είναι αξιοσημείωτο ότι ένα πολύ μικρό μέρος της ακτινοβολίας άνω των 700 nm (IR) απορροφάται.



Εικόνα 4.15. Οι αδρές οπτικές ιδιότητες της αποαξονικής (κάτω) επιφάνειας άθικτων (συνεχείς γραμμές) και αποτριχωμένων (διακεκομμένες γραμμές) φύλλων αριάς (*Quercus ilex*). Η αφαίρεση του τριχώματος προκαλεί σημαντική μείωση της ανακλαστικότητας της επιφάνειας του φύλλου στην ορατή κυρίως περιοχή του φάσματος. Γ. Μανέτας και Γ. Καραμπουρνιώτης, αδημοσίευτα αποτελέσματα

5

ΑΚΤΙΝΟΒΟΛΙΑ



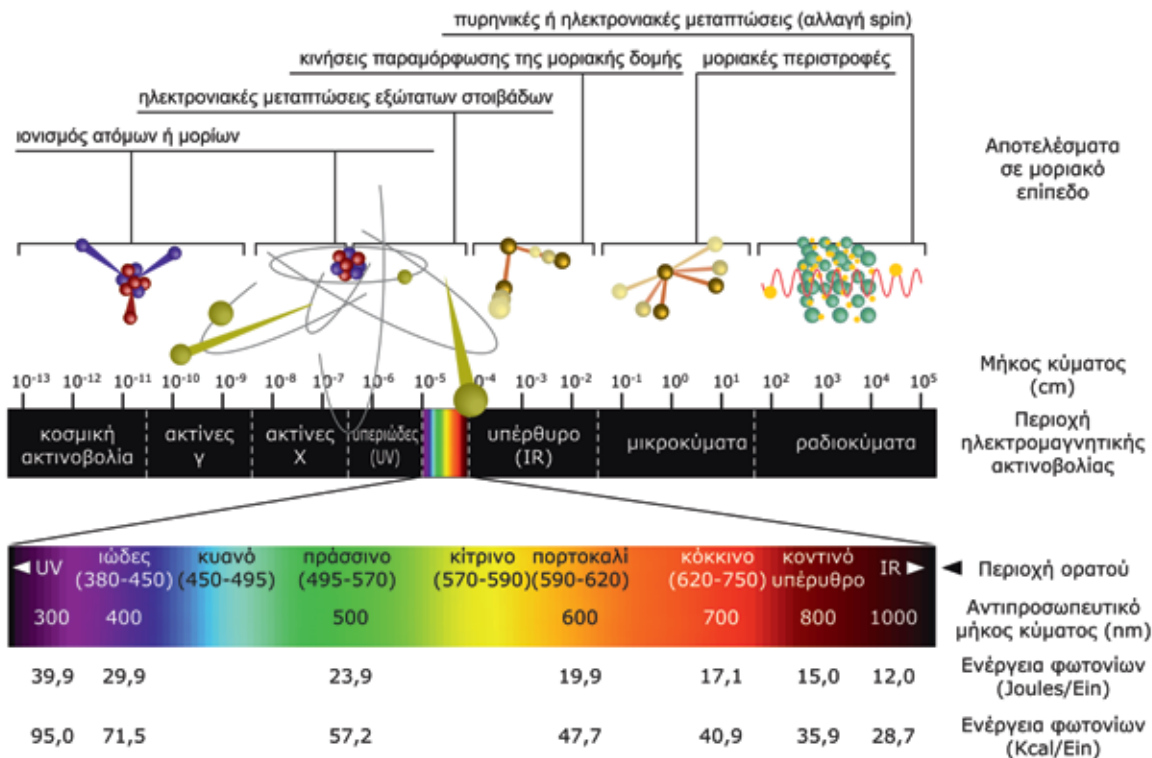
Στον υπόροφο ενός τροπικού δάσους το φωτεινό καθεστώς μεταβάλλεται συνεχώς. Ορισμένα φύλλα του πτεριδόφυτου δέχονται παροδικές ακτίνες φωτισμού πλήρους έντασης, ενώ άλλα βρίσκονται σε καθεστώς σκίασης.

5.1. Οι επίδραση της ακτινοβολίας στους φυτικούς οργανισμούς εξαρτάται από το μήκος κύματος των φωτονίων

Όπως είναι γνωστό η ηλεκτρομαγνητική ακτινοβολία την οποία εκπέμπει ο ήλιος αποτελεί την πηγή ενέργειας για τους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς και κατ' επέκταση αποτελεί τον πρωταρχικό παράγοντα διατήρησης της ζωής στον πλανήτη. Ωστόσο, κάτω από ορισμένες συνθήκες, η ακτινοβολία αυτή μπορεί να αποτελέσει και ένα σημαντικό παράγοντα καταπόνησης για τους φυτικούς οργανισμούς. Καθοριστική σημασία έχει στο σημείο αυτό τόσο η ποσότητα (ως ροή φωτονίων), όσο και η ποιότητα (ως φασματική κατανομή) της ακτινοβολίας που δέχονται τα φυτά. Η ποσότητα καθορίζει την εισροή ενέργειας προς τα φωτοχημικά κέντρα των οποίων η λειτουργία επηρεάζεται σημαντικά εάν η ενέργεια παρέχεται τόσο σε ανεπαρκή, όσο και υπερβολικά επίπεδα. Η ποιότητα της ακτινοβολίας παίζει σημαντικό ρόλο διότι το ενεργειακό περιεχόμενο των φωτονίων

καθορίζει και το είδος των χημικών αλλαγών οι οποίες μπορεί να συμβούν σε ένα συγκεκριμένο υλικό-στόχο στο οποίο προσπίπτουν αυτά. Λαμβάνοντας υπόψη τα ενεργειακά χαρακτηριστικά αλλά και τις αλλαγές που μπορούν να προκαλέσουν τα φωτόνια σε βιολογικά υλικά, μπορούμε να διακρίνουμε το ηλεκτρομαγνητικό φάσμα σε τρεις επί μέρους περιοχές (εικόνα 5.1):

A. Την περιοχή του ηλεκτρομαγνητικού φάσματος της οποίας τα φωτόνια διαθέτουν υψηλό ενεργειακό περιεχόμενο, η οποία περιλαμβάνει τις κοσμικές ακτίνες, τις ακτίνες-γ και τις ακτίνες-x. Τα φωτόνια της περιοχής αυτής συνήθως προκαλούν έντονες χημικές αλλαγές στα μόρια-στόχους. Τέτοιου είδους ακτινοβολίες χαρακτηρίζονται συνήθως και ως ιονίζουσες, γιατί προκαλούν ιονισμό των ατόμων ή μορίων-στόχων δημιουργώντας ελεύθερες ρίζες, βραχύβιες και εξαιρετικά δραστι-



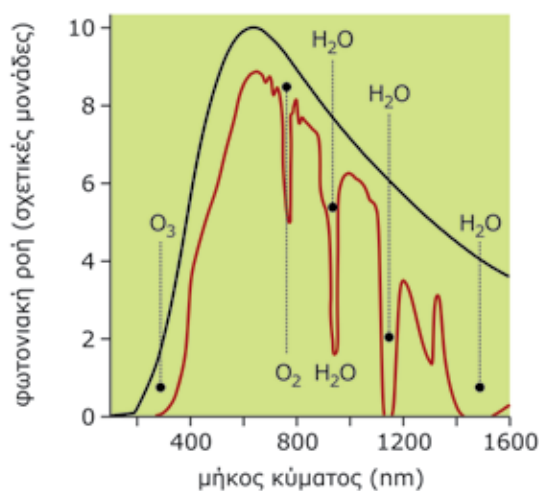
Εικόνα 5.1. Τα χαρακτηριστικά του ηλεκτρομαγνητικού φάσματος το οποίο εκπέμπει ο ήλιος. Τα όρια μεταξύ των διαφορετικών περιοχών έχουν τεθεί αυθαίρετα. Η περιοχή που επηρεάζει άμεσα ή έμμεσα τις λειτουργίες των φυτών οριοθετείται μεταξύ των 280 nm και 1000 nm. Είναι αξιοσημείωτο το γεγονός ότι το ενεργειακό περιεχόμενο ενός mol φωτονίων, ανεξάρτητα από το μήκος κύματος που διαθέτει, είναι σημαντικά υψηλότερο του ποσού της ενέργειας η οποία απαιτείται για τη σύνθεση ενός mol ATP από ADP και Pi (7.3 Kcal), κάτω από κανονικές θερμοδυναμικές συνθήκες.

κές (βλ. κεφάλαιο 8). Οι ακτινοβολίες αυτού του είδους (ακτινοβολία πυρηνικών αντιδραστήρων, συσκευών ακτίνων-χ, ραδιοϊσοτόπων) παρουσιάζουν μεταλλαξιγόνο δράση και επιφέρουν ακόμη και το θάνατο σε βιολογικά υλικά. Γι'αυτό το λόγο θεωρούνται και εξετάζονται ως παράγοντες καταπόνησης με ανθρωπογενή κυρίως προέλευση. Θα πρέπει να σημειώσουμε ότι παρόλο που δε χαρακτηρίζεται ως ιονίζουσα ακτινοβολία, η **υπεριώδης περιοχή** (Ultraviolet Radiation, UV) διαθέτει ενεργειακό περιεχόμενο ικανό να προκαλέσει έντονες χημικές αλλαγές σε ορισμένα βιομόρια και επομένως αντιμετωπίζεται επίσης ως παράγοντας καταπόνησης (βλ. ενότητα 5.9).

Β. Στο αντίθετο άκρο του ηλεκτρομαγνητικού φάσματος εκτείνεται η περιοχή ακτινοβολιών (υπέρυθρο, μικροκύματα και ραδιοκύματα), το ενεργειακό περιεχόμενο των οποίων είναι πολύ λιγότερο δραστικό. Τα φωτόνια της υπέρυθρης περιοχής προκαλούν περιορισμένες μόνον μοριακές αλλαγές, όπως δονήσεις ή κάμψεις των δεσμών ή άλλες κινήσεις παραμόρφωσης της δομής των μορίων. Η ακτινοβολία στην περιοχή των μικροκυμάτων προκαλεί μοριακές περιστροφές ενώ η ακτινοβολία στην περιοχή των ραδιοκυμάτων προκαλεί πυρηνικές ή ηλεκτρονιακές μεταπτώσεις (αλλαγή του spin) των μορίων-στόχων. Τέτοιου είδους ακτινοβολίες συνήθως επιφέρουν αύξηση της θερμοκρασίας των υλικών στα οποία προσπίπτουν μέσω αύξησης της κινητικής ενέργειας των μορίων.

Γ. Μεταξύ των δύο αυτών περιοχών του ηλεκτρομαγνητικού φάσματος, υπάρχει ένα μικρό τμήμα (εικόνα 5.1), η λεγόμενη ορατή περιοχή του φάσματος, αυτή που ονομάζεται 'φως'. Λόγω της ύπαρξης της γήινης ατμόσφαιρας, η κατανομή των φωτονίων που προσπίπτουν στην επιφάνεια της γης είναι διαφορετική αυτής των φωτονίων που προσπίπτουν στην κορυφή της ατμόσφαιρας (εικόνα 5.2). Δεδομένου ότι οι λειτουργίες των φυτών επηρεάζονται από ακτινοβολίες με μήκη κύματος από 280 ως 1000 nm, ο όρος **'φωτεινή ακτινοβολία'** για τη φασματική αυτή περιοχή

θεωρείται περισσότερο εύστοχος, αφού ο όρος 'φως' οριοθετείται από την αντίληψη και ευαισθησία του ανθρώπινου ματιού. Η ενέργεια των φωτονίων της ορατής περιοχής του φάσματος επαρκεί για να προκαλέσει μεταπτώσεις ηλεκτρονίων σε τροχιές με υψηλότερο ενεργειακό περιεχόμενο σε ορισμένα μόρια-στόχους (διέγερση μορίων). Τα διεγερμένα μόρια μπορούν με τη σειρά τους να αντιδράσουν με άλλα μόρια με τελικό αποτέλεσμα μια σταθερή χημική αλλαγή (**φωτοχημικό αποτέλεσμα**). Π.χ. η διέγερση της χλωροφύλλης *a* των φωτοχημικών κέντρων PSI και PSII, που αποτελεί το πρωταρχικό συμβάν στη φωτοσύνθεση, προκαλεί διαχωρισμό φορτίου και ροή ηλεκτρονίων με τελικό αποτέλεσμα τη σύνθεση ATP και NADPH.



Εικόνα 5.2. Κατανομή των φωτονίων της ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας σε διαφορετικά μήκη κύματος στην κορυφή της γήινης ατμόσφαιρας (μαύρη γραμμή) και στην επιφάνεια της θάλασσας (κόκκινη γραμμή). Οι χαρακτηριστικές απορροφήσεις στην υπέρυθρη περιοχή οφείλονται σε ετεροατομικά αέρια της ατμόσφαιρας, κυρίως υδρατμούς, ενώ η απορρόφηση στην υπεριώδη περιοχή οφείλεται στο στρατοσφαιρικό στρώμα του όζοντος. Ποσοτικά η κατανομή στην κορυφή της γήινης ατμόσφαιρας (κατά προσέγγιση) έχει ως εξής: 5% UV, 28% ορατή, 67% IR. Στην επιφάνεια της γης: 2% UV, 45% ορατή, 53% IR.



Φωτεινή ακτινοβολία: Η ακτινοβολία που περιλαμβάνει μήκη κύματος μεταξύ 280 και 1000 nm.
Υπεριώδης ακτινοβολία: Η ακτινοβολία που περιλαμβάνει μήκη κύματος μεταξύ 200 και 400 nm. Υποδιαιρείται σε τρεις υποπεριοχές: UV-A (320-400 nm), UV-B (280-320 nm), και UV-C (200-280 nm).
Φωτοχημικό αποτέλεσμα: Η μετατροπή της ενέργειας ακτινοβολίας σε χημικό έργο. Περιλαμβάνει την απορρόφηση φωτονίων από τις φωτοσυνθετικές χρωστικές, τη διέγερση των χρωστικών, το διαχωρισμό φορτίου και την αναγωγή ενός αποδέκτη ηλεκτρονίων.

5.2. Η υπερβολική αλλά και η ανεπαρκής παροχή ενέργειας με τη μορφή ακτινοβολίας συνιστούν παράγοντες καταπόνησης

Τα επίπεδα ακτινοβολίας κάτω από τα οποία αναπτύσσονται τα φυτά αποτελούν ένα σημαντικό παράγοντα του περιβάλλοντος, ο οποίος επηρεάζει σημαντικά την ανατομία, τη μορφολογία, τη βιοχημεία και τη φυσιολογία τους. Μάλιστα, στην ανάπτυξη των φυτών παίζουν ρόλο όχι μόνο η ένταση της προσπίπτουσας φωτεινής ακτινοβολίας αλλά και η φωτοπερίοδος, η φασματική κατανομή και η γωνία πρόσπτωσης των ακτίνων. Οι παράγοντες αυτοί μεταβάλλονται στο φυσικό περιβάλλον τόσο σε ημερήσια όσο και εποχική βάση. Το φωτεινό καθεστώς μπορεί να αναδειχθεί σε παράγοντα καταπόνησης στο φυσικό περιβάλλον, είτε με τη μορφή της 'φωτοπενίας' (π.χ. έντονη σκιά), είτε με τη μορφή της τοξικότητας (π.χ. υψηλή ένταση ορατής ή/και υπεριώδους ακτινοβολίας).

Η ύπαρξη συνθηκών χαμηλής έντασης φωτεινής ακτινοβολίας στο περιβάλλον ενός φυτού συνήθως περιγράφεται με το γενικευμένο όρο 'σκιά'.

Στο περιβάλλον αυτό (π.χ. στον υπόροφο ενός δάσους) τόσο η ποσότητα (ένταση), όσο και η ποιότητα (φασματική σύσταση) της ακτινοβολίας που δέχονται τα φυτά είναι δραματικά διαφορετικές από τις αντίστοιχες του άπλετου φωτισμού (βλ. **πίνακα 5.1**). Γενικώς, ως **φυτά σκιάς (σκιόφυτα)** αναφέρονται τα φυτά τα οποία διαθέτουν την ικανότητα προσαρμογής ή/και εγκλιματισμού σε συνθήκες χαμηλού φωτισμού, ενώ η έκθεσή τους σε συνθήκες ισχυρών εντάσεων φωτεινής ακτινοβολίας αποτελεί παράγοντα καταπόνησης (παρατηρούνται έντονα φαινόμενα φωτοπαραμπόδισης, βλ. **ενότητα 5.4.2**). Αντιθέτως, τα **φυτά-φωτός (ηλιόφυτα)** αναπτύσσονται ικανοποιητικά σε περιβάλλοντα άπλετου φωτισμού, ενώ σε συνθήκες σκίασης η περιορισμένη ενεργειακή παροχή καθίσταται παράγοντας καταπόνησης για αυτά. Κατά κανόνα, οι υψηλές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας αποτελούν σημαντικό παράγοντα καταπόνησης για όλες τις κατηγορίες φυτών, ωστόσο τα φύλλα των ηλιοφύτων, σε αντίθεση

Πίνακας 5.1. Ποσότητα (ως φωτονιακή ροή, Q) και ποσότητα (φωτεινής ακτινοβολίας σε ορισμένες αντιπροσωπευτικές καταστάσεις στο φυσικό περιβάλλον. Οι τιμές αφορούν σε μια ηλιόλουστη μέρα, ενώ με αραιή συννεφιά μειώνονται κατά 10% περίπου. Kendrick and Kronenberg, 1986. Photomorphogenesis in plants. Martinus Nijhoff Publ.

φασματική περιοχή	Q ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	ποσοστό (%) της ενέργειας φωτεινής ακτινοβολίας ανά περιοχή			
	PAR** (400-800nm)	μπλε (400-500nm)	πράσινο (500-600nm)	κόκκινο (600-700nm)	υπέρυθρο, IR (700-800nm)
άπλετο φως*	1700	23	26	26	25
κάτω από φυλλωσιά (LAI**= 4)	60	4	15	11	70
κάτω από 1 m νερού	700	30	39	36	5

*Στις συνθήκες του μεσογειακού κλίματος μια ηλιόλουστη μέρα η ένταση της φωτεινής ακτινοβολίας φθάνει περίπου τα 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, ή τα 100 000 Lux, ή τα 950 W m^{-2} .

**LAI (Leaf Area Index, Δείκτης Φυλλικής Επιφάνειας): πόσες φορές μεγαλύτερη είναι η συνολική επιφάνεια των φύλλων από την επιφάνεια του εδάφους που καλύπτει. PAR (Photosynthetically Active Radiation, Φωτοσυνθετικά Ενεργή Ακτινοβολία).

Φυτά-σκιάς (σκιόφυτα): Φυτά τα οποία διαθέτουν την ικανότητα προσαρμογής ή/και εγκλιματισμού σε συνθήκες χαμηλού φωτισμού, ενώ η έκθεσή τους σε συνθήκες ισχυρών εντάσεων φωτεινής ακτινοβολίας αποτελεί παράγοντα καταπόνησης.

Φύλλα σκιάς: Φύλλα τα οποία έχουν αναπτυχθεί σε συνθήκες σκίασης.

Φυτά-φωτός (ηλιόφυτα): Φυτά τα οποία αναπτύσσονται ικανοποιητικά σε περιβάλλοντα άπλετου φωτισμού, ενώ σε συνθήκες σκίασης η περιορισμένη ενεργειακή παροχή αποτελεί παράγοντα καταπόνησης.

Φύλλα φωτός: Φύλλα που έχουν αναπτυχθεί στο άπλετο φως.



με αυτά των σκιοφύτων, διαθέτουν κατάλληλους μηχανισμούς προστασίας (βλ. ενότητα 5.4.4). Η κατανομή των ηλιόφυτων και των σκιοφύτων στο ίδιο ενδιαίτημα διαχωρίζεται συνήθως τόσο στο χώρο, όσο και στο χρόνο. Στα αρχικά στάδια της οικολογικής διαδοχής επικρατούν συνήθως αποκλειστικώς ηλιόφυτα, ενώ στα μετέπειτα στάδια

εμφανίζονται και σκιοφύτα, συνήθως σε σκιαζόμενα περιβάλλοντα (π.χ. στον υπόροφο ενός δάσους). Σε αντιστοιχία με τα παραπάνω, οι όροι **φύλλα σκιάς** και **φύλλα φωτός** αναφέρονται σε φύλλα που έχουν αναπτυχθεί στη σκιά και στο άπλετο φως αντίστοιχα (βλ. **εικόνα 5.3**).

5.3. Οι ανεπαρκείς εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας αποτελούν παράγοντα καταπόνησης

Οι χαμηλές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας αποτελούν ένα σημαντικό παράγοντα καταπόνησης για τα περισσότερα φυτικά είδη, αφού στις συνθήκες αυτές η παροχή ενέργειας είναι περιορισμένη και επομένως μειώνεται σημαντικά το καθαρό κέρδος σε άνθρακα. Ωστόσο ορισμένα φυτά καταφέρνουν, μέσω κατάλληλων ανατομικών και

βιοχημικών προσαρμογών των φύλλων τους, να επιβιώνουν ακόμη και σε συνθήκες έντονης σκίασης. Τα φυτά αντιμετωπίζουν την καταπόνηση με τη μορφή ανεπαρκούς έντασης φωτεινής ακτινοβολίας στο περιβάλλον τους μέσω δύο βασικά στρατηγικών:

5.3.1. Αποφυγή-διαφυγή

Τις στρατηγικές αυτές τις έχουν επιλέξει φυτά τα οποία δεν διαθέτουν τους κατάλληλους μηχανισμούς με τους οποίους θα μπορούσαν να αντιμετωπίσουν την καταπόνηση. Τα ηλιόφυτα διαθέτουν μηχανισμούς αντίληψης της ποιότητας της ακτινοβολίας (μέσω του μηχανισμού του φυτοχρώματος) μέσω των οποίων επάγεται η επιμήκυνση των μεσογονατίων διαστημάτων. Ο μηχανισμός αυτός επιτρέπει, μέσα σε ορισμένα όρια, την αναζήτηση της ενεργειακής πηγής και

την αποφυγή της σκίασης από ανεπιθύμητους γείτονες. Εξάλλου, μέσω του μηχανισμού του φυτοχρώματος, τα σπέρματα ορισμένων φυτών (πωιδών συνήθως) βλαστάνουν μόνο παρουσία φωτισμού εμπλουτισμένου στην περιοχή του ερυθρού. Τα σπέρματα αυτά δεν βλαστάνουν στο σκοτάδι ή υπό έντονη σκίαση, περιβάλλοντα τα οποία δεν θα εξασφάλιζαν ενδεχομένως εύκολη ανάδυση από το έδαφος ή επαρκή παροχή ενέργειας για την ανάπτυξη των νεαρών φυτών.

5.3.2. Ανθεκτικότητα

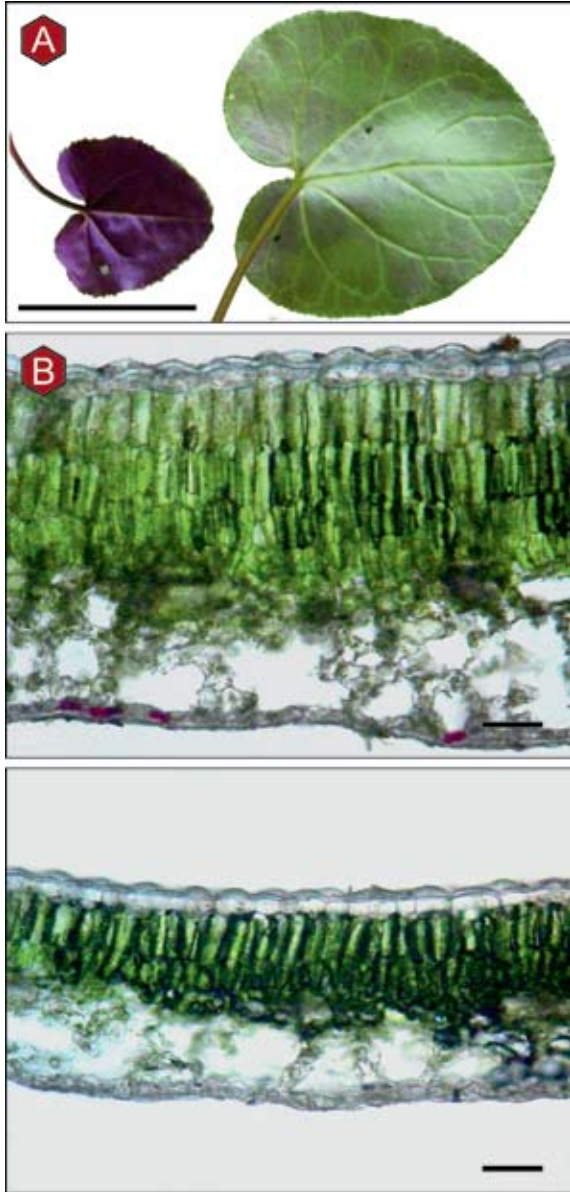
Τη στρατηγική αυτή έχουν επιλέξει φυτικοί οργανισμοί οι οποίοι επιβιώνουν σε περιβάλλον χαμηλού φωτισμού, χωρίς ωστόσο να εμφανίζουν συμπτώματα καταπόνησης. Η ανάπτυξη ανθεκτικότητας αποτελεί το προϊόν κατάλληλων μορφολογικών, ανατομικών και βιοχημικών χαρακτηριστικών κυρίως των φύλλων. Ως γενετικά καθορισμένη προσαρμογή περιλαμβάνει ως τυπικούς εκπροσώπους τα υποχρεωτικά σκιοφύτα, ενώ ως φαινοτυπικός εγκλιματισμός περιλαμβάνει φυτά

των οποίων τα φύλλα διαθέτουν την κατάλληλη πλαστικότητα στα χαρακτηριστικά τους ώστε να μπορούν να εγκλιματιστούν σε διαφορετικά φωτεινά καθεστώτα (**εικόνα 5.3** και **πίνακας 5.2**).

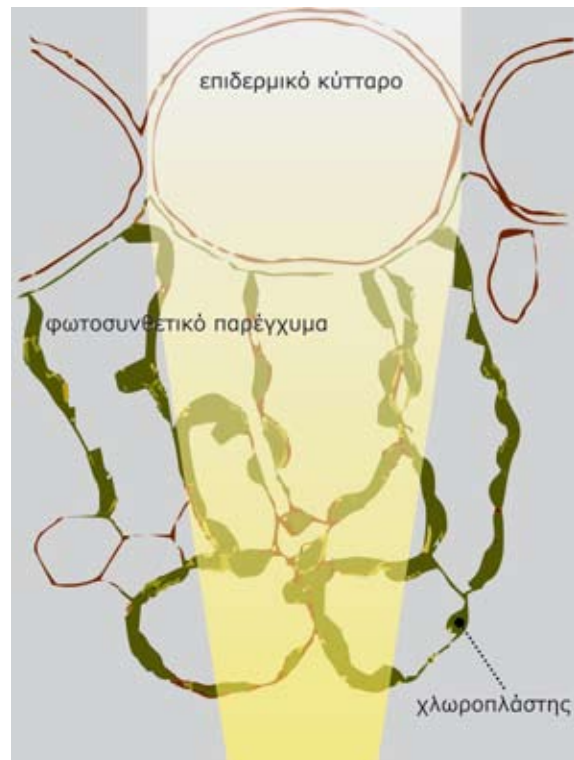
Σε μορφολογικό-ανατομικό επίπεδο τα φύλλα των φυτών τα οποία διαβιούν σε συνθήκες χαμηλού φωτισμού παρουσιάζουν ορισμένα κοινά χαρακτηριστικά, όπως η οριζόντια διευθέτησή τους, η μεγάλη επιφάνεια και το μικρό πάχος τους, η ασυμμετρία τους (ο εμφανής διαχωρισμός του

μεσοφύλλου σε δρυφρακτοειδές και σπογγώδες παρέγχυμα), η ύπαρξη στομάτων μόνο στην αποαξονική επιφάνεια, η ιδιόμορφη μορφολογία-γεωμετρία των επιδερμικών κυττάρων, η περιορισμέ-

νη εναπόθεση λιγνίνης στα λεπτά κυτταρικά τους τοιχώματα, καθώς και η διχρωμία των φύλλων (η αποαξονική επιφάνεια έχει συνήθως ανοικτότερο χρώμα έναντι της προσαξονικής). Τα μορφολογικά και ανατομικά αυτά χαρακτηριστικά αυξάνουν τη φωτοσυλλεκτική ικανότητα των φύλλων και συνεπώς τη μεγιστοποίηση της αφομοίωσης του άνθρακα και την αποδοτική χρήση των θρεπτικών συστατικών σε συνθήκες περιορισμένης παροχής φωτεινής ακτινοβολίας (**πίνακας 5.2**). Ορισμένα εξ αυτών παρουσιάζουν ιδιαίτερα ενδιαφέρον. Π.χ. τα επιδερμικά κύτταρα των φύλλων ορισμένων σκιοφύτων (π.χ. *Begonia*, *Anthurium*), λόγω κατάλληλου σχήματος, αλλά και του κατάλληλου δείκτη διάθλασης του περιεχομένου τους, συμπεριφέρονται ως μικροφακοί οι οποίοι εστιάζουν το προσπίπτον φως σε βαθύτερα στρώματα του μεσοφύλλου μειώνοντας ταυτόχρονα τις απώλειες φωτονίων λόγω σκέδασης. Η φωτονική ροή κάτω από τα κύτταρα-μικροφακούς αυξάνεται περίπου στο διπλάσιο, αυξάνοντας με αυτόν τον τρόπο τη φωτοσυνθετική ταχύτητα των κυττάρων του μεσοφύλλου (**εικόνα 5.4**). Εκτός αυτού, η ύπαρξη



Εικόνα 5.3. Εγκλιματισμός (μακροπρόθεσμος) του κυκλάμινου (*Cyclamen graecum*) σε διαφορετικά καθεστώτα φωτισμού. **A.** Αντιπροσωπευτικά φύλλα φυτών φωτός (αριστερά) και σκιάς (δεξιά). Το φύλλο φωτός είναι σαφώς μικρότερο και με έντονη παρουσία ανθοκυανινών στην αποαξονική επιφάνεια. **B.** Εγκάρσιες τομές φύλλων φωτός (πάνω) και σκιάς (κάτω), όπως εμφανίζονται στο κοινό οπτικό μικροσκόπιο. Τα φύλλα φωτός είναι παχύτερα, διαθέτουν περισσότερες στοιβάδες πασσαλώδους παρεγχύματος και λιγότερους μεσοκυττάρους χώρους έναντι των φύλλων σκιάς.



Εικόνα 5.4. Εστίαση φωτισμού από τα επιδερμικά κύτταρα της οξαλίδας. Poulson and Vogelmann, 1990 με τροποποίηση

συνήθως μίας μόνο στρώσης (και μάλιστα μη επιμηκυμένων) κυττάρων δρυφρακτοειδούς παρεγχύματος στα φύλλα σκιάς μειώνει την εσωτερική σκίαση επιτρέποντας τη διείσδυση της ακτινοβολίας στα κύτταρα του σπογγώδους παρεγχύματος (**εικόνα 5.3**). Οι ανοικτότερου χρώματος επιφάνειες ή 'διχρωμίες', οι οποίες παρατηρούνται κυρίως στην αποαξονική επιφάνεια των φύλλων, αποτελούν έναν ακόμα μηχανισμό εκμετάλλευσης των χαμηλών εντάσεων φωτισμού. Το φαινόμενο αυτό σχετίζεται με την αυξημένη ανακλαστικότητα των εσωτερικών επιφανειών των επιδερμικών ιστών αλλά και την ύπαρξη άφθονων μεσοκυττάρων

χώρων. Συνεπώς, η φωτεινή ακτινοβολία η οποία διεισδύει στα φύλλα 'παγιδεύεται' στους χώρους αυτούς και επιστρέφει πίσω στο φωτοσυνθετικό παρέγχυμα, όπου και τελικά απορροφάται από τις φωτοσυνθετικές χρωστικές. Ο έλεγχος της κατανομής του φωτός στο μεσόφυλλο επιτυγχάνεται όχι μόνο μέσω των προαναφερόμενων αλλαγών στην ανατομία των φύλλων αλλά και μέσω κατάλληλων μεταβολών στον αριθμό και στη θέση των χλωροπλαστών ανά κύτταρο, στη συγκέντρωση της χλωροφύλλης ανά χλωροπλάστη και στην κατανομή των χλωροπλαστών μέσα στους ιστούς.

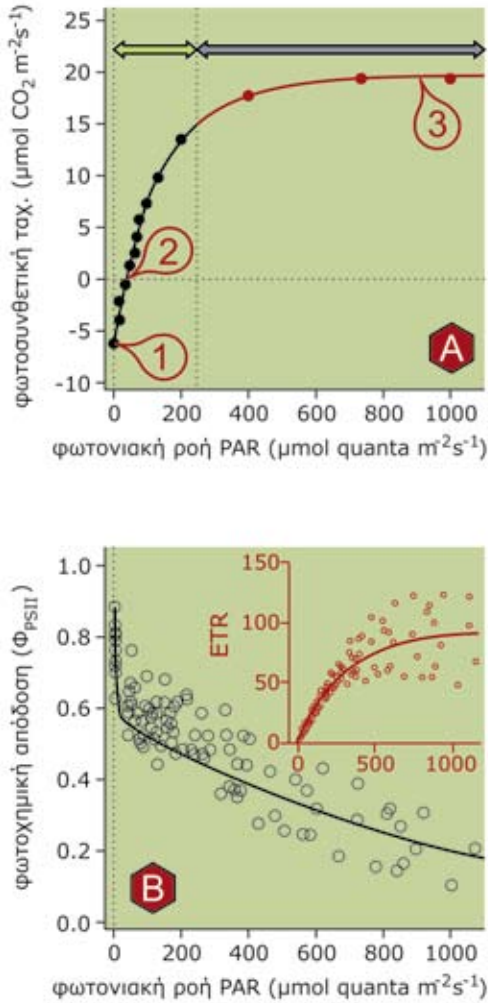
5.4. Οι υψηλές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας αποτελούν παράγοντα καταπόνησης

5.4.1. Τα φυτά αξιοποιούν μόνο ένα μικρό ποσοστό της ενέργειας της ακτινοβολίας πλήρους έντασης

Τα περισσότερα φυτικά είδη, και κυρίως αυτά που λειτουργούν με τον C_3 μεταβολισμό, αξιοποιούν ένα μικρό μόνο ποσοστό της ενέργειας της προσπίπτουσας ακτινοβολίας πλήρους έντασης, δηλ. σε συνθήκες πλήρους ηλιοφάνειας η παρεχόμενη ενέργεια υπερβαίνει κατά πολύ τη δυνατότητα αξιοποίησής της από τα φύλλα. Η διαπίστωση αυτή βασίζεται σε μια απλή παρατήρηση της καμπύλης απόκρισης της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας στην αύξηση της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας. Παρατηρείται κύρτωση της καμπύλης και κορεσμός σε εντάσεις ακτινοβολίας που αντιστοιχούν στο 1/4 έως το 1/6 της πλήρους έντασης (**εικόνα 5.5.A**). Στις υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας παρατηρείται επίσης κορεσμός στο ρυθμό ροής ηλεκτρονίων στη φωτοχημική αλυσίδα (ETR) και πτώση στη λειτουργική φωτοχημική απόδοση του PSII (**εικόνα 5.5.B**) (παράμετροι οι οποίες προκύπτουν από τη φθορισμομετρία χλωροφύλλης, βλ. ένθετο 5.4). Συνεπώς, στις υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας μειώνεται σημαντικά η αξιοποίηση της ενέργειας της ακτινοβολίας για την παραγωγή φωτοχημικού έργου. Αυτό οφείλεται αφενός μεν στην ανεπάρκεια της φωτοχημικής αλυσίδας να αξιοποιήσει το σύνολο της ενέργειας στις υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας (**εικόνα 5.5.B**), αφετέρου δε στην ανεπάρκεια του

κύκλου του Calvin να καταναλώσει τα προϊόντα (ATP και NADPH) που παράγονται στις φωτεινές αντιδράσεις (**εικόνα 5.10**).

Το γεγονός ότι μικρό μόνο μέρος της ενέργειας χρησιμοποιείται 'εποικοδομητικά' για τη φωτοσύνθεση φαίνεται αρχικά παράδοξο μιας και η φωτεινή ακτινοβολία προσφέρει τη μοναδική πηγή ενέργειας για την πραγματοποίηση της φωτοσυνθετικής αφομοίωσης. Ωστόσο το παραπάνω είναι αποτέλεσμα ενός εξελικτικού συμβιβασμού: η φωτοσυνθετική συσκευή εξελίχθηκε ώστε να είναι ιδιαίτερα αποδοτική σε χαμηλές εντάσεις (όπως προκύπτει από τη μεγάλη κλίση του γραμμικού σκέλους της καμπύλης φωτοσύνθεσης στις χαμηλές εντάσεις) με αναπόφευκτη, ωστόσο, συνέπεια την ευαισθησία και την αναποτελεσματικότητα στις υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας. Ταυτόχρονα, τα φυτά εξοπλίστηκαν εξελικτικά με μια σειρά προστατευτικών μηχανισμών ώστε η πλεονάζουσα ενέργεια να αποσβένεται με ασφάλεια και οι όποιες δυσμενείς επιπτώσεις της ενεργειακής υπερφόρτωσης των κέντρων αντίδρασης των φωτοσυστημάτων να αντιμετωπίζονται με ρυθμό ο οποίος να αποτρέπει τη συσσώρευση βλαβών και τη συνακόλουθη απώλεια της ομοιόστασης.



Εικόνα 5.5. Α. Αντιπροσωπευτική καμπύλη εξάρτησης της φωτοσυνθετικής ταχύτητας ενός C₃ φυτού από την ένταση φωτεινής ακτινοβολίας. Το τμήμα της καμπύλης το οποίο εμφανίζει σημαντική κύρτωση παριστάνεται με κόκκινο χρώμα. Στο σκοτάδι παρατηρείται έκλυση CO₂, λόγω της αναπνευστικής δραστηριότητας (1). Όταν η ένταση φωτεινής ακτινοβολίας πάρει μία (χαμηλή) τιμή, το καθαρό ισοζύγιο στις ανταλλαγές O₂ (ή CO₂) είναι μηδενικό, δηλ. η αναπνευστική δραστηριότητα αντισταθμίζεται από τη φωτοσυνθετική δραστηριότητα. Στην κατάσταση αυτή έχει επιτευχθεί το **σημείο αντιστάθμισης φωτισμού** (2). Όταν η ένταση ακτινοβολίας παίρνει τιμές ανώτερες του σημείου αντιστάθμισης, η καμπύλη παρουσιάζεται με δύο μορφές, εκείνη κατά την οποίαν ο περιοριστικός παράγοντας είναι η ένταση φωτεινής ακτινοβολίας (πράσινο διπλό βέλος), και εκείνη κατά την οποίαν περιοριστικός παράγοντας καθίσταται πλέον η συγκέντρωση του CO₂ (γκρι διπλό βέλος). Στην περιοχή κορεσμού η ταχύτητα της φωτοσύνθεσης περιορίζεται από τις βιοχημικές αντιδράσεις (κύκλος Calvin), κυρίως από τη δραστηριότητα της RubisCO φτάνοντας σε μια μέγιστη τιμή (3). Η κλίση του ευθύγραμμου τμήματος της καμπύλης στα αρχικά στάδια (όταν η ένταση ακτινοβολίας παραμένει περιοριστικός παράγοντας) αντιπροσωπεύει τη **φωτοσυνθετική απόδοση ανά φωτόνιο**. **Β.** Τυπική καμπύλη εξάρτησης της λειτουργικής φωτοχημικής απόδοσης του PSII (Φ_{PSII}) και του φαινομένου ρυθμού ροής ηλεκτρονίων στη φωτοχημική αλυσίδα (ETR, ένθετη γραφική παράσταση) από την ένταση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας του φυτού *Kalanchoë densiflora* (φυτό CAM). Επισημαίνεται η ομοιότητα στην κινητική μεταξύ της καμπύλης της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας (Α) και του ETR (Β, **ένθετη**) συναρτήσεως της έντασης της ακτινοβολίας. Β: Rascher et al. 2000

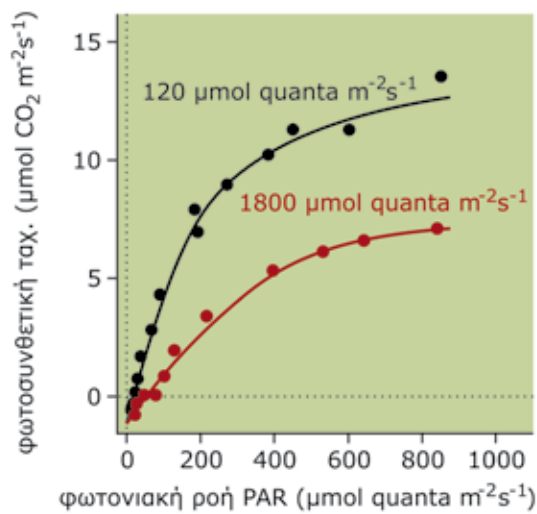
5.4.2. 'Παίζοντας με τη φωτιά': οι υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας προκαλούν φωτοπαρεμπόδιση

Η απορρόφηση της ορατής φωτεινής ακτινοβολίας από τη φωτοσυνθετική συσκευή των φυτών παρουσιάζεται εναρμονισμένη με τη χρησιμοποίηση του παραγόμενου φωτοχημικού έργου σε βιοσυνθετικές οδούς. Ωστόσο, όπως αναφέρθηκε προηγουμένως, σε υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας η παραγόμενη ενέργεια από τις φωτοχημικές αντιδράσεις υπερβαίνει κατά πολύ τις ανάγκες χρήσης της από τις αναβολικές διαδικασίες. Η περίσσεια αυτή ενέργειας μπορεί κάτω από κατάλληλες συνθήκες να προκαλέσει διαταραχές στη φωτοσυνθετική λειτουργία. Η έκθεση σε υψηλές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας φυτών τα οποία δεν έχουν προσαρμοστεί ή/και εγκλιματιστεί σε

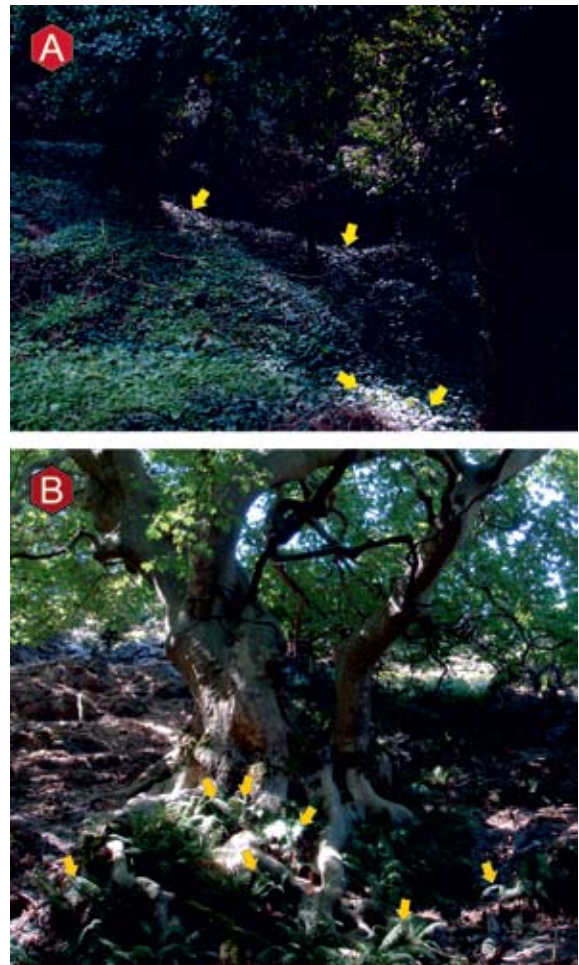
περιβάλλοντα άπλετου φωτισμού επιφέρει συνήθως ισχυρή ελάττωση της φωτοσυνθετικής απόδοσης ανά φωτόνιο η οποία συνοδεύεται και από ελάττωση της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας (**εικόνα 5.6**), φαινόμενο το οποίο ονομάζεται **φωτοπαρεμπόδιση**.

Περαιτέρω, σε ευαίσθητα είδη μετά από μικρό χρονικό διάστημα παρουσιάζονται εκτεταμένες φυσιολογικές βλάβες οι οποίες μπορεί να προκαλέσουν αποχρωματισμό των φύλλων και εκτεταμένες νεκρωτικές περιοχές με τελική κατάληξη τη νέκρωση του οργάνου (**βλ. εισαγωγική εικόνα κεφαλαίου 8**). Η φωτοπαρεμπόδιση μπο-

Φωτοσυνθετική απόδοση ανά φωτόνιο: Ο λόγος των mol CO₂ που αφομοιώνονται φωτοσυνθετικά ανά mol φωτονίων που απορροφώνται. Στην πράξη, ο λόγος αυτός ισούται με την κλίση του γραμμικού σκέλους της καμπύλης ένταση φωτισμού-φωτοσυνθετική ταχύτητα (**εικόνα 5.5.A**)



Εικόνα 5.6. Η φωτοπαρεμπόδιση της φωτοσυνθετικής λειτουργίας. Φύλλα σπανακιού αναπτύχθηκαν σε συνθήκες χαμηλού φωτισμού ($120 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Οι καμπύλες παρουσιάζουν τη φωτοσυνθετική δραστηριότητα σε σχέση με την ένταση του φωτισμού πριν (μαύρη γραμμή) ή μετά (κόκκινη γραμμή) από παραμονή σε συνθήκες υψηλής έντασης φωτισμού ($1800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Παρατηρείται ελάττωση της απόδοσης ανά φωτόνιο (η κλίση του ευθύγραμμου τμήματος κάθε καμπύλης) και ελάττωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας σε συνθήκες κορεσμού. Walker and Osmond, 1986. Measurement of photosynthesis in vivo with a leaf disk electrode: Correlation between light dependence of steady state photosynthetic O_2 evolution and chlorophyll *a* fluorescence transients. Proceedings of the Royal Society of London B 227: 267



Εικόνα 5.7. Α. Κισσός στον υπόροφο ενός δάσους φυλλοβόλων. **Β.** Πτέριδες στη σκιά ενός πλάτανου. Και στις δύο περιπτώσεις παρουσιάζεται παροδική σκίαση και έντονος φωτισμός (κόκκινα βέλη) στη διάρκεια της ημέρας και εποχική σκίαση στη διάρκεια του καλοκαιριού. Το χειμώνα ο κισσός και οι πτέριδες δέχονται υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας λόγω της πτώσης των υπερκείμενων φύλλων.

ρεί να παρουσιαστεί τόσο σε φυτά τα οποία είναι υποχρεωτικά σκιοφύτα, όσο και σε ηλιόφυτα στα οποία μετά από μία περίοδο φωτισμού με ασθενείς εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας παρέχεται αιφνίδιος φωτισμός υψηλής έντασης. Το φαινόμενο εμφανίζεται επίσης εποχιακά σε φυτά τα οποία διαβιώνουν στον υπόροφο δασών φυλλοβόλων δένδρων (εικόνα 5.7), αλλά και παροδικά στη

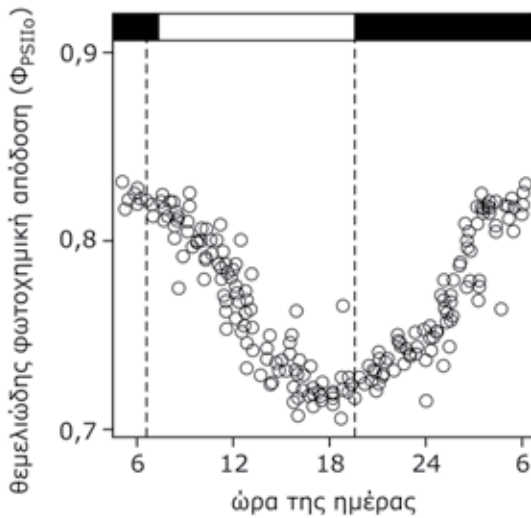
i

Φάσμα δράσης: Ένα διάγραμμα στον οριζόντιο άξονα του οποίου τοποθετούνται οι τιμές των μηκών κύματος, ενώ στον κατακόρυφο άξονα η πρόοδος μιας συγκεκριμένης φωτοχημικής αντίδρασης ή μιας λειτουργίας. Ουσιαστικά περιγράφει τη σχετική αποτελεσματικότητα των φωτονίων διαφορετικών μηκών κύματος σε μια αντίδραση ή λειτουργία και βοηθά στην ‘ενοχοποίηση’ του μορίου που απορροφά τα φωτόνια. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλ. ένθετο 5.3.

Συνθήκες υψηλής ενεργειακής πίεσης: Η υπερτροφοδότηση με ενέργεια των φωτοσυστημάτων.

Φωτοπαρεμπόδιση: Ισχυρή ελάττωση της φωτοσυνθετικής απόδοσης ανά φωτόνιο η οποία συνοδεύεται και από ελάττωση της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας σε συνθήκες υψηλών εντάσεων φωτεινής ακτινοβολίας. Παρατηρείται κυρίως σε φυτά τα οποία δεν έχουν προσαρμοστεί ή/και εγκλιματιστεί σε περιβάλλοντα άπλετου φωτισμού. Οφείλεται στην υπερτροφοδότηση της φωτοσυνθετικής συσκευής με ενέργεια και στην ανεπάρκεια των βιοχημικών μηχανισμών να χρησιμοποιήσουν το σύνολο του παραγόμενου φωτοχημικού έργου.

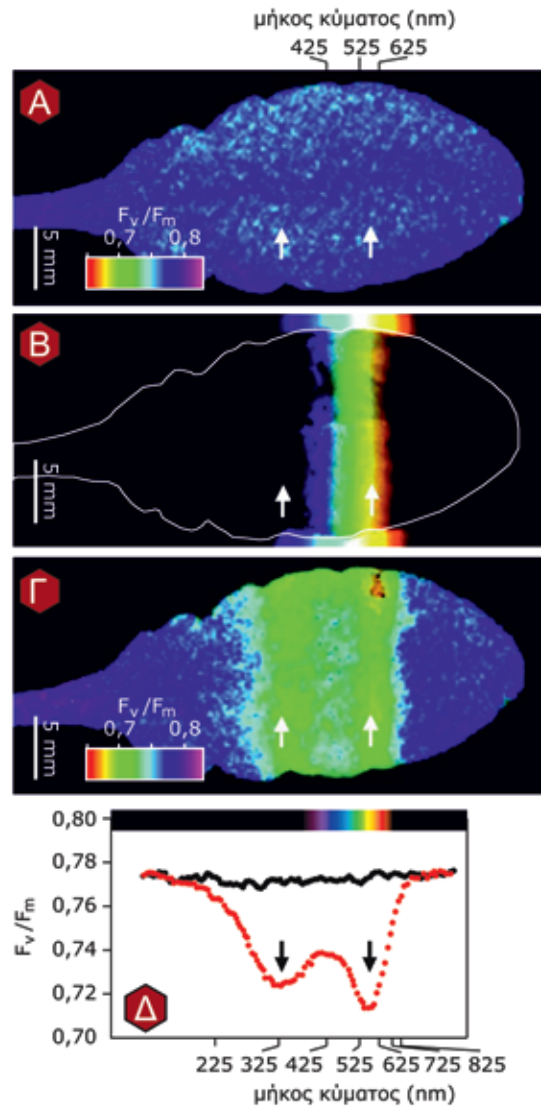
Αντίδραση Mehler: Η μερική αναγωγή του οξυγόνου από τη φερρεδοξίνη όταν η διαθεσιμότητα NADP^+ είναι μειωμένη, με αποτέλεσμα τη δημιουργία ROS.



Εικόνα 5.8. Ημερήσια διακύμανση (πτώση κατά τη διάρκεια της φωτοπεριόδου και επανάκαμψη κατά τη διάρκεια της σκοτοπεριόδου) της φωτοχημικής απόδοσης του PSII. Στην κορυφή, η λευκή και μαύρη οριζόντια ράβδος υποδεικνύει τη φωτοπερίοδο και τη σκοτοπερίοδο αντίστοιχα. Είναι εμφανές πως η πτώση της παραμέτρου είναι εντονότερη λίγο πριν και κατά τη διάρκεια της μεσημβρίας όπου σημειώνονται οι υψηλότερες εντάσεις προσπίπτουσας ακτινοβολίας. Επίσης, οι τιμές της παραμέτρου έχουν ανακάμψει πλήρως λίγο πριν την αυγή.

διάρκεια της ημέρας με την είσοδο ακτινοβολίας δια μέσου του υπερκείμενου φυλλώματος, λόγω μετακίνησής του ή μεταβολής της γωνίας πρόσπτωσης των ηλιακών ακτίνων (**εικόνα 5.7**). Σε επίπεδο ιστών οι υψηλές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας αποτελούν μόνιμο παράγοντα καταπόνησης για τους χλωροπλάστες των εξωτερικών στοιβάδων του δρυφρακτοειδούς παρεγχύματος φύλλων τα οποία εκτίθενται συνεχώς σε άπλετο φως. Το γεγονός αυτό φαίνεται ότι ευθύνεται για την περιορισμένη φωτοσυνθετική ικανότητα γηρασμένων φύλλων.

Το **φάσμα δράσης** της φωτοπαρεμπόδισης υποδεικνύει ότι η δυσλειτουργία αυτή δεν προκαλείται μόνο από τις φασματικές περιοχές στις οποίες απορροφούν οι χλωροφύλλες (μπλε και κόκκινη περιοχή). Νεώτερα δεδομένα υποδηλώνουν εξειδικευμένη δράση συγκεκριμένων μηκών κύματος της UV και σε μικρότερο βαθμό της κίτρινης-πορτοκαλί φασματικής περιοχής (περίπου



Εικόνα 5.9. Πείραμα το οποίο αποκαλύπτει τις φασματικές περιοχές οι οποίες είναι περισσότερο ικανές στην πρόκληση φωτοπαρεμπόδισης. Η έκταση της φωτοπαρεμπόδισης εκτιμάται μέσω της φωτοχημικής ικανότητας του PSII (F_{v}/F_{m}) όπως μετράται με την παράμετρο F_{v}/F_{m} μέσω απεικονιστικής φθορισμομετρίας χλωροφύλλης (βλ. ένθετο 5.4). **A.** Η εξέταση της παραμέτρου σε υγιές φύλλο *Arabidopsis* πριν τους χειρισμούς αποκαλύπτει την απουσία φωτοπαρεμπόδισης καθώς σε όλη την έκταση του ελάσματος η τιμή της παραμέτρου F_{v}/F_{m} κυμαίνεται σε φυσιολογικές τιμές 0,77-0,78 (βλ. και **εικόνα Δ**, μαύρα σημεία). **B.** Το δείγμα εκτίθεται για 30 min σε ηλιακό φως το οποίο έχει προηγουμένως αναλυθεί με τη βοήθεια πρίσματος (στην εικόνα διακρίνονται τα χρώματα της ίριδας στην ορατή φασματική περιοχή). **Γ.** Η ίδια μέτρηση μετά την έκθεση στο ηλιακό φως αποκαλύπτει τη μείωση της παραμέτρου F_{v}/F_{m} ιδιαίτερα στα σημεία του ελάσματος τα οποία δέχθηκαν φως της κίτρινης-πορτοκαλί και UV φασματικής περιοχής (βέλη). **Δ.** Η ποσοτικοποίηση της βλάβης επί του PSII λόγω έκθεσης στο ηλιακό φως υποδηλώνεται με τη μείωση της παραμέτρου F_{v}/F_{m} . Takahashi, et al. 2010 με τροποποίηση

590-600 nm) επί του PSII (εικόνα 5.9). Φαίνεται λοιπόν ότι η φυσική UV ακτινοβολία, εκτός από τις βλάβες που μπορεί να επιφέρει σε κύτταρα και

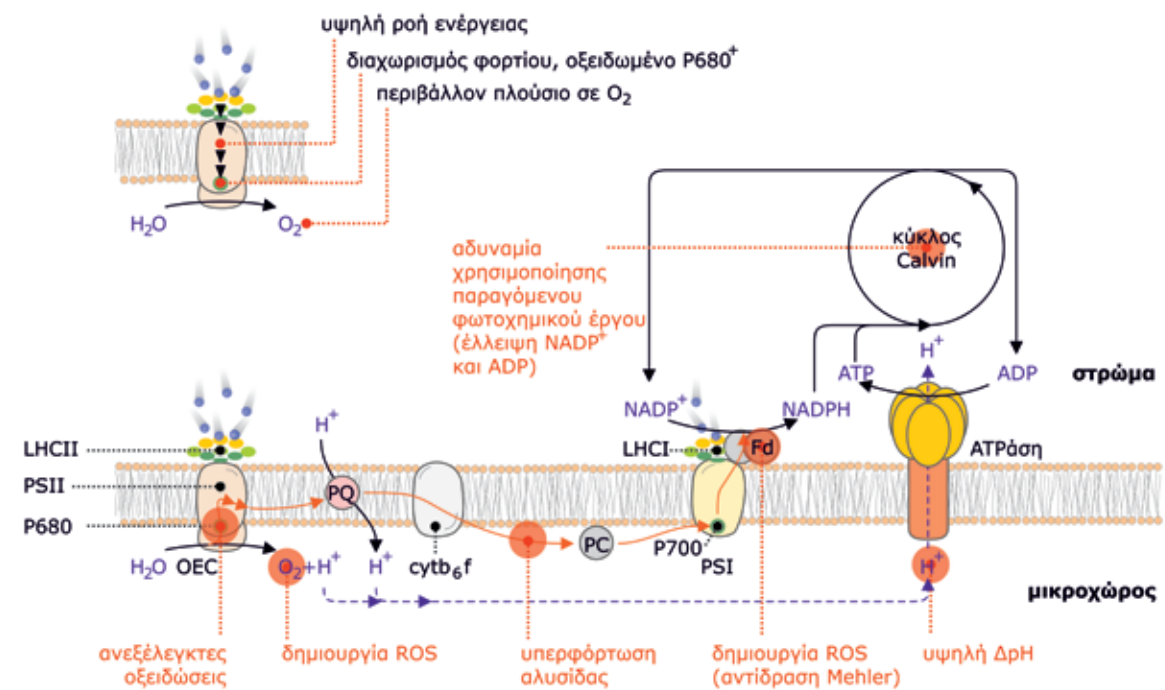
ιστούς (βλ. ενότητα 5.7), αποτελεί και παράγοντα φωτοπαρεμπόδισης (εικόνα 5.9.Δ).

5.4.3. Η φωτοπαρεμπόδιση οφείλεται στην υπερτροφοδότηση της φωτοσυνθετικής συσκευής με ενέργεια και στην ανεπάρκεια των βιοχημικών μηχανισμών να χρησιμοποιήσουν το σύνολο του παραγόμενου φωτοχημικού έργου

Η απορρόφηση των φωτονίων και η διαχείριση της ενέργειας στους χλωροπλάστες αποτελεί μια διαδικασία που εμπεριέχει κινδύνους ακόμη και σε φυσιολογικές συνθήκες λειτουργίας. Ιδιαίτερα στις φωτεινές αντιδράσεις, το στάδιο δηλ. κατά το οποίο η ενέργεια των φωτονίων μετατρέπεται σε

χημική με τη μορφή ATP και NADPH, εντοπίζονται τρεις παράγοντες κινδύνου:

A. Η λειτουργία των φωτοχημικών κέντρων αντίδρασης και της φωτοχημικής αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων δημιουργεί υψηλές ενεργει-



Εικόνα 5.10. Διαγραμματική διάταξη των βιοχημικών παραγόντων και των κύριων φωτοχημικών διεργασιών που λαμβάνουν χώρα στα θυλακοειδή των grana των χλωροπλαστών κατά το στάδιο των φωτεινών αντιδράσεων και επισήμανση των σταδίων εκείνων που δημιουργούν τις προϋποθέσεις φωτοπαρεμπόδισης. Στο άκρο αριστερά της εικόνας παριστάνονται οι κύριοι παράγοντες κινδύνου στο περιβάλλον του PSII: α) υψηλή ροή ενέργειας υπό μορφή φωτονίων και ηλεκτρονίων, β) παραγωγή ισχυρά οξειδωτικών μορίων (οξειδωμένο P680⁺), γ) παραγωγή και συσσώρευση οξυγόνου στο μικροπεριβάλλον του PSII. LHCI(1): light harvesting complex of PSII(1) (φωτοσυλλεκτικός μηχανισμός του φωτοσυστήματος II(1)), PSII(1): photosystem II(1) (φωτοσύνστημα II (1)), OEC: oxygen evolving complex (σύμπλοκο φωτόλυσης του νερού), PQ: plastoquinone (πλαστοκινόννη), cytb₆f: cytochrome b₆f complex (σύμπλοκο κυτοχρωμάτων b₆f), PC: plastocyanin (πλαστοκυανίνη), P680(700): P680(700) reaction center of PSII(1) (φωτοχημικό κέντρο αντίδρασης P680(700) του φωτοσυστήματος II(1)), FNR: ferredoxin NADP⁺ reductase (εξαρτώμενη από τη φερρεδοξίνη αναγωγάση του NADP⁺), Fd: ferredoxin (φερρεδοξίνη).

ακές ροές. Το γεγονός αυτό μπορεί δυνητικά να προκαλέσει ενεργειακή υπερφόρτωση της αλυσίδας και κατάρρευσή της (**εικόνα 5.10**).

Β. Κατά τη λειτουργία των φωτεινών αντιδράσεων δημιουργούνται συνεχώς ισχυρά οξειδωτικά μόρια, όπως το P680⁺, ως αποτέλεσμα του διαχωρισμού φορτίου και της μεταφοράς ηλεκτρονίων μέσω των οξειδοαναγωγικών αντιδράσεων. Εάν η αλυσίδα ροής ηλεκτρονίων παρουσιάσει δυσλειτουργία, τα μόρια αυτά μπορεί να προκαλέσουν ανεξέλεγκτες οξειδώσεις (**εικόνα 5.10**).

Γ. Η ροή ηλεκτρονίων προϋποθέτει τη φωτόλυση του νερού που έχει ως αποτέλεσμα την έκλυση αέριου οξυγόνου. Κατά συνέπεια σε συνθήκες πλήρους λειτουργίας, στο μικροπεριβάλλον του συμπλόκου φωτόλυσης του νερού επικρατούν υψηλές συγκεντρώσεις οξυγόνου (**εικόνα 5.10**).

Η φωτοπαρεμπόδιση είναι το αποτέλεσμα των καταστροφικών συνεπειών της υπερτροφοδότησης της φωτοσυνθετικής συσκευής με ενέργεια, αφού στις συνθήκες αυτές (**συνθήκες υψηλής ενεργειακής πίεσης**) οι τρεις παράγοντες κινδύνου μετατρέπονται σε εστίες διαταραχής: Τα φωτοχημικά κέντρα αντίδρασης και η αλυσίδα ροής ηλεκτρονίων υπερφορτώνονται, η πιθανότητα αυθόρμητων ανεπιθύμητων χημικών μετατροπών ισχυρά οξειδωτικών μορίων αυξάνεται δραματικά, και το πλούσιο σε O₂ μικροπεριβάλλον μετατρέπεται σε εστία έντονης παραγωγής ενεργών μορφών οξυγόνου (ROS). Εκτός αυτών, προστίθεται και μια τέταρτη εστία διαταραχών, η ανεπάρκεια των βιοχημικών μηχανισμών να χρησιμοποιήσουν το σύνολο του παραγόμενου φωτοχημικού έργου (**εικόνα 5.10**).

Πιο συγκεκριμένα, ο βιοχημικός εξοπλισμός του κύκλου του Calvin αδυνατεί να απορροφήσει το σύνολο του παραγόμενου φωτοχημικού έργου (με τη μορφή NADPH και ATP) με συνέπεια να υπάρχει περίσσεια NADPH και έλλειψη NADP⁺, που είναι ο τελικός αποδέκτης των ηλεκτρονίων. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα να επιδεινώνεται η κατάσταση στα ήδη υπερφορτωμένα φωτοχημικά κέντρα αντίδρασης, αλλά και στην ήδη υπερφορτωμένη αλυσίδα ροής ηλεκτρονίων. Στις συνθήκες αυτές η φωτοσυνθετική ροή των ηλεκτρονίων μπορεί να μειωθεί ή και να διακοπεί, ενώ οι ενδιάμεσοι φορείς μεταφοράς των ηλεκτρονίων παραμένουν σε ανηγμένη μορφή. Η κατάσταση αυτή ευνοεί τη μερική αναγωγή του οξυγόνου σε παράλληλες αντιδράσεις και τη δημιουργία ROS οι οποίες διαταράσσουν την ομαλή λειτουργία της

φωτοσυνθετικής συσκευής. Π.χ. εάν η διαθεσιμότητα NADP⁺ είναι μειωμένη, η φερρεδοξίνη στην αναγωγική πλευρά του PSI μπορεί να ανάγει μερικώς το οξυγόνο με αποτέλεσμα τη δημιουργία ROS (**αντίδραση Mehler**) (**εικόνες 5.10 και 5.11, βλ. επίσης ενότητα 8.4, εικόνα 8.3 και ενότητα 8.7, εικόνα 8.5**). Σημαντικές επίσης διαταραχές αφορούν στη διεγερμένη χλωροφύλλη του κέντρου αντίδρασης (P680) στο PSII (**εικόνα 5.10**). Υπό κανονικές συνθήκες η διεγερμένη χλωροφύλλη μεταφέρει την ενέργεια διέγερσης στη φαιοφυτίνη η οποία αποτελεί τον πρωταρχικό αποδέκτη των ηλεκτρονίων. Η μεταφορά αυτή πρέπει να γίνει μέσα σε ιδιαίτερα στενά χρονικά όρια διότι η παραμονή της χλωροφύλλης στην κατάσταση αυτή για μεγαλύτερο χρονικό διάστημα οδηγεί στη μετατροπή της διέγερσης στο οξυγόνο και τη μετατροπή του σε οξυγόνο απλότητας, μια εξαιρετικά δραστική ROS (**εικόνα 5.10, βλ. επίσης κεφάλαιο 8**). Η αντίδραση αυτή ευνοείται σε συνθήκες υπερφόρτωσης των φωτοχημικών κέντρων αντίδρασης. Οι παραγόμενες ROS μπορούν πλέον να προκαλέσουν αλλοιώσεις της δομής των πρωτεϊνών οι οποίες σχηματίζουν σύμπλοκα με την Chl_a. Το πρόβλημα εστιάζεται κυρίως στο PSII και ειδικότερα στο κεντρικό σύμπλοκο του οποίου η πρωτεΐνη D1 32 kDa καταστρέφεται με ρυθμούς ταχύτερους εκείνων της αναδημιουργίας της. Ορισμένοι παράγοντες καταπόνησης (όπως οι υψηλές θερμοκρασίες, η UV ακτινοβολία και η συσσώρευση ROS) προκαλούν επιβράδυνση της *de novo* σύνθεσης της πρωτεΐνης D1, επομένως η βιοσύνθεση της πρωτεΐνης αυτής αποτελεί ένα κρίσιμο παράγοντα που επηρεάζει την εμφάνιση φωτοπαρεμπόδισης. Εκτός αυτού, οι ROS προκαλούν ανεξέλεγκτες οξειδώσεις λιπιδίων, πρωτεϊνών, νουκλεϊνικών οξέων και άλλων μορίων, με αποτέλεσμα την οξείδωση και καταστροφή τους (**βλ. ενότητα 8.2**). Ευαίσθητο στόχο αποτελεί επίσης το σύμπλεγμα μαγγανίου (manganese cluster) του συμπλόκου φωτόλυσης του νερού του PSII.

Οι διαταραχές αυτές υπό φυσιολογικές συνθήκες δεν αποτελούν απειλή για τη φωτοσυνθετική λειτουργία διότι οι φωτοπροστατευτικοί μηχανισμοί (**βλ. παρακάτω**) επαρκούν για την ασφαλή διοχέτευση της περίσσειας ενέργειας. Ακόμα και η παραγωγή ROS, παρόλο που οδηγεί σε συσσωρευμένες βλάβες στους χλωροπλάστες, μπορεί να αντιμετωπιστεί ικανοποιητικά μέσω των αντιοξειδωτικών μηχανισμών και των μηχανισμών επιδιόρθωσης (**βλ. ενότητα 5.4.4.2. και κεφάλαιο 8**).

Τέτοιου είδους επανορθώσιμες βλάβες είναι συνήθως η αναπόφευκτη συνέπεια μιας ενεργειακά έντονης –και συνεπώς παραγωγικής- ημέρας για τον χλωροπλάστη. Οι βλάβες που προκύπτουν μπορούν να προσδιοριστούν πειραματικά (βλ. **ένθετο 5.4**) μέσω της πτώσης της φωτοχημικής απόδοσης του PSII στο τέλος της φωτοπεριόδου (**εικόνα 5.8**). Αντίστοιχα, η ίδια μέτρηση νωρίς το επόμενο πρωί αποδεικνύει την επάρκεια των επιδιορθωτικών μηχανισμών του φυτού καθώς η τιμή θα έχει ανακάμψει στα βέλτιστα επίπεδα (**εικόνα 5.8**). Δεν συμβαίνει όμως το ίδιο όταν παράλληλα με τις υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας συνυπάρχουν και άλλοι παράγοντες καταπόνησης όπως χαμηλές θερμοκρασίες, έλλειψη νερού, κ.λπ. Για παράδειγμα, ο συνδυασμός χαμηλών

θερμοκρασιών και υψηλών εντάσεων φωτεινής ακτινοβολίας στη διάρκεια του χειμώνα μπορεί να προκαλέσει εκτεταμένο αποχρωματισμό στις βελόνες των κωνοφόρων, λόγω καταστροφής της χλωροφύλλης (βλ. **ενότητα 14.5.1**). Στις συνθήκες αυτές ο ρυθμός συσσώρευση βλαβών σε λειτουργικά και δομικά βιομόρια της φωτοσυνθετικής συσκευής υπερβαίνει κατά πολύ το ρυθμό επιδιόρθωσης των βλαβών και εξουδετέρωσης των ROS, με αποτέλεσμα τη συσσώρευση έντονης και μη αναστρέψιμης φωτοπαρεμπόδισης η οποία μπορεί να οδηγήσει σε πλήρη αποδιοργάνωση των χλωροπλάστων και στη νέκρωση του φύλλου (βλ. **εισαγωγική εικόνα κεφαλαίου 8**).

5.4.4. Ένας συνδυασμός χαρακτηριστικών αποφυγής και ανθεκτικότητας αποτρέπει την εμφάνιση φωτοπαρεμπόδισης

Η αντιμετώπιση των επιπτώσεων της φωτοπαρεμπόδισης συμβαίνει μέσω ενός συνδυασμού χαρακτηριστικών αποφυγής και ανθεκτικότητας. Η αποφυγή των επιπτώσεων από την υπερβολική παροχή ενέργειας στα φωτοχημικά κέντρα επιτυγχάνεται κυρίως μέσω μιας σειράς ανατομικών χαρακτηριστικών, ενώ η ανθεκτικότητα εκδηλώνεται μέσω βιοχημικών μηχανισμών φωτοπροστασίας και εξουδετέρωσης των παραγόμενων ROS.

Σε μορφολογικό-ανατομικό επίπεδο ορισμένα χαρακτηριστικά δίδουν την ικανότητα αποφυγής της έκθεσης της φωτοσυνθετικής συσκευής σε υπερβολικές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας. Στα χαρακτηριστικά αυτά περιλαμβάνονται κατάλληλες κινήσεις ή κυλινδρισμός των φύλλων (βλ. **εικόνα 2.9**) και μετακινήσεις των χλωροπλάστων στα κύτταρα ώστε να είναι λιγότερο εκτεθειμένοι στην προσπίπτουσα ακτινοβολία. Η ύπαρξη



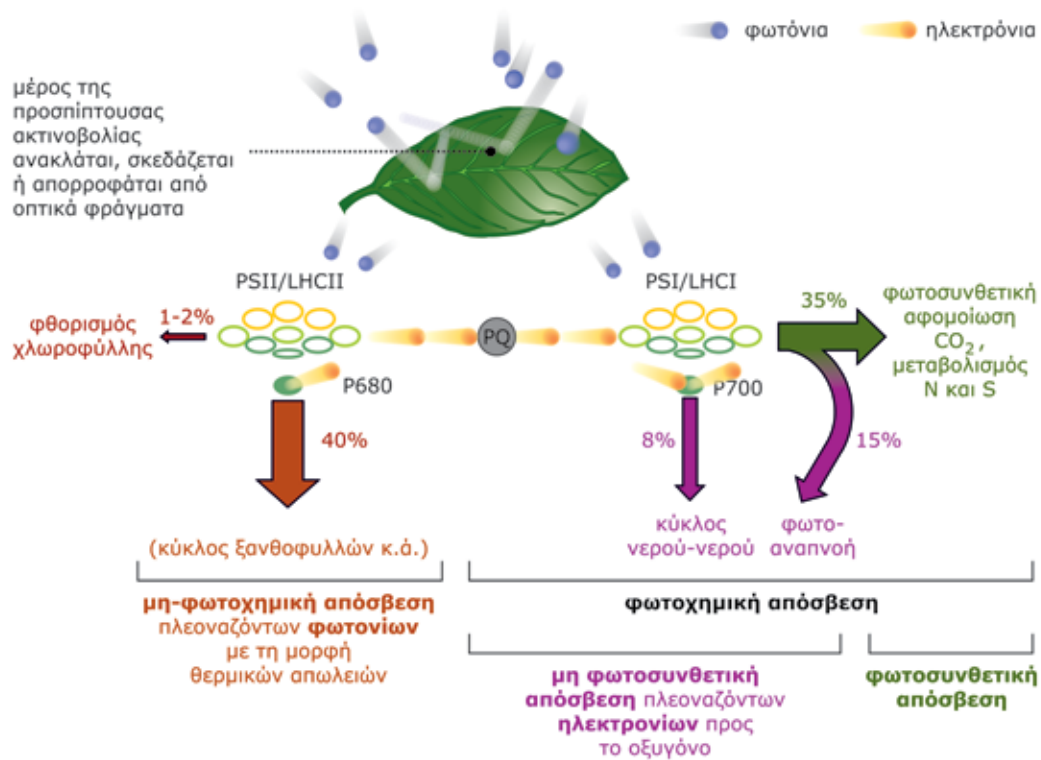
Μη-φωτοχημικοί (φωτοφυσικοί) μηχανισμοί απόσβεσης: Μηχανισμοί προστασίας της φωτοσυνθετικής συσκευής σε συνθήκες υψηλής έντασης ακτινοβολίας. Αποτρέπουν την υπερφόρτωση των φωτοχημικών κέντρων αντίδρασης αποσβaineοντας την ενέργεια διέγερσης της χλωροφύλλης με τη μορφή απωλειών θερμότητας. Ο σπουδαιότερος μηχανισμός μη-φωτοχημικής απόσβεσης είναι ο κύκλος των ξανθοφυλλών.

Φωτοχημικοί (μη φωτοσυνθετικοί) μηχανισμοί απόσβεσης: Μηχανισμοί προστασίας της φωτοσυνθετικής συσκευής σε συνθήκες υψηλής έντασης ακτινοβολίας. Αποσβaineουν την πλεονάζουσα ενέργεια μέσω φωτοχημικού έργου το οποίο παράγεται μέσω εναλλακτικών αποδεκτών ηλεκτρονίων και αποτρέπουν την υπερφόρτωση της φωτοχημικής αλυσίδας ροής ηλεκτρονίων. Οι κυριότεροι είναι η φωτοαναπνοή και ο κύκλος νερού-νερού

Φωτοχημικοί (φωτοσυνθετικοί) μηχανισμοί απόσβεσης: Αναβολικές βιοχημικές οδοί στις οποίες καταναλώνεται ένα μεγάλο μέρος της ενέργειας που παράγεται κατά τις φωτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης και ουσιαστικά αποσβaineουν την παραγόμενη ενέργεια μέσω φωτοχημικού έργου. Οι κυριότεροι είναι ο κύκλος Calvin και η αφομοίωση αζώτου και θείου.

Κύκλος των ξανθοφυλλών: Βιοχημικός κύκλος ο οποίος περιλαμβάνει την ενζυμική μετατροπή (αποεπoxidωση) του καροτενοειδούς βιολαξανθίνης προς ζεαξανθίνη μέσω του ενδιάμεσου παραγώγου της ανθεραξανθίνης και έχει ως αποτέλεσμα την απόσβεση της διέγερσης της χλωροφύλλης με τη μορφή θερμικών απωλειών. Ο κύκλος ενεργοποιείται από την υπερβολική αύξηση της διαβάθμισης pH (ΔpH) μεταξύ κοιλότητας των grana και στρώματος του χλωροπλάστη.

Κύκλος νερού-νερού: Βιοχημικός κύκλος ο οποίος προστατεύει τη φωτοσυνθετική συσκευή σε συνθήκες υψηλής έντασης ακτινοβολίας. Λειτουργεί στην αναγωγική πλευρά του PSI και περιλαμβάνει την αντίδραση Mehler και μια σειρά αντιδράσεων εξουδετέρωσης των παραγόμενων ROS. Αφενός μεν αποφορτίζει ενεργειακά την ανηγμένη φερρεδοξίνη, αφετέρου εξουδετερώνει τις ROS που παράγονται.



Εικόνα 5.11. Σύνοψη των κυριότερων φωτοπροστατευτικών μηχανισμών. Αρχικά, μέρος της προσπίπτουσας ακτινοβολίας ανακλάται ή σκεδάζεται λόγω των ιδιαίτερων οπτικών ιδιοτήτων του ελάσματος. Μέρος της απορροφούμενης ενέργειας της φωτοσυνθετικά ενεργού ακτινοβολίας αποσβένεται φωτοχημικά μέσω της αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων και ένα επίσης μέρος αυτής χρησιμοποιείται για τη φωτοσυνθετική αφομοίωση και την αναγωγή του αζώτου και του θείου. Το υπόλοιπο μέρος της ενέργειας της φωτοχημικής αλυσίδας αποσβένεται με μεταφορά ηλεκτρονίων προς το οξυγόνο κατά τον κύκλο νερού-νερού και τη φωτοαναπνοή (ροζ βέλη στο PSI). Στην πλευρά του PSII (πιθανόν και του PSI) η περίσσεια ενέργειας αποσβένεται μέσω μη-φωτοχημικών μηχανισμών απόσβεσης υπό τη μορφή θερμικών απωλειών, όπως ο κύκλος των Ξανθοφυλλών. Οι αριθμοί στα βέλη υποδηλώνουν κατά προσέγγιση το ποσοστό συνεισφοράς κάθε κατηγορίας ενεργειακής απόσβεσης σε ένα αντιπροσωπευτικό υγιές φύλλο. Στοιχεία από διάφορες πηγές και από Niyogi 2000

πυκνού τριχώματος, πεπαχυσμένων κυτταρικών τοιχωμάτων των επιδερμικών και υποδερμικών κυττάρων και επιφανειακών ανθοκυανινών επιφέρουν μείωση της φωτοπερατότητας και αποφυγή της έκθεσης των υποκείμενων φωτοσυνθετικών ιστών σε υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας. Ωστόσο, τα παραπάνω χαρακτηριστικά δεν εξασφαλίζουν την προστασία της φωτοσυνθετικής συσκευής έναντι βραχυπρόθεσμων ενεργειακών εξάρσεων ή σε περιπτώσεις συνύπαρξης παραγόντων καταπόνησης.

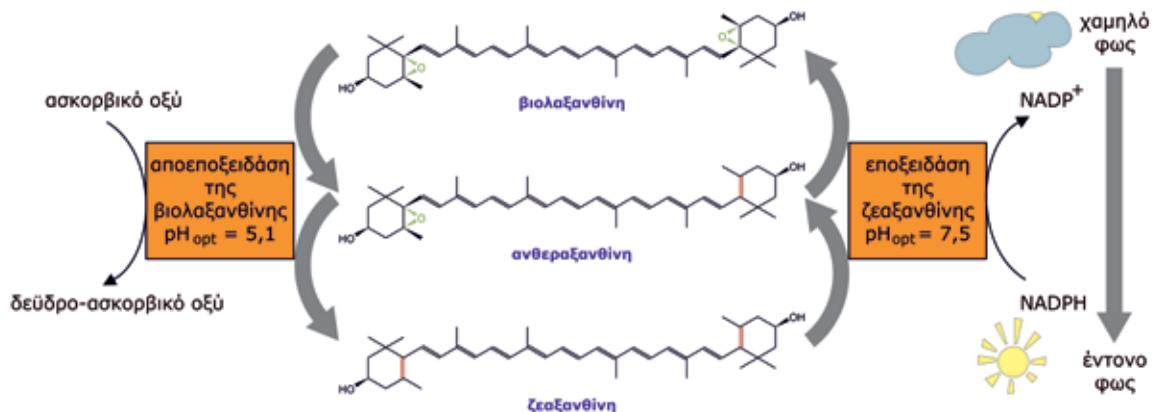
Η ανθεκτικότητα της φωτοσυνθετικής συσκευής έναντι της φωτοπαρεμπόδισης επιτυγχάνεται μέσω τριών μηχανισμών οι οποίοι συνεργάζονται μεταξύ τους: **1. μη-φωτοχημικοί (φωτοφυσικοί) μηχανισμοί απόσβεσης πλεοναζόντων**

φωτονίων οι οποίοι λειτουργούν στα δύο φωτοσυστήματα και αποτρέπουν την υπερφόρτωση των φωτοχημικών κέντρων αντίδρασης (**εικόνα 5.11**), **2. φωτοχημικοί μηχανισμοί απόσβεσης** της πλεονάζουσας ενέργειας οι οποίοι προσφέρουν εναλλακτικούς αποδέκτες ηλεκτρονίων και αποτρέπουν την υπερφόρτωση της φωτοχημικής αλυσίδας (**εικόνα 5.11**) και **3. αντιοξειδωτικοί μηχανισμοί** οι οποίοι αποτρέπουν τη συσσώρευση ROS. Οι μηχανισμοί αυτοί αναφέρονται εκτενώς στο κεφάλαιο 8.

5.4.4.1. Μηχανισμοί μη-φωτοχημικής απόσβεσης της πλεονάζουσας ενέργειας – Ο κύκλος των Ξανθοφυλλών

Οι μηχανισμοί αυτοί συμβάλλουν στην απόσβεση της ενέργειας διέγερσης των διεγερμένων μορίων χλωροφύλλης του φωτοσυλλεκτικού μηχανισμού του PSII και ενδεχομένως και του PSI με τη μορφή θερμικών απωλειών. Μέσω των μηχανισμών αυτών δεν παράγεται φωτοχημικό έργο ή φθορισμός του μορίου της χλωροφύλλης. Ο πλέον σημαντικός μηχανισμός μη-φωτοχημικής απόσβεσης είναι ο λεγόμενος **κύκλος των Ξανθοφυλλών** (εικόνα 5.12). Η λειτουργία του κύκλου των Ξανθοφυλλών επάγεται υπό συνθήκες υψηλής ενεργειακής πίεσης η οποία σηματοδοτείται από την έντονη αύξηση της διαβάθμισης pH (ΔpH) μεταξύ του μικροχώρου (lumen) των grana και στρώματος του χλωροπλάστη. Υπό κανονικές συνθήκες η διαβάθμιση αυτή τροφοδοτεί ενεργειακά τις διαδικασίες φωτοφωσφορυλίωσης και επομένως εξασφαλίζει την παραγωγή ATP. Ωστόσο σε συνθήκες επαπειλούμενης φωτοπαρεμπόδισης η διαθεσιμότητα του υποστρώματος (του ADP) μέσω του οποίου αποσβάνεται η ΔpH μειώνεται δραματικά, με αποτέλεσμα την αύξηση

της ΔpH . Η δημιουργία πολύ υψηλής ΔpH αποτελεί το έναυσμα για την εμπλοκή του κύκλου η οποία περιλαμβάνει την ενζυμική μετατροπή (αποεποξειδωση) του καρροτενοειδούς βιολαξανθίνης προς ζεαξανθίνη μέσω του ενδιάμεσου παραγώγου της ανθεραξανθίνης (εικόνα 5.12). Η χαμηλή τιμή pH του μικροχώρου των grana και η συσσώρευση ζεαξανθίνης θεωρείται ότι προκαλούν μεταβολές στη στερεοδιαμόρφωση των πρωτεϊνών του φωτοσυλλεκτικού μηχανισμού του PSII οι οποίες ευνοούν τη μεταφορά ενέργειας διέγερσης από τα μόρια των χρωστικών προς τη ζεαξανθίνη αντί προς το κέντρο αντίδρασης του PSII. Σε αντίθεση με τη διεγερμένη χλωροφύλλη, η ενέργεια της διεγερμένης ζεαξανθίνης αποσβένεται με ασφάλεια καθώς μετατρέπεται σταδιακά σε θερμότητα. Ακόμα και υπό κανονικές συνθήκες φωτοσύνθεσης, η θερμική απόσβεση μέσω του κύκλου των Ξανθοφυλλών μπορεί να ευθύνεται για απόσβεση πλέον του 50% της ενέργειας ακτινοβολίας που απορροφάται από τις χλωροφύλλες (εικόνα 5.11). Στη μη-φωτοχημική απόσβεση



Εικόνα 5.12. Η εμπλοκή και απεμπλοκή του κύκλου των Ξανθοφυλλών. Υπό συνθήκες έντονης ηλιοφάνειας, η ενεργειακή υπερφόρτωση των φωτοσυστημάτων προκαλεί μείωση της διαθεσιμότητας ADP προς φωσφορυλίωση με αποτέλεσμα τη συσσώρευση πρωτονίων στο μικροχώρο των θυλακοειδών των grana και πτώση του pH. Το γεγονός αυτό έχει ως αποτέλεσμα την επαγωγή της δραστηριότητας της αποεποξειδάσης της βιολαξανθίνης (με άριστη τιμή pH 5,1) και τη σταδιακή αποεποξειδωση της βιολαξανθίνης προς ζεαξανθίνη με ταυτόχρονη οξειδωση του ασκορβικού οξέος. Αντίθετα, η απόσβεση της διαφοράς pH μεταξύ μικροχώρου και στρώματος (όταν η διαθεσιμότητα του ADP αυξηθεί) αυξάνει το pH και τη δραστηριότητα της εποξειδάσης της ζεαξανθίνης (με άριστη τιμή pH 7,5) η οποία μετατρέπει τη ζεαξανθίνη σταδιακά προς βιολαξανθίνη με ταυτόχρονη οξειδωση του NADPH. Η συσσώρευση ζεαξανθίνης υποδεικνύει την εμπλοκή του κύκλου σε διαδικασίες απόσβεσης, ενώ η συσσώρευση βιολαξανθίνης την απεμπλοκή του.

συνεισφέρουν και άλλοι μηχανισμοί οι οποίοι δεν αναφέρονται, και από κοινού με τον κύκλο των ξανθοφυλλών προσμετρώνται συλλήβδην στη λεγόμενη μη-φωτοχημική απόσβεση (qN) της ενέργειας όπως υπολογίζεται από τη φθορισμομετρία χλωροφύλλης (βλ. ένθετο 5.4). Βεβαίως μέρος της ενέργειας διέγερσης των μορίων Chla, κυρίως του κεντρικού συμπλόκου του PSII, επανεκπέμπεται ως φθορισμός. Στο συμβάν αυτό άλλωστε στηρίζεται η τεχνική της φθορισμομετρίας χλωροφύλλης (βλ. ένθετο 5.4). Ωστόσο, η απόσβεση του είδους αυτού αντιπροσωπεύει ένα μικρό μόνο ποσοστό της μη-φωτοχημικής απόσβεσης (1-2%, βλ. εικόνα 5.11) και συνεπώς έχει αμελητέο φωτοπροστατευτικό αποτέλεσμα.

Ο κύκλος των ξανθοφυλλών συνήθως απεμπλέκεται ταχέως (μέσα με μερικά λεπτά από τη διακοπή της παροχής πλεονάζουσας ενέργειας) ώστε να μην υπονομεύει τη φωτοσυνθετική απόδοση με άστοχη απώλεια ενέργειας. Ωστόσο, σε ορισμένες περιπτώσεις καταπόνησης ο μηχανισμός παραμένει ενεργός για ημέρες ή εβδομάδες, όπως π.χ. σε κωνοφόρα των βόρειων εύκρατων κλιμάτων κατά τους χειμερινούς μήνες. Στην περίπτωση αυτή η λειτουργία του μηχανισμού σχετίζεται με την προστασία της φωτοσυνθετικής συσκευής από το συνδυασμό (σχετικά) υψηλής έντασης ακτινοβολίας και πολύ χαμηλών θερμοκρασιών, και απεμπλέκεται με αργούς ρυθμούς και μόνο μετά από σταδιακή θέρμανση των φύλλων.

5.4.4.2. Φωτοχημικοί μηχανισμοί απόσβεσης της πλεονάζουσας ενέργειας—Φωτοαναπνοή και κύκλος νερού-νερού

Ο αποτελεσματικότερος και αποδοτικότερος τρόπος απόσβεσης της ενέργειας στο στάδιο της φωτοσυνθετικής ροής ηλεκτρονίων είναι ασφαλώς η αναγωγή του NADP⁺, το οποίο στη συνέχεια καταναλώνεται στην αφομοίωση του άνθρακα και άλλες αναβολικές οδούς (φωτοχημική-φωτοσυνθετική απόσβεση της ενέργειας). Όταν όμως η φωτοσυνθετική απόσβεση της ενέργειας έχει κορεστεί, ορισμένες εναλλακτικές μεταβολικές οδοί έχουν σημαντική συμβολή στη φωτοπροστασία: η **φωτοαναπνοή** (ο πλέον αποτελεσματικός) και ο **κύκλος νερού-νερού** (φωτοχημική-μη φωτοσυνθετική απόσβεση της ενέργειας) (εικόνα 5.11).

Στα φυτά με μεταβολισμό τύπου C₃, υπό συνθήκες έντονου φωτοσυνθετικού έργου ή/και σε συνδυασμό με υψηλές θερμοκρασίες, ενισχύεται η καταλυτική δράση οξυγενάσης του βασικού φωτοσυνθετικού ενζύμου, της RubisCO. Το φωτοπροστατευτικό κέρδος από τη λειτουργία της φωτοαναπνοής είναι η ενεργειακή δαπάνη για τη λειτουργία της, με αποτέλεσμα τη μείωση της ενεργειακής πίεσης. Ως οξυγενάση η RubisCO καταλύει την ενσωμάτωση ενός μορίου οξυγόνου στη 1,5-διφωσφορο-ριβουλόζη η οποία διασπάται παράγοντας ένα μόριο 3-φωσφορο-γλυκερινικού οξέος και ένα μόριο 2-φωσφορο-γλυκολικού οξέος. Και τα δύο αυτά προϊόντα επανεισάγονται στον κύκλο του Calvin, το μεν 3-φωσφορο-γλυκερινικό οξύ άμεσα, ενώ το 2-φωσφορο-γλυκο-

λικό οξύ έμμεσα, αφού και αυτό μετατρέπεται σε 3-φωσφορο-γλυκερινικό οξύ μέσω μια σειράς αντιδράσεων με τη συνεργασία υπεροξυσωμάτων και μιτοχονδρίων. Ας σημειωθεί ότι το 3-φωσφορο-γλυκερινικό οξύ είναι το πρώτο παράγωγο του κύκλου του Calvin μετά την αρχική καρβοξυλίωση. Συνεπώς η φωτοαναπνοή αποτελεί φαινομενικά έναν ενεργειακά άσκοπο κύκλο, οποίος ωστόσο σε συνθήκες καταπόνησης δαπανά ενέργεια αποφορτίζοντας τη φωτοσυνθετική συσκευή και αφετέρου επιτρέπει τη λειτουργία του κύκλου του Calvin χωρίς να μεσολαβεί αφομοίωση CO₂.

Ο κύκλος νερού-νερού λειτουργεί στην αναγωγική πλευρά του PSI αφενός μεν αποφορτίζοντας ενεργειακά την ανηγμένη φερρεδοξίνη, αφετέρου εξουδετερώνοντας τις ROS που παράγονται (βλ. ενότητα 8.4). Το όνομά του δικαιολογείται από το γεγονός ότι τα ηλεκτρόνια που παράγονται από τη φωτόλυση (οξειδωση) του νερού στο PSII ανήκουν και πάλι το μοριακό οξυγόνο σε νερό στο PSI. Οι δύο μηχανισμοί που προαναφέρθηκαν, μαζί με τη φωτοσυνθετική απόσβεση, προσμετρώνται συλλήβδην στη λεγόμενη φωτοχημική απόσβεση (qP) της ενέργειας όπως υπολογίζεται από τη φθορισμομετρία χλωροφύλλης (βλ. ένθετο 5.4).

5.5. Ο εγκλιματισμός σε υψηλές ή χαμηλές εντάσεις ακτινοβολίας περιλαμβάνει επίκτητες τροποποιήσεις δομών και λειτουργιών

Ανεξάρτητα των προσαρμοστικών χαρακτηριστικών και της στρατηγικής που διαθέτει κάθε φυτικό είδος, η αλλαγή στο φωτεινό καθεστώς ενός φύλλου απαιτεί εγκλιματισμό στις νέες συνθήκες. Όπως και σε άλλες περιπτώσεις καταπονήσεων ο βραχυπρόθεσμος εγκλιματισμός περιλαμβάνει ταχείες φυσιολογικές μεταβολές στα ήδη υπάρχοντα όργανα, ενώ ο μακροπρόθεσμος εγκλιματισμός (τα φύλλα του κυκλάμινου στην **εικόνα 5.3** αποτελούν χαρακτηριστικό παράδειγμα) περιλαμβάνει κυρίως τη έκπτυξη νέων φύλλων που ανταποκρίνονται καλύτερα στο νέο φωτεινό καθεστώς. Ο μακροπρόθεσμος εγκλιματισμός περιλαμβάνει κυρίως μορφολογικές-ανατομικές μεταβολές των φύλλων οι οποίες κατά κανόνα παγιώνονται με την πλήρη έκπτυξη του ελάσματος και επομένως δεν υπάρχει δυνατότητα μεταβολής. Στο βραχυπρόθεσμο εγκλιματισμό τη σημαντικότερη συμβολή έχουν βιοχημική μηχανισμοί, οι οποίοι μπορούν να δώσουν ανά πάσα στιγμή την απάντηση

σε μεταβολές του φωτεινού περιβάλλοντος. Ορισμένοι από αυτούς τίθενται σε λειτουργία μέσα σε σύντομο χρονικό διάστημα δευτερολέπτων έως μερικών λεπτών και θεωρούνται υπεύθυνοι για τον εγκλιματισμό των φύλλων σε ταχείες αλλαγές της έντασης της φωτεινής ακτινοβολίας (π.χ. διακυμάνσεις λόγω κίνησης της γης, των νεφών ή ακόμα ταχύτερες όπως αυτές που προέρχονται από κινήσεις του φυλλώματος των υπερκείμενων φυτών λόγω του ανέμου). Ο βραχυπρόθεσμος εγκλιματισμός περιλαμβάνει επίσης μεταβολή της κατανομής των χλωροπλάστων στα κύτταρα και στους ιστούς των φύλλων. Σε περιβάλλοντα με υψηλή ένταση ακτινοβολίας, οι χλωροπλάστες βρίσκονται σε επαφή με τα αντικλινή τοιχώματα, ώστε αφενός μεν να περιορίζουν την έκθεσή τους στο ισχυρό ηλιακό φως, αφετέρου να επιτρέπουν τη διείσδυση των φωτονίων στα κατώτερα στρώματα των φωτοσυνθετικών κυττάρων.

5.6. Η κατάλληλη προσαρμογή ή/και ο εγκλιματισμός σε ακραία φωτεινά καθεστώτα έχουν ως αποτέλεσμα την εμφάνιση δραματικών λειτουργικών διαφορών μεταξύ φύλλων σκιάς και φωτός

Η προσαρμογή ή/και ο εγκλιματισμός σε ακραία φωτεινά καθεστώτα (έντονη σκίαση-άπλετο φως) έχουν ως αποτέλεσμα να εμφανίζονται δραματικές διαφορές μεταξύ φύλλων σκιάς και φωτός, όχι μόνο σε επίπεδο δομών, αλλά και λειτουργιών. Οι λειτουργικές διαφορές των χλωροπλάστων αντικατοπτρίζονται και σε επίπεδο λεπτής δομής: Οι χλωροπλάστες τύπου-σκιάς παρουσιάζουν αυξημένες ικανότητες αξιοποίησης χαμηλών εντάσεων φωτεινής ακτινοβολίας, δηλαδή αποτελεσματικής 'παγίδευσης' των λιγοστών φωτονίων του περιβάλλοντος. Ως εκ τούτου οι υψηλότερες συγκεντρώσεις χλωροφυλλών -ανά μονάδα βάρους- των φύλλων σκιάς θεωρούνται **προσαρμοστικό πλεονέκτημα (πίνακας 5.2)**.

Επίσης, οι χλωροπλάστες τύπου-σκιάς παρουσιάζουν μεγαλύτερο μέγεθος, μικρότερο όγκο στρώματος και ευμεγέθη grana εις βάρος του όγκου του στρώματος.

Τα φύλλα σκιάς εκτός από χαμηλότερης έντασης, λαμβάνουν και διαφορετικής ποιότητας φωτεινή ακτινοβολία (λόγω της επιλεκτικής απορρόφησης φωτονίων από τα φύλλα στο εξωτερικό της κόμης) από ότι τα φύλλα φωτός (**βλ. πίνακα 5.2**). Τα φύλλα-σκιάς προκειμένου να αυξήσουν την ικανότητα απορρόφησης των 'μη αποτελεσματικών' για τη φωτοσύνθεση περιοχών του φάσματος, εμφανίζουν υψηλότερες συγκεντρώσεις chl_b και βοηθητικών φωτοσυνθετικών χρωστικών των φωτοσυνθετικών μηχανισμών, με συνέπεια να

εμφανίζουν μειωμένη αναλογία χλωροφύλλης *a* προς *b* ($chl\ a/b$) έναντι των φύλλων φωτός.

Κατά αναλογία, οι συγκεντρώσεις των ολικών πρωτεϊνών, του αζώτου αλλά και της RubisCO των φύλλων σκιάς εμφανίζονται χαμηλότερες ανά μονάδα βάρους φύλλου έναντι των φύλλων φωτός (πίνακας 5.2). Θεωρείται επίσης πιθανόν, ότι οι χαμηλές ταχύτητες αφομοίωσης CO₂ ανά μονάδα επιφάνειας που παρουσιάζουν τα φύλλα σκιάς (συγκριτικά με τα φύλλα φωτός όταν και τα δύο φωτίζονται με υψηλότερες εντάσεις ακτινοβολίας από αυτές οι οποίες επικρατούν στο περιβάλλον σκιάς) οφείλονται εν μέρει στη μειωμένη δραστηριότητα της RubisCO καθώς και στην περιορισμέ-

νη ικανότητα μεταφοράς των ηλεκτρονίων μεταξύ των δύο φωτοσυστημάτων (καθώς ο αριθμός των φωτοσυστημάτων είναι μικρότερος στα φύλλα σκιάς).

Τα ιδιόμορφα μορφολογικά, ανατομικά και βιοχημικά των φύλλων σκιάς τα οποία αναφέρθηκαν, έχουν ως αποτέλεσμα τα φύλλα των φυτών αυτών να χαρακτηρίζονται από σημαντικά χαμηλότερες ταχύτητες φωτοσύνθεσης σε συνθήκες φωτοκορεσμού (A_{max}) αλλά υψηλότερες ταχύτητες σε χαμηλές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας και χαμηλότερα σημεία αντιστάθμισης φωτισμού, έναντι των φύλλων φωτός (εικόνα 5.13, βλ. επίσης εικόνα 5.5.A). Προφανώς, η δυνατότητα επίτευξης

Πίνακας 5.2. Διαφορές στη μορφολογία και ανατομία του ελάσματος, καθώς και στη λεπτή δομή και στη βιοχημεία των χλωροπλαστών μεταξύ φύλλων φωτός και φύλλων σκιάς.

χαρακτηριστικό	φύλλα σκιάς	φύλλα φωτός
μορφολογικά και ανατομικά χαρακτηριστικά		
πάχος φύλλου	μικρό	μεγάλο
διευθέτηση ελάσματος	οριζόντια	κατακόρυφη
φυλλική επιφάνεια	μεγάλη	μικρή
επιδερμικά κύτταρα	ιδιόμορφα	κανονικά
εντοπισμός στομάτων	κυρίως στην αποαξονική	και στις δύο επιφάνειες
ασυμμετρία*	επιβεβλημένη	πιθανή
διχρωμία ελάσματος**	εμφανής	συνήθως απουσιάζει
εναπόθεση λιγνίνης***	περιορισμένη	άφθονη
διευθέτηση χλωροπλαστών	σε επαφή με τα επικλινή τοιχώματα	κυμαινόμενη, συχνά σε επαφή με τα αντικλινή τοιχώματα
χαρακτηριστικά λεπτής δομής χλωροπλαστών		
μέγεθος χλωροπλαστών	μεγάλο	μικρό
όγκος στρώματος grana	μικρός	μεγάλος
	ευμεγέθη	μικρά
βιοχημικά χαρακτηριστικά		
συγκέντρωση PSI και II	χαμηλή	υψηλή
αντένες φωτοσυλλογής [Chl] ανά βάρος	μεγάλου μεγέθους	μικρού μεγέθους
λόγος Chl <i>a</i> / <i>b</i>	μεγάλη	μικρή
λόγος Chl(<i>a</i> + <i>b</i>)/VAZ****	χαμηλός	υψηλός
λόγος Chl(<i>a</i> + <i>b</i>)/VAZ****	υψηλός	χαμηλός
συγκέντρωση RubisCO	χαμηλή	υψηλή
μέγιστη φωτοσύνθεση	χαμηλή	υψηλή
σημείο αντιστάθμισης φωτισμού	χαμηλό	υψηλό

*Αναφέρεται στην ύπαρξη ασύμμετρων (ετερόπλευρων) έναντι των συμμετρικών (αμφίπλευρων) φύλλων όσον αφορά στον διαχωρισμό του μεσοφύλλου σε δρυφρακτοειδές και σπογγώδες παρέγχυμα.

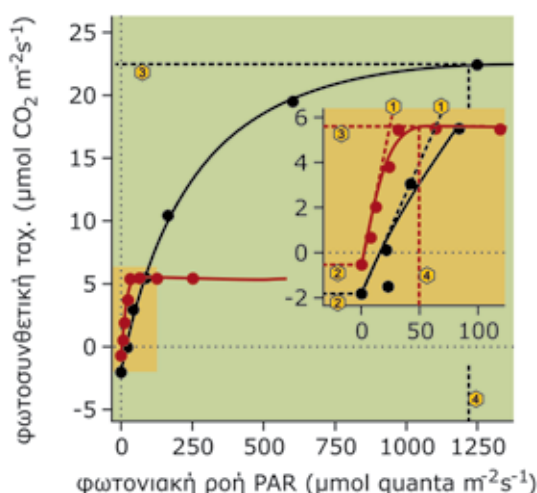
**Αναφέρεται στη διαφορά χρωματισμού μεταξύ των φυλλικών επιφανειών (συνήθως η αποαξονική έχει ανοικτότερο πράσινο χρώμα συγκριτικά με την προσαξονική).

***Αναφέρεται στο βαθμό λιγνινοποίησης των κυτταρικών τοιχωμάτων και περιλαμβάνει και την έκταση παρουσίας σκληροχυματικών ιστών.

****Αναφέρεται στο μοριακό λόγο των χλωροφυλλών προς τα καρτενοειδή του κύκλου των ξανθοφυλλών. Χαμηλές τιμές αποτελούν ένδειξη υψηλού βαθμού φωτοπροστασίας των φωτοσυστημάτων. VAZ: σύνολο βιολαξανθίνης, ανθεραξανθίνης και ζεαξανθίνης.

Προσαρμοστικό πλεονέκτημα: Κάθε μορφολογικό, ανατομικό ή φυσιολογικό χαρακτηριστικό που ευνοεί την αναπαραγωγή ή/και επιβίωση ενός οργανισμού σε ένα περιβάλλον. Κάθε προσαρμοστικό πλεονέκτημα αυξάνει την αρμοστικότητα του οργανισμού.





Εικόνα 5.13. Η επίδραση της έντασης της φωτεινής ακτινοβολίας στη φωτοσυνθετική ταχύτητα των φύλλων ενός αντιπροσωπευτικού σκιοφύτου (κόκκινη γραμμή), και ενός αντιπροσωπευτικού ηλιοφύτου (μαύρη γραμμή). Ανάλογες διαφορές παρατηρούνται και μεταξύ φύλλων του ίδιου είδους, τα οποία προέρχονται από φυτά ανεπτυγμένα είτε σε σκιά, είτε σε άπλετο φως. Στο ένθετο παρουσιάζονται μεγεθυμένες οι διαφορές τους σε χαμηλές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας. Οι αριθμοί στην εικόνα υποδηλώνουν: το γραμμικό τμήμα της καμπύλης (απόδοση ανά φωτόνιο) (1), την αναπνευστική ταχύτητα (2), τη μέγιστη φωτοσυνθετική ταχύτητα (3) και το σημείο κορεσμού (4).

υψηλών τιμών A_{max} σε συνθήκες χαμηλής έντασης φωτεινής ακτινοβολίας θεωρείται προσαρμοστικό πλεονέκτημα των φύλλων σκιάς, διότι αφενός μεν

μπορούν και αξιοποιούν αποδοτικά τη χαμηλή παροχή ενέργειας, αφετέρου η συντήρηση υψηλού A_{max} σε συνθήκες φωτοκορεσμού απαιτεί υψηλούς ρυθμούς αναπνοής και άστοχες επενδύσεις σε άζωτο. Η περιορισμένη αναπνευστική δραστηριότητα των φύλλων σκιάς εξηγείται από το γεγονός ότι οι ρυθμοί ανάπτυξης διατηρούνται σε χαμηλά επίπεδα και επομένως η ζήτηση σε ενέργεια και δομικούς λίθους είναι περιορισμένη. Εξαιτίας της μειωμένης αναπνευστικής δραστηριότητας ελαττώνεται περαιτέρω και το **σημείο αντιστάθμισης του φωτισμού**, έτσι ώστε το φυτό να μπορεί να διατηρεί θετικούς ρυθμούς φωτοσύνθεσης (θετικό ισοζύγιο άνθρακα) ακόμα και σε εξαιρετικά χαμηλές εντάσεις φωτισμού (βλ. **εικόνα 5.13**).

Η υψηλότερη φωτοσυνθετική ικανότητα ανά μονάδα βιομάζας, την οποία παρουσιάζουν τα φύλλα φωτός σε σχέση με τα φύλλα σκιάς οφείλεται 1) στην υψηλή αγωγιμότητα εισόδου του CO_2 , 2) στη σημαντική αύξηση της επιφάνειας μέσω της οποίας πραγματοποιείται η αφομοίωση του CO_2 (η αύξηση αυτή επιτυγχάνεται μέσω της αύξησης του πάχους του φύλλου και επομένως της αύξησης του αριθμού των φωτοσυνθετικών κυττάρων ανά μονάδα επιφάνειας φύλλου) 3) στην κατάλληλη αρχιτεκτονική του εσωτερικού του φύλλου, η οποία επιτρέπει στη φωτεινή ακτινοβολία να διεισδύει και να κατανέμεται σχετικά ομοιόμορφα σε όλα τα φωτοσυνθετικά κύτταρα και 4) στον καλύτερο βιοχημικό εξοπλισμό που αφορά στην αφομοίωση του CO_2 .

5.7. Η υπεριώδης ακτινοβολία (UV) η οποία προσπίπτει στην επιφάνεια του πλανήτη αποτελεί παράγοντα καταπόνησης

Η υπεριώδης ακτινοβολία αφορά την περιοχή του ηλεκτρομαγνητικού φάσματος μεταξύ 200 και 400 nm. Υποδιαιρείται σε τρεις υποπεριοχές: *UV-A* (320-400 nm), *UV-B* (280-320 nm), και *UV-C* (200-280 nm). Η υπεριώδης ακτινοβολία αντιπροσωπεύει ένα μικρό μόνο ποσοστό της ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας η οποία φθάνει στην κορυφή της γήινης ατμόσφαιρας (λιγότερο από 7%, βλ. **εικόνα 5.2**). Το ποσοστό αυτό είναι σημαντικά

μικρότερο στην επιφάνεια του πλανήτη, επειδή το στρώμα του όζοντος της στρατόσφαιρας, σε ύψος 15-30 km, συγκρατεί ένα σημαντικό ποσοστό της ακτινοβολίας αυτής, ενώ απορροφά πλήρως φωτόνια με μήκη κύματος βραχύτερο των 295 nm. Ως εκ τούτου η επιφάνεια της γης δέχεται μόνον ένα τμήμα της *UV-B* (>295 nm) και το σύνολο της *UV-A* ακτινοβολίας.



Σημείο αντιστάθμισης φωτισμού: Η ένταση ακτινοβολίας στην οποία η ταχύτητα αφομοίωσης CO_2 αντισταθμίζεται από την ταχύτητα έκλυσης CO_2 , οπότε η καθαρή ανταλλαγή αερίων μηδενίζεται.

Παρόλο που η υπεριώδης δεν χαρακτηρίζεται ως ιονίζουσα ακτινοβολία, διαθέτει ενεργειακό περιεχόμενο ανά φωτόνιο ικανό να προκαλέσει έντονες χημικές αλλαγές σε ορισμένα βιομόρια. Η ζημιογόνος δράση της εξαρτάται από το μήκος κύματος των φωτονίων. Τα νουκλεϊκά οξέα και οι πρωτεΐνες διαθέτουν μέγιστα απορρόφησης στην UV-C περιοχή, ωστόσο ένα τμήμα του φάσματος απορρόφησης τους εισέρχεται και στην UV-B περιοχή. Επομένως η απορρόφηση UV-B ακτινοβολίας από τα βιομόρια αυτά είναι δυνατό να προκαλέσει φωτοχημικές αλλοιώσεις της δομής τους. Αντίθετα τα φωτόνια της UV-A περιοχής δεν απορροφώνται από τα βιομόρια αυτά, και ως εκ τούτου δεν θεωρούνται ικανά να προκαλέσουν σοβαρές φυσιολογικές βλάβες. Ωστόσο λόγω της απορρόφησης τους από εξειδικευμένους φωτοδέκτες προκαλούν φωτομορφογενετικά αποτελέσματα, ενώ έχουν σημαντική συμβολή και στην πρόκληση φωτοπαρεμπόδισης (**εικόνα 5.9**). Η μελέτη της επίδρασης της υπεριώδους ακτινοβολίας στα βιολογικά συστήματα περιορίζεται στις επιδράσεις της UV-B ακτινοβολίας, επειδή αφενός μεν η UV-A δεν εμφανίζει ιδιαίτερα ζημιογόνο

δράση, και αφ' ετέρου η UV-C ακτινοβολία δεν εισέρχεται στην ατμόσφαιρα.

Η ένταση της UV-B ακτινοβολίας αυξάνεται αυξανόμενου του γεωγραφικού πλάτους, επειδή η στοιβάδα του στρατοσφαιρικού όζοντος παρουσιάζεται λεπτότερη προς τους πόλους, και αυξανόμενου του υψομέτρου. Εξαρτάται επίσης από μεμονωμένα γεωλογικά επεισόδια (π.χ. εκρήξεις ηφαιστειών) και από τις ανθρωπογενείς δραστηριότητες. Η εκτεταμένη χρήση χλωριωμένων φθοροϋδρογονανθράκων (μέχρι και πρόσφατα) θεωρήθηκε υπεύθυνη για την καταστροφή του στρώματος του στρατοσφαιρικού όζοντος, και την επακόλουθη αύξηση των επιπέδων της υπεριώδους ακτινοβολίας στην επιφάνεια του πλανήτη. Ελάττωση της στοιβάδας του όζοντος κατά 15% μπορεί να επιφέρει, σύμφωνα με θεωρητικούς υπολογισμούς, μια αύξηση της έντασης της UV-B ακτινοβολίας στην επιφάνεια του πλανήτη κατά 50%. Ωστόσο η απαγόρευση της χρήσης των ουσιών αυτών φαίνεται ότι έχει θετικά αποτελέσματα, παρότι η δράση τους μπορεί να συνεχιστεί για δεκαετίες.

5.8. Αυξημένα επίπεδα UV-B ακτινοβολίας μπορεί να προκαλέσουν σημαντικές φυσιολογικές βλάβες σε ευαίσθητα φυτά

Η επίδραση της UV-B ακτινοβολίας στους φυτικούς οργανισμούς παρουσιάζεται γενικώς δυσμενής. Σε μακροσκοπικό επίπεδο η αύξηση των δόσεων της UV-B ακτινοβολίας μπορεί να επιφέρει καφέ μεταχρωματισμό ή αλλοιώσεις των

επιδερμικών κυττάρων, χλώρωση, μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας, της ανάπτυξης και της παραγωγής βιομάζας. Ο **πίνακας 5.3** παρουσιάζει συνοπτικά ορισμένες επιδράσεις της UV-B ακτινοβολίας σε κυτταρικό επίπεδο.

Πίνακας 5.3. Πιθανοί στόχοι της ζημιογόνου δράσης της UV-B ακτινοβολίας σε φυτικά κύτταρα.

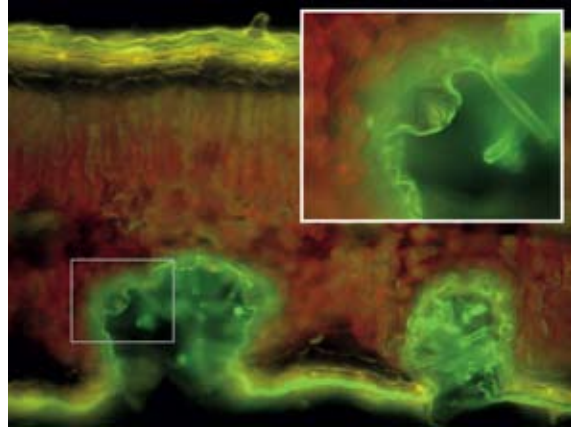
Λειτουργίες-στόχοι οι οποίες επηρεάζονται	αποτελέσματα
DNA	
σχηματισμός διμερών μεταξύ μορίων θυμίνης	αναποτελεσματική μεταγραφή
φωτοσυνθετική συσκευή	
αποδραστηριοποίηση του PSII αποδόμηση των πρωτεϊνών D1 και D2 του PSII αλλοίωση των μεμβρανών των θυλακοειδών και της λεπτής δομής των χλωροπλαστών ελάττωση της δραστηριότητας της RubisCO και άλλων ενζύμων ελάττωση της συγκέντρωσης των φωτοσυνθετικών χρωστικών καταστολή γονιδίων τα οποία κωδικοποιούν φωτοσυνθετικές πρωτεΐνες	μειωμένη φωτοσυνθετική ικανότητα
μεμβράνες	
οξειδώσεις λιπιδίων	απώλεια διαμερισματοποίησης
φυτοορμόνες	
φωτοξείδωση του IAA	ορμονικές διαταραχές
δευτερογενής μεταβολισμός	
διέγερση εξειδικευμένων φωτοδεκτών ενεργοποίηση γονιδίων τα οποία κωδικοποιούν πρωτεΐνες οι οποίες εμπλέκονται στη βιοσύνθεση δευτερογενών μεταβολιτών συσσώρευση φλαβονοειδών, ανθοκυανών και άλλων φαινολικών ουσιών συσσώρευση αλκαλοειδών, πολυαμινών και επιεφυμενιδικών κηρών	αυξάνεται το προστατευτικό δυναμικό των εξειδικευμένων ιστών
συστήματα εξουδετέρωσης ενεργών μορφών οξυγόνου (ROS)	
αύξηση των επιπέδων της γλουταθειόνης και του ασκορβικού αύξηση της δραστηριότητας της δεσμουτάσης του υπεροξειδίου, της ρεδοουκτάσης της γλουταθειόνης και της υπεροξειδάσης	αντιμετωπίζονται οι πιθανές παρενέργειες

5.9. Ορισμένα μορφολογικοί, ανατομικοί και φυσιολογικοί μηχανισμοί αναλαμβάνουν την προστασία των ιστών έναντι της UV ακτινοβολίας

Την προστασία των φυτικών ιστών έναντι της υπεριώδους ακτινοβολίας την έχουν αναλάβει κυρίως επιφανειακοί προστατευτικοί ιστοί. Τα χυμοτόπια των επιδερμικών κυττάρων περιέχουν δευτερογενείς μεταβολίτες (κυρίως φλαβονοειδή) τα μόρια των οποίων απορροφούν στην περιοχή της υπεριώδους, όχι όμως και στην περιοχή της ορατού (**εικόνα 5.14**). Επομένως ο επιδερμικός ιστός συμπεριφέρεται οπτικά ως ένα εξειδικευμένο διαφανές φίλτρο το οποίο συγκρατεί επιλεκτικά την UV ακτινοβολία. Έχει διατυπωθεί η άποψη

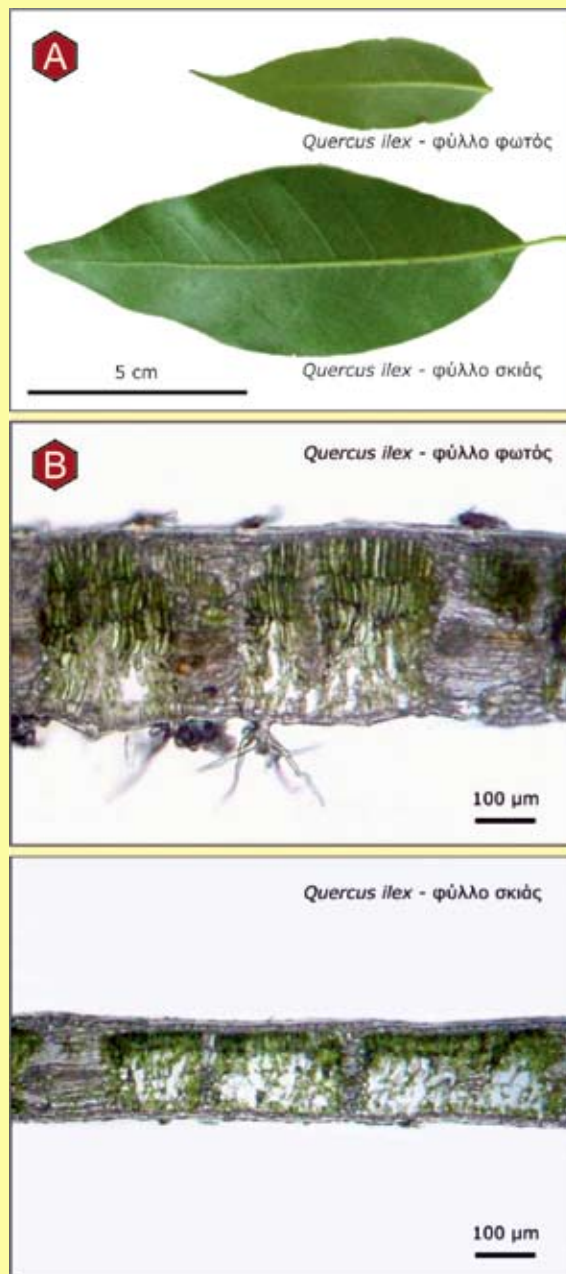
ότι το εξελικτικό άλμα του εποικισμού της ξηράς από τους φυτικούς οργανισμούς κατά τη διάρκεια της εξέλιξης σχετίζεται και με το κρίσιμο βιοχημικό βήμα της ικανότητας σύνθεσης φλαβονοειδών και άλλων σχετικών μορίων (**βλ. επίσης ενότητα 12.3.1**). Προστατευτικό ρόλο επίσης παίζουν ορισμένοι μορφολογικοί και ανατομικοί χαρακτήρες οι οποίοι συμβάλλουν στη συγκράτηση της υπεριώδους ακτινοβολίας, όπως το πυκνό στρώμα τριχών, οι επιεφυμενιδικοί κηροί και τα παχιά κυτταρικά τοιχώματα των επιδερμικών και υποδερμικών κυττάρων.

Εικόνα 5.14. Εγκάρσια τομή φύλλου της πικροδάφνης (*Nerium oleander*) όπως φαίνεται σε μικροσκόπιο φθορισμού. Η τομή έχει εμβαπτιστεί σε εξειδικευμένο επαγωγέα του φθορισμού ουσιών οι οποίες απορροφούν στην περιοχή της UV-ακτινοβολίας. Το φύλλο εμφανίζει έντονα ξηρομορφικά χαρακτηριστικά. Ισχυρή εφυμενίδα, πολύστρωμη προσαξονική επιδερμίδα, μεγάλο πάχος, συμπαγές μεσόφυλλο και τοποθέτηση στομάτων σε κρύπτες οι οποίες καλύπτονται από τρίχωμα. Ισχυρό φθορισμό εμφανίζουν η εφυμενίδα (πράσινο) και η επιδερμίδα (κίτρινο) των δύο επιφανειών του φύλλου, καθώς και το τρίχωμα. Το μεσόφυλλο εμφανίζει κόκκινο φθορισμό λόγω της ύπαρξης χλωροφύλλης. Στο **ένθετο** παρουσιάζεται σε μεγέθυνση η περιοχή μιας κρύπτης που περιβάλλεται από το λευκό τετράγωνο.



Ένθετο 5.1. Ανατομικά και φυσιολογικά χαρακτηριστικά φύλλων σκιάς και φύλλων φωτός

Τα φύλλα εγκλιματίζονται στο φωτεινό καθεστώς στο οποίο αναπτύσσονται. Ο εγκλιματισμός εμφανίζεται σε μορφολογικό και ανατομικό επίπεδο όπως για παράδειγμα η επιφάνεια και το πάχος του φύλλου, η αναλογία φωτοσυνθετικών και σκληροεγχυματικών ιστών, κ.λπ. Διαφορές εντοπίζονται επίσης σε βιοχημικό και φυσιολογικό επίπεδο όπως η συγκέντρωση και σύσταση των χλωροφυλλών και των καροτενοειδών, ο βιοχημικός εξοπλισμός των χλωροπλαστών, η φωτοσυνθετική και αναπνευστική ταχύτητα και άλλα. Έντονος εγκλιματισμός σε περιβάλλον σκιάς ή άπλετου φωτισμού στο πεδίο χαρακτηρίζει τα φύλλα ειδών της οικογένειας Fagaceae (π.χ. αριά - *Quercus ilex*, **εικόνα 5.15**). Στον **πίνακα 5.4**, συγκρίνονται οι τιμές βασικών μορφολογικών και ανατομικών παραμέτρων μεταξύ φύλλων σκιάς και φωτός για το παραπάνω φυτικό είδος.



Εικόνα 5.15. Εγκλιματισμός (μακροπρόθεσμος) της αριάς (*Quercus ilex*) σε διαφορετικά καθεστώτα φωτισμού. **A.** Αντιπροσωπευτικά φύλλα φυτών φωτός (πάνω) και σκιάς (κάτω). Το φύλλο φωτός είναι σαφώς μικρότερο και διαθέτει περισσότερες τρίχες. **B.** Εγκάρσιες τομές φύλλων φωτός (πάνω) και σκιάς (κάτω), όπως εμφανίζονται στο κοινό οπτικό μικροσκόπιο. Τα φύλλα φωτός είναι παχύτερα, διαθέτουν περισσότερες στοιβάδες πασσαλώδους παρεγχύματος και λιγότερους μεσοκυττάριους χώρους έναντι των φύλλων σκιάς.

Πίνακας 5.4. Διαφορές σε ανατομικές και βιοχημικές παραμέτρους ως αποτέλεσμα του μακροπρόθεσμου εγκλιματισμού φύλλων της αριάς (*Quercus ilex*) σε διαφορετικά καθεστώτα φωτισμού.

φύλλα	ανατομικές παράμετροι				βιοχημικές παράμετροι		
	πάχος (μm)	επιφάνεια (cm ²)	SLA* (cm ² g ⁻¹)	ΠΤ* (mg cm ⁻²)	[Chla] (μg cm ⁻²)	[Chlb] (μg cm ⁻²)	Λόγος Chla/b
σκιάς	200	11,25	84,0	1,9	16,0	16,3	0,9
φωτός	316	2,81	47,5	0,3	24,3	9,3	2,6

* SLA: Specific Leaf Area, Ειδική Φυλλική Επιφάνεια. ΠΤ: Πυκνότητα Τριχώματος.

Ένθετο 5.2. Μέθοδοι προσδιορισμού της συγκέντρωσης των χλωροφυλλών στους φωτοσυνθετικούς ιστούς

Η συγκέντρωση των Chla και Chlb, αλλά και ο λόγος Chla/Chlb σε πολλές περιπτώσεις αποτελούν έναν δείκτη της φυσιολογικής κατάστασης των ιστών. Μέσω του προσδιορισμού της συγκέντρωσης των χλωροφυλλών, σε συνδυασμό με την εκτίμηση των παραμέτρων φθορισμού της χλωροφύλλης (βλ. ένθετο 5.4) μπορεί εκτιμηθεί το εύρος των ζημιών οι οποίες έχουν προκύψει από την εφαρμογή ενός παράγοντα καταπόνησης, όπως π.χ. ενός ρύπου.

Υπάρχουν τρεις μεθοδολογίες για τη μέτρηση της συγκέντρωσης των χλωροφυλλών: α) εκχύλιση και προσδιορισμός μέσω φωτομετρίας, β) εκχύλιση και χρωματογραφικός προσδιορισμός μέσω υγρής χρωματογραφίας και γ) φωτομετρικός προσδιορισμός σε άθικτους ιστούς μέσω χλωροφυλλομέτρου. Η πρώτη μεθοδολογία είναι η πλέον διαδεδομένη, σχετικά απλή, ακριβής και επαρκής από πλευράς πληροφοριών οι οποίες λαμβάνονται. Η χρωματογραφική ανάλυση δεν είναι συνήθης, λόγω υψηλού κόστους και διάρκειας χρόνου, και εφαρμόζεται μόνο στις περιπτώσεις ταυτόχρονου προσδιορισμού όλων των φωτοσυνθετικών χρωστικών (συμπεριλαμβανομένων και των καροτενοειδών). Τέλος, η τρίτη μεθοδολογία εφαρμόζεται κυρίως για αγρονομικές μελέτες όπου ενδιαφέρει μόνο η συγκέντρωση των ολικών χλωροφυλλών καθώς ο ποσοτικός προσδιορισμός ξεχωριστά των δύο χλωροφυλλών είναι αδύνατος. Η μέθοδος ως εκ τούτου είναι ανεπαρκής για ερευνητικές φυσιολογικές ή οικοφυσιολογικές μελέτες. Ωστόσο, έχει τα εξής ιδιαίτερα πλεονεκτήματα: μη καταστροφική μέτρηση, μικρό κόστος, ελάχιστο χρόνο μέτρησης ανά δείγμα και δυνατότητα για μετρήσεις πεδίου.

Στη μεθοδολογία του προσδιορισμού μέσω εκχύλισης και οπτικής φασματοσκοπίας υπάρχουν δύο παραλλαγές: α1) εκχύλιση με λειορίβηση του ιστού και α2) εκχύλιση σε αδρώς τεμημένο ιστό. Η πρώτη παραλλαγή θεωρείται ως η πλέον αξιόπιστη δεδομένου ότι η ιστολογική οργάνωση του δείγματος καταστρέφεται με αποτέλεσμα η εκχύλιση να είναι εξαντλητική. Ως διαλύτες για την εκχύλιση χλωροφυλλών από νωπούς ιστούς χρησιμοποιούνται υδατικά διαλύματα ακετόνης, αιθανόλης ή μεθανόλης (συνήθως 80 έως και 100%).

Η ακετόνη θεωρείται ως ο πλέον κατάλληλος διαλύτης ενώ η μεθανόλη μπορεί να χρησιμοποιηθεί σε περίπτωση που επιθυμείται ταυτόχρονος προσδιορισμός ανθοκυανινών ή φαινολικών συστατικών. Η εκχύλιση πραγματοποιείται σε χαμηλή θερμοκρασία (3-5 °C) και μετά από προσθήκη CaCO₃ στο διαλύτη εκχύλισης (για την εξουδετέρωση των φυτικών οξέων) μέτρα τα οποία αποτρέπουν τη μετατροπή των χλωροφυλλών στις αντίστοιχες φαιοφυτίνες λόγω απόσπασης του ατόμου μαγνησίου της πορφυρίνης.

Η δεύτερη παραλλαγή πλεονεκτεί καθώς είναι απλούστερη δεδομένου ότι κάθε δείγμα εισάγεται σε δοκιμαστικό σωλήνα και η εκχύλιση των χλωροφυλλών στηρίζεται στη διάχυση του διαλύτη στα τεμάχια του ιστού. Ως διαλύτης χρησιμοποιείται το δομικό ανάλογο της ακετόνης διμεθυλ-σουλφοξείδιο ως μη πτητικό σε αντίθεση με την πτητική ακετόνη η οποία δεν προσφέρεται δεδομένου του μεγάλου χρόνου εκχύλισης. Ωστόσο, η μέθοδος αυτή παρουσιάζει το σημαντικό μειονέκτημα της μη εξαντλητικής εκχύλισης. Ο διαλύτης αδυνατεί να παραλάβει το σύνολο των χλωροφυλλών καθώς η διάχυσή του εντός του ιστού είναι ατελής και μάλιστα περισσότερο ατελής στα δείγματα με μεγάλο πάχος ή/και έντονη παρουσία σκληρογχοματικών ιστών ιδιαίτερα σε ετεροβαρή φύλλα τα οποία χαρακτηρίζονται από εγκάρσια σκληρογχοματικά φράγματα (εικόνα 5.16). Συνεπώς, η μέθοδος μπορεί να οδηγήσει σε σημαντική υποεκτίμηση της συγκέντρωσης ή σφάλματα σύγκρισης μεταξύ π.χ. φύλλων διαφορετικών ειδών ή μεταξύ φύλλων τα οποία έχουν διαφορετικά ανατομικά χαρακτηριστικά λόγω διαφορετικών μεταχειρίσεων.

Μετά την εκχύλιση η συγκέντρωση των δύο χλωροφυλλών στο εκχύλισμα καθώς και της ολικής χλωροφύλλης και των καροτενοειδών εάν αυτό απαιτείται υπολογίζονται βάσει των τιμών απορρόφησης σε συγκεκριμένα μήκη κύματος στην περιοχή του ερυθρού (και κυανού για τα καροτενοειδή) και εξισώσεων οι οποίες παραλλάσσουν ανάλογα το διαλύτη εκχύλισης. Στη συνέχεια η συγκέντρωση μπορεί να εκφραστεί ανά επιφάνεια ή νωπό ή ξηρό βάρος του ιστού.

Στο φωτομετρικό προσδιορισμό σε άθικτους



Εικόνα 5.16. Μικροφωτογραφία τεμαχίου ελάσματος φύλλου πουρναριού (*Quercus coccifera*) με διερχόμενο φως μετά από εκχύλιση με διμεθυλ-σουλφοξείδιο στους 65°C για 40 min. Στην αριστερή πλευρά διακρίνεται το σημείο τομής (βέλη) και εισόδου του διαλύτη. Προοδευτικά και προς τα δεξιά διακρίνεται η αυξανόμενη παρουσία χλωροφυλλών αποτέλεσμα της ανεπαρκούς παραλαβής τους από τον διαλύτη. Οι διαφορές στο βαθμό αποχρωματισμού είναι εμφανείς μεταξύ περιοχών του φωτοσυνθετικού ιστού οι οποίες χωρίζονται με εγκάρσια φράγματα από σκληρόγχομα. Nikolopoulos et al. 2008. Leaf anatomy affects the extraction of photosynthetic pigments by DMSO, Talanta, 76:1265-1268

ιστούς, η συγκέντρωση της ολικής χλωροφύλλης προσδιορίζεται έμμεσα με τη χρήση χλωροφυλλομέτρου. Το όργανο δίνει τιμές σε αυθαίρετες μονάδες, οι οποίες βασίζονται στην περατότητα του φύλλου στο ερυθρό (όπου παρουσιάζουν μέγιστο τα φάσματα απορρόφησης των χλωροφυλλών και δεν απορροφούν τα καροτενοειδή) και στο υπέρυθρο (όπου οι χλωροφύλλες δεν απορροφούν και ως εκ τούτου υπολογίζεται η μείωση της περατότητας λόγω ανάκλασης, σκέδασης και απορρόφησης από μόρια διαφορετικά από τις χλωροφύλλες). Η διαφορά της περατότητας στα δύο μήκη κύματος αντιστοιχεί ειδικά στη μείωση της περατότητας του φύλλου λόγω της παρουσίας των δύο χλωροφυλλών. Οι τιμές αυτές πρέπει στη συνέχεια να εκφραστούν ως συγκέντρωση ολικής χλωροφύλλης μέσω κατασκευής προτύπου καμπύλης για κάθε είδος φύλλου, στην οποία στον οριζόντιο άξονα τοποθετούνται οι τιμές του χλωροφυλλομέτρου και στον κατακόρυφο άξονα οι συγκεντρώσεις της ολικής χλωροφύλλης για το κάθε δείγμα, υπολογισμένες με την κλασική μέθοδο εκχύλισης. Η μέθοδος παρουσιάζει ορισμένους περιορισμούς, η καταστρατήγηση των οποίων μπορεί να οδηγήσει σε σημαντικά σφάλματα. Λόγω της κατασκευαστικής αρχής του οργάνου,

οι μετρήσεις πρέπει να περιορίζονται σε σχετικά λεπτά φύλλα τα οποία παρουσιάζουν ικανοποιητική περατότητα στην περιοχή του ερυθρού. Επίσης, φύλλα τα οποία φέρουν ασυνήθιστα μεγάλη πυκνότητα επιδερμικών εξαρτημάτων, ιδιάζουσα κατασκευή ή υψηλή συγκέντρωση μη-φωτοσυνθετικών χρωστικών οδηγούν σε σημαντική απόκλιση των μετρήσεων. Για την κατασκευή της καμπύλης αναφοράς θα πρέπει να χρησιμοποιούνται δείγματα με μεγάλο εύρος συγκέντρωσης χλωροφυλλών και κάθε καμπύλη να εφαρμόζεται στο είδος του φύλλου για το οποίο κατασκευάστηκε. Για παράδειγμα, δεν είναι σωστό η καμπύλη του πουρναριού να χρησιμοποιηθεί για μετρήσεις της βελανιδιάς ή η καμπύλη των ώριμων φύλλων σίτου να χρησιμοποιηθεί για αναπτυσσόμενα φύλλα σίτου καθώς οι οπτικές ιδιότητες των δύο ειδών δειγμάτων είναι πολύ διαφορετικές. Λόγω αυτού, παρατηρούνται μεγάλοι εύρους διαφορές μεταξύ των μετρήσεων οι οποίες δεν αντικατοπτρίζουν πραγματικές διαφορές στη συγκέντρωση των χλωροφυλλών.

Ένθετο 5.3. Φάσματα απορρόφησης - φάσματα δράσης

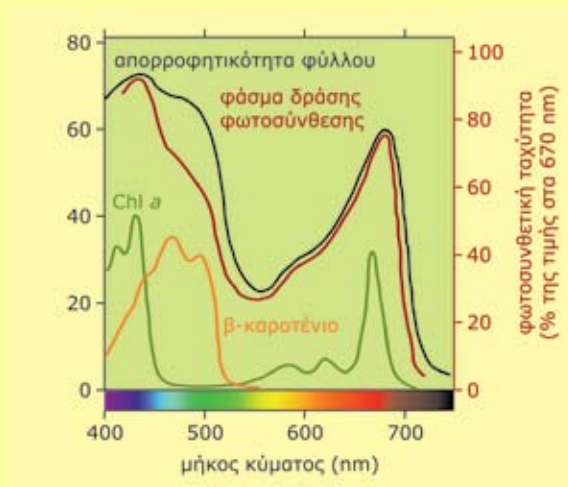
Εάν ένα διάλυμα χρωστικής φωτίζεται από μια μονοχρωματική δέσμη ακτινοβολίας (συγκεκριμένου μήκους κύματος), η απορρόφηση εξαρτάται από τρεις παράγοντες: **i.** το πάχος του υλικού που απορροφά, **ii.** τη συγκέντρωση του υλικού και **iii.** τη δομή του μορίου της χρωστικής, την ικανότητα δηλ. του υλικού να απορροφά. Η ποσοτική έκφραση δίδεται μέσω του νόμου των Lambert-Beer.

Εάν η απορρόφηση υπολογίζεται σε διαφορετικά μήκη κύματος, η γραφική παράσταση που θα προκύψει όταν στον οριζόντιο άξονα θέσουμε τις τιμές των μηκών κύματος και στον κατακόρυφο άξονα τις τιμές της απορρόφησης μιας συγκεκριμένης χρωστικής, ονομάζεται **φάσμα απορρόφησης (εικόνα 5.17)**. Το φάσμα απορρόφησης κάθε υλικού αποτελεί μια ποσοτική περιγραφή της ικανότητάς του να απορροφά σε μια περιοχή μηκών κύματος του ηλεκτρομαγνητικού φάσματος και ως εκ τούτου σχετίζεται πολύ στενά με τη μοριακή δομή του υλικού. Γι'αυτό το λόγο τα φάσματα απορρόφησης είναι χαρακτηριστικά για κάθε υλικό και στην πράξη χρησιμοποιούνται ως 'ταυτότητες' αναγνώρισης ουσιών ή ομάδων ουσιών.

Σε βιολογικές διαδικασίες στις οποίες εμπλέκονται φωτοχημικές αντιδράσεις είναι σημαντικό να γνωρίζουμε ποια μήκη κύματος είναι αποτελεσματικά στο να προκαλέσουν τη φωτοχημική

αντίδραση και επομένως να προωθήσουν τη διαδικασία. Στην περίπτωση αυτή κατασκευάζουμε διάγραμμα τοποθετώντας στον οριζόντιο άξονα τις τιμές των μηκών κύματος, ενώ στον κατακόρυφο άξονα την πρόοδο της συγκεκριμένης αντίδρασης που εξετάζουμε. Ένα τέτοιο διάγραμμα ονομάζεται **φάσμα δράσης** και μας δίνει μια γενική εικόνα για τη σχετική αποτελεσματικότητα των φωτονίων διαφορετικών μηκών κύματος σε ένα μηχανισμό. Λαμβάνοντας υπ' όψη ότι μόνο η φωτεινή ακτινοβολία που απορροφάται είναι ικανή να προκαλέσει μια φωτοχημική αντίδραση, το φάσμα δράσης θα πρέπει να προσομοιάζει με το φάσμα απορρόφησης του μορίου το οποίο απορροφά την ακτινοβολία και είναι υπεύθυνο για την όλη πορεία της διαδικασίας. Με άλλα λόγια, η καταγραφή ενός φάσματος δράσης βοηθά στην 'ενοχοποίηση' ενός μορίου ως υπεύθυνου μιας φωτοχημικής αλλαγής, η οποία σηματοδοτεί την έναρξη ή λήξη ενός ολόκληρου μηχανισμού (**εικόνα 5.17**).

Ένας σωστός σχεδιασμός φάσματος δράσης προϋποθέτει η παρεχόμενη φωτονική ροή (σε $\mu\text{Ein m}^{-2} \text{s}^{-1}$) στα διάφορα μήκη κύματος να παραμένει σταθερή, έτσι ώστε να εξασφαλιστεί μια κοινή βάση σύγκρισης.



Εικόνα 5.17. Σύγκριση του φάσματος δράσης της φωτοσύνθεσης και της απορροφητικότητας του φύλλου του φυτού *Elodea densa* με τα φάσματα απορρόφησης της χλωροφύλλης *a* και του β-καροτενίου.

Ένθετο 5.4. Εκτίμηση φωτοχημικών παραμέτρων του PSII μέσω του φθορισμού της χλωροφύλλης

A. Η καμπύλη Kautsky της κινητικής επαγωγής του φθορισμού

Οι χλωροφύλλες αποτελούν τις μόνες φωτοσυνθετικές χρωστικές οι οποίες παρουσιάζουν το φαινόμενο του φθορισμού. Κατά την απορρόφηση ακτινοβολίας από τις χλωροφύλλες ένα μικρό μέρος της ενέργειας διέγερσης, περίπου 1-2%, επανεκπέμπεται υπό μορφή φθορισμού. Στις συνήθεις θερμοκρασίες μετρήσεων ο φθορισμός που εκπέμπεται από έναν φωτοσυνθετικό ιστό (π.χ. φύλλο, πράσινο βλαστό, κ.λπ.) προέρχεται στο μεγαλύτερο ποσοστό του από τα μόρια της χλωροφύλλης *a* του φωτοσυλλεκτικού μηχανισμού του PSII. Η εκπομπή φθορισμού ανταγωνίζεται τις άλλες μορφές ενεργειακής απόσβεσης στα φωτοσυστήματα, δηλαδή τη φωτοχημική απόσβεση (αφομοίωση CO₂, κύκλος νερού-νερού, φωτοαναπνοή) και μη-φωτοχημική απόσβεση μέσω θερμικών απωλειών (κύκλος ξανθοφυλλών). Συνεπώς τα επίπεδα εκπομπής φθορισμού μεγιστοποιούνται όταν μειώνεται η φωτοσυνθετική ροή ηλεκτρονίων ή/και όταν μειώνεται η μη-φωτοχημική απόσβεση η οποία οφείλεται στους φωτοπροστατευτικούς μηχανισμούς των χλωροπλαστών. Η μελέτη επομένως του φθορισμού της χλωροφύλλης παρέχει πλήθος πληροφοριών για τον τρόπο διαχείρισης της ενέργειας διέγερσης στα φωτοσυστήματα και τελικά για την ομαλή πορεία της φωτοσύνθεσης.

Όταν ένα φύλλο έχει συσκοτιστεί για ικανό χρονικό διάστημα θεωρούμε ότι η φωτοσυνθετική συσκευή έχει **προσαρμοστεί στο σκοτάδι**. Ο όρος **προσαρμογή στο σκοτάδι** ή αντίστοιχα **προσαρμογή στο φως** φαίνεται ακατάλληλος δεδομένου ότι ως προσαρμογή θεωρούμε τη διαμόρφωση των γενετικών χαρακτηριστικών ενός πληθυσμού στην κλίμακα του εξελικτικού χρόνου. Ωστόσο, καθώς η παραπάνω ορολογία έχει καθιερωθεί στη μελέτη του φθορισμού της χλωροφύλλης, χρησιμοποιείται και εδώ. Ως δείγμα **προσαρμοσμένο στο σκοτάδι (dark adapted)** θεωρούμε αυτό το οποίο έχει μείνει ικανό χρόνο στο σκοτάδι ή σε αρκετά χαμηλή ένταση φωτός ώστε το σύνολο των δεκτών ηλεκτρονίων του PSII να είναι οξειδωμένοι. Στην κατάσταση αυτή τα φωτο-

συστήματα περιγράφονται επίσης ως **σε ηρεμία (relaxed)** ή **ανοικτά (open)**. Αντίστοιχα, ως δείγμα **προσαρμοσμένο στο φως (light adapted)** θεωρούμε αυτό το οποίο έχει παραμείνει ικανό χρόνο σε δεδομένη ένταση φωτός ώστε οι φωτοχημικές παράμετροι του PSII να εμφανίζονται σταθερές.

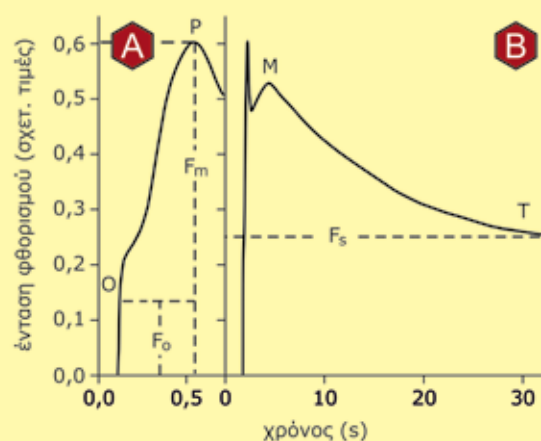
Σε ένα δείγμα προσαρμοσμένο στο σκοτάδι η επαγωγή του φθορισμού μετά από αιφνίδιο φωτισμό ακολουθεί χαρακτηριστική κινητική (καμπύλη Kautsky, βλ. **εικόνα 5.18**). Σε ορισμένα σημεία της καμπύλης Kautsky καταγράφονται οι χαρακτηριστικές παράμετροι του εκπεμπόμενου φθορισμού:

A. F₀ (ελάχιστος φθορισμός), ο φθορισμός ο οποίος εμφανίζεται σχεδόν ακαριαία μέσα στα πρώτα ms. Έχει διαπιστωθεί ότι κατά το μικρό αυτό χρονικό διάστημα τα φωτοχημικά κέντρα αντίδρασης του PSII είναι ανοικτά, και οι αποδέκτες ηλεκτρονίων παραμένουν σε οξειδωμένη μορφή. Αυξημένες τιμές του F₀ υποδηλώνουν την καταστροφή ορισμένων φωτοχημικών κέντρων ή δυσχέρειες στη μεταφορά ενέργειας από τη φωτοσυλλεκτικό μηχανισμό προς τα φωτοχημικά κέντρα αντίδρασης του PSII.

B. F_m (μέγιστος φθορισμός), η μέγιστη δυνατή ένταση φθορισμού στο σημείο P. Δεδομένου ότι συνεχίζεται ο έντονος φωτισμός του δείγματος, στο σημείο αυτό θεωρείται ότι τα φωτοχημικά κέντρα αντίδρασης του PSII και οι αρχικοί δέκτες των ηλεκτρονίων (του ζεύγους των κινονών, βλ. **εικόνα 5.10**) βρίσκονται πλέον στην ανηγμένη μορφή (δηλ. κλείνουν). Στο σημείο P η φωτοσυνθετική ροή ηλεκτρονίων μηδενίζεται και για τον λόγο αυτό το επίπεδο του εκπεμπόμενου φθορισμού F_m είναι το μέγιστο δυνατό.

Από το σημείο P ακολουθεί η αργή (διαρκεί 3-4 min) απόσβεση του φθορισμού έως το σημείο T (**εικόνα 5.18.B**), μετά από το οποίο δεν παρατηρούνται μεταβολές στην ένταση. Η συμπεριφορά αυτή εξηγείται διότι με την έναρξη λειτουργίας του PSI και τη συνεργασία των δύο φωτοσυστημάτων

Εικόνα 5.18. Χαρακτηριστική καμπύλη Kautsky ενός υγιούς φύλλου μετά από παραμονή στο σκοτάδι και αιφνίδιο φωτισμό. Οι τιμές των παραμέτρων φθορισμού παίρνουν σχετικές τιμές. Το τμήμα **A** της εικόνας αποτελεί λεπτομερέστερη περιγραφή των συμβάντων κατά τα πρώτα ms (ταχεία κινητική). Το τμήμα **B** περιγράφει τη συνολική εξέλιξη του φαινομένου (βραδεία κινητική).



αποκαθίσταται η ομαλή ροή ηλεκτρονίων και οι αποδέκτες των ηλεκτρονίων επανοξειδώνονται, οπότε ανοίγουν σταδιακά (μερικώς) τα φωτοχημικά κέντρα του PS II. Χαμηλές τιμές T υποδηλώνουν απρόσκοπτη συνεργασία μεταξύ των δύο φωτοσυστημάτων.

Από τα παραπάνω επίπεδα εκπεμπόμενου φθορισμού υπολογίζεται η παράμετρος της **θεμελιώδους φωτοχημικής ικανότητας του PSII** (Φ_{PSIIo}) ως

$$\Phi_{PSIIo} = F_v / F_m$$

όπου η παράμετρος F_v ονομάζεται **μεταβλητός φθορισμός** και ισούται με $F_v = F_m - F_o$. Είναι εμφανές από την παραπάνω εξίσωση πως όσο μικρότερη είναι η τιμή του F_o και όσο μεγαλύτερη είναι η τιμή του F_m συγκριτικά με αυτή του F_o , τόσο υψηλότερες τιμές (με θεωρητικό μέγιστο την τιμή 1) λαμβάνει ο λόγος F_v / F_m . Η παράμετρος Φ_{PSIIo} σχετίζεται άμεσα με τη φωτοχημική απόδοση του PSII και έχει επιπλέον αποδειχθεί ότι σχετίζεται πολύ ικανοποιητικά με τη φωτοσυνθετική απόδοση ανά φωτόνιο.

Η τιμή της Φ_{PSIIo} εμφανίζει εντυπωσιακή σταθερότητα, ανεξαρτήτως του φυτικού είδους (ίσως τη μεγαλύτερη μεταξύ όλων των παραμέτρων που μετρώνται στη Φυσιολογία Φυτών). Σε μη καταπονημένα φυτά τα οποία είναι εγκλιματισμένα σε υψηλές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας (είναι δηλ. φυτά φωτός, βλ. ενότητα 5.6), πρέπει να αναμένονται τιμές μεταξύ 0,80 και 0,85. Συνεπώς, κάθε μείωση της μετρούμενης τιμής από τα παραπάνω επίπεδα (βλ. εικόνες 5.8, 5.9 και 14.3)

υποδηλώνει την ύπαρξη βλαβών του PSII λόγω καταπόνησης και ως εκ τούτου δυσλειτουργίες στο επίπεδο της φωτοσύνθεσης. Αποκλίσεις στην τιμή που λαμβάνει η παράμετρος Φ_{PSIIo} μπορούν να προέλθουν από μια πληθώρα παραγόντων καταπόνησης (υδατική ή οσμωτική καταπόνηση, έντονη ηλιακή ακτινοβολία, ακραίες θερμοκρασίες, παρουσία ρύπων, προσβολές από παθογόνα ή έντομα, κ.ά.). Ωστόσο, η ερμηνεία τέτοιων αποτελεσμάτων είναι επισφαλής εάν δεν συνυπολογίζονται και άλλες παράμετροι (π.χ. κλιματολογικές συνθήκες, οντογενετικό στάδιο, συνθήκες εγκλιματισμού, κ.λπ.) και επιπρόσθετοι φυσιολογικοί δείκτες καταπόνησης (π.χ. υδατικές παράμετροι, στοματική αγωγιμότητα, κ.λπ.) για την εκτίμηση της πιθανής καταπόνησης ενός δείγματος.

B. Η τεχνολογική εξέλιξη οδήγησε στη φθορισμομετρία τύπου PAM, μέσω της οποίας μελετώνται φωτιζόμενα δείγματα

Οι μετρήσεις που προαναφέρθηκαν λαμβάνονται σε δείγμα προσαρμοσμένο στο σκοτάδι, συνεπώς δίδουν μια αδρή εκτίμηση της κατάστασης, αφού δεν έχουν τη δυνατότητα μέτρησης κάτω από συνθήκες φωτισμού του δείγματος. Αντίθετα, τα φθορισμόμετρα τύπου PAM (Pulse Amplitude Modulated, Παλμικής Διαμόρφωσης Εύρους (σήματος)) έχουν τη δυνατότητα μέτρησης δειγμάτων τη στιγμή που αυτά φωτίζονται. Ο φωτισμός αυτός ουσιαστικά προκαλεί επαγωγή της φωτοσύνθεσης στο μετρούμενο δείγμα και ονομάζεται **ακτινικό φως**. Πριν από λίγα χρόνια η έκθεση του δείγματος σε ακτινικό φως με ταυτόχρονη μέτρηση του φθορισμού ήταν απαγορευτική, καθώς η ένταση του εκπεμπόμενου φθορισμού θα ήταν ανάλογη με την ένταση του ακτινικού φωτός. Πέραν αυτού, οι αυξομειώσεις στην ένταση του φθορισμού λόγω των αυξομειώσεων του ακτινικού φωτός θα ήταν πολύ μεγαλύτερες εκείνων που οφείλονται σε αλλαγές στις φωτοχημικές παραμέτρους του δείγματος. Ως αποτέλεσμα, η παράσιτη εκπομπή φθορισμού λόγω του ακτινικού φωτός δεν επέτρεπε την καταγραφή της καμπύλης Kautsky. Επομένως, δεν ήταν δυνατόν να προσδιοριστεί η λειτουργική φωτοχημική απόδοση του PSII ούτε άλλες λειτουργικές παράμετροι οι οποίες σχετίζονται με τη ροή ηλεκτρονίων ή με τους μηχανισμούς φωτοπροστασίας.

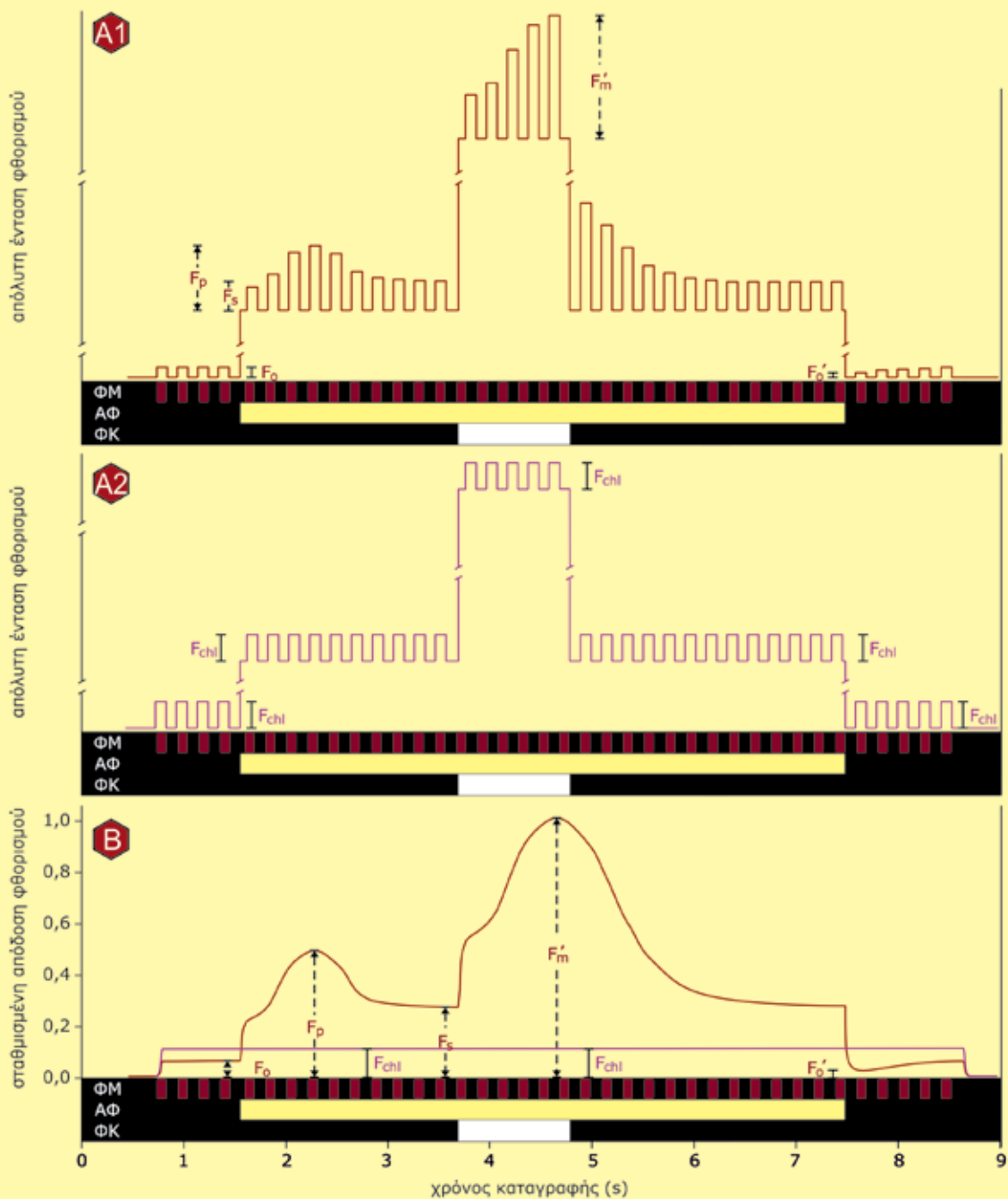
Το σημαντικό αυτό εμπόδιο ξεπεράστηκε με τα φθορισμόμετρα τύπου PAM. Στα όργανα αυτά η μέτρηση στηρίζεται αποκλειστικά και μόνο σε ένα είδος μη ακτινικού φωτός (**φως μέτρησης**) του οποίου ο παραγόμενος φθορισμός διαχωρίζεται από τον παράσιτο φθορισμό που παράγεται από το ακτινικό φως ή/και το φως κορεσμού (παρόλο που ο τελευταίος είναι πολλές χιλιάδες φορές υψηλότερης έντασης) (**εικόνα 5.19**). Το φως μέτρησης είναι εξαιρετικά χαμηλής έντασης ώστε να μην προκαλεί ακτινικό αποτέλεσμα στο δείγμα (να μην αλλάξει από μόνο του τις φωτοχημικές παραμέτρους του δείγματος). Το ακτινικό φως είναι

παλμικά διαμορφωμένο (πάλλεται με δεδομένη συχνότητα). Ανάλογα φυσικά πάλλεται και ο φθορισμός που εκπέμπεται ακριβώς ως αποτέλεσμα του φωτός μέτρησης (**εικόνα 5.19.A-B**). Λόγω της παλμικής διαμόρφωσης του εύρους του, επιτυγχάνεται ο οπτικο-ηλεκτρονικός διαχωρισμός του από τον υπόλοιπο φθορισμό υποβάθρου (**εικόνα 5.19**). Έτσι, οι (λειτουργικές) φωτοχημικές παράμετροι μπορούν να μετρηθούν σε δείγματα στα οποία οι φωτοχημικές αντιδράσεις επάγονται από μεταχειρίσεις οι οποίες περιλαμβάνουν ακτινικό φως, ακόμα και κάτω από ηλιακό φως πλήρους έντασης.

Στο σημείο όπου ένα δείγμα υποβάλλεται σε σταθερό ακτινικό φως για αρκετά ικανό χρονικό διάστημα ώστε η φωτοσύνθεση να είναι σταθερή, παρεμβάλλεται ένα τρίτο είδος ακτινοβολίας (πολύ υψηλής έντασης), το **φως κορεσμού**. Το φως κορεσμού χρησιμοποιείται για τη δημιουργία συνθηκών ενεργειακού κορεσμού στο PSII. Είναι ένα σημαντικό στάδιο (διάρκειας περίπου 1 s) το οποίο επαναλαμβάνεται σε καθορισμένα χρονικά διαστήματα (**εικόνα 5.20**) ανάλογα με το πρωτόκολλο μέτρησης. Υπό τις συνθήκες αυτές, τα φωτοσυστήματα κλείνουν σε ποσοστό 100% και συνεπώς το φωτοχημικό έργο παροδικά μηδενίζεται. Λόγω του γεγονότος αυτού, τα επίπεδα του φθορισμού αυξάνονται κατά ένα ποσοστό αντίστοιχο με το τρέχον (αμέσως πριν την εφαρμογή του φωτός κορεσμού) φωτοχημικό έργο (τιμές απόδοσης F_m' , **εικόνα 5.20**). Μέσω αυτής της τεχνικής (**τεχνική παλμών κορεσμού**), κάθε φορά που εφαρμόζεται ο φωτεινός παλμός κορεσμού εκτελείται η λεγόμενη **ανάλυση απόσβεσης του φθορισμού** (**εικόνα 5.20**). Μέσω της ανάλυσης αυτής υπολογίζεται η σχετική συμβολή δύο κύριων ενεργειακών συμβάντων στους χλωροπλάστες: της **φωτοχημικής απόσβεσης** και της **μη-φωτοχημικής απόσβεσης** του φθορισμού (ή -κατά αναλογία- της ενέργειας διέγερσης).



Ακτινικό φως: είναι το φως το οποίο προάγει τις φωτοχημικές αντιδράσεις στους χλωροπλάστες. Ο όρος προέρχεται από τη φωτογραφία και υποδηλώνει το είδος της ακτινοβολίας η οποία προκαλεί αλλαγές σε ένα φωτοευαίσθητο υλικό (το φωτογραφικό φιλμ). Συνεπώς, ένα χαμηλής έντασης πράσινο φως ή ένα πολύ χαμηλής έντασης κόκκινο φως δεν μπορεί να χαρακτηριστεί ως ακτινικό ενώ το άπλετο ηλιακό ή το λευκό ή κόκκινο ή μπλε φως επαρκούς έντασης μιας τεχνητής πηγής είναι ακτινικό φως, αφού προκαλεί φωτοσυνθετική ροή ηλεκτρονίων.



Εικόνα 5.19. A - B: Κινητική της έντασης φθορισμού χλωροφύλλης σε φύλλο (**A1**) και σε διάλυμα χλωροφύλλης (**A2**). **B:** κινητική της απόδοσης του φθορισμού των **A1** και **A2**. Στα **A1** και **A2**, η απόλυτη τιμή της έντασης του φθορισμού μεταβάλλεται λόγω αλλαγών στο είδος της ακτινοβολίας η οποία εφαρμόζεται στο δείγμα αλλά και λόγω αλλαγών στον τρόπο απόσβεσης της ενέργειας της χλωροφύλλης. Τα δείγματα στις **A1** και **A2** εκτίθενται αρχικά στο φως μέτρησης (ΦΜ), στη συνέχεια επιπλέον σε ακτινικό φως (ΑΦ) και στη συνέχεια σε φως κορεσμού(ΦΚ). Οι αλλαγές στην ένταση φθορισμού που συνεπάγονται οι διαδοχικές εκθέσεις στα παραπάνω είδη ακτινοβολίας από μόνες τους δεν εμπεριέχουν καμία φωτοχημική πληροφορία. Οι φωτοχημικές πληροφορίες λαμβάνονται από τις αλλαγές στην απόδοση φθορισμού του φωτός μέτρησης ($F_{o'}$, F_p , F_s , F_m' και $F_{o'}$). Η απόδοση φθορισμού αντιστοιχεί στο παλμικά διαμορφωμένο τμήμα της έντασης του φθορισμού. Μόνο αυτό το τμήμα του εκπεμπόμενου φθορισμού μετράται από το φθορισμόμετρο καθώς ο παράσιτος φθορισμός ως μη-παλμικά διαμορφωμένος αποκλείεται. Είναι ενδεικτικό πως η απόδοση του φθορισμού στο δείγμα **A2** παραμένει σταθερή (στην τιμή F_{chl}) ανεξάρτητα από το είδος της ακτινοβολίας στο οποίο εκτίθεται δεδομένου ότι τα μόρια χλωροφύλλης του διαλύματος δεν μπορούν να αλλάξουν τον τρόπο απόσβεσης της ενέργειας (π.χ. δεν συμμετέχουν σε φωτοχημικές αντιδράσεις). Στη **B** απεικονίζεται η κινητική της απόδοσης φθορισμού για τα δύο δείγματα. Η καμπύλη που αντιστοιχεί στο φύλλο (**A1**) εμφανίζει επιμέρους κινητική Kautsky (βλ. επίσης **εικόνα 5.18**) ενώ αυτή που αντιστοιχεί στο διάλυμα χλωροφύλλης (**A2**) είναι μια ευθεία γραμμή με τιμή F_{chl} .

Συνοψίζοντας, μέσω της τεχνικής της φθορισμομετρίας τύπου PAM, υπολογίζεται ένα πλήθος φωτοχημικών παραμέτρων του PSII με κύριες τις παραμέτρους Φ_{PSII} (λειτουργική φωτοχημική ικανότητα του PSII), q_p (συντελεστής φωτοχημικής απόσβεσης του φθορισμού) και q_N (συντελεστής μη-φωτοχημικής απόσβεσης του φθορισμού). Στο παράρτημα (**πίνακας Π.3**) συνοψίζονται οι κυριότερες πρωτογενείς και παραγόμενες παράμετροι της φθορισμομετρίας χλωροφύλλης καθώς και ο τρόπος λήψης ή υπολογισμού τους.

Οι μετρήσεις φθορισμού χλωροφύλλης λαμβάνονται από φορητά όργανα τόσο στο εργαστήριο όσο και στο πεδίο και είναι γρήγορες, ακριβείς και μη-καταστροφικές. Τηρουμένου του σωστού τρόπου λήψης των μετρήσεων και της προσεκτικής ανάλυσής τους δίνουν πλήθος πληροφοριών για την κατάσταση των φυτών. Για τους παραπάνω λόγους τα φθορισμόμετρα χλωροφύλλης έχουν αναδειχθεί σε εξαιρετικά χρήσιμα όργανα ανίχνευσης καταπονήσεων στα φυτά και μάλιστα τις περισσότερες φορές πριν ακόμη τα συμπτώματα γίνουν ορατά.



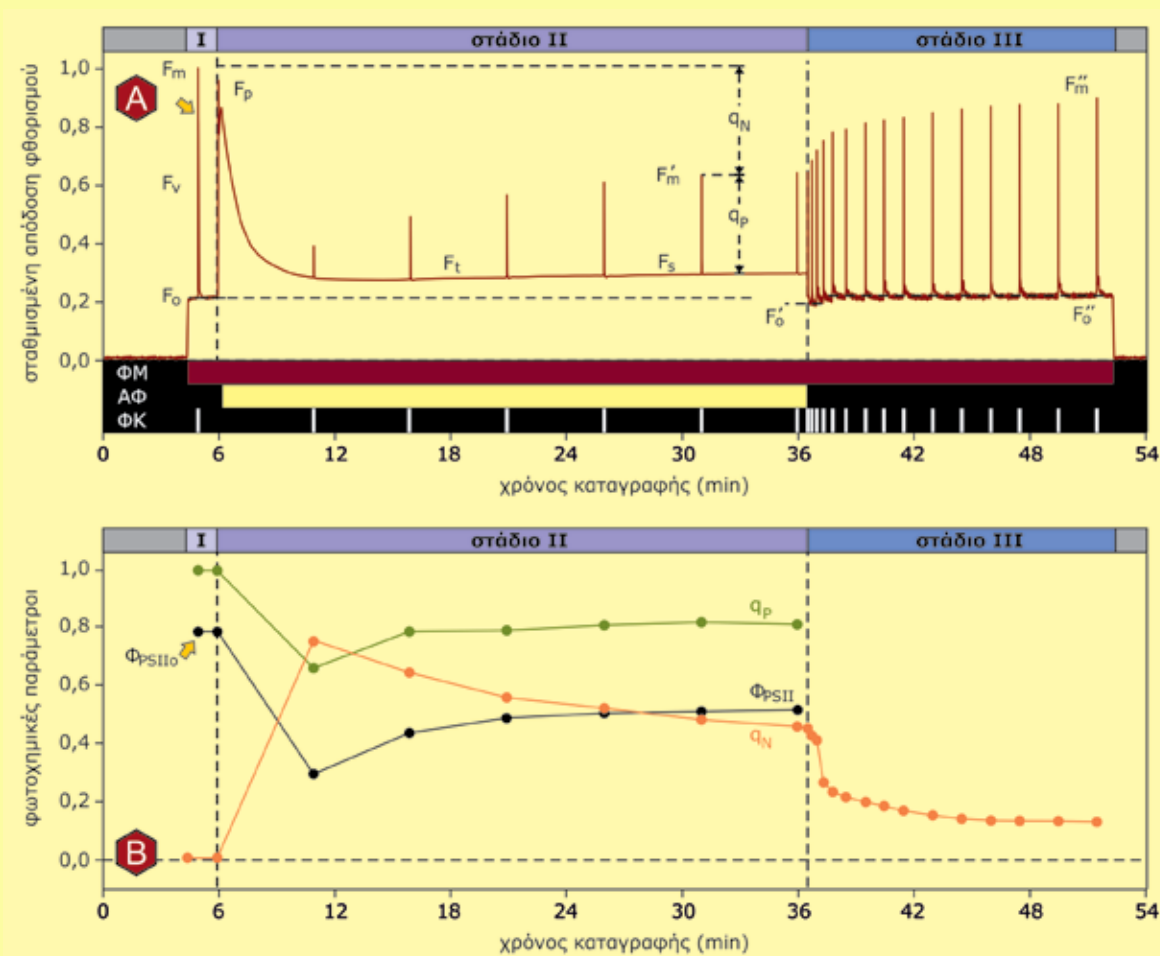
φωτοχημική απόσβεση (q_p): οφείλεται στην παραγωγή φωτοχημικού έργου μέσω της αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων. Ένα ποσοστό της ενέργειας αυτής αξιοποιείται για τη φωτοσυνθετική αφομοίωση του CO_2 .

μη-φωτοχημική απόσβεση (q_N): αντιπροσωπεύεται κυρίως από τη σκοτεινή (δηλ. χωρίς εκπομπή ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας όπως στο φαινόμενο του φθορισμού), φωτοφυσική (χωρίς δηλ. να προξενούνται χημικές αλλαγές στα μόρια που συμμετέχουν) απόσβεση της ενέργειας διέγερσης. Η απόσβεση αυτή επιτυγχάνεται μέσω μεταφοράς της διέγερσης από τα μόρια χλωροφύλλης του φωτοσυλλεκτικού μηχανισμού προς μόρια καροτενοειδών (με κύριο αυτό της ζεαξανθίνης του κύκλου των ξανθοφυλλών, βλ. ενότητα 5.4.4.1) με τελικό αποτέλεσμα την απόσβεση της ενέργειας διέγερσης με τη μορφή θερμικών απωλειών. Ο υπολογισμός της συμβολής της μη-φωτοχημικής απόσβεσης του φθορισμού προσφέρει μια εκτίμηση της ενεργειακής υπερφόρτωσης των φωτοχημικών κέντρων του PSII αλλά και της ασφαλούς απόσβεσής της. Μέσω της εκτίμησης αυτής μπορούν να εξαχθούν συμπεράσματα για τις επιπτώσεις ενός παράγοντα καταπόνησης, αλλά και για την αποτελεσματικότητα των φωτοπροστατευτικών μηχανισμών.

φως μέτρησης: Σε αυτό στηρίζεται η μέτρηση των φωτοχημικών παραμέτρων. Είναι συνήθως κόκκινο ή μπλε φως πολύ χαμηλής έντασης (μικρότερη των $0,5 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) το οποίο πάλλεται σε υψηλή συχνότητα (εκατοντάδες έως και δεκάδες χιλιάδες Hz, τόσο υψηλή ώστε να επιτυγχάνεται αρκετά υψηλός λόγος σήματος προς θόρυβο). Ανάλογα φυσικά πάλλεται και ο φθορισμός που εκπέμπεται ακριβώς ως αποτέλεσμα του φωτός μέτρησης. Λόγω της παλμικής διαμόρφωσης του εύρους του, επιτυγχάνεται ο οπτικο-ηλεκτρονικός διαχωρισμός του από τον υπόλοιπο φθορισμό υποβάθρου.

ακτινικό φως: Το φως αυτό χρησιμοποιείται για την επαγωγή της φωτοσύνθεσης. Είναι συνήθως κόκκινο, μπλε ή λευκό φως προερχόμενο από το οπτικό σύστημα του οργάνου αλλά μπορεί να είναι οποιοδήποτε φως από εξωτερική πηγή ή το ίδιο το ηλιακό φως. Σε ορισμένα πειράματα η ένταση του ακτινικού φωτός μεταβάλλεται σε προκαθορισμένα βήματα με σκοπό την καταγραφή καμπυλών απόκρισης των φωτοχημικών παραμέτρων συναρτήσει της έντασης της ακτινοβολίας.

φως κορεσμού: Το φως κορεσμού χρησιμοποιείται για τη δημιουργία συνθηκών ενεργειακού κορεσμού στο PSII. Είναι ένα σημαντικό στάδιο (διάρκειας περίπου 1 s) το οποίο επαναλαμβάνεται σε καθορισμένα χρονικά διαστήματα ανάλογα με το πρωτόκολλο μέτρησης. Υπό τις συνθήκες αυτές, τα φωτοσυστήματα κλείνουν σε ποσοστό 100% και συνεπώς το φωτοχημικό έργο παροδικά μηδενίζεται. Λόγω του γεγονότος αυτού, τα επίπεδα του φθορισμού αυξάνονται κατά ένα ποσοστό αντίστοιχο με το τρέχον (αμέσως πριν την εφαρμογή του φωτός κορεσμού) φωτοχημικό έργο.

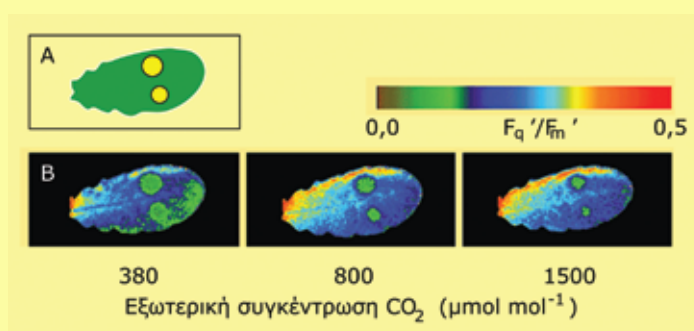


Εικόνα 5.20. Αντιπροσωπευτικό πείραμα φθορισμομετρίας χλωροφύλλης σε φύλλο. Η καταγραφή της κινητικής της απόδοσης του φθορισμού (F) ξεκινάει με την έκθεση του δείγματος στο φως μέτρησης (ΦΜ) και την καταγραφή της τιμής F_0 . **A.** Ο φθορισμός της χλωροφύλλης καταγράφεται αρχικά σε φύλλο προσαρμοσμένο στο σκοτάδι (**στάδιο I**) όπου μέσω ενός παλμού φωτός κορεσμού (ΦΚ) λαμβάνεται η παράμετρος Φ_{PSII_0} (κίτρινο βέλος). Η αιχμή με ύψος F_m στο **στάδιο I** είναι η καμπύλη Kautsky ανάλογη με αυτή που εμφανίζεται στην **Εικόνα 5.18**). Στη συνέχεια (**στάδιο II**) το δείγμα εκτίθεται σε ακτινικό φως (ΑΦ) χειρισμός ο οποίος προκαλεί μια παροδική αύξηση της απόδοσης φθορισμού στην τιμή F_p η οποία στη συνέχεια μειώνεται καθώς προκαλείται επαγωγή της φωτοσυνθετικής λειτουργίας. Τελικά η απόδοση φθορισμού σταθεροποιείται στην τιμή F_s . Ανά καθορισμένα χρονικά διαστήματα το δείγμα φωτοβολείται με έναν παλμό φωτός κορεσμού, καταγράφονται οι τιμές F_s και F_m' και γίνεται ανάλυση απόσβεσης του φθορισμού όπου υπολογίζονται οι τιμές $\Phi_{PSII'}$, q_p και q_N (**B**). Στο **στάδιο III** διακόπτεται το ακτινικό φως, καταγράφεται η τιμή F_0' και το δείγμα αφήνεται να ηρεμήσει καθώς φωτοβολείται, αρχικά σε πυκνά και προοδευτικά σε πιο αραιά χρονικά διαστήματα, με παλμούς φωτός κορεσμού για την καταγραφή των τιμών F_m'' και F_0'' και τη διενέργεια της ανάλυση απόσβεσης του φθορισμού στο σκοτάδι. Στο **στάδιο III** μπορεί να εκτιμηθεί η προοδευτική μείωση του q_N η οποία αντιστοιχεί στην απεμπλοκή των φωτοπροστατευτικών μηχανισμών (π.χ. του κύκλου των Ξανθοφυλλών). Στο πλαίσιο **B** φαίνεται η διακύμανση των τιμών των φωτοχημικών παραμέτρων οι οποίες υπολογίζονται σύμφωνα με τις χαρακτηριστικές τιμές F της κινητικής της απόδοσης του φθορισμού (**A**). Παρουσιάζεται η διακύμανση και τελικά σταθεροποίηση των παραμέτρων σε τιμές οι οποίες αντιστοιχούν στην πλήρη επαγωγή της φωτοσύνθεσης κατά το τέλος του **σταδίου II**. Επίσης, παρουσιάζεται η σταδιακή μείωση της παραμέτρου q_N στο **στάδιο III**.

Γ. Φθορισμομετρία σε δύο διαστάσεις: τεχνικές απεικονιστικής φθορισμομετρίας (imaging PAM)

Μια σχετικά πρόσφατη τεχνολογική εξέλιξη στη φθορισμομετρία χλωροφύλλης είναι η απεικόνιση του εκπεμπόμενου φθορισμού επίπεδων δειγμάτων σε δύο διαστάσεις με τη βοήθεια ειδικής κάμερας. Μέσω της κάμερας, η οποία διαθέτει την απαραίτητη ευαισθησία, ο εκπεμπόμενος φθορισμός απεικονίζεται ανά εικονοστοιχείο (pixel) όπου και αναλύεται η κατανομή του στο δείγμα και συνεπώς και η κατανομή των ίδιων φωτοχημικών παραμέτρων οι οποίες εκτιμώνται στην κλασική φθορισμομετρία τύπου PAM. Η ερευνητική αξία της συγκεκριμένης τεχνικής είναι ιδιαίτερα μεγάλη στις περιπτώσεις όπου απαιτείται η μελέτη χωροταξικών διαφοροποιήσεων στη φωτοσυνθετική δραστηριότητα οργάνων, ιστών ακόμα και μεμονωμένων κυττάρων. Μπορούν έτσι να απεικονιστούν διαφορές π.χ. μεταξύ προσβεβλημένων από παθογόνα και υγιών περιοχών του ίδιου φύλλου, διαφορές μεταξύ κυττάρων με διαφορετι-

κές συνθήκες στο μικροπεριβάλλον τους (**εικόνα 5.21**, βλ. επίσης **εικόνα 5.9**), η δραστηριότητα μεμονωμένων κυττάρων (όπως τα καταφρακτικά κύτταρα των στομάτων) τα οποία δεν μπορούν να μελετηθούν μακροσκοπικά με τις συμβατικές τεχνικές, κ.λπ.



Εικόνα 5.21. Απεικόνιση της επίδρασης αεροστεγούς κάλυψης μέρους του ελάσματος του φύλλου *Arabidopsis* στη φωτοχημική απόδοση του PSII κάτω από τρεις διαφορετικές τιμές ατμοσφαιρικής συγκέντρωσης CO₂. Αρχικά το φύλλο καλύφθηκε με γράσο σε δύο σημεία όπως υποδεικνύεται στο **A**. Ακολούθως (**B**), μελετήθηκε η φωτοχημική απόδοση του PSII στη φυσιολογική συγκέντρωση CO₂ της ατμόσφαιρας (380 μmol mol⁻¹) καθώς και σε δύο υψηλότερες τιμές συγκέντρωσης (800 και 1500 μmol mol⁻¹). Οι δύο κυκλικές περιοχές με πράσινο χρώμα υποδηλώνουν τη μείωση της φωτοχημικής απόδοσης λόγω αδυναμίας τροφοδοσίας των χλωροπλαστών με CO₂ εξαιτίας της κάλυψης των στομάτων με το γράσο. Σε υψηλότερες ωστόσο συγκεντρώσεις CO₂, η αύξηση της συγκέντρωσής του στο μεσόφυλλο έχει ως αποτέλεσμα την τροφοδοσία μέσω οριζόντιας μεταφοράς από γειτονικούς μεσοκυττάρους χώρους των περιφερειακών αρχικά κυττάρων της καλυμμένης περιοχής. Ως αποτέλεσμα, η φωτοχημική απόδοση του PSII για τα κύτταρα αυτά ανακάμπτει σε τιμές παρόμοιες με αυτές της ακάλυπτης περιοχής του ελάσματος. Morison, J.I.L., Lawson, T. 2007. Does lateral gas diffusion in leaves matter? *Plant, Cell and Environment*, 30: 1072-1085

6

ΑΝΕΠΑΡΚΕΙΑ ΟΞΥΓΟΝΟΥ



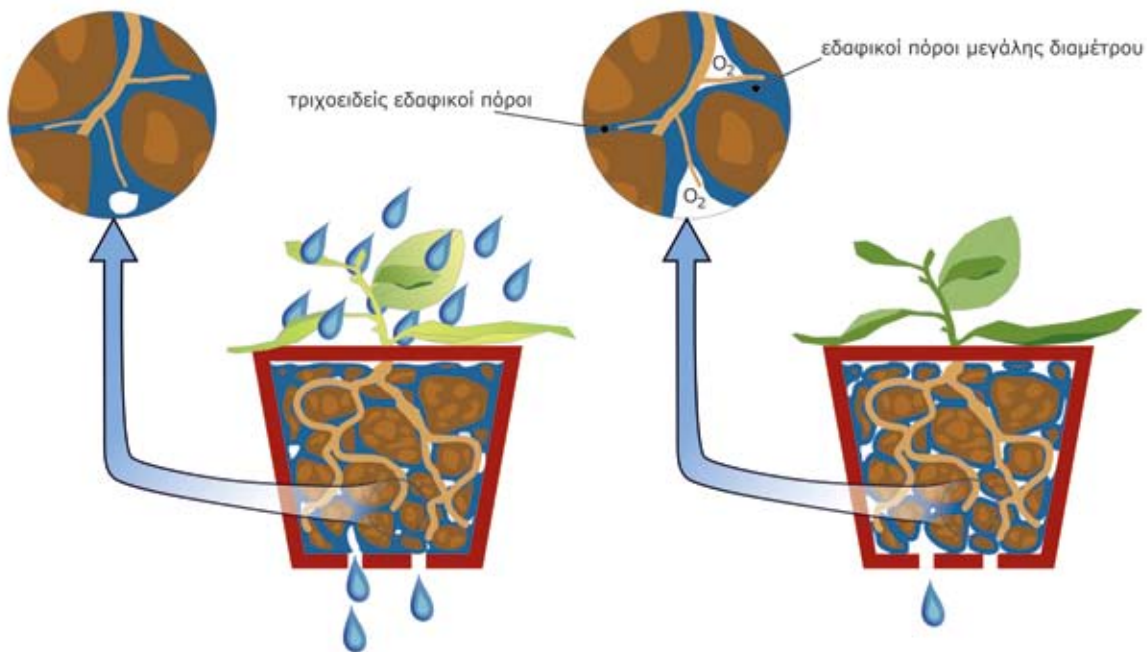
Μανκρόβια βλάστηση σε υφάλμυρο έλος στις ακτές της ανατολικής Αυστραλίας. Τα δένδρα έχουν να αντιμετωπίσουν όχι μόνο την αλατότητα, αλλά και την έλλειψη οξυγόνου στις ρίζες τους. Φαίνονται τα πολυάριθμα πνευματοφόρα τα οποία προβάλλουν κάθετα στο έδαφος και στην επιφάνεια του νερού, τα οποία τροφοδοτούν τις ρίζες με οξυγόνο.

6.1. Η πλήρωση της αέριας φάσης του εδάφους με νερό δημιουργεί συνθήκες ανεπάρκειας οξυγόνου στις ρίζες

Σε καλώς αεριζόμενα εδάφη οι ρίζες των φυτών τροφοδοτούνται με επαρκείς συγκεντρώσεις οξυγόνου ώστε η αερόβια αναπνοή να διεξάγεται χωρίς προβλήματα. Οι αέριοι χώροι οι οποίοι παρεμβάλλονται μεταξύ των σωματιδίων σε καλά αποστραγγιζόμενα εδάφη επιτρέπουν τη διάχυση του οξυγόνου σε σημαντικό βάθος από την επιφάνεια. Στις συνθήκες αυτές η συγκέντρωση O_2 στα βαθύτερα στρώματα του εδάφους πλησιάζει ή φθάνει εκείνη του αέρα. Εάν ωστόσο η ποσότητα του νερού της βροχής ή της άρδευσης είναι υπερβολική, το έδαφος κατακλύζεται (**εικόνα 6.1**).

Ο αέρας ο οποίος υπάρχει μεταξύ των εδαφικών σωματιδίων αντικαθίσταται σχεδόν πλήρως από το νερό με συνέπεια η διάχυση του O_2 μέσω της αέριας φάσης του εδάφους να παρεμποδίζεται. Η διάχυση των αερίων στην υδατική φάση είναι περίπου 10.000 φορές βραδύτερη από αυτή στην αέρια φάση. Εκτός αυτού η διαλυτότητα του οξυγόνου στο νερό είναι χαμηλότερη αυτής στον

αέρα (στους $25^\circ C$ διαλύονται μόλις $0.5 \text{ mmol } O_2$ σε 1L νερού, ενώ 1L αέρα περιέχει περίπου 9 mmol O_2). Σε συνθήκες λοιπόν κατάκλυσης ή πλημμύρας, μόνον ένα περιορισμένο επιφανειακό στρώμα εδάφους συνεχίζει να οξυγονώνεται επαρκώς. Η κατάσταση επιδεινώνεται όταν στο έδαφος επικρατούν θερμοκρασίες υψηλότερες των $20^\circ C$, επειδή το διαλελυμένο οξυγόνο καταναλώνεται ταχέως λόγω της υψηλής αναπνευστικής δραστηριότητας των ριζών, των μικροοργανισμών και της πανίδας του εδάφους και επομένως δεν υπάρχει η δυνατότητα άμεσης αναπλήρωσης. Στο έδαφος λοιπόν δημιουργούνται αναερόβιες συνθήκες **υποξίας** (χαμηλής συγκέντρωσης οξυγόνου) ή συνθήκες **ανοξίας** (πλήρους έλλειψης οξυγόνου) που δρουν ως παράγοντες καταπόνησης για την ομαλή ανάπτυξη αλλά και επιβίωση των φυτών. Ο όρος **νορμοξία** αναφέρεται σε συνθήκες κανονικού αερισμού του εδάφους.



Εικόνα 6.1. Αντιπροσωπευτικές καταστάσεις του εδάφους και μεταβολές στην κατανομή του αέρα και του νερού. Αριστερά: Κατάκλυση εδάφους, όλοι οι κενοί χώροι καταλαμβάνονται από το νερό. Δεξιά: Κατάσταση εδαφοϊκανότητας (field capacity), υπάρχουν επαρκείς αέριοι χώροι για την τροφοδοσία της ρίζας με οξυγόνο.

Στο σημείο αυτό θα πρέπει να σημειωθεί ότι προκειμένου για μεμονωμένα κύτταρα, εξαιρετικά χαμηλές μερικές πιέσεις οξυγόνου μέσα στο περιβάλλον των μιτοχονδρίων αρκούν για να διεξαχθούν απρόσκοπτα οι οξειδωτικές φωσφορυλιώσεις. Το K_m της τελικής οξειδάσης του κυτοχρώματος κυμαίνεται μεταξύ 0.1 και 1.0 $\mu\text{M O}_2$, ενώ η συγκέντρωση του οξυγόνου σε διαλύματα τα οποία βρίσκονται σε ισορροπία με τον αέρα ανέρχεται στα 277 μM στους 20° C. Ωστόσο η κατάσταση είναι εντελώς διαφορετική προκειμένου για άθικτους φυτικούς ιστούς ή όργανα. Η **κρίσιμη μερική πίεση οξυγόνου** (Critical Oxygen Pressure, COP) για ακρορίζια καλλιεργούμενων φυτών, τα οποία παρουσιάζουν έντονη μεταβολική δραστηριότητα, βρίσκεται κοντά στην τιμή κορεσμού ενός διαλύ-

ματος το οποίο βρίσκεται σε επαφή με τον αέρα (20 kPa, ή 20% v/v). Η τιμή της COP εξαρτάται από τη θερμοκρασία, το είδος του ιστού και τον ρυθμό κατανάλωσης του O_2 . Ακόμη και σε ευνοϊκές συνθήκες η ανατομία του ιστού παίζει καθοριστικό ρόλο, αφού η ύπαρξη αντιστάσεων (π.χ. περιορισμένοι μεσοκυττάριοι χώροι, παχιά κυτταρικά τοιχώματα) στη διάχυση του οξυγόνου προς το εσωτερικό του μπορεί να απαιτεί υψηλή τιμή COP για την ομαλή οξυγόνωση και των εσωτερικών κυττάρων. Σε περίπτωση που η μερική πίεση O_2 παίρνει τιμές κατώτερες της COP, τα κύτταρα τα οποία βρίσκονται π.χ., στο εσωτερικό μιας ρίζας, ή ενός κονδύλου πατάτας ή ενός σπέρματος, αντιμετωπίζουν συνθήκες ανοξίας ή υποξίας.

6.2. Η ανεπάρκεια ή πλήρης έλλειψη οξυγόνου προκαλεί σημαντικές μεταβολικές δυσλειτουργίες και αντίξοες συνθήκες στο έδαφος

6.2.1. Σε αναερόβιες συνθήκες η παραγωγή ATP περιορίζεται δραματικά

Σε συνθήκες ανεπάρκειας ή πλήρους έλλειψης οξυγόνου η μεταφορά ηλεκτρονίων μέσω της αναπνευστικής αλυσίδας και η οξειδωτική φωσφορυλίωση στα μιτοχόνδρια περιορίζονται ή σταματούν. Επομένως το ATP μπορεί πλέον να παραχθεί μόνον μέσω της γλυκολυτικής οδού (η ταχύτητα της οποίας αυξάνεται στις συνθήκες αυτές) και της αναερόβιας αναπνοής. Ωστόσο η παραγωγή ATP με τον μηχανισμό αυτό είναι πολύ φτωχή: Για κάθε μόριο εξόζης το οποίο καταβολίζεται παράγονται μόνο δύο μόρια ATP, αντί των 36 τα οποία παράγονται μέσω της κανονικής αναπνευστικής οδού. Επομένως η πρώτη σημαντική παρενέργεια της αναεροβίωσης είναι ο δραματικός περιορισμός της παροχής μεταβολικής ενέρ-

γειας. Μια δεύτερη σημαντική παρενέργεια είναι η κινητοποίηση σημαντικών αποθεμάτων αμύλου, ώστε να καλυφθούν οι ενεργειακές ανάγκες, και επομένως παρατηρείται κατασπατάληση των αποθεμάτων άνθρακα και ενέργειας. Εκτός αυτών, επειδή κατά την αναερόβια αναπνοή η γλυκόζη δεν οξειδώνεται πλήρως προς CO_2 και H_2O (**εικόνα 6.2**), παρατηρείται συσσώρευση των τελικών προϊόντων (αιθανόλη, γαλακτικό κ.λπ.).



Νορμοξία: Συνθήκες κάτω από τις οποίες η τροφοδοσία με οξυγόνο του εδάφους ή ενός ιστού είναι επαρκής.

Υποξία: Συνθήκες κάτω από τις οποίες η τροφοδοσία με οξυγόνο του εδάφους ή ενός ιστού είναι ανεπαρκής, οπότε η συγκέντρωση οξυγόνου είναι σε χαμηλά επίπεδα.

Ανοξία: Συνθήκες πλήρους έλλειψης οξυγόνου. Η συγκέντρωση του αερίου είναι μηδενική.

Κρίσιμη μερική πίεση οξυγόνου (Critical Oxygen Pressure, COP): Η μερική πίεση οξυγόνου που απαιτείται προκειμένου να τροφοδοτούνται επαρκώς όλα τα κύτταρα ενός ιστού ή οργάνου με το αέριο.

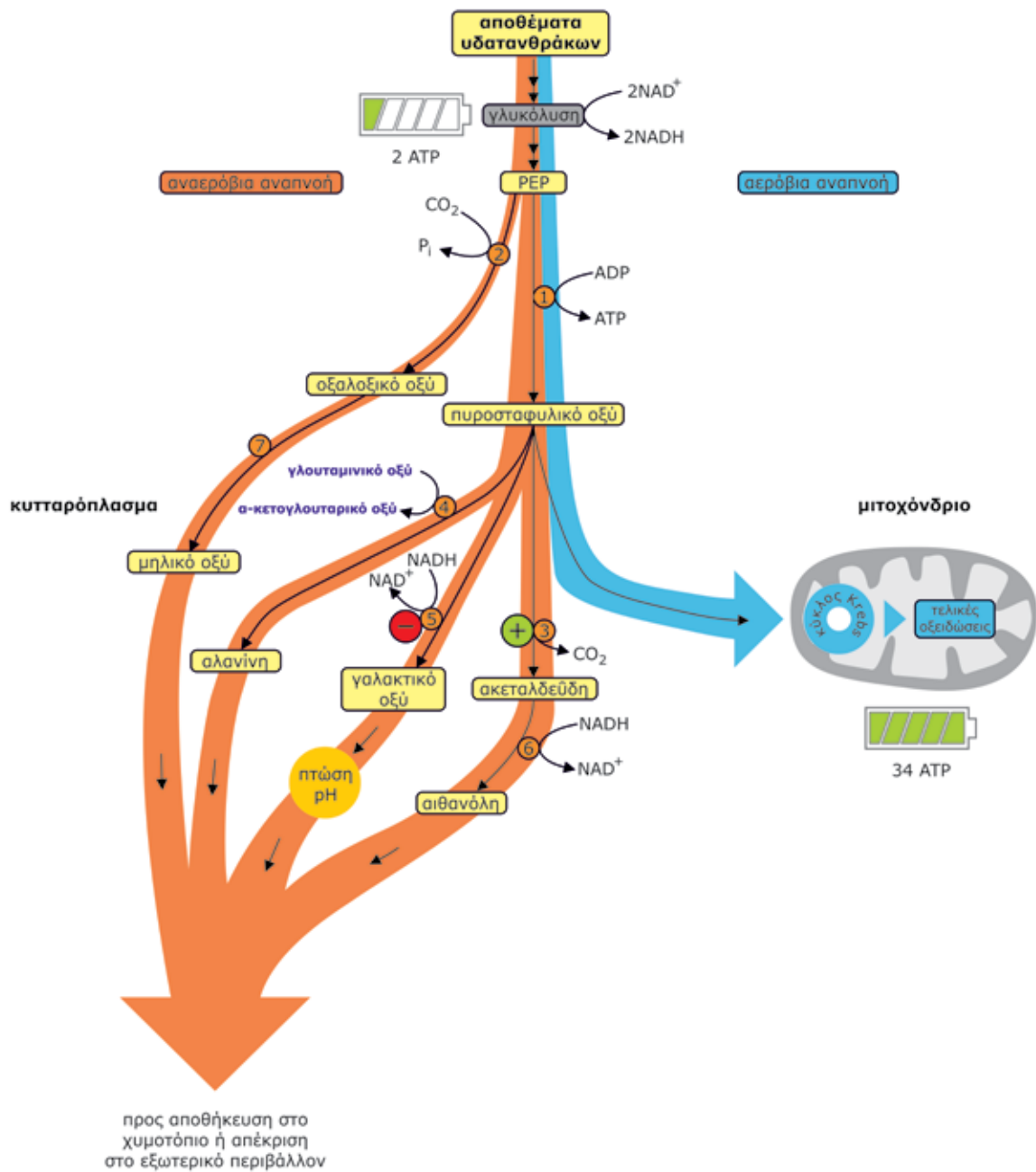
6.2.2. Η οξίνιση του κυτταροπλάσματος αποτελεί σημαντική μεταβολική παρενέργεια

Σε αναερόβιες συνθήκες το πυροσταφυλικό οξύ το οποίο παράγεται από τη γλυκολυτική οδό μετατρέπεται αρχικά σε γαλακτικό οξύ το οποίο αποθηκεύεται και συσσωρεύεται στα χυμοτόπια. Η συσσώρευση αυτή επιφέρει σημαντική πτώση του pH του χυμοτοπίου η οποία επεκτείνεται στη συνέχεια και στο κυτταρόπλασμα. Η οξίνιση του κυτταροπλάσματος οφείλεται στην αδυναμία ενεργού μεταφοράς H^+ προς το χυμοτόπιο μέσω των ATPασών του τονοπλάστη, λόγω έλλειψης ATP. Επομένως είναι αδύνατη η διατήρηση της διαφοράς συγκεντρώσεων πρωτονίων μεταξύ χυμοτοπίου (υψηλή $[H^+]$) και κυτταροπλάσματος (χαμηλή $[H^+]$) οι οποίες μοιραία εξισορροπούνται λόγω αυθόρμητων διαρροών H^+ μέσω του τονοπλάστη. Η πτώση του pH του κυτταροπλάσματος προκαλεί παρεμπόδιση της δραστηριότητας της αφυδρογονάσης του γαλακτικού αλλά μικρότερη αναλογικά παρεμπόδιση της αποκαρβοξυλάσης του πυροσταφυλικού, λόγω των διαφορετικών pH οptima των δύο ενζύμων. Η μεταβολική αυτή ρύθμιση έχει ως αποτέλεσμα την ενεργοποίηση της αλκοολικής ζύμωσης της οποίας το προϊόν είναι η αιθανόλη (**εικόνα 6.2**). Εάν δεν παρεμποδιστεί η παραγωγή και συσσώρευση του γαλακτικού οξέος, η περαιτέρω οξίνιση του κυτταροπλάσματος επιφέρει τον κυτταρικό θάνατο. Αντίθετα με αντιλήψεις του παρελθόντος, η συσσώρευση της αιθανόλης δεν φαίνεται να προκαλεί συμπτώματα τοξικότητας. Ωστόσο η ακεταλδεΐδη, το υπόστρωμα της αλκοολικής αφυδρογονάσης, εάν συσσωρευτεί σε τοξικές συγκεντρώσεις είναι δυνατό να προκαλέσει ζημιές στους φυτικούς ιστούς. Η αλκοολική αφυδρογονάση παίζει σημαντικό ρόλο σε συνθήκες έλλειψης οξυγόνου, όχι μόνο επειδή το τελικό προϊόν της αντίδρασης που καταλύει είναι λιγότερο επικίνδυνο, αλλά και επειδή καταναλώνεται NADPH και επομένως η γλυκόλυση μπορεί να συνεχίζει να λειτουργεί. Η οξίνιση του κυτταροπλάσματος σε αναερόβιες συνθήκες περιορίζεται από την παρουσία νιτρικών ιόντων. Κατά την αναγωγή των νιτρικών παράγονται και υδροξύλια τα οποία εξουδετερώνουν μερικώς τα υπάρχοντα

πρωτόνια, ενώ τα νιτρώδη ιόντα που παράγονται λειτουργούν ως εναλλακτικός αποδέκτης ηλεκτρονίων στην αναπνευστική αλυσίδα ροής ηλεκτρονίων στα μιτοχόνδρια επιτρέποντας περιορισμένη παραγωγή ATP (**βλ. ενότητα 6.4.2.3**). Κατά την αναγωγή των νιτρικών καταναλώνεται και NADH και ως εκ τούτου διευκολύνεται η διεξαγωγή του κύκλου του Krebs και αποφεύγεται η συσσώρευση των υποστρωμάτων του κύκλου (οργανικών οξέων) και η περαιτέρω πτώση του pH.

Απονιτροποίηση: Η σταδιακή αναγωγή των νιτρικών ιόντων (NO_3^-) προς νιτρώδη (NO_2^-) και προς υποοξείδιο του αζώτου (N_2O) ή αέριο άζωτο από μικροοργανισμούς του εδάφους σε αναερόβιες συνθήκες.





Εικόνα 6.2. Η πορεία της αναπνοής σε συνθήκες επάρκειας και ανεπάρκειας οξυγόνου. Τα ένζυμα που καταλύουν τις αντιδράσεις: 1: κινάση πυροσταφυλικού, 2: καρβοξυλάση του φωσφοενολπυροσταφυλικού, 3: αποκαρβοξυλάση του πυροσταφυλικού, 4: αμινομεταφοράση της αλανίνης, 5: αφυδρογονάση του γαλακτικού, 6: αφυδρογονάση της αλκοόλης (αλκοολική αφυδρογονάση), 7: αφυδρογονάση του μηλικού. Στο διάγραμμα δείχνεται επίσης ότι η πτώση του pH του κυτταροπλάσματος λόγω της συσσώρευσης γαλακτικού, έχει ως αποτέλεσμα την παρεμπόδιση της δραστηριότητας της αφυδρογονάσης του γαλακτικού (-) και την ενεργοποίηση της αποκαρβοξυλάσης του πυροσταφυλικού (+).

6.2.3. Διαμορφώνονται τοξικές συνθήκες στο έδαφος

Η δημιουργία ανοξικών συνθηκών στο έδαφος έχει ως αποτέλεσμα την αύξηση της δραστηριότητας αναερόβιων μικροοργανισμών. Οι μικροοργανισμοί αυτοί διαμορφώνουν αναγωγικό περιβάλλον στο έδαφος με συνέπεια την περιορισμένη διάθεση θρεπτικών συστατικών τα οποία βρίσκονται σε οξειδωμένη κατάσταση. Στις συνθήκες αυτές λαμβάνουν χώρα οι εξής διαδικασίες:

A. Απονιτροποίηση. Οι αναερόβιοι μικροοργανισμοί ανάγουν τα νιτρικά (NO_3^-) προς νιτρώδη (NO_2^-) ή προς υποξειδίο του αζώτου (N_2O) και αέριο άζωτο. Επομένως μέσω της διαδικασίας αυτής συμβαίνουν σημαντικές απώλειες νιτρικού αζώτου το οποίο υπό μορφή N_2O ή N_2 διαφεύγει προς την ατμόσφαιρα.

B. Οι αναερόβιοι μικροοργανισμοί ανάγουν τον τρισθενή σίδηρο (Fe^{3+}) προς δισθενή (Fe^{2+}), ο οποίος ως περισσότερο ευδιάλυτος, μπορεί μετά από παρατεταμένη περίοδο ανοξίας να συσσωρευτεί σε τοξικά επίπεδα.

Γ. Ορισμένοι αναερόβιοι μικροοργανισμοί ανάγουν τα θειικά (SO_4^{2-}) προς υδρόθειο (H_2S), το οποίο αποτελεί παρεμποδιστή της αναπνοής.

Δ. Λόγω των όξινων, συνήθως συνθηκών οι οποίες διαμορφώνονται σε ανοξικά ή υποοξικά εδάφη, η διαθεσιμότητα του φωσφόρου περιορίζεται.

Σύμφωνα με τα παραπάνω οι αναερόβιες συνθήκες στο έδαφος έχουν ως συνέπεια την περιορισμένη διαθεσιμότητα ορισμένων θρεπτικών συστατικών.

6.2.4. Παρατηρούνται δυσλειτουργίες στο υπέργειο τμήμα

Ρίζες οι οποίες βρίσκονται σε συνθήκες υποξίας ή ανοξίας αδυνατούν να ανταποκριθούν στις ανάγκες του υπέργειου τμήματος.

A. Λόγω έλλειψης ενέργειας η ενεργός απορρόφηση ιόντων από το έδαφος αλλά και η μεταφορά τους περιορίζονται σημαντικά, με συνέπεια την εμφάνιση συμπτωμάτων τροφопενίας στα υπέργεια όργανα. Η κινητοποίηση ορισμένων θρεπτικών μακροστοιχείων (N, P, K) από τα ώριμα προς τα νεαρά αναπτυσσόμενα φύλλα προκαλεί συνήθως πρόωρη γήρανση των ώριμων φύλλων.

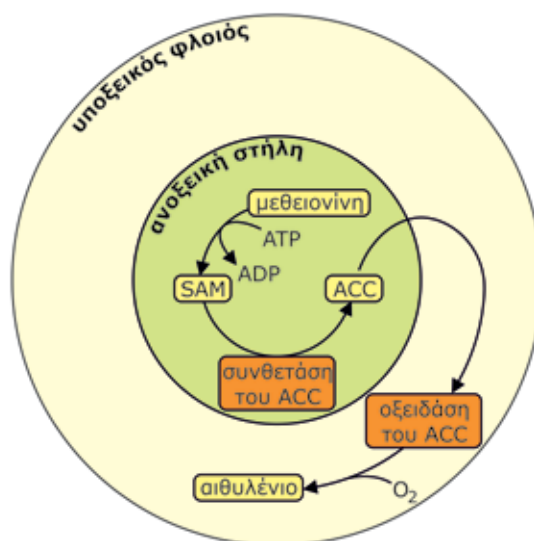
B. Παρατηρούνται ανωμαλίες σε ορμονικό επίπεδο, οι οποίες επηρεάζουν και το υπέργειο τμήμα. Σε συνθήκες ανοξίας ή υποξίας έχει παρατηρηθεί στις ρίζες συσσώρευση του 1-αμινοπροπανο-1-καρβοξυλικού οξέος (ACC, προδρόμου μορίου για τη σύνθεση αιθυλενίου), ενώ σε άλλες περιπτώσεις παραγωγή ABA. Η μετατροπή του ACC σε αιθυλένιο σε ανοξικές ρίζες παρεμποδίζεται, επειδή το υπεύθυνο ένζυμο δρα σε αερόβιο περιβάλλον (**εικόνα 6.3**). Το ACC μεταφέρεται μέσω των αγγείων του ξύλου στο βλαστό, όπου και μετατρέπεται σε αιθυλένιο με τη δράση της οξειδάσης του ACC. Η παραγωγή αιθυλενίου προκαλεί μεταξύ των άλλων επιπτώσεις των

φύλλων, δηλ. απόκτηση κλίσης προς το έδαφος. Το ABA το οποίο παράγεται από τις ρίζες καθώς και αυτό το οποίο στις συνθήκες αυτές παράγεται από τα παλαιότερα φύλλα, μεταφέρεται στα νεαρά φύλλα προκαλώντας κλείσιμο των στομάτων. Ως εκ τούτου η φωτοσυνθετική δραστηριότητα περιορίζεται, λόγω της αυξημένης αντίστασης των στομάτων στη διάχυση του CO_2 . Σε ευαίσθητα φυτά παρατηρείται πτώση της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας, η οποία δεν οφείλεται μόνο στο κλείσιμο των στομάτων, αλλά σε άλλους παράγοντες, όπως η παρεμπόδιση της μεταφοράς υδατανθράκων, παρεμπόδιση της δραστηριότητας ορισμένων ενζύμων, κ.ά.

Γ. Η δημιουργία ανοξικών ή υποοξικών συνθηκών στο έδαφος διαταράσσει και τις υδατικές σχέσεις, παρόλο ότι τα φυτά τελούν υπό καθεστώς υπερεπάρκειας νερού. Σε ορισμένες περιπτώσεις παρατηρείται παροδική μαρανση των φύλλων η οποία οφείλεται σε πτώση του δυναμικού του νερού των ιστών. Το σύμπτωμα αυτό (το οποίο αξίζει να σημειωθεί ότι παρατηρείται σε συνθήκες υπερεπάρκειας νερού στο εδαφικό περιβάλλον), οφείλεται σε περιορισμένη περατότητα των ριζών στα μόρια νερού, αλλά και ελάττωση της υδραυλικής αγωγιμότητάς τους.

Δ. Λόγω του κλεισίματος των στομάτων η διακίνηση θρεπτικών συστατικών μέσω του διαπνευστικού ρεύματος περιορίζεται σημαντικά.

Εικόνα 6.3. Σχηματικό διάγραμμα παραγωγής αιθυλενίου σε συνθήκες υποξίας στη ρίζα. Λόγω των ανοξικών συνθηκών που διαμορφώνονται στη στήλη, η οξειδωση του ACC, η οποία απαιτεί την ύπαρξη οξυγόνου, συμβαίνει στον φλοιό. Σε συνθήκες ανοξίας η παραγωγή αιθυλενίου παρεμποδίζεται πλήρως, οπότε το ACC μεταφέρεται προς το υπέργειο τμήμα. Η παραγωγή του ACC μπορεί να λαμβάνει χώρα και σε άλλους ιστούς εκτός της ρίζας και να μεταφέρεται μέσω της στήλης.



6.3. Αντίληψη και διαβίβαση σήματος

Στην αντίληψη της χαμηλής συγκέντρωσης οξυγόνου δεν φαίνεται προς το παρόν ότι εμπλέκεται ένας μοναδικός αισθητήρας, αλλά τα κύτταρα αντιλαμβάνονται τις συνθήκες υποξίας ή ανοξίας μέσω των μεταβολών κρίσιμων μεταβολικών παραμέτρων, όπως τα επίπεδα του ATP, του pH και των ενεργών μορφών οξυγόνου. Ο μηχανισμός αυτός είναι σε θέση να αντιληφθεί τη διαφορά μεταξύ της ανοξίας και της υποξίας, ενεργοποιώντας κάθε φορά διαφορετικούς μεταγραφικούς παράγοντες. Υπάρχουν ενδείξεις ότι τα μιτοχόνδρια αποτελούν τα υποκυτταρικά οργάνδια τα οποία διαθέτουν τους κατάλληλους αισθητήρες, αφού παρατηρείται έξοδος ιόντων Ca^{2+} από αυτά μέσα σε λίγα λεπτά από τη μεταφορά τους σε συνθήκες έλλειψης οξυγόνου. Η διαβίβαση σήματος περιλαμβάνει, εκτός από τις μεταβολές στα επίπεδα Ca^{2+} , μεταβολικές ακολουθίες πρωτεϊνικών κινασών και ενεργοποίηση μεταγραφικών παραγόντων όπως π.χ. του MYBS1 ο οποίος ενεργοποιεί τη μεταγραφή του γονιδίου που κωδικοποιεί την α -αμυλάση. Στο *Arabidopsis* πάνω από 180 γονίδια που κωδικοποιούν μεταγραφικούς παράγοντες ενεργοποιούνται ή καταστέλλονται σε συνθήκες υποξίας. Στους παράγοντες αυτούς δεσπόζουσα θέση κατέχει η ομάδα VII των παραγόντων απόκρισης στο αιθυλένιο (Ethylene Responsive Factor, ERF). Σε βιοχημικό-μοριακό επίπεδο, στη διάρκεια της κρίσιμης περιόδου εγκλιματισμού σε αναερόβιες συνθήκες, η πρωτεϊνοσύνθεση περιο-

ρίζεται δραματικά (κατά 70% περίπου), εκτός από τη συνεχή σύνθεση ενός περιορισμένου αριθμού πολυπεπτιδίων (**πρωτεΐνες αναερόβιας καταπόνησης**, Anaerobic Stress Proteins, ASPs). Ο περιορισμός της πρωτεϊνοσύνθεσης, όπως και της σύνθεσης DNA και των κυτταροδιαρρέσεων επιβάλλεται διότι αποτελούν ενεργοβόρες διαδικασίες οι οποίες απαιτούν σημαντική δαπάνη ATP. Η παραγωγή των πρωτεϊνών οι οποίες λειτουργούν υπό συνθήκες νορμοξίας περιορίζεται λόγω παρεμπόδισης της σύνθεσής τους τόσο σε επίπεδο μεταγραφής, όσο και μετάφρασης. Στις περισσότερες περιπτώσεις η σύνθεση των υπεύθυνων mRNA συνεχίζεται απρόσκοπτα, ωστόσο τα μόρια αυτά δεν είναι ικανά να ολοκληρώσουν τη μετάφραση λόγω αναποτελεσματικής σύνδεσής τους με τα ριβοσώματα. Αντίθετα τα mRNA των πρωτεϊνών αναερόβιας καταπόνησης ολοκληρώνουν επιτυχώς τη διαδικασία μετάφρασης. Το είδος των πρωτεϊνών που παράγονται φαίνεται ότι εξαρτάται από τις συνθήκες: Σε συνθήκες ανοξίας εμφανίζονται ASPs των οποίων η λειτουργία σχετίζεται με την αποτοξίνωση των ενεργών μορφών οξυγόνου και τη σταθεροποίηση μεμβρανών και πρωτεϊνών. Εμφανίζονται επίσης και πρωτεΐνες θερμικού σοκ (HSPs, βλ. ενότητα 4.8.3). Σε συνθήκες υποξίας εμφανίζεται μια άλλη ομάδα ASPs, η ενζυμική δραστηριότητα των οποίων σχετίζεται είτε με τις μεταβολικές οδούς της γλυκόλυσης και της αναερόβιας αναπνοής, είτε με την εξουδετέ-

ρωση των τοξικών προϊόντων του αναερόβιου μεταβολισμού. Στις πρωτεΐνες αυτές συμπεριλαμβάνονται η αλκοολική αφυδρογονάση, η αποκαρβοξυλάση του πυροσταφυλικού, η αφυδρογονάση του γαλακτικού, η αλδολάση, η ενολάση, η ισομεράση της 6-φωσφογλυκόζης, η αφυδρογονάση της φωσφορικής γλυκεριναλδεϋδης και η

αμινοτρανσφεράση της αλανίνης. Οι προαγωγείς των γονιδίων τα οποία κωδικοποιούν πρωτεΐνες αναερόβιας καταπόνησης περιλαμβάνουν συνήθως ορισμένου τύπου **ρυθμιστικά στοιχεία της αναεροβίωσης** (anaerobic response elements-AREs).

6.4. Τα φυτά αντιμετωπίζουν την ανεπάρκεια οξυγόνου στο έδαφος μέσω τριών στρατηγικών

6.4.1. Διαφυγή

Στην κατηγορία αυτή ανήκουν είδη φυτών τα οποία διαβιούν σε συνθήκες περιβάλλοντος όπου σπάνια παρατηρείται κατάκλιση των εδαφών. Στην κατηγορία αυτή ανήκουν τα ξηρόφυτα. Τα σπέρματα των περισσότερων εξ αυτών δεν βλαστάνουν σε συνθήκες ανοξίας ή υποξίας. Ενδιαφέρον παρουσιάζουν ορισμένα φυτικά είδη τα οποία υιοθετούν τη στρατηγική αυτή παρόλο που

διαβιούν σε περιβάλλοντα στα οποία συμβαίνει κατάκλιση εδάφους. Το *Chenopodium rubrum* π.χ. αναπτύσσεται σε τέτοιου είδους περιβάλλοντα, ωστόσο ο βιολογικός του κύκλος ολοκληρώνεται μεταξύ δύο επεισοδίων πλημμύρας ενώ παράγει σπέρματα τα οποία είναι ανθεκτικά στην έλλειψη οξυγόνου.

6.4.2. Αποφυγή

Τα φυτά της κατηγορίας αυτής διαθέτουν την ικανότητα να εφοδιάζουν τους ιστούς τους με επαρκείς συγκεντρώσεις οξυγόνου, παρά την επικράτηση αναερόβιων συνθηκών στον περιβάλλοντα χώρο. Επομένως τα κύτταρα των ιστών τους δεν έχουν την εμπειρία της υποξίας ή ανοξίας και κατά κανόνα παρουσιάζονται ευαίσθητα έναντι της έλλειψης οξυγόνου. Η στρατηγική αυτή απαιτεί κατάλληλες μορφολογικές και ανατομικές τροποποιήσεις του βλαστού, των μίσχων των φύλλων και της ρίζας ούτως ώστε να γίνεται απρόσκοπτα η τροφοδοσία των κυττάρων τους με οξυγόνο. Οι

τροποποιήσεις αυτές μπορεί να είναι προϊόντα προσαρμογής ή εγκλιματισμού.

Κύριοι εκπρόσωποι της κατηγορίας αυτής είναι φυτά τα οποία διαβιούν σε υδροβιότοπους, μεταξύ των οποίων περιλαμβάνεται και το ρύζι ως καλλιεργούμενο, και τα οποία έχουν προσαρμοστεί να αναπτύσσονται για παρατεταμένες χρονικές περιόδους σε εδάφη κορεσμένα σε νερό. Τα φυτά αυτά, ακόμη και αν ο βλαστός βρίσκεται μερικώς βυθισμένος στο νερό, αναπτύσσονται κανονικά χωρίς να εμφανίζουν συμπτώματα καταπόνησης.

6.4.2.1. Ορισμένες μορφολογικές διαφοροποιήσεις της ρίζας συνδράμουν στη στρατηγική της αποφυγής.

Οι ρίζες των περισσότερων υδροφύτων αναπτύσσονται κοντά στην επιφάνεια του εδάφους, αποφεύγοντας τα βαθύτερα ανοξικά στρώματα. Ωστόσο το χαρακτηριστικό αυτό καθιστά τα φυτά αυτά ευάλωτα σε μηχανικές καταπονήσεις. Οι ορμονικές διαταραχές οι οποίες παρατηρούνται σε

αναερόβιες συνθήκες έχουν ως συνέπεια, εκτός των άλλων, και τη δημιουργία επιφανειακών επακτών ριζών οι οποίες λόγω των ειδικών ανατομικών τους χαρακτηριστικών υποβοηθούν την οξυγόνωση του υπόγειου τμήματος, και τη μεταφορά νερού και θρεπτικών συστατικών προς το υπέργειο τμήμα (**πίνακας 6.1**).

6.4.2.2. Ορισμένες ανατομικές διαφοροποιήσεις ιστών και οργάνων παίζουν καθοριστικό ρόλο στην επιτυχία της στρατηγικής της αποφυγής

A. Ανατομικές διαφοροποιήσεις των κυττάρων του μίσχου και του ελάσματος των φύλλων. Σε ορισμένα είδη (π.χ. στο *Nymphoides peltata*) η παραμονή των νεαρών εκπυσσόμενων φύλλων στο νερό προκαλεί συσσώρευση ενδογενούς αιθυλενίου το οποίο διεγείρει την επιμήκυνση των κυττάρων του μίσχου, με αποτέλεσμα ο μίσχος να επεκτείνεται τόσο, ώστε το φύλλο να αναδύεται στην επιφάνεια του νερού και να εκτίθεται στον αέρα. Η δράση του αιθυλενίου σχετίζεται με την πτώση των επιπέδων του ABA και της αύξηση της αποτελεσματικότητας των γιββερελινών και των αυξινών οι οποίες τελικά προκαλούν την επιμήκυνση του μίσχου. Στο μηχανισμό της επιμήκυνσης εμπλέκονται οι εκτασίνες (**βλ. ενότητα 2.3.3**), των οποίων η δραστηριότητα αυξάνεται σε συνθήκες υποξίας. Σε άλλα είδη (όπως π.χ. στο *Potamogeton pectinatus*) στην επιμήκυνση των κυττάρων του μίσχου δεν εμπλέκεται το αιθυλένιο, αλλά ο μηχανισμός περιλαμβάνει οξίνιση του υγρού περιβάλλοντος από το CO₂ το οποίο παράγεται μέσω της αναπνοής. Η παραμονή επίσης των νεαρών εκπυσσόμενων φύλλων στο νερό έχει ως αποτέλεσμα τη λέπτυνση του ελάσματος, τη λέπτυνση της εφυμενίδας και των κυτταρικών τοιχωμάτων και μετακίνηση των χλωροπλαστών

πλησίον της επιφάνειας. Τα χαρακτηριστικά αυτά αποβλέπουν στην όσο το δυνατό ελάττωση της αντίστασης στη διάχυση του CO₂ και του O₂ και τη διευκόλυνση της φωτοσύνθεσης και του αερόβιου μεταβολισμού. Η εξασφάλιση επίσης ικανών εντάσεων ηλιακής ακτινοβολίας και η διατήρηση ικανοποιητικής φωτοσυνθετικής ταχύτητας στα βυθισμένα στο νερό φύλλα παίζει ζωτικό ρόλο για την επιβίωση, αφού παρέχει το απαραίτητο οξυγόνο.

B. Σχηματισμός αερεγχύματος. Στα περισσότερα υδρόφυτα, αλλά και στα περισσότερα φυτά που διαθέτουν την ικανότητα εγκλιματισμού σε συνθήκες κατάκλυσης του εδάφους, ο βλαστός και οι ρίζες διαθέτουν ή δημιουργούν ένα δίκτυο αεραγωγών οι οποίοι επικοινωνούν μεταξύ τους με επιμήκεις συνδέσεις. Οι αεραγωγοί αυτοί αποτελούν μία ευφυή οδό μετακίνησης του οξυγόνου χωρίς να παρεμβάλλονται ισχυρές αντιστάσεις. Στις περιπτώσεις αυτές τα κύτταρα των ιστών διαχωρίζονται μεταξύ τους, σχηματίζοντας το **αερέγχυμα**, δηλ. έναν ιστό ο οποίος διαθέτει κενούς χώρους οι οποίοι πληρώνονται από αέρα (**εικόνα 6.4**).



Αερέγχυμα: Ένα είδος ιστού που σχηματίζει δίκτυο αεραγωγών οι οποίοι τροφοδοτούν τις ρίζες με αέρα σε συνθήκες υποξίας στο έδαφος. Το αερέγχυμα σχηματίζεται είτε λυσιγενώς, είτε οξιζογενώς.

Λυσιγενής σχηματισμός αερεγχύματος: Ο σχηματισμός αερεγχύματος μέσω προγραμματισμένου κυτταρικού θανάτου και λύση των κυττάρων του φλοιού της ρίζας.

Οξιζογενής σχηματισμός αερεγχύματος: Ο σχηματισμός αερεγχύματος με αμοιβαία απομάκρυνση των κυττάρων του φλοιού της ρίζας.

Φακίδια: Δομή σε σχήμα οπής που επιτρέπει την ανταλλαγή αερίων μέσω του περιδέρματος σε κορμούς δένδρων.

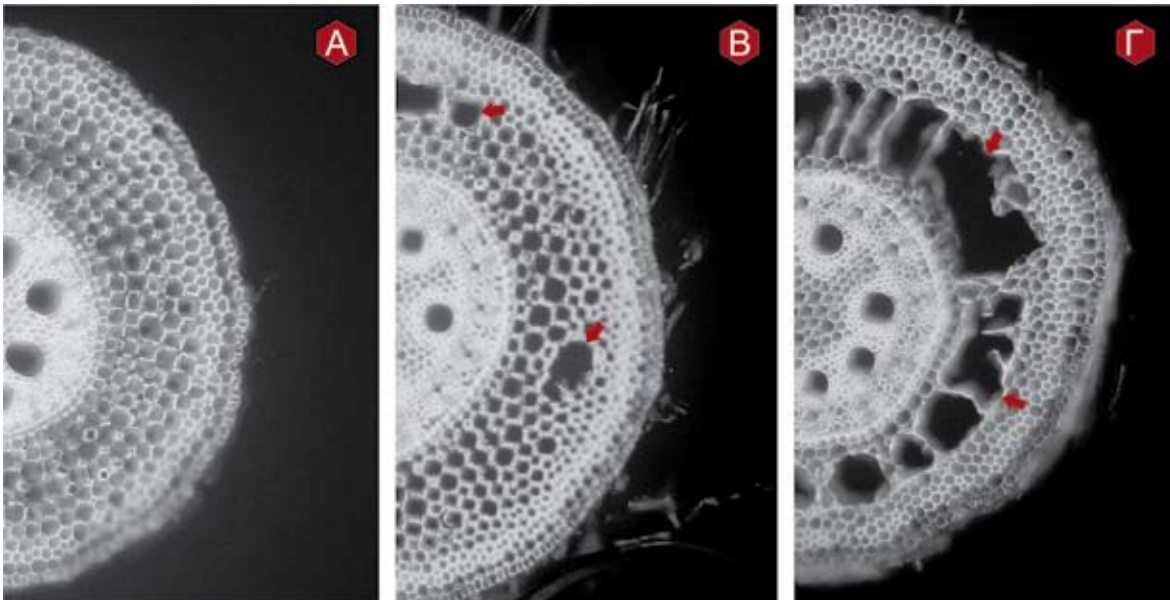
Πνευματοφόρα: Επιφανειακές ρίζες που χαρακτηρίζονται από αρνητικό γεωτροπισμό μέσω των οποίων πραγματοποιείται η τροφοδοσία με οξυγόνο του υπόγειου μέρους υδροφύτων.

Το αερέγχυμα σχηματίζεται είτε **λυσιγενώς**, δηλ. με λύση των κυττάρων του φλοιού, είτε **σχιζογενώς**, δηλ. με αμοιβαία απομάκρυνση των κυττάρων του φλοιού. Το οξυγόνο, εισέρχεται είτε μέσω των στομάτων των φύλλων, είτε μέσω ειδικών ανατομικών κατασκευών όπως τα **φακίδια** των αποξυλωμένων βλαστών, τα **πνευματοφόρα** (επιφανειακές ρίζες που χαρακτηρίζονται από αρνητικό γεωτροπισμό) των μανγκροβίων ειδών (δένδρα τα οποία εποικίζουν εκτάσεις οι οποίες καλύπτονται από υφάλμυρο νερό, βλ. **εισαγωγική εικόνα κεφαλαίου**) και οι εναέριες ρίζες (knee roots) του είδους *Taxodium distichum*. Στη συνέχεια το οξυγόνο μέσω του αερεγγύματος μετακινείται προς τα σημεία κατανάλωσης. Η μετακίνηση του οξυγόνου συμβαίνει είτε μέσω διάχυσης είτε μέσω μαζικής ροής. Η διάχυση συμβαίνει λόγω της διαφοράς των μερικών πιέσεων O_2 που δημιουργείται κατά μήκος του αερεγγύματος. Η μετακίνηση μέσω μαζικής ροής προϋποθέτει μια διαφορά στην ατμοσφαιρική πίεση μεταξύ των φύλλων και των ριζών. Η διαφορά ατμοσφαιρικών πιέσεων δημιουργείται λόγω της διαφοράς θερμοκρασίας στη διάρκεια της ημέρας μεταξύ φύλλων (θερμότερα, λόγω απορρόφησης υπεριώθρου ακτινοβολίας) και ατμόσφαιρας.

Η ρίζα επίσης είναι ελαφρά ψυχρότερη των φύλλων, λόγω της παραμονής της στη σχετικά σταθερή θερμοκρασία του εδάφους ή του νερού. Η ελαφρά υψηλότερη ατμοσφαιρική πίεση που επικρατεί στα φύλλα ωθεί τον αέρα (ο οποίος είναι εμπλουτισμένος με O_2 λόγω της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας) προς τις ρίζες. Η αποτελεσματικότητα του μηχανισμού αυτού είναι αυτονόητο ότι περιορίζεται στη διάρκεια της νύχτας επειδή δεν υπάρχει η δυνατότητα θέρμανσης των φύλλων, αλλά και παραγωγής οξυγόνου μέσω της φωτοσύνθεσης.

Πίνακας 6.1. Η επίδραση της υποξίας και των πειραματικών χειρισμών με αυξίνη, αιθυλένιο και συνδυασμού αιθυλενίου και ενός παρεμποδιστή της μεταφοράς αυξίνης στη δημιουργία επακτών ριζών στο ανθεκτικό φυτό *Rumex palustris*. Lambers et al. 1998

χειρισμός	αριθμός επακτών ριζών
μάρτυρας (αερόβιο περιβάλλον)	4
μάρτυρας (αναερόβιο περιβάλλον)	43
αυξίνη	45
αιθυλένιο	44
αιθυλένιο+παρεμποδιστής	8



Εικόνα 6.4. Ο εγκλιματισμός των ριζών καλαμποκιού σε διαφορετικές συνθήκες οξυγόνωσης του υποστρώματος. Παρουσιάζονται εγκάρσιες τομές ρίζας σε πεδίο πολωμένου φωτός. **A.** Ρίζα-μάρτυρας η οποία αναπτύχθηκε σε χαλαζιακή άμμο με συνεχή αερισμό. **B.** Ρίζα που αναπτύχθηκε σε συνθήκες υποξίας για μια εβδομάδα και **Γ.** Ρίζα που αναπτύχθηκε σε συνθήκες υποξίας για δύο εβδομάδες. Διακρίνεται ο σταδιακός σχηματισμός αερεγγύματος.

Στα περισσότερα υδρόφυτα το αερέγχυμα σχηματίζεται στις ρίζες ανεξάρτητα από την ύπαρξη ανοξίας ή υποξίας στο εξωτερικό περιβάλλον. Ωστόσο σε ορισμένα μη υδρόφυτα (όπως π.χ. στο καλαμπόκι) ο κατάλληλος εγκλιματισμός με την εφαρμογή συνθηκών υποξίας αποτελεί το έναυσμα για μια σειρά ανατομικές και φυσιολογικές μεταβολές οι οποίες καθιστούν τα φυτά ικανά να αντεπεξέλθουν στην καταπόνηση. Σε ανατομικό επίπεδο στο καλαμπόκι επάγεται ο σχηματισμός αερεγχύματος στη βάση του βλαστού και στις νεαρές αναπτυσσόμενες ρίζες. Εάν οι ρίζες εκτεθούν σε υποξικές συνθήκες παρατηρείται αύξηση της δραστηριότητας της συνθετάσης του ACC και της οξειδάσης του ACC στα ακρορίζια με αποτέλεσμα την ταχύτερη σύνθεση αιθυλενίου (εικόνα 6.3). Το αιθυλένιο επάγει τη δημιουργία σχιζογενών και λυσιγενών χώρων στην περιοχή του φλοιώδους παρεγχύματος οι οποίοι θα αποτελέσουν τελικώς το δίκτυο του αερεγχύματος. Εάν οι ρίζες εκτεθούν απευθείας σε συνθήκες ανοξίας η δημιουργία αερεγχύματος δεν είναι πλήρης, επειδή στις συνθήκες αυτές παρεμποδίζεται η δραστηριότητα της οξειδάσης του ACC και η σύνθεση αιθυλενίου. Οι λυσιγενείς χώροι σχηματίζονται με τη νέκρωση και λύση ορισμένων μόνο κυττάρων τα οποία είναι ευαίσθητα στο αιθυλένιο (προγραμματισμένος κυτταρικός θάνατος). Σημαντικό ρόλο στο μηχανισμό αυτό παίζουν ένζυμα που προκαλούν την υδρόλυση ή τη χαλάρωση των κυτταρικών τοιχωμάτων, όπως η ενδοτρανσγλυκοσυλάση της ξυλογλυκάνης, η κυτταρινάση, η πηκτινάση και οι εκτασίνες. Στη διαβίβαση σήματος για την έναρξη

του μηχανισμού σχηματισμού λυσιγενών χώρων εμπλέκονται το NO και τα ιόντα ασβεστίου, αφού η νέκρωση των κυττάρων συνοδεύεται από αύξηση της συγκέντρωσης του κυτταροπλασματικού Ca^{2+} και του NO. Αιφνίδια αύξηση της συγκέντρωσης του κυτταροπλασματικού Ca^{2+} είναι δυνατό να προκαλέσει κυτταρικό θάνατο απουσία υποξικών συνθηκών, ενώ ελάττωση της συγκέντρωσης παρεμποδίζει το σχηματισμό αερεγχύματος ακόμη και αν οι ρίζες βρίσκονται σε αναερόβιο περιβάλλον. Τα ιόντα Ca^{2+} ενεργοποιούν ενδονουκλεάσες οι οποίες αποδομούν ελεγχόμενα τα νουκλεϊνικά οξέα, οπότε επέρχεται ο θάνατος των κυττάρων.

Στις ρίζες των τυπικών υδρόφυτων (χαρακτηριστικός εκπρόσωπος το ρύζι) το αερέγχυμα περιβάλλεται από κύτταρα, στα κυτταρικά τοιχώματα των οποίων έχουν εναποτεθεί σουβερίνη και λιγνίνη σχηματίζοντας φράγματα τα οποία προβάλλουν ισχυρή αντίσταση στην παθητική διάχυση του οξυγόνου προς το εξωτερικό περιβάλλον. Με τον τρόπο αυτόν περιορίζονται οι απώλειες οξυγόνου και επομένως δίδεται η δυνατότητα διείσδυσης της ρίζας σε βαθύτερα στρώματα αναερόβιου εδάφους ή υποστρώματος. Αντίθετα οι ρίζες των μη υδροφύτων στις οποίες δημιουργείται αερέγχυμα δεν διαθέτουν τόσο ισχυρά φράγματα και επομένως αδυνατούν να διεισδύσουν σε μεγάλο βάθος. Σε ορισμένα φυτά η μεταφορά οξυγόνου μέσω του αερεγχύματος υπερβαίνει τις ανάγκες της αναπνοής των οργάνων τους τα οποία βρίσκονται υπό καθεστώς αναερόβιωσης, με αποτέλεσμα να μπορούν να οξυγονώνουν το



Πρωτεΐνες αναερόβιας καταπόνησης (Anaerobic Stress Proteins, ASPs): Περισσότερες από 20 πρωτεΐνες των οποίων η μεταγραφή επάγεται σε αναερόβιες συνθήκες.

Ρυθμιστικά στοιχεία της αναερόβιωσης (Anaerobic Response Elements, AREs): Ρυθμιστικά στοιχεία των προαγωγέων των γονιδίων που κωδικοποιούν τις πρωτεΐνες αναερόβιας καταπόνησης.

Αιμοσφαιρίνες (Hemoglobins, Hbs): Αιμοπρωτεΐνες που παράγονται στους περισσότερους οργανισμούς. Έχουν τη δυνατότητα αντιστρεπτής δέσμευσης του O_2 , αλλά και των CO, NO. Εκτελούν πολυάριθμες λειτουργίες στις οποίες συμπεριλαμβάνονται η προστασία έναντι της οξειδωτικής καταπόνησης, ο έλεγχος των επιπέδων του NO, η μεταφορά O_2 και η αντίληψη των επιπέδων O_2 . Στα φυτά εμφανίζονται τρεις ομάδες αιμοσφαιρινών. Οι συμβιωτικές (sHb), οι μη συμβιωτικές (nsHb) και οι περικεκομμένες (Truncated Hbs, trHbs).

Μη συμβιωτικές αιμοσφαιρίνες-1s (Class 1 Nonsymbiotic Hemoglobins, nsHb-1s): Ομάδα αιμοσφαιρινών οι οποίες εκφράζονται σε συνθήκες καταπόνησης (υποξία, οσμωτική καταπόνηση, προσβολές από παθογόνα, έλλειψη θρεπτικών συστατικών, ψύχος, υψηλά επίπεδα οξειδίου του αζώτου). Παρουσιάζουν υψηλή συγγένεια με το οξυγόνο. Μετατρέπουν το NO σε NO_3^- με κατανάλωση NAD(P)H. Παιζουν ρόλο αποτοξίνωσης του NO, αλλά και στη λειτουργία του κύκλου Hb/NO.

Κύκλος Hb/NO: Βιοχημικός κύκλος ο οποίος λειτουργεί στα μιτοχόνδρια σε συνθήκες έλλειψης οξυγόνου και επιτρέπει την περιορισμένη λειτουργία της αναπνευστικής ροής ηλεκτρονίων με κατανάλωση NAD(P)H ώστε να παραχθεί ATP. Ως τελικοί αποδέκτες των ηλεκτρονίων (αντί του οξυγόνου σε συνθήκες νορμοξίας) προσφέρονται τα νιτρώδη ιόντα (NO_2^-), παράγοντας ως τελικό προϊόν οξειδίου του αζώτου το οποίο μετατρέπεται στο κυτταρόπλασμα σε νιτρικά ιόντα (NO_3^-) μέσω της αιμοσφαιρίνης. Τα νιτρικά ιόντα μετατρέπονται σε νιτρώδη μέσω της αναγωγής των νιτρικών και ο κύκλος ολοκληρώνεται.

υπόστρωμα στο οποίο αναπτύσσονται οι ρίζες μέσω διάχυσης του οξυγόνου προς το εξωτερικό περιβάλλον. Ο μηχανισμός αυτός επιτρέπει την οξειδωση τοξικών ουσιών οι οποίες συσσωρεύονται λόγω των αναερόβιων συνθηκών και τη μετατροπή τους σε αδρανείς μορφές (π.χ. ο Fe^{2+} μετατρέπεται σε Fe^{3+}) και την οξειδωση των μη διαθέσιμων μορφών των θρεπτικών στοιχείων. Γι' αυτό το λόγο η ύπαρξη ενός λεπτού περιβλήματος που σχηματίζεται από αδιάλυτα οξειδία του σιδήρου κόκκινου χρώματος γύρω από τις ρίζες, αποτελεί ένδειξη οξυγόνωσης του αναερόβιου υποστρώματος. Στο σημείο αυτό θα πρέπει να τονιστεί ότι η ύπαρξη αερεγγύματος στις ρίζες είναι μεν ένας αποτελεσματικός μηχανισμός τροφοδοσίας

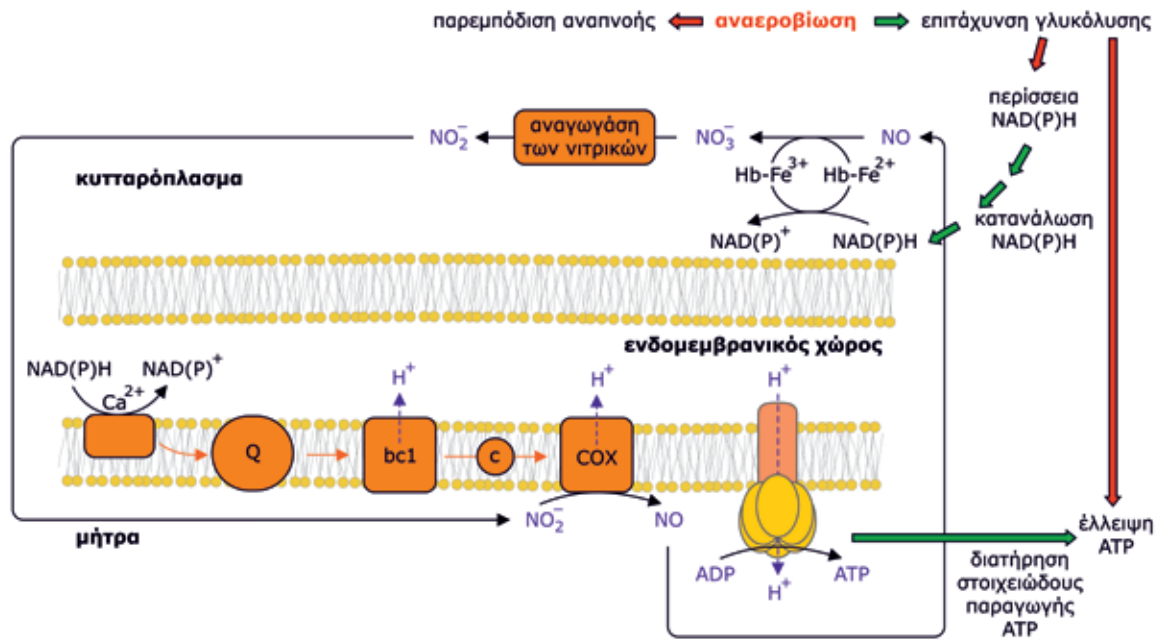
με οξυγόνο, επειδή ωστόσο οι ρίζες που το διαθέτουν αποκτούν μεγαλύτερο διάμετρο, μοιραία διαθέτουν μικρότερη επιφάνεια στη μονάδα του όγκου. Σε αναερόβιες συνθήκες επίσης μειώνεται δραματικά και ο αριθμός των ριζικών τριχιδίων. Επομένως μειώνεται και η αποτελεσματικότητα απορρόφησης των θρεπτικών στοιχείων του εδάφους, αφού αυτή επηρεάζεται από τη διάμετρο και την εκτεθειμένη επιφάνεια της ρίζας. Εκτός αυτού η αποτελεσματικότητα του μηχανισμού του αερεγγύματος μειώνεται μετά τη δευτερογενή ανάπτυξη της ρίζας και του βλαστού επειδή στα περισσότερα φυτά δεν υπάρχει η δυνατότητα σχηματισμού δευτερογενούς αερεγγύματος.

6.4.2.3. Ορισμένοι βιοχημικοί μηχανισμοί συμβάλλουν στην αντιμετώπιση της καταπόνησης

A. Υπάρχουν ισχυρές πλέον ενδείξεις ότι σε συνθήκες αναερόβιωσης τα μιτοχόνδρια έχουν τη δυνατότητα περιορισμένης παραγωγής ATP μέσω της οξειδωσης του NADPH. Πως όμως συμβαίνει αυτό, αφού δεν υπάρχει οξυγόνο ώστε να παίξει το ρόλο του τελικού αποδέκτη των ηλεκτρονίων στην αντίδραση που καταλύει η κυτοχρωμική οξειδάση (Cytochrome c Oxidase, COX); Σε συνθήκες υποξίας το κυτταροπλασματικό NAD(P)H το οποίο προέρχεται από τη γλυκόλυση οξειδώνεται από μιτοχονδριακές αφυδρογονάσες οι οποίες εντοπίζονται στη μεμβράνη του μιτοχονδρίου. Τα ηλεκτρόνια μεταφέρονται μέσω της ουμπικινόνης (Q) και του συμπλόκου III (bc1) στην κυτοχρωμική οξειδάση (COX). Τα νιτρώδη ιόντα (NO_2^-) προσφέρονται ως τελικοί αποδέκτες των ηλεκτρονίων (αντί του οξυγόνου σε συνθήκες νορμοξίας) και ανάγονται παράγοντας ως τελικό προϊόν οξείδιο του αζώτου (NO). Το NO αποτελεί παρεμποδιστή της δραστηριότητας της COX, επομένως για να πραγματοποιηθεί ο μηχανισμός αυτός θα πρέπει τα επίπεδα του NO να παραμένουν χαμηλά. Πράγματι, το NO μετατρέπεται στο κυτταρόπλασμα σε νιτρικά ιόντα (NO_3^-) μέσω της **αιμοσφαιρίνης** (Hb), η σύνθεση της οποίας επάγεται σε συνθήκες υποξίας. Τα νιτρικά ιόντα μετατρέπονται σε νιτρώδη μέσω της αναγωγής των νιτρικών (NR, της οποίας η σύνθεση επίσης επάγεται σε συνθήκες υποξίας) και ο κύκλος ολοκληρώνεται. Ο **κύκλος Hb/NO** (όπως ονομάζεται) φαίνεται ότι παίζει σημαντικό ρόλο διότι εξασφαλίζει ισορροπία μεταξύ των αναγωγικών ισοδυνάμων (που

υπερπαραγονται λόγω της έντονης γλυκολυτικής δραστηριότητας) και του ATP (του οποίου η σύνθεση δεν πραγματοποιείται λόγω έλλειψης του O_2 , του τελικού αποδέκτη των ηλεκτρονίων στην αναπνευστική αλυσίδα ροής ηλεκτρονίων). Πράγματι, σε φυτά στα οποία υπερεκφράζονται οι nsHb-1 ανιχνεύονται υψηλότερα επίπεδα ATP και συμπεριφέρονται καλύτερα σε συνθήκες υποξίας. Παράλληλα εξασφαλίζεται ο έλεγχος των επιπέδων του NO, διότι τα υψηλά επίπεδα του αερίου σηματοδοτούν τον προγραμματισμένο κυτταρικό θάνατο (βλ. ενότητα 13.6.5). Ρόλο-κλειδί στη λειτουργία του κύκλου αυτού παίζει η αιμοσφαιρίνη η οποία ανήκει στην ομάδα των **1s-μη συμβιωτικών αιμοσφαιρινών**. Οι πρωτεΐνες αυτές έχουν εξαιρετικά υψηλή συγγένεια με το O_2 το οποίο δεσμεύουν, και στη συνέχεια το O_2 αντιδρά το NO σχηματίζοντας νιτρικά ιόντα και μεθαιμοσφαιρίνη (metHb). Η μεθαιμοσφαιρίνη μετατρέπεται εκ νέου σε αιμοσφαιρίνη με κατανάλωση NAD(P)H (**εικόνα 6.5**). Φαίνεται ότι στο στάδιο της αναγωγής της μεθαιμοσφαιρίνης συμμετέχει και το ασκορβικό οξύ.

B. Ορισμένα φυτά (π.χ. το καλαμπόκι και ορισμένα είδη *Limonium*) διαθέτουν κατάλληλους μηχανισμούς απέκκρισης του γαλακτικού οξέος το οποίο παράγεται από την αναερόβια αναπνοή στην περιοχή της ριζόσφαιρας. Η λειτουργία αυτή έχει ως αποτέλεσμα την αποφυγή της οξίνισης του κυτταροπλάσματος και κατ'επέκταση του κυτταρικού θανάτου, ωστόσο επιφέρει σημαντικές απώλειες σκελετών άνθρακα.



Εικόνα 6.5. Ο Κύκλος Hb/NO: Τα ηλεκτρόνια τα οποία παράγονται από την οξειδωση του NAD(P)H ανάγουν τα νιτρώδη ιόντα (αντί του οξυγόνου σε συνθήκες νορμοξίας), παράγοντας ως τελικό προϊόν οξειδίο του αζώτου. Το οξειδίο του αζώτου μετατρέπεται στο κυτταρόπλασμα σε νιτρικά ιόντα (NO_3^-) μέσω της αιμοσφαιρίνης, τα οποία μετατρέπονται σε νιτρώδη μέσω της αναγωγής των νιτρικών και ο κύκλος ολοκληρώνεται. Ο βιοχημικός αυτός κύκλος λειτουργεί στα μιτοχόνδρια σε συνθήκες έλλειψης οξυγόνου και επιτρέπει την περιορισμένη λειτουργία της αναπνευστικής ροής ηλεκτρονίων με κατανάλωση NAD(P)H ώστε να παραχθεί ATP. Με το μηχανισμό αυτό αντιμετωπίζεται η έλλειψη ATP και η περίσσεια NAD(P)H, που αποτελούν παρενέργειες της αναερόβωσης.

6.4.3. Ανθεκτικότητα

Τα φυτά τα οποία χαρακτηρίζονται από τη στρατηγική αυτή διαθέτουν ορισμένους τουλάχιστον ιστούς ή κύτταρα που έχουν την ικανότητα να διατηρούν στοιχειώδη μεταβολική δραστηριότητα ακόμη και αν βρίσκονται σε περιβάλλον υποξίας ή ανοξίας για παρατεταμένη χρονική περίοδο. Στην κατηγορία αυτή περιλαμβάνονται τα ριζώματα των ειδών *Schoenoplectus lacustris*, *Scirpus maritimus*, και *Typha angustifolia*. Τα ριζώματα των ειδών αυτών μπορούν να επιβιώσουν για αρκετούς μήνες και να εκπτύξουν τα νεαρά φύλλα τους σε αναερόβιες συνθήκες. Στις ίδιες συνθήκες μπορούν να επιβιώσουν για χρονικό διάστημα ορισμένων εβδομάδων το έμβρυο και το κολεόπτιλο του ρυζιού και του ζιζανίου *Echinochloa crus-galli* var. *oryzicola*. Η ικανότητα των οργάνων των φυτών αυτών να αντεπεξέρχονται τις δυσμενείς συνθήκες παρατεταμένης ανοξίας σχετίζεται με κατάλληλες προσαρμογές τόσο

στο μορφολογικό-ανατομικό, όσο και στο φυσιολογικό-βιοχημικό επίπεδο. Τα χαρακτηριστικά τα οποία καθορίζουν την επιβίωση στις συνθήκες αυτές φαίνεται ότι αφορούν σε έλεγχο του κυτταροπλασματικού pH και συνεχή παραγωγή ATP μέσω της γλυκολυτικής οδού και της αναερόβιας ζύμωσης, σε συνδυασμό με αποθήκευση επαρκών αποθεμάτων άνθρακα και ενέργειας ώστε να καλύπτονται οι ανάγκες του ενεργοβόρου αυτού μεταβολισμού. Η λειτουργία του κύκλου Hb/NO ενδέχεται να συμβάλλει στην εξοικονόμηση ενέργειας. Η σύνθεση επίσης αλανίνης, ηλεκτρικού και γ-αμινοβουτυρικού οξέος φαίνεται ότι σχετίζεται με την κατανάλωση της περίσσειας πρωτονίων και τη σταθεροποίηση του pH. Σε ορισμένα είδη η συσσώρευση λιπών σε αναερόβιες συνθήκες αποτελεί μία εναλλακτική οδό κατανάλωσης του παραγόμενου NADH, αποφεύγοντας έτσι τη συσσώρευση ανεπιθύμητων προϊόντων της αναερό-

βιας αναπνοής. Με τον τρόπο αυτό εξοικονομούνται επίσης σκελετοί άνθρακα και ενέργειας που μπορούν να χρησιμοποιηθούν με την άρση των αναερόβιων συνθηκών. Στα περισσότερα είδη η εφαρμογή αναερόβιων συνθηκών έχει ως αποτέλεσμα την τροποποίηση ή αλλοίωση των δομών των μιτοχονδρίων λόγω μη λειτουργίας της αερόβιας αναπνοής. Ωστόσο σε ορισμένα ανθεκτικά φυτά τα μιτοχόνδρια διατηρούν την ικανότητα μεταφοράς ηλεκτρονίων μέσω εναλλακτικών οξειδωσών ή διαφορετικού τύπου κυτοχρωμάτων ή μέσω του κύκλου Hb/NO (βλ. ενότητα 6.4.2.3). Στο ρίζι σημαντικό ρόλο στην εκδήλωση ανθεκτικότητας παίζει το γονίδιο *SUB1A* (*SUBMERGENCE 1A*) το οποίο κωδικοποιεί έναν μεταγραφικό παράγοντα ERF (βλ. ενότητα 6.3). Η έκφραση του γονιδίου οδηγεί σε μείωση του ρυθμού επιμήκυνσης των κυττάρων και των μεταβολικών ρυθμών και επομένως σε εξοικονόμηση ενέργειας που είναι αναγκαία για την επιβίωση στις συνθήκες αυτές.

Τα ριζώματα των φυτών που αναφέρθηκαν προηγουμένως διαχειμάζουν σε συνθήκες ανοξίας μέσα στην ιλή σε παρόχθιες περιοχές ελών,

λιμνών κλπ, και την Άνοιξη εκπύσσουν φύλλα τα οποία έρχονται σε επαφή με τον αέρα. Τα φύλλα πλέον τροφοδοτούν μέσω του αερεγχύματος με οξυγόνο τα ριζώματα, των οποίων ο αναερόβιος μεταβολισμός μετατρέπεται σε αερόβιο. Στις συνθήκες αυτές εκπύσσονται και οι ρίζες, οι οποίες χρησιμοποιούν το διαθέσιμο οξυγόνο. Η μετάβαση οργάνων ή ιστών από την κατάσταση υποξίας ή ανοξίας σε αερόβιες συνθήκες αποτελεί έναν επί πλέον παράγοντα μεταβολικής καταπόνησης (**μετα-ανοξική καταπόνηση**), λόγω των εξαιρετικά δραστήριων ενεργών μορφών οξυγόνου οι οποίες σχηματίζονται στο αερόβιο περιβάλλον. Ριζώματα ανθεκτικά σε ανοξικές συνθήκες διαθέτουν, εκτός των άλλων, και τους κατάλληλους βιοχημικούς μηχανισμούς εξουδετέρωσης των ενεργών μορφών O_2 . Το ένζυμο κλειδί στο μηχανισμό αυτό είναι η δεσμουτάση του υπεροξειδίου, SOD (βλ. 8.4). Η δραστηριότητα του ενζύμου αυτού είναι εξαιρετικά αυξημένη σε ανθεκτικά ριζώματα υπό συνθήκες ανοξίας, ούτως ώστε ο ιστός να ανταποκριθεί αποτελεσματικά στην παροχή O_2 από τα νεαρά εκπυσσόμενα φύλλα.

Μετα-ανοξική καταπόνηση: Καταπόνηση που εμφανίζεται κατά τη μετάβαση οργάνων ή ιστών από την κατάσταση υποξίας ή ανοξίας σε αερόβιες συνθήκες λόγω των εξαιρετικά δραστήριων ελεύθερων ριζών οξυγόνου οι οποίες σχηματίζονται στο αερόβιο περιβάλλον.

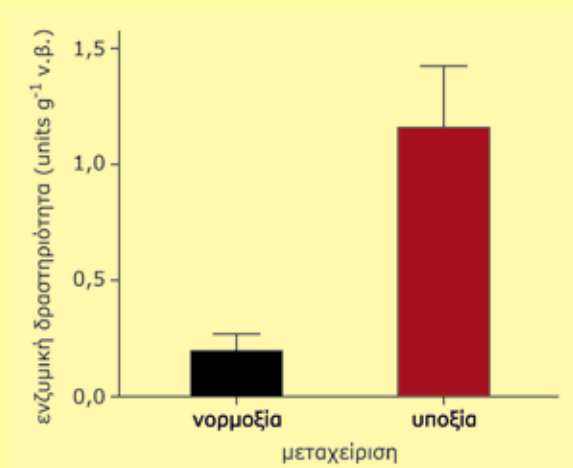


Ένθετο 6.1. Σχηματισμός αερεγχύματος στις ρίζες του καλαμποκιού και δραστηριότητα αλκοολικής αφυδρογονάσης σε συνθήκες ανεπάρκειας οξυγόνου

Σε ορισμένα μη υδρόφυτα (όπως π.χ. στο καλαμπόκι) ο κατάλληλος εγκλιματισμός με την εφαρμογή συνθηκών υποξίας αποτελεί το έναυσμα για μια σειρά ανατομικές και φυσιολογικές μεταβολές οι οποίες καθιστούν τα φυτά ικανά να αντεπεξέλθουν στην καταπόνηση. Σε περιπτώσεις όμως που το έδαφος πλημμυρίζει η κατακλύζεται είτε από υπερβολική άρδευση ή βροχόπτωση, η διαθεσιμότητα του οξυγόνου στο περιβάλλον της ρίζας μειώνεται δραματικά, λόγω της αναστολής λειτουργίας της αναπνευστικής αλυσίδας, με αποτέλεσμα οι ενεργειακές ανάγκες να καλύπτονται από τη γλυκολυτική οδό και την αλκοολική ζύμωση. Ορισμένες ανατομικές διαφοροποιήσεις ιστών και οργάνων παίζουν καθοριστικό ρόλο στην επιτυχία της στρατηγικής της αποφυγής. Σε αυτές περιλαμβάνεται και ο σχηματισμός αερεγχύματος έτσι ώστε να διασφαλιστεί η τροφοδοσία της ρίζας με επαρκείς συγκεντρώσεις οξυγόνου που αποτελεί αναγκαία προϋπόθεση για την κανονική λειτουργία της αναπνοής για την παραγωγή της απαιτούμενης ενέργειας.

Σε πολλά υδρόφυτα, αλλά και στα περισσότερα φυτά που διαθέτουν την ικανότητα εγκλιματισμού σε συνθήκες κατάκλισης του εδάφους, ο βλαστός και οι ρίζες διαθέτουν ή δημιουργούν ένα δίκτυο αεραγωγών οι οποίοι επικοινωνούν μεταξύ τους με επιμήκεις συνδέσεις. Οι αεραγωγοί αυτοί αποτελούν μία ευφυή οδό μετακίνησης του οξυγόνου χωρίς να παρεμβάλλονται ισχυρές αντιστάσεις. Στις περιπτώσεις αυτές τα κύτταρα των ιστών διαχωρίζονται μεταξύ τους, σχηματίζοντας το αερέγχυμα, δηλ. έναν ιστό ο οποίος διαθέτει κενούς χώρους οι οποίοι πληρώνονται από αέρα. Το αερέγχυμα σχηματίζεται είτε λυσιγενώς, δηλ. με λύση των κυττάρων του φλοιού, είτε σχιζογενώς, δηλ. με αμοιβαία απομάκρυνση των κυττάρων του φλοιού.

Για τη μελέτη και την κατανόηση της στρατηγικής αποφυγής νεαρά φυτά καλαμποκιού (*Zea mays* L.) χωρίζονται σε δύο ομάδες μια που ποτίζεται κανονικά και την άλλη που η ρίζα κατακλύζεται. Μετά από παραμονή εύλογου χρονικού διαστήματος στην ανοξία παρατηρούμε τη δημιουργία αερεγχύματος στη ρίζα και τις αλλαγές στα επίπεδα της αλκοολικής αφυδρογονάσης. Χαρακτηριστικά αποτελέσματα από τους δύο χειρισμούς δίδονται αντίστοιχα στην **εικόνα 6.4** για τον σχηματισμό αερεγχύματος και στην **εικόνα 6.6** για τη δραστηριότητα της αλκοολικής αφυδρογονάσης.



Εικόνα 6.6. Η δραστηριότητα της αλκοολικής αφυδρογονάσης σε εκχύλισμα ρίζας καλαμποκιού η οποία έχει αναπτυχθεί σε δύο διαφορετικά καθεστώτα οξυγόνωσης του υποστρώματος ανάπτυξης.

7

ΜΗΧΑΝΙΚΗ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗ



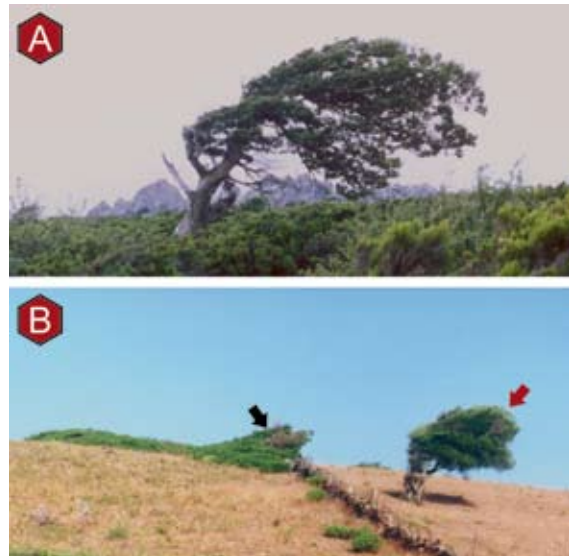
Οι παραμορφώσεις κορμών ή ριζών προκύπτουν συχνά ως αποτέλεσμα μηχανικών καταπονήσεων.

7.1. Τα φυτά στο φυσικό τους περιβάλλον εκτίθενται συνεχώς σε μηχανικές καταπονήσεις

Ως μηχανική καταπόνηση μπορεί να χαρακτηριστεί κάθε άσκηση δύναμης σε ιστούς, όργανα ή στο σώμα ενός φυτού, υπό την προϋπόθεση ότι αυτή δεν προκαλεί καταστροφή των δομών (τραυματισμούς). Η εφαρμογή μηχανικής καταπόνησης επιφέρει χαρακτηριστικές τροποποιήσεις στην ανάπτυξη και διαφοροποίηση των φυτικών οργάνων και ιστών. Ο όρος **θιγμομορφογένεση** χρησιμοποιείται για να περιγράψει τις μεταβολές στη μορφολογία και φυσιολογία των φυτών οι οποίες επέρχονται υπό την επίδραση τριβής, συστροφής ή κάμψης των οργάνων τους λόγω φυσικής επαφής. Ο όρος **σεισμομορφογένεση** περιγράφει τις μορφολογικές και φυσιολογικές μεταβολές οι οποίες επέρχονται υπό την επίδραση τρανταγμάτων ή ασθενών δονήσεων (vibrational stress). Ένα φυτό στη φύση, αλλά και σε εργαστηριακές συνθήκες, μπορεί να δέχεται μηχανική καταπόνηση η οποία οφείλεται σε περισσότερους του ενός μηχανικούς παράγοντες καταπόνησης. Π.χ. φυτά τα οποία αναπτύσσονται σε θερμοκήπια μπορεί να δέχονται ταυτόχρονα τραντάγματα που οφείλονται στην περιστροφή των ανεμιστήρων, ασθενείς δονήσεις που οφείλονται στα μοτέρ των ανεμιστήρων, αλλά και τριβές και κάμψη των οργάνων τους λόγω επαφών μεταξύ των γειτονικών φυτών. Στη φύση το υπέργειο τμήμα των φυτών δέχεται συνήθως μηχανική καταπόνηση κυρίως από τον άνεμο, αλλά και από τις σταγόνες της βροχής, την αύξηση του βάρους των οργάνων του κ.ά.

Η ρίζα επίσης κατά τη διεξόδυσή της στο έδαφος συναντά συνεχώς εμπόδια (π.χ. βράχους) τα οποία πρέπει να παρακάμπτει. Τα υδρόφυτα δέχονται συνεχώς τριβές, τραντάγματα και δονήσεις από το υδάτινο περιβάλλον. Ακραίες περιπτώσεις θιγμομορφογένεσης παρατηρούνται σε φυτά τα οποία διαβιώνουν σε αλπικά υψόμετρα ή σε περιβάλλοντα που δέχονται ισχυρούς ανέμους. Τα φυτά αυτά παίρνουν χαρακτηριστική μορφή (**εικόνα 7.1**). Τα δένδρα επίσης τα οποία βρίσκονται στο εξωτερικό μιας συστάδας δάσους σκληραγωγούνται περισσότερο από εκείνα τα οποία βρίσκο-

νται στο εσωτερικό διότι εκτίθενται συνεχώς σε υψηλότερες ταχύτητες ανέμου. Διαθέτουν παχύτερους και κοντύτερους κορμούς. Εάν τα δένδρα αυτά απομακρυνθούν, τα ψηλόλιγνα δένδρα του εσωτερικού της συστάδας είναι πλέον ευάλωτα σε μηχανικές καταπονήσεις. Ανάλογες ρυθμίσεις του προτύπου ανάπτυξης λόγω μηχανικής καταπόνησης παρατηρούνται και στο υπόγειο τμήμα. Έχει διαπιστωθεί ότι η παρεμβολή ενός μηχανικού εμποδίου στην πορεία επιμήκυνσης της ρίζας προκαλεί κάμψη του οργάνου, ενώ παράλληλα επάγεται ο σχηματισμός πλάγιων ριζών.



Εικόνα 7.1. Χαρακτηριστική μορφή δένδρων (ανεμομόρφωση) σε περιβάλλον στο οποίο επικρατούν ισχυροί άνεμοι. **A.** Καστανιά στην Όχη (Κάρυστος, Ν. Εύβοια) σε υψόμετρο 700 m περίπου. **B.** Σχοίνος (αριστερά) και ελιά (δεξιά) σε χωράφι στα Στύρα, Ν. Εύβοια.

Θιγμομορφογένεση: Η αντίδραση σε επίπεδο δομών και λειτουργιών των φυτών στην επίδραση τριβής, συστροφής ή κάμψης των οργάνων τους λόγω φυσικής επαφής.

Σεισμομορφογένεση: Η αντίδραση σε επίπεδο δομών και λειτουργιών των φυτών στην επίδραση τρανταγμάτων ή ασθενών δονήσεων.



7.2. Ο άνεμος αποτελεί έναν σημαντικό παράγοντα που επηρεάζει τις λειτουργίες των φυτών

Ο άνεμος αποτελεί ένα σημαντικό παράγοντα του περιβάλλοντος ο οποίος επηρεάζει άμεσα τις λειτουργίες των φυτών. Εκτός από τη μηχανική καταπόνηση, ο άνεμος μπορεί να επιφέρει:

A. Ελάττωση του πάχους της στοιβάδας του οριακού στρώματος (δηλ. μιας λεπτής στοιβάδας κορεσμένης σε υδρατμούς, **εικόνα 7.2**) πάνω από τα φύλλα και κατά συνέπεια ελάττωση της αντίστασης του στρώματος στη διάχυση των υδρατμών (**εικόνα 7.2**) με άμεσο αποτέλεσμα την αύξηση της ταχύτητας της διαπνοής. Ωστόσο μακροπρόθεσμα η ταχύτητα της διαπνοής ελαττώνεται σημαντικά επειδή η παρατεταμένη επίδραση του ανέμου επιφέρει σημαντικές απώλειες νερού και κλείσιμο των στομάτων.

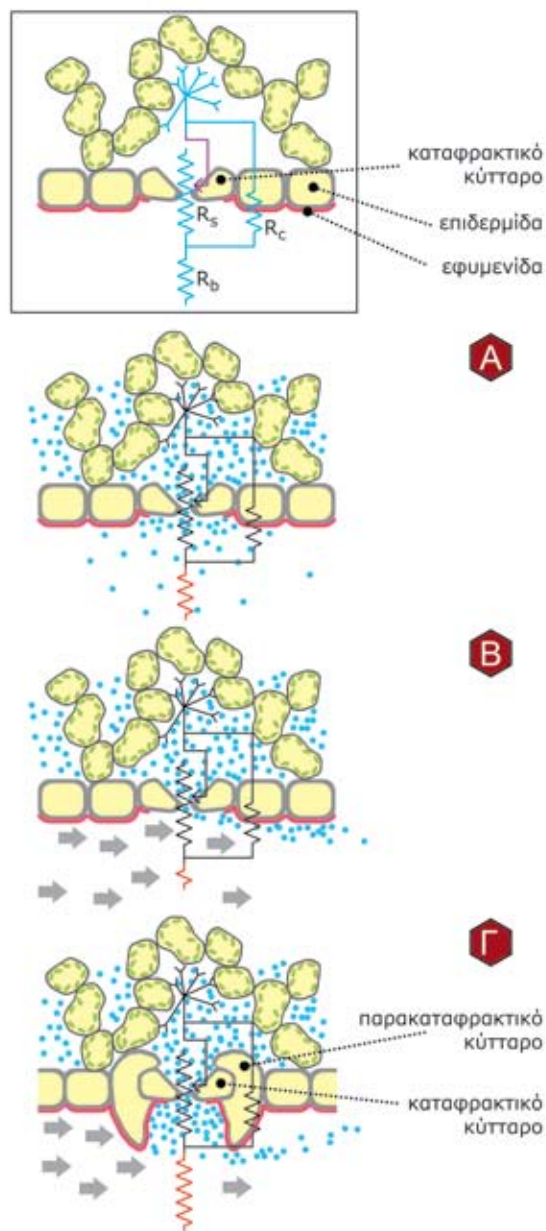
B. Ελάττωση της θερμοκρασίας του ελάσματος λόγω απαγωγής της θερμότητας.

Γ. Μακροπρόθεσμα η ύπαρξη ισχυρών ανέμων επιφέρει αλλοιώσεις της εφυμενίδας και μικροτραυματισμούς με συνέπεια την αύξηση της εφυμενιδικής διαπνοής, λόγω μείωσης της αντίστασης της εφυμενίδας στη διάχυση των υδρατμών.

Δ. Μέσω του ανέμου μεταφέρονται οι γυρεόκοκκοι, αλλά και τα σπόρια ή άλλες αναπαραγωγικές μορφές παθογόνων μικροοργανισμών.

Η έκθεση πειραματοφύτων σε υψηλές ταχύτητες ανέμου έχει ως αποτέλεσμα τη μείωση του

Εικόνα 7.2. Οι αντιστάσεις που παρεμβάλλονται στη διάχυση των υδρατμών από το εσωτερικό ενός φύλλου προς την ατμόσφαιρα. R_s , η αντίσταση των στομάτων (η μόνη που ρυθμίζεται), R_c , η αντίσταση της εφυμενίδας (συνδέεται εν παραλλήλω), και R_b , η αντίσταση του οριακού στρώματος. **A.** Η αντίσταση του οριακού στρώματος σε ένα φύλλο σε συνθήκες νηνεμίας. **B.** Η αντίσταση του οριακού στρώματος στο ίδιο φύλλο μειώνεται σημαντικά υπό την επίδραση ανέμου. **Γ.** Δεν συμβαίνει το ίδιο εάν το στόμα είναι βυθισμένο.



i

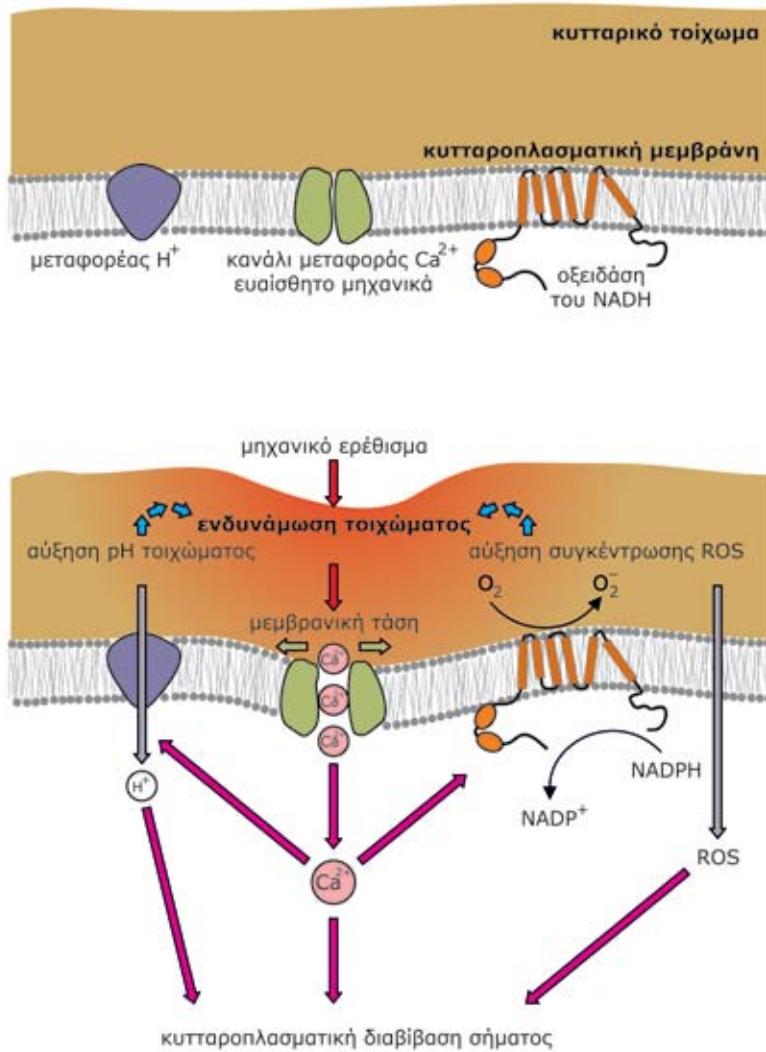
Ξύλο αντίδρασης: Η παραγωγή ξυλωδών ιστών λόγω διαρκούς έκθεσης σε υψηλές ταχύτητες ανέμου ή πλαγιάσματος του βλαστού των δένδρων με στόχο να επαναφέρει το βλαστό σε κάθετο προσανατολισμό ως προς το έδαφος.

Ξύλο τάσης: Ξύλο αντίδρασης που σχηματίζεται στην ανώτερη πλευρά του πλαγιασμένου κορμού των αγγειόσπερμων και δέχεται κυρίως τάση.

Συμπιεσμένο ξύλο: Ξύλο αντίδρασης που σχηματίζεται στην κατώτερη πλευρά του πλαγιασμένου κορμού των κωνοφόρων και δέχεται κυρίως πίεση.

ρυθμού επιμήκυνσης των φύλλων κατά 25%, τη μείωση του συνολικού αριθμού των φύλλων και του ύψους των φυτών, και την αύξηση της παραμέτρου SLM (βλ. ένθετο 2.2 και επίσης ενότητα 2.5.1) έναντι των φυτών μαρτύρων τα οποία παρέμειναν σε περιβάλλον με χαμηλή ταχύτητα ανέμου. Σε ορισμένα επίσης είδη παρατηρείται μείωση του ρυθμού ανάπτυξης. Στα φυσικά οικοσυστήματα η διαρκής έκθεση σε υψηλές ταχύτητες ανέμου ή το πλάγιασμα του βλαστού των δένδρων έχει ως

αποτέλεσμα την παραγωγή **ξύλου αντίδρασης** που επαναφέρει το βλαστό σε κάθετο προσανατολισμό ως προς το έδαφος. Υπάρχουν ωστόσο ενδείξεις ότι ο σχηματισμός του ξύλου αντίδρασης οφείλεται κυρίως σε φαινόμενα γεωτροπισμού και όχι μηχανικών ερεθισμάτων. Παρουσιάζει ωστόσο ενδιαφέρον η διαδικασία της κατασκευής του ιστού αυτού: Στα κωνοφόρα, το ξύλο αντίδρασης σχηματίζεται στην κατώτερη πλευρά του κορμού και ονομάζεται **συμπιεσμένο ξύλο**, επειδή



Εικόνα 7.3. Υποθετικός μηχανισμός αντίληψης μηχανικών ερεθισμάτων από τα φυτικά κύτταρα. Πάνω, το σύστημα κυτταρικού τοιχώματος –πλάσματικής μεμβράνης απουσία μηχανικών ερεθισμάτων. Κάτω, ένα μηχανικό ερέθισμα προκαλεί τέντωμα της μεμβράνης με συνέπεια την είσοδο ιόντων Ca²⁺ μέσω ενός καναλιού ιόντων. Η αύξηση της συγκέντρωσης των ιόντων Ca²⁺ στο κυτταρόπλασμα προκαλεί την ενεργοποίηση ενός μεταφορέα πρωτονίων που έχει ως αποτέλεσμα την οξίνιση του κυτταροπλάσματος και την αύξηση του pH του κυτταρικού τοιχώματος. Παράλληλα ενεργοποιείται η NADPH οξειδάση η οποία παράγει ROS στην πλευρά του κυτταρικού τοιχώματος. Η άνοδος του pH και των επιπέδων ROS προκαλούν ενδυνάμωση του κυτταρικού τοιχώματος, ενώ παράλληλα ενεργοποιούνται μηχανισμοί διαβίβασης σήματος. Monshausen and Gilroy 2009 με τροποποίηση

ο ιστός δέχεται κυρίως πίεση. Ορισμένα κύτταρα τα οποία επρόκειτο να διαφοροποιηθούν σε αγγεία του ξύλου επαναπρογραμματίζονται ώστε να κατασκευαστεί συμπιεσμένο ξύλο. Στα κύτταρα αυτά δημιουργούνται παχύτερα και περισσότερο στρωγυλοποιημένα κυτταρικά τοιχώματα, μειώνεται το περιεχόμενο σε κυτταρίνη και αυξάνεται σε λιγνίνη, ενώ μεταβάλλεται η γωνία μεταξύ των μικροϊνιδίων της κυτταρίνης. Στα αγγειόσπερμα

το ξύλο αντίδρασης σχηματίζεται στην ανώτερη πλευρά του πλαγιασμένου κορμού και ονομάζεται **ξύλο τάσης**, επειδή ο ιστός δέχεται κυρίως τάση. Στην περίπτωση αυτή τα κύτταρα του ιστού περιέχουν αυξημένα ποσά κυτταρίνης και πολυσακχαριτών οι οποίοι σχηματίζουν μια στοιβάδα ζελατινώδους υφής. Σε ορισμένα είδη αυξάνεται και το περιεχόμενο σε λιγνίνη, ενώ σε άλλα μειώνεται.

7.3. Ο μηχανισμός αντίληψης των μηχανικών ερεθισμάτων περιλαμβάνει αλληλεπιδράσεις κυτταρικού τοιχώματος και πλασματικής μεμβράνης

Ο μηχανισμός αντίληψης των μηχανικών ερεθισμάτων από τους φυτικούς ιστούς παραμένει άγνωστος. Τα διαθέσιμα δεδομένα παρέχουν ενδείξεις για τη λειτουργία δύο πιθανών (που ενδεχομένως συνυπάρχουν) μηχανισμών που αντιλαμβάνονται διαφορετικά ερεθίσματα, ωστόσο οι αισθητήρες δεν έχουν πλήρως ταυτοποιηθεί σε μοριακό επίπεδο.

Ο πρώτος αφορά στην αντίληψη των αλλοιώσεων που υφίσταται η πλασματική μεμβράνη υπό την επίδραση τάσης. Ο αισθητήρας στην περίπτωση αυτή αντιλαμβάνεται το «τέντωμα» της κυτταροπλασματικής μεμβράνης και μεταβάλλει τις ιδιότητές του. Πιθανοί αισθητήρες του είδους αυτού είναι **κανάλια μηχανικής ευαισθησίας χαμηλής** (Mechanosensitive channels of small conductance, MscS) ή υψηλής αγωγιμότητας (Mechanosensitive channels of large conductance, MscL) και κινάσες (όπως η AtHK1, κινάση της ιστιδίνης που εντοπίζεται στην πλασματική μεμβράνη). Αντίστοιχα κανάλια μηχανικής ευαισθησίας έχουν μελετηθεί σε βακτήρια και παίζουν το ρόλο οσμωτικών βαλβίδων ασφαλείας. Οι βαλβίδες αυτές λειτουργούν στα βακτήρια σε πε-

ρίπτωση ταχείας πτώσης του οσμωτικού δυναμικού του εξωτερικού περιβάλλοντος, επιτρέποντας την έξοδο οσμωτικά ενεργών ιόντων ώστε να μη διαρραγεί το κύτταρο λόγω υπερβολικής πίεσης σπαργής. Τα κανάλια αυτά απαρτίζονται από υπομονάδες που σχηματίζουν ένα πόρο ο οποίος ανοίγει όταν «τεντωθεί» η μεμβράνη (**εικόνα 7.3**). Τα ομόλογα γονίδια MSL (MscS-Like) στο *Arabidopsis* κωδικοποιούν τις αντίστοιχες πρωτεΐνες, από τις οποίες δύο (οι MSL9 και MSL10) εντοπίζονται στην πλασματική μεμβράνη των κυττάρων της ρίζας. Υπάρχουν ωστόσο ενδείξεις ότι δια μέσου των καναλιών αυτών διέρχονται ιόντα Cl⁻ και όχι Ca²⁺.

Ο δεύτερος μηχανισμός αντιλαμβάνεται πιθανές παραμορφώσεις του κυτταρικού τοιχώματος οι οποίες γίνονται αντιληπτές από την εφαιπτόμενη σε αυτό πλασματική μεμβράνη. Υπάρχουν ενδείξεις ότι η αλληλεπίδραση αυτή κυτταρικού τοιχώματος-πλασματικής μεμβράνης καταγράφεται από κινάσες αισθητήρες (Receptor-like kinases, RLKs).



Κανάλια μηχανικής ευαισθησίας: Μεμβρανικές πρωτεΐνες-κανάλια ασβεστίου των οποίων η αγωγιμότητα μεταβάλλεται υπό την επίδραση μηχανικών ερεθισμάτων.

Θιγμο-επαγόμενα γονίδια (γονίδια TCH): Γονίδια η έκφραση των οποίων επάγεται από μηχανικά ερεθίσματα. Κωδικοποιούν πρωτεΐνες οι οποίες εμπλέκονται στη διαβίβαση σήματος ή στις αντιδράσεις των κυττάρων έναντι των μηχανικών ερεθισμάτων.

Καλμοντουλίνη: Ρυθμιστική πρωτεΐνη η οποία όταν ενεργοποιηθεί από ιόντα ασβεστίου ενεργοποιεί πρωτεΐνες κλειδιά του μεταβολισμού (ένζυμα, μεταγραφικούς παράγοντες κ.ά.). Μέσω της καλμοντουλίνης πραγματοποιείται η ενίσχυση σήματος, δηλ. ένα ασθενές ερέθισμα προκαλεί δραματικές αλλαγές στο κυτταρικό μεταβολισμό.

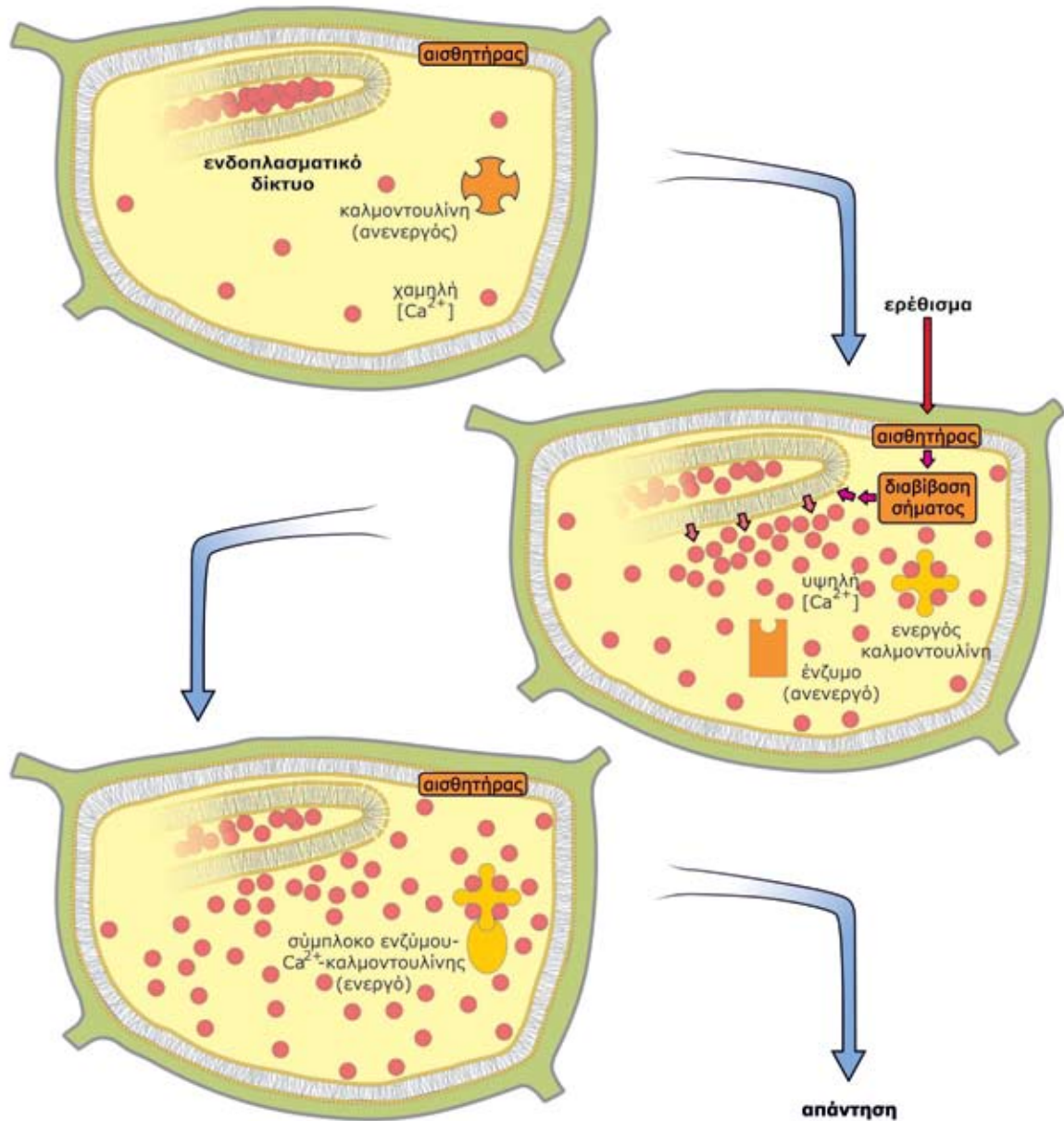
Τραυματισμός: Βίαη μηχανική καταπόνηση που έχει ως αποτέλεσμα την καταστροφή της δομής ιστών και οργάνων.

7.4. Τα μηχανικά ερεθίσματα έχουν δραματικές συνέπειες στο αναπτυξιακό πρότυπο των φυτών

Παρά το γεγονός ότι το στάδιο της αντίληψης των μηχανικών ερεθισμάτων παραμένει σχετικά άγνωστο, για το στάδιο της διαβίβασης σήματος υπάρχουν περισσότερα δεδομένα. Ένα από τα πρώτα συμβάντα μετά από την επίδραση μηχανικών ερεθισμάτων είναι η ταχεία αύξηση της συγκέντρωσης του κυτταροπλασματικού ασβεστίου, η οποία καταγράφεται ακόμη και μετά από ένα απλό άγγιγμα των φύλλων. Επομένως στη διαβίβαση του σήματος εμπλέκονται οι αλλαγές στη συγκέντρωση του ασβεστίου σε ορισμένα τουλάχιστον υποκυτταρικά διαμερίσματα. Η αύξηση της συγκέντρωσης του κυτταροπλασματικού ασβεστίου φαίνεται ότι οφείλεται στην είσοδο ιόντων Ca^{2+} από τον ελεύθερο χώρο του κυτταρικού τοιχώματος μέσω πρωτεϊνών MSL ή στην απελευθέρωση τους από ενδοκυτταρικά οργανίδια (π.χ. ενδοπλασματικό δίκτυο). Η αύξηση αυτή προκαλεί την ενεργοποίηση μηχανισμών διαβίβασης σήματος που έχει ως αποτέλεσμα βραχυπρόθεσμες και μακροπρόθεσμες μεταβολικές ρυθμίσεις των κυττάρων. Στις βραχυπρόθεσμες αλλαγές περιλαμβάνονται η επιβράδυνση του ρυθμού ανάπτυξης, η σύνθεση και εναπόθεση καλλόζης στους ηθμοσωλήνες, η εναπόθεση λιγνίνης και η πρόσκαιρη ελάττωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας και της διαπνοής. Πολλές από τις αλλαγές αυτές προϋποθέτουν την επαγωγή γονιδίων. Πράγματι, έκθεση φυτών *Arabidopsis thaliana* σε υψηλές ταχύτητες ανέμου, σταγόνες βροχής ή απλό άγγιγμα έχει ως αποτέλεσμα την ταχεία (μέσα σε 10 min) ενεργοποίηση ειδικών **θιγμο-επαγόμενων γονιδίων** (γονίδια TCH), εκ των οποίων τα τρία κωδικοποιούν την **καλμοντουλίνη**, ενώ ένα τέταρτο την ενδοτρανσγλυκοσυλάση της ξυλογλυκάνης (βλ. ενότητα 2.3.3). Η καλμοντουλίνη ενεργοποιεί ένζυμα κλειδιά και μηχανισμούς με τελικό αποτέλεσμα την εμφάνιση των βραχυπρόθεσμων και μακροπρόθεσμων αλλαγών (εικόνα 7.4). Παράλληλα με την ενεργοποίηση του μηχανισμού της καλμοντουλίνης, η αύξηση των επιπέδων του κυτταροπλασματικού ασβεστίου προκαλεί ενεργοποίηση της οξειδάσης του NADPH (βλ. επίσης ενότητες 13.6.4 και 13.6.5.1) που ευθύνεται για την παραγωγή ROS, αλλά και τη μεταφορά H^+ από τον αποπλάστη στο συμπλάστη με αποτέλεσμα την άνοδο του pH των κυτταρικών τοιχωμάτων. Η άνοδος αυτή του pH, σε συνδυασμό με αύξη-

ση των επιπέδων των ROS και την τροποποίηση της δραστηριότητας των εκτασινών (βλ. ενότητα 2.3.3.) προκαλεί παρεμπόδιση της επιμήκυνσης των κυττάρων. Στις μακροπρόθεσμες μεταβολές περιλαμβάνονται η παρεμπόδιση της διάτασης των κυττάρων, πτώση της συνολικής φωτοσυνθετικής ικανότητας λόγω περιορισμού της φυλλικής επιφάνειας, δυσχέρειες στη μεταφορά μέσω του ηθμού, αύξηση των επιπέδων αιθυλενίου και ABA, αύξηση της δραστηριότητας ορισμένων ενζύμων (υπεροξειδάσες, συνθετάση της β -1,3-γλυκάνης (καλλόζης), αμμωνιο-λυάση της φαινολαανίνης), συσσώρευση ασβεστίου στις αναπτυσσόμενες περιοχές και ελάττωση των επιπέδων της αυξίνης. Οι μεταβολές αυτές στο σύνολό τους έχουν ένα σημαντικό αποτέλεσμα όσον αφορά στο αναπτυξιακό πρότυπο των φυτών, τη μεταβολή του λόγου υπέργειου/υπόγειου τμήματος. Έχει διαπιστωθεί ότι η έκθεση σε μηχανικά ερεθίσματα του βλαστού (π.χ. κάμψη, έκθεση σε άνεμο) προκαλεί επαγωγή της ανάπτυξης της ρίζας εις βάρος του βλαστού, ο οποίος παραμένει κοντύτερος αλλά με αυξημένη διάμετρο. Η οικοφυσιολογική σημασία των μεταβολών αυτών είναι αυτονόητη: Μηχανική καταπόνηση του υπέργειου τμήματος (π.χ. από ισχυρούς ανέμους) επιφέρει ενίσχυση της ρίζας και αυξημένη διάμετρο βλαστού προκειμένου να επιτευχθεί αποτελεσματικότερη στήριξη. Η αντίληψη επομένως των μηχανικών ερεθισμάτων αποτελεί μια διαδικασία μέσω της οποίας οι φυτικοί οργανισμοί ρυθμίζουν τις διαστάσεις τους.

Σε ορμονικό επίπεδο τα μηχανικά ερεθίσματα προκαλούν κατά κανόνα αύξηση των επιπέδων του αιθυλενίου και του ABA και μείωση αντίστοιχα των επιπέδων των αυξινών, γιββερελινών και κυτοκινινών. Εξαίρεση στον κανόνα αυτόν αποτελεί η συσσώρευση αυξίνης σε ορισμένες περιπτώσεις μηχανικής καταπόνησης, σε επίπεδα ωστόσο τα οποία ενεργοποιούν τη σύνθεση αιθυλενίου. Από τα παραπάνω φαίνεται ότι τουλάχιστον εν μέρει, οι μεταβολικοί μηχανισμοί οι οποίοι εμπλέκονται στις αντιδράσεις των φυτικών κυττάρων έναντι των μηχανικών καταπονήσεων παρουσιάζουν κοινά χαρακτηριστικά με εκείνα του γεωτροπισμού. Γι αυτό το λόγο έχει διατυπωθεί η υπόθεση ότι ο γεωτροπισμός αποτελεί μια 'ειδική περίπτωση' αντίληψης μηχανικών ερεθισμάτων.



Εικόνα 7.4. Το σύστημα καλμοντουλίνης-ασβεστίου φαίνεται ότι αποτελεί έναν πρωτεύοντα ρυθμιστικό μηχανισμό μέσω του οποίου τα αρχικά ασθενή ερεθίσματα ενισχύονται και διαδίδονται σε όλα τα μέρη ενός κυττάρου. Μέσω της ενεργοποίησης της καλμοντουλίνης από το Ca^{2+} , περιορισμένες αλλαγές στη συγκέντρωση του κυτταροπλασματικού Ca^{2+} ενισχύονται και μετατρέπονται σε γενικευμένες αντιδράσεις σε φυσιολογικό και μοριακό επίπεδο. Το **στάδιο 1** περιλαμβάνει την αντίληψη ενός μηχανικού ή φωτεινού ή άλλου είδους ερεθίσματος μέσω ενός κατάλληλου αισθητήρα. Η αντίληψη του ερεθίσματος προκαλεί με έμμεσο ή άμεσο τρόπο αύξηση της συγκέντρωσης του ενδοκυτταρικού ασβεστίου (**στάδιο 2**). Η καλμοντουλίνη ενεργοποιείται με την πρόσδεση ιόντων ασβεστίου στις θέσεις δέσμευσης και στη συνέχεια η ενεργοποιημένη καλμοντουλίνη ενεργοποιεί ένζυμα κλειδιά ή ρυθμιστικές πρωτεΐνες κατά το **στάδιο 3** με τελικό αποτέλεσμα την εμφάνιση της αντίδρασης στο ερέθισμα.

7.5. Οι τραυματισμοί, αποτελούν μια ιδιόμορφη κατάσταση μηχανικής καταπόνησης και αντιμετωπίζονται μέσω ορισμένων μηχανισμών

Οι τραυματισμοί μπορούν να χαρακτηριστούν ως βίαιες μηχανικές καταπονήσεις οι οποίες έχουν ως αποτέλεσμα την καταστροφή της δομής ιστών και οργάνων. Οι τραυματισμοί μπορεί να οφείλονται σε φυσικά αίτια, σε προσβολές παθογόνων, σε κατανάλωση ιστών από φυτοφάγους οργανισμούς, σε κλάδεμα, κ. ά. Οι επιπτώσεις ενός τραύματος σε ένα φυτό εξαρτώνται από το μέγεθος του τραύματος, τον ιστό στον οποίο εντοπίζεται και τις συνθήκες οι οποίες επικρατούν τη στιγμή του τραυματισμού (π.χ. παρουσία παθογόνων, έλλειψη νερού, κ.λπ.). Η επούλωση των τραυμάτων, αλλά και η αποσόβηση παρενεργειών (προσβολές από παθογόνα) αποτελεί μια συντονισμένη διαδικασία η οποία θα πρέπει να ολοκληρωθεί το συντομότερο δυνατό. Κατά κανόνα ο τραυματισμός προκαλεί αποδιαφοροποίη-

ση ορισμένων τουλάχιστον κυττάρων τα οποία με αλληπάλληλες διαιρέσεις δημιουργούν κάλο ώστε να επουλωθεί το τραύμα. Επίσης δραστηριοποιούνται μια σειρά από ένζυμα κλειδιά, όπως χιτίνάσες, συνθετάση της β-1,3-γλυκάνης, αμυλο-λυάση της φαινυλαανίνης, συνθετάση της χαλκόνης (βλ. ενότητα 12.3.1.1). Συντίθενται φαινολικές ενώσεις, φυτοαλεξίνες, παρεμποδιστές πρωτεϊνών, οι λεγόμενες τραυματικές πρωτεΐνες, λιγνίνη κ.ά. Σε ορισμένα φυτά παρατηρείται απελευθέρωση πτητικών τερπενίων (VOCs, βλ. ενότητα 10.1). Οι αμυντικοί αυτοί μηχανισμοί, οι οποίοι παρουσιάζουν ορισμένα κοινά χαρακτηριστικά με εκείνους για την αντιμετώπιση παθογόνων και εντόμων (βλ. κεφάλαιο 13), μπορούν να συνοψιστούν ως εξής:

7.5.1. Σφράγισμα κατεστραμμένων ηθμοσωλήνων

Το σφράγισμα των κατεστραμμένων ηθμοσωλήνων επιβάλλεται έτσι ώστε να περιοριστούν οι διαρροές του περιεχομένου τους και να περιοριστεί η βλάβη σε τοπικό και μόνο επίπεδο. Η αντιμετώπιση της βλάβης περιλαμβάνει αντιδράσεις των φυτικών κυττάρων τόσο σε βραχυπρόθεσμη, όσο και μακροπρόθεσμη βάση. Η ταχεία αντίδραση περιλαμβάνει την αυθόρμητη μετακίνηση του περιεχομένου των ηθμοσωλήνων προς τις ηθμώδεις πλάκες, το οποίο παγιδύεται στους πόρους των πλακών και προκαλεί το σφράγισμα του κατεστραμμένου στοιχείου και αποσόβηση των δι-

αρρών. Η μετακίνηση του περιεχομένου προς τις ηθμώδεις πλάκες οφείλεται στην απελευθέρωση της πίεσης λόγω τραυματισμού (οι άθικτοι ηθμοσωλήνες παρουσιάζουν πίεση σπαργής). Σημαντικό ρόλο στον μηχανισμό αυτόν παίζει η **πρωτεΐνη P**, η οποία συσσωρεύεται στους ηθμοσωλήνες των αγγειοσπέρμων, αλλά όχι των γυμνοσπέρμων. Η πρωτεΐνη αυτή απαντάται σε διαφορετικές μορφές (κρυσταλλική, νηματώδη, κοκκώδη). Στα ανώριμα κύτταρα σχηματίζει ευδιάκριτα σωματίδια στο κυτταρόπλασμα, τα P πρωτεϊνοσώματα. Σε ορισμένα φυτά η πρωτεΐνη

Πρωτεΐνη P: Πρωτεΐνη η οποία συσσωρεύεται στους ηθμοσωλήνες των αγγειοσπέρμων και συμβάλλει στο σφράγισμα των ηθμοσωλήνων σε περίπτωση τραυματισμού.

Τραυματική καλλόζη: Καλλόζη η οποία αποτίθεται στην περιοχή των ηθμωδών πλακών των κατεστραμμένων ηθμοσωλήνων σε περίπτωση τραυματισμού.

Οξειδωτική έκρηξη: Η συσσώρευση H_2O_2 και άλλων ενεργών μορφών οξυγόνου (ROS) στα κυτταρικά τοιχώματα των κυττάρων στην περιοχή ενός τραύματος. Έχει ως στόχο την επούλωση του τραύματος αλλά και την προστασία κυρίως των άθικτων ιστών έναντι μιας πιθανής προσβολής από παθογόνα στην εκτεθειμένη περιοχή του τραύματος.

Τραυματική αναπνοή: Η αύξηση της κατανάλωσης του οξυγόνου στην περιοχή ενός τραύματος, η οποία δεν οφείλεται σε αυξημένη αναπνευστική δραστηριότητα, αλλά στην επαφή οξειδωτικών ενζύμων του κυτταροπλάσματος με τα υποστρώματά τους του χυμοτοπίου λόγω απώλειας της διαμερισματοποίησης.

Τραυματισμοί: Βίαιες μηχανικές καταπονήσεις οι οποίες έχουν ως αποτέλεσμα την καταστροφή της δομής ιστών και οργάνων.



P αποτελείται ουσιαστικά από δύο διαφορετικές πρωτεΐνες, την PP1 και την PP2. Οι δύο αυτές πρωτεΐνες συντίθενται στα συνοδά κύτταρα από τα οποία μεταφέρονται μέσω των πλασμοδεσμών στους ηθμοσωλήνες, όπου και συσσωρεύονται σχηματίζοντας τα P πρωτεϊνοσώματα.

Σε μακροπρόθεσμη βάση, η απομόνωση της τραυματισμένης περιοχής ολοκληρώνεται με την εναπόθεση καλλόζης (β-1,3-γλυκάνης) στην περιοχή των ηθμοδών πλακών των κατεστραμμένων ηθμοσωλήνων. Η συνθετάση της καλλόζης είναι ένα ένζυμο το οποίο εδράζεται στην κυτταροπλασματική μεμβράνη, τροφοδοτείται με τα υποστρώματα της αντίδρασης από το εσωτερικό του κυττάρου, ενώ το προϊόν (καλλόζη) σχημα-

τίζεται και εναποτίθεται μεταξύ κυτταροπλασματικής μεμβράνης και κυτταρικού τοιχώματος. Στην περίπτωση αυτή έχουμε την εναπόθεση **τραυματικής καλλόζης**. Ωστόσο εναπόθεση καλλόζης μπορεί να παρατηρηθεί και σε λειτουργικούς ηθμοσωλήνες σε συνθήκες άλλων καταπονήσεων όπως υψηλών θερμοκρασιών ή μηχανικής καταπόνησης ή κατά την πορεία γήρανσης ορισμένων οργάνων.

Στα γυμνόσπερμα, αλλά και ορισμένα άλλα είδη αγγειοσπέρμων στην επούλωση του τραύματος παίρνουν μέρος ρητίνες, οι οποίες απεκκρίνονται είτε από ρητινοφόρους αγωγούς, είτε από αδενώδη κύτταρα (βλ. ενότητα 13.4.6).

7.5.2. Αναπλήρωση κατεστραμμένων αγγείων

Ο τραυματισμός του βλαστού στην περιοχή των στοιχείων μεταφοράς μπορεί να έχει δραματικές επιπτώσεις ακόμη και στην επιβίωση του όλου φυτικού οργανισμού. Κατά κανόνα η επούλωση του τραύματος συνοδεύεται και από επαναδιαφοροποίηση ορισμένων κυττάρων του φλοιώδους παρεγχύματος. Τα κύτταρα αυτά πραγματοποιούν αλληπάλληλες διαιρέσεις που έχουν ως αποτέλεσμα τη δημιουργία νέων στοιχείων μεταφοράς τα οποία αποκαθιστούν την επικοινωνία στο σημείο

του τραύματος. Το έναυσμα για την εκκίνηση του μηχανισμού αυτού δίδεται από τη αυξίνη. Η ορμόνη αυτή υπό κανονικές συνθήκες συντίθεται στα φύλλα και μετακινείται μέσω των στοιχείων μεταφοράς, οπότε στην περιοχή ενός τραύματος απελευθερώνεται και διαχέεται στα γειτονικά παρεγχυματικά κύτταρα. Ο τραυματισμός επίσης ενός φύλλου μπορεί να προκαλέσει επαναδιαφοροποίηση κυττάρων του μεσοφύλλου προς τραχείδες, χωρίς να προηγηθεί κυτταρική διαίρεση.

7.5.3. Οξειδωτική έκρηξη

Στην περιοχή του τραύματος τα κύτταρα ενεργοποιούν έναν αμυντικό μηχανισμό ο οποίος έχει ως αποτέλεσμα την παραγωγή H_2O_2 και άλλων ενεργών μορφών οξυγόνου (ROS, βλ. κεφάλαιο 8) στην περιοχή των κυτταρικών τοιχωμάτων. Ο μηχανισμός αυτός είναι πιθανότατα τμήμα μιας γενικότερης αμυντικής τακτικής που έχει ως στόχο την επούλωση του τραύματος αλλά και την

προστασία κυρίως των άθικτων ιστών έναντι μιας πιθανής προσβολής από παθογόνα στην εκτεθειμένη περιοχή του τραύματος. Το οξειδωτικό περιβάλλον ευνοεί τον πολυμερισμό φαινολικών ουσιών και δομικών πρωτεϊνών που εντοπίζονται στα κυτταρικά τοιχώματα με αποτέλεσμα την ισχυροποίηση του κυτταρικού τοιχώματος.

7.5.4. Μετάδοση μηνυμάτων

Ο τραυματισμός των φύλλων μετά από προσβολή εντόμων ορισμένων τουλάχιστον ορισμένων φυτικών ειδών έχει ως αποτέλεσμα τη σύν-

θεση της συστεμίνης, μιας πρωτεΐνης χαμηλού βάρους, η οποία παίζει το ρόλο του διασυστηματικού σήματος συναγερμού (βλ. ενότητα 13.9.2).

7.5.5. Παραγωγή αιθυλενίου και τραυματίνης

Οι τραυματισμοί κάθε είδους διεγείρουν τη σύνθεση του αιθυλενίου, όπως και στην περίπτωση άλλων παραγόντων καταπόνησης. Το φαινόμενο αυτό οφείλεται στην αυξημένη μεταγραφή mRNA της συνθετάσης του ACC. Το παραγόμενο αιθυλένιο ενεργοποιεί αμυντικούς μηχανισμούς. Στις περιοχές επίσης των τραυμάτων παρατηρείται σχηματισμός της τραυματίνης, ενός παραγώγου του λινολενικού οξέος των μεμβρανών (βλ.

εικόνα 13.25). Όπως και στην περίπτωση του γιασμονικού οξέος (βλ. **ενότητα 13.9.2**), η καταστροφή της δομής των μεμβρανών στην περιοχή του τραύματος προκαλεί μετασχηματισμό του μορίου του λινολενικού προς τραυματίνη, η οποία συμπεριφέρεται ως ορμόνη που επάγει την κυτταροδιαίρεση σε γειτονικά κύτταρα ώστε να δημιουργηθεί ο επουλωτικός κάλλος.

7.5.6. Τραυματική αναπνοή

Ο τραυματισμός ενός ιστού προκαλεί αύξηση της μετρούμενης αναπνοής για δύο κυρίως λόγους. **A.** Η αναπνευστική δραστηριότητα στην περιοχή του τραύματος αυξάνεται λόγω της δημιουργίας του επουλωτικού κάλλου και της έντονης μεριστωματικής δραστηριότητας. **B.** Η μηχανική διάρρηξη των κυττάρων της τραυματισμένης περιοχής έχει ως αποτέλεσμα την επαφή οξειδωτικών ενζύμων του κυτταροπλάσματος με τα υποστρώματά τους, τα οποία υπό κανονικές συν-

θήκες βρίσκονται αποθηκευμένα στο χυμοτόπιο. Με την απώλεια της διαμερισματοποίησης οι φαινολοξειδασών οξειδώνονται προς κινόνες, ουσίες τοξικές για τα παθογόνα (βλ. **ενότητα 13.5.1**). Κατά τη διαδικασία αυτή (**τραυματική αναπνοή**), εμφανίζεται αύξηση της κατανάλωσης του οξυγόνου, η οποία ωστόσο δεν οφείλεται σε αυξημένη αναπνευστική δραστηριότητα.

8

ΟΞΕΙΔΩΤΙΚΗ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗ



Καλλωπιστικό *Rhododendron* sp. το οποίο μεταφέρθηκε από σκιαζόμενο περιβάλλον στο άπλετο ηλιακό φως. Οι τοπικές νεκρώσεις στα φύλλα (που εντοπίζονται κυρίως στις περιοχές οι οποίες είναι εκτεθειμένες στο ηλιακό φως) οφείλονται σε ισχυρή φωτοπαρεμπόδιση η οποία τελικώς προκάλεσε ισχυρό οξειδωτικό περιβάλλον και θανατηφόρες ζημιές στα κύτταρα.

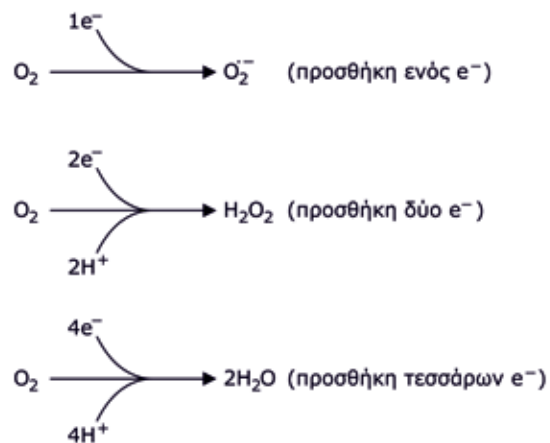
8.1. Η δημιουργία ενεργών μορφών οξυγόνου στα φυτικά κύτταρα είναι στενά συνυφασμένη με κύρια μεταβολικά γεγονότα

Ο ρόλος του μοριακού οξυγόνου ως τελικού αποδέκτη των ηλεκτρονίων στην αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων της αναπνευστικής λειτουργίας των αερόβιων οργανισμών, είναι συνυφασμένος με τον αναπόφευκτο σχηματισμό τοξικών ανηγμένων ενδιάμεσων μορφών οξυγόνου (ενεργές μορφές οξυγόνου, reactive oxygen species, ROS). Η αναγωγή του οξυγόνου προς νερό αποτελεί μια διαδικασία κατά την οποία το οξυγόνο δέχεται διαδοχικά τέσσερα ηλεκτρόνια και τέσσερα πρωτόνια. Στην περίπτωση όμως κατά την οποία το μοριακό οξυγόνο δέχεται μόνο ένα, δύο ή τρία ηλεκτρόνια, η αναγωγή είναι ατελής και σχηματίζονται ROS.

Υπολογίζεται ότι κατά την ομαλή λειτουργία του μεταβολισμού, ένα ποσοστό 1-5% του ολικού οξυγόνου το οποίο παίρνει μέρος σε βιοχημικές αντιδράσεις, παρεκκλίνει της ομαλής πορείας και μετατρέπεται σε ενδιάμεσες μορφές ROS. Στις μορφές αυτές (ή χημικά είδη) περιλαμβάνονται ιόντα, ελεύθερες ρίζες και μόρια μέσω των οποίων μπορούν εν δυνάμει να παραχθούν περισσότερα δραστικότερες μορφές, όπως ορισμένες ρίζες (**Πίνακας 8.1, εικόνα 8.1**). Ως **ελεύθερες ρίζες** θεωρούνται τα χημικά είδη με ανεξάρτητη υπόσταση, τα οποία περιέχουν περιττό αριθμό ηλεκτρονίων σθένους και επομένως διαθέτουν ένα ασύζευκτο ηλεκτρόνιο σε κάποιο τροχιακό. Οι ελεύθερες ρίζες προκύπτουν από την **ομολυτική διάσπαση** ομοιοπολικών δεσμών, όταν δηλαδή η διάσπαση είναι συμμετρική και κάθε τμήμα του μορίου που προκύπτει παίρνει από ένα ηλεκτρόνιο. Αντίθετα, κατά την **ετερολυτική διάσπαση** δεσμών το μόριο διασπάται μη συμμετρικά, με αποτέλεσμα και τα δύο δεσμικά ηλεκτρόνια να παραμένουν στο ίδιο τμήμα, οπότε στην περίπτωση αυτή προκύπτουν ιόντα. Κατά την ομολυτική διάσπαση ενός ομοιο-

πολικού δεσμού στο μόριο του νερού παράγονται μία ελεύθερη ρίζα υδρογόνου (H^{\cdot}) και μία ελεύθερη ρίζα υδροξυλίου (OH^{\cdot}), συμβολίζεται και ως $\cdot OH$ προκειμένου να δοθεί έμφαση ότι το ασύζευκτο ηλεκτρόνιο ανήκει στο άτομο οξυγόνου). Αντίθετα, κατά την ετερολυτική διάσπαση του ίδιου μορίου προκύπτουν κατιόν υδρογόνου (H^+) και ανιόν υδροξυλίου (OH^-). Επίσης κατά την ομολυτική διάσπαση του H_2O_2 παράγονται δύο ελεύθερες ρίζες υδροξυλίου (OH^{\cdot}), ενώ κατά την ετερολυτική δύο πρωτόνια (H^+) και ένα ανιόν υπεροξειδίου (O_2^{2-}).

Το οξειδίο του αζώτου αποτελεί μια ιδιαίτερη περίπτωση. Πρόκειται για δραστικό αέριο, λόγω της παρουσίας ασύζευκτου ηλεκτρονίου (για το



Εικόνα 8.1. Αντιπροσωπευτικές αντιδράσεις σχηματισμού ορισμένων ROS μέσω της ατελούς αναγωγής του μοριακού οξυγόνου. Η πλήρης αναγωγή με πρόσληψη τεσσάρων ηλεκτρονίων και πρωτονίων καταλήγει στο σχηματισμό του μορίου του νερού. Η διάσπαση του υπεροξειδίου του υδρογόνου έχει ως αποτέλεσμα το σχηματισμό νέων δραστικότερων ROS (βλ. κείμενο).

Ενεργές μορφές οξυγόνου, (Reactive Oxygen Species, ROS): Τοξικές ανηγμένες ενδιάμεσες μορφές οξυγόνου που σχηματίζονται από την ατελή αναγωγή του οξυγόνου. Αποτελούν μια αναπόφευκτη παρενέργεια του αερόβιου μεταβολισμού, αλλά τα επίπεδά τους αυξάνονται δραματικά σε συνθήκες καταπόνησης.

Ελεύθερες ρίζες: Χημικά είδη με ανεξάρτητη υπόσταση, τα οποία περιέχουν περιττό αριθμό ηλεκτρονίων σθένους και επομένως διαθέτουν ένα ασύζευκτο ηλεκτρόνιο σε κάποιο τροχιακό. Οι ελεύθερες ρίζες προκύπτουν από την ομολυτική διάσπαση ομοιοπολικών δεσμών.

Αντίδραση Fenton: Η οξείδωση του διασθενούς σιδήρου ή άλλων μετάλλων από το H_2O_2 , μέσω της οποίας παράγονται ROS.



λόγο αυτό αναφέρεται και ως ρίζα NO[•]), το οποίο στις συνθήκες ατμοσφαιρικές συνθήκες οξειδώνεται ταχέως προς άλλα οξειδία του αζώτου. Αντιδρά με τη ρίζα υπεροξειδίου και από την αντίδραση παράγεται η ιδιαίτερα δραστική υπεροξυνιτρική

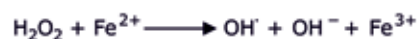
ρίζα. Το αέριο αυτό παράγεται συνεχώς κατά την ομαλή λειτουργία των φυτικών οργάνων, ωστόσο η έκλυση προς την ατμόσφαιρα αυξάνεται σε συνθήκες καταπόνησης (υποξίας, προσβολών από παθογόνα, κ.ά.) και κατά τη διάρκεια της νύκτας.

8.2. Οι ενεργές μορφές οξυγόνου προκαλούν μεταβολικές παρενέργειες

Οι ελεύθερες ρίζες οξυγόνου, και ιδιαίτερα η ρίζα υδροξυλίου, είναι βραχύβιες και εξαιρετικά δραστικές και προκαλούν αλλοιώσεις στη δομή λιπιδίων, νουκλεϊνικών οξέων και πρωτεϊνών. Τους πλέον ευαίσθητους στόχους αποτελούν τα ακόρεστα λιπαρά οξέα και οι σουλφυδρυλικές ομάδες των πρωτεϊνών. Ο σχηματισμός οξειδωμένων μορφών λιπιδίων παρουσία των ROS προκαλεί μια σειρά αλυσιδωτών αντιδράσεων που έχει ως αποτέλεσμα την καταστροφή των κυτταρικών μεμβρανών. Στην περίπτωση αυτή παράγονται μια σειρά ενώσεις, προϊόντα διάσπασης λιπιδίων, όπως η μαλονοδιαλδεΰδη και ορισμένοι υδρογονάνθρακες (αιθάνιο πεντάνιο κ.ά.). Οι παραγόμενες αλδεΰδες έχουν τη δυνατότητα να προσδεθούν σε ενζυμικά μόρια και να τα αδρανοποιήσουν. Από την άλλη πλευρά, η οξείδωση των σουλφυδρυλομάδων των ενζύμων έχει ως αποτέλεσμα την αδρανοποίησή τους ή την παρεμπόδιση της δραστηριότητάς τους. Ο σίδηρος

ή άλλα μέταλλα τα οποία περιέχουν πρωτεϊνικά μόρια (π.χ. κυτοχρώματα κ.λπ.) μπορεί να αντιδράσουν με ορισμένες ROS και να παραχθούν δραστικότερες ελεύθερες ρίζες, κυρίως OH[•] (**αντίδραση Fenton, εικόνα 8.2**). Στην αντίδραση Fenton μπορεί να πάρουν μέρος και ορισμένα βαρέα μέταλλα.

Εκτός αυτών η ανεξέλεγκτη δράση των ROS επιφέρει το σχηματισμό ενδιάμεσων τοξικών προϊόντων τα οποία διαταράσσουν την ομαλή λειτουργία ή προκαλούν αλλοιώσεις στα μόρια των νουκλεϊνικών οξέων.



Εικόνα 8.2. Η αντίδραση Fenton. Η οξείδωση του δισθενούς σιδήρου με ταυτόχρονη διάσπαση του H₂O₂.

8.3. Ορισμένοι βιοχημικοί και μη μηχανισμοί ευθύνονται για το σχηματισμό των ROS

Οι ενεργές μορφές οξυγόνου σχηματίζονται

A. Σε μια σειρά οξειδαναγωγικές ενζυμικές αντιδράσεις, όπως π.χ. κατά τη λειτουργία της φωτοαναπνοής (στο στάδιο μετατροπής του γλυκολικού οξέος προς γλυοξυλικό), κατά την αποδόμηση των πουρινών από την οξειδάση της ξανθίνης, και κατά την απευθείας μεταφορά ηλεκτρονίων από το NAD(P)H στο οξυγόνο μέσω του ενζύμου **οξειδάση του NAD(P)H**. Το ένζυμο αυτό φαίνεται ότι διαδραματίζει σημαντικό ρόλο στην αντιμετώπιση κυρίως βιοτικών καταπονήσεων (**βλ. ενότητα**

13.6.5.1). Το οξείδιο του αζώτου παράγεται μέσω της αναγωγής των νιτρικών σε συνθήκες μειωμένης παροχής ανηγμένης φερρεδοξίνης, του αναγωγικού συμπαραγόντα του ενζύμου (π.χ. κατά τη διάρκεια της νύκτας ή παρουσία παραγόντων καταπόνησης). Μπορεί επίσης να παραχθεί απευθείας μέσω της αργινίνης μέσω της συνθετάσης του NO. Πρωτεΐνες με ανάλογη δράση έχουν εντοπιστεί και σε ζωικούς οργανισμούς.

B. Σε αντιδράσεις κατά τις οποίες το μοριακό οξυγόνο ανάγεται ατελώς. Π.χ. η αναγωγή του

μοριακού οξυγόνου από τη **φερρεδοξίνη** στην αναγωγική πλευρά του φωτοσυστήματος I έχει ως αποτέλεσμα το σχηματισμό υπεροξειδικής ρίζας (**αντίδραση Mehler**, βλ. **εικόνες 8.3 και 8.5**). Η αντίδραση αυτή παρατηρείται σε όλους τους χλωροπλάστες σε συνθήκες άπλετου φωτισμού, ωστόσο η ταχύτητά της αυξάνεται σε συνθήκες περιορισμένης διαθεσιμότητας NADP⁺ (δηλ. του τελικού δέκτη των ηλεκτρονίων στη φωτοσυνθετική αλυσίδα ροής ηλεκτρονίων).

Γ. Κατά τη μεταφορά ηλεκτρονίων μέσω των ενδιάμεσων φορέων στην αναπνευστική και φωτοσυνθετική αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων των μιτοχονδρίων και των χλωροπλάστων αντίστοιχα. Ειδικά στους χλωροπλάστες ο σχηματισμός ROS ευνοείται και από τη δημιουργία μικροπεριβάλλοντος πλούσιου σε οξυγόνο στις θέσεις φωτόλυσης του νερού στο φωτοσύστημα II (βλ. **επίσης εικόνα 8.5 και ενότητα 5.4.3, εικόνα 5.10**). Το γεγονός αυτό, σε συνδυασμό με το ότι οι χλωροπλάστες είναι πλούσιοι σε χρωστικές και πολυακόρεστα λιπαρά οξέα (κυρίως λινολεϊκό και λινολενικό), καθιστά τα οργανίδια αυτά εξαιρετικά ευαίσθητους στόχους οξειδωτικών ζημιών. ROS σχηματίζονται και κατά την εφαρμογή ζιζανιοκτόνων, όπως του paraquat (ξеноβιοτικό συστατικό, βλ. **ενότητα 10.1**), αφού τα μόρια αυτά παρεμποδίζουν την ομαλή ροή των ηλεκτρονίων στη φωτοσυνθετική αλυσίδα.

Δ. Εκτός αυτών, το ενεργειακό περιεχόμενο των φωτονίων της υπεριώδους περιοχής του φάσματος επαρκεί ώστε να προκαλέσει τη φωτοχημική ομολυτική διάσπαση του H₂O₂ προς δύο ελεύθερες ρίζες υδροξυλίου ή να διεγείρει το μόριο του οξυγόνου (βλ. **επίσης ενότητα 5.8**).

Το διεγερμένο οξυγόνο (**πίνακας 8.1**) μπορεί να προκύψει και από τη μεταφορά της διέγερσης από το διεγερμένο μόριο της χλωροφύλλης των φωτοχημικών κέντρων προς το μοριακό οξυγόνο (βλ. **ενότητα 5.4.3**). Η αντίδραση αυτή αποτελεί μέρος των φυσιολογικών απωλειών μεταφοράς της διέγερσης δια μέσου των φωτοσυνθετικών χρωστικών, ωστόσο η ταχύτητά της θα πρέπει να αυξάνεται σε συνθήκες υψηλής τοπικής συγκέντρωσης οξυγόνου η/και παρεμπόδισης της ομαλής λειτουργίας της αλυσίδας ροής ηλεκτρονίων στους χλωροπλάστες. Ο σχηματισμός διεγερμένου οξυγόνου έχει ως αποτέλεσμα τον επακόλουθο σχηματισμό και των υπολοίπων ROS. Στο σημείο αυτό πρέπει να τονιστεί ότι ορισμένα δραστήρια χημικά είδη (όπως η υπεροξινιτρική ρίζα) προκύπτουν και μέσω της φωτοχημικής διάσπασης ρύπων στην ατμόσφαιρα.

Πίνακας 8.1. Αιτίες σχηματισμού των σημαντικότερων ενεργών μορφών οξυγόνου στα φυτικά κύτταρα.

είδος ενεργού μορφής οξυγόνου	χημικός τύπος	κύριες αιτίες σχηματισμού
οξυγόνο διέγερσης απλότητας	¹ O ₂	UV ακτινοβολία, φωτοπαρεμπόδιση, μεταφορά ηλεκτρονίων στην πλευρά του φωτοσυστήματος II. Λειτουργία αναπνευστικής αλυσίδας ροής ηλεκτρονίων, αναγωγή μοριακού οξυγόνου κατά τη λειτουργία του φωτοσυστήματος I, λειτουργία φωτοαναπνοής, εφαρμογή ζιζανιοκτόνων, άμυνα έναντι παθογόνων σχηματίζεται επίσης από την αντίδραση του O ₃ με OH [•] στους αποπλασματικούς χώρους.
ρίζα υπεροξειδίου	O ₂ ^{••}	Φωτοαναπνοή, εξουδετέρωση υπεροξειδικού ανιόντος, άμυνα έναντι παθογόνων, τραυματισμοί
υπεροξειδίου του υδρογόνου	H ₂ O ₂	Διάσπαση O ₃ στους αποπλασματικούς χώρους, άμυνα έναντι παθογόνων, αντίδραση Fenton.
ρίζα υδροξυλίου	OH [•]	Προϊόν της αντίδρασης του O ₃ με OH [•] στους αποπλασματικούς χώρους. Βλ. ενότητα 10.2.4.
ρίζα υπερυδροξυλίου	O ₂ H [•]	Κατά την αναγωγή των νιτρικών μέσω της ρεδοκυκλάσης των νιτρικών. Από την αργινίνη μέσω ενζύμου του τύπου της συνθέσεως του NO
οξείδιο του αζώτου, ρίζα οξειδίου του αζώτου	NO, NO [•]	Προϊόν της αντίδρασης του NO [•] με τη ρίζα O ₂ ^{••} . Παράγεται και από τη φωτοχημική διάσπαση ρύπων στην ατμόσφαιρα
υπεροξινιτρική ρίζα	ONOO [•]	

Οξειδάση του NAD(P)H: Ενζυμο που καταλύει την οξείδωση του NAD(P)H παράγοντας H₂O₂. Διαδραματίζει σημαντικό ρόλο στην αντιμετώπιση τόσο βιοτικών όσο και αβιοτικών καταπονήσεων.

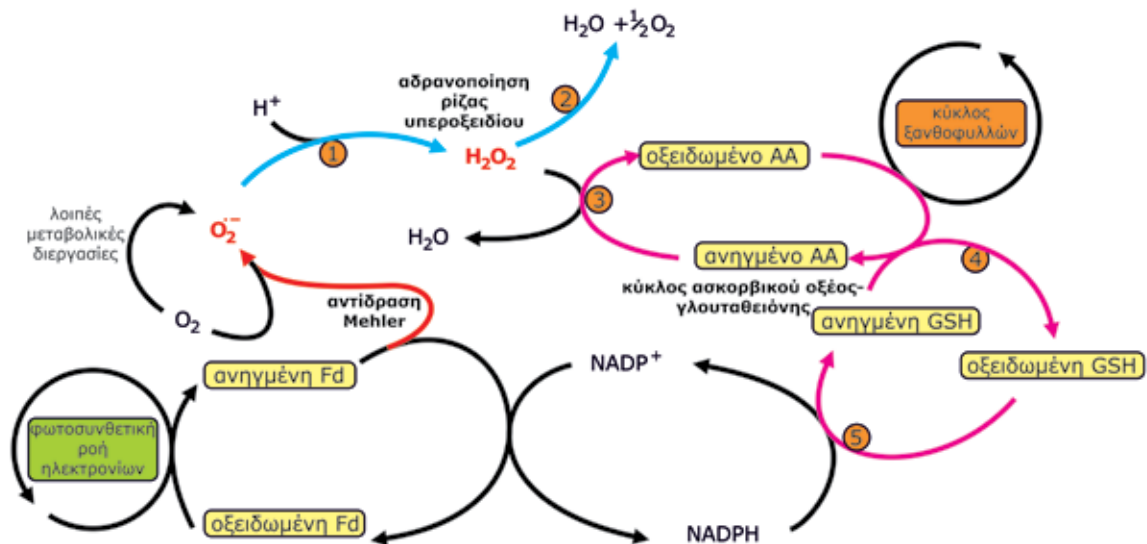


8.4. Την εξουδετέρωση των ROS έχουν αναλάβει ορισμένοι βιοχημικοί μηχανισμοί

Οι αμυντικοί μηχανισμοί εξουδετέρωσης των ROS περιλαμβάνουν μια σειρά από ενζυμικές και μη ενζυμικές αντιδράσεις. Οι σημαντικότερες αντιοξειδωτικές ουσίες οι οποίες παίρνουν μέρος στην εξουδετέρωση των ROS είναι το ασκορβικό οξύ (βιταμίνη C), η ανηγμένη γλουταθειόνη (GSH), η α-τοκοφερόλη (βιταμίνη E) και τα καροτενοειδή. Ανάλογο ρόλο παίζουν σε ορισμένες περιπτώσεις οι πολυαμίνες (ενότητα 12.3.3), τα φαινολικά συστατικά (ενότητα 12.3.1) και ορισμένοι συμβατοί οσμολύτες (ενότητα 2.4.3). Οι συγκεντρώσεις των αντιοξειδωτικών ουσιών εμφανίζονται υψηλότερες σε φωτοσυνθετικά κύτταρα και μεριστωματικούς ιστούς. Στα φωτοσυνθετικά κύτταρα οι υψηλότε-

ρες συγκεντρώσεις των αντιοξειδωτικών ουσιών παρατηρούνται στους χλωροπλάστες.

Η α-τοκοφερόλη αποτελεί ένα λιπόφιλο μόριο το οποίο εντοπίζεται στις μεμβράνες και στα θυλακοειδή των χλωροπλάστων. Το μόριο αυτό εξασφαλίζει την απόσβεση 1O_2 το οποίο σχηματίζεται μέσω της διέγερσης των φωτοσυνθετικών χρωστικών (ένα μόριο α-τοκοφερόλης μπορεί να αποσβέσει έως 120 μόρια 1O_2 πριν τελικά οξειδωθεί), αποτρέπει την οξείδωση των λιπιδίων και σταθεροποιεί τη δομή των μεμβρανών. Ανάλογο ρόλο παίζει η α-τοκοφερόλη σε ορισμένους ευάλωτους ιστούς των ζώων, όπως τα μάτια και το δέρμα.



Εικόνα 8.3. Βιοχημικοί μηχανισμοί εξουδετέρωσης ROS (οι ROS αναγράφονται με κόκκινη γραμματοσειρά). Η ρίζα υπεροξειδίου σχηματίζεται κυρίως μέσω της φερρεδοξίνης (Fd) κατά την αντίδραση Mehler, αλλά και μέσω άλλων αντιδράσεων. Η εξουδετέρωση της μορφής αυτής, αλλά και του υπεροξειδίου, προϊόντος της αντίδρασης της δεσμουτάσης του υπεροξειδίου, πραγματοποιείται μέσω μιας σειράς ενζυμικών αντιδράσεων με κατανάλωση NADPH. Ένζυμα: 1: δεσμουτάση του υπεροξειδίου, 2: καταλάση, 3: υπεροξειδάση του ασκορβικού, 4: αναγωγάση του δεϋδροασκορβικού, 5: αναγωγάση της γλουταθειόνης.



Δεσμουτάση του υπεροξειδίου: Ενζυμο που αποτοξινώνει τη ρίζα υπεροξειδίου παράγοντας H_2O_2 . Λαμβάνει μέρος σε σημαντικούς μηχανισμούς εξουδετέρωσης ROS. Λειτουργεί σε συνεργασία με την καταλάση, το ένζυμο που διασπά το H_2O_2 .

Κύκλος ασκορβικού-γλουταθειόνης: Βιοχημικός κύκλος κατά τη λειτουργία του οποίου μέσω οξειδοαναγωγικών αντιδράσεων εξουδετερώνονται ROS.

Αντίδραση Mehler: Ο σχηματισμός υπεροξειδικής ρίζας μέσω της αναγωγής του μοριακού οξυγόνου από τη φερρεδοξίνη στην αναγωγική πλευρά του φωτοσυστήματος I. Η αντίδραση αυτή παρατηρείται σε όλους τους χλωροπλάστες σε συνθήκες άπλετου φωτισμού, ωστόσο η ταχύτητά της αυξάνεται σε συνθήκες περιορισμένης διαθεσιμότητας $NADP^+$.

Στα πλαστίδια ο **κύκλος ασκορβικού οξέος-γλουταθειόνης (εικόνα 8.3)** αποτελεί τη σημαντικότερη βιοχημική οδό εξουδετέρωσης των ROS. Ο κύκλος αυτός λειτουργεί σε συνεργασία με τον κύκλο των ξανθοφυλλών (εικόνα 8.3, βλ. επίσης **εικόνα 5.12**) με στόχο την προστασία των φωτοσυστημάτων από την υπερβολική παροχή ενέργειας. Η λειτουργία του φαίνεται ότι είναι απαραίτητη ακόμη και κάτω από τις συνήθεις συνθήκες φωτοσυνθετικής δραστηριότητας, αφού έχει υπολογιστεί ότι ένα σημαντικό ποσοστό (5-10%) των ηλεκτρονίων της φωτοσυνθετικής αλυσίδας παρεκκλίνει προς την κατεύθυνση σχηματισμού ROS από το μοριακό οξυγόνο. Ενζυμο-κλειδί του αντιοξειδωτικού αυτού μηχανισμού αποτελεί η **δεσμουτάση του υπεροξειδίου** (superoxide dismutase, SOD). Στα φωτοσυνθετικά κύτταρα απαντάται σε τρεις διαφορετικές μορφές, ανάλογα με τον μεταλλικό παράγοντα που περιέχει: Την ομάδα των Cu/Zn-SODs (εντοπίζεται κυρίως στο στρώμα των χλωροπλαστών και στο κυτταρόπλα-

σμα), την ομάδα των Mn-SODs (εντοπίζεται κυρίως στα μιτοχόνδρια) και την ομάδα των Fe-SODs (εντοπίζεται στο στρώμα των χλωροπλαστών σε ορισμένα είδη). Το H_2O_2 , το τοξικό προϊόν της αντίδρασης της SOD, εξουδετερώνεται είτε μέσω διαδοχικών βιοχημικών αντιδράσεων, είτε μέσω της δράσης της καταλάσης (**εικόνα 8.3**). Τα ένζυμα εντοπίζονται στο στρώμα των χλωροπλαστών. Η καταλάση ωστόσο εντοπίζεται κυρίως στα υπεροξεισώματα και τα γλυοξυσώματα, επομένως ο κύκλος λειτουργεί στα πλαστίδια κυρίως προς την κατεύθυνση του ασκορβικού.

Οι αντιοξειδωτικοί μηχανισμοί ενεργοποιούνται από τη δημιουργία ακόμη και χαμηλών συγκεντρώσεων ROS στα φυτικά κύτταρα. Εκτός των μηχανισμών αυτών ενεργοποιούνται και μηχανισμοί επιδιόρθωσης των οξειδωτικών ζημιών, όπως π.χ. η ομάδα των θειομεταφορασών της γλουταθειόνης η οποία ενεργοποιείται από την παρουσία H_2O_2 .

8.5. Η εμφάνιση έντονων οξειδωτικών ζημιών στα κύτταρα συνήθως οφείλεται σε ένα ιδιόμορφο συνεργισμό μεταξύ εξωτερικών παραγόντων καταπόνησης και οξειδωτικής καταπόνησης

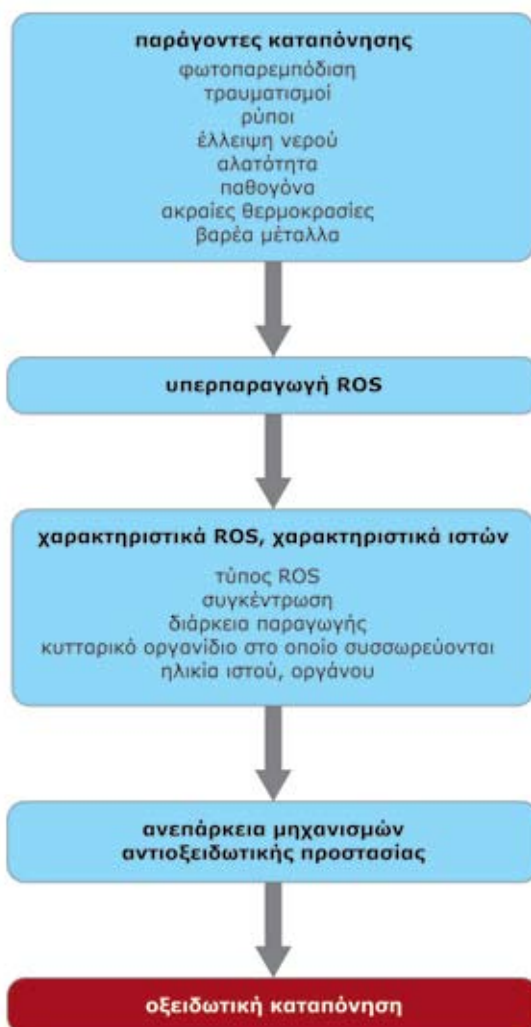
Όπως ήδη αναφέρθηκε, τα κύτταρα όλων των αερόβιων οργανισμών έχουν προσαρμοστεί ή διαθέτουν την ικανότητα εγκλιματισμού, ώστε να αντιμετωπίζουν τις συνήθεις οξειδωτικές παρενέργειες. Ο όρος «οξειδωτική καταπόνηση» αναφέρεται στην κατάσταση κατά την οποία ο ρυθμός σχηματισμού ROS υπερβαίνει τον ρυθμό εξουδετέρωσής τους από τους υπάρχοντες αντιοξειδωτικούς μηχανισμούς των κυττάρων. Η ύπαρξη έντονης οξειδωτικής καταπόνησης συνδέεται με την επικράτηση αντίξοων συνθηκών στο περιβάλλον (**πίνακας 8.2, εικόνα 8.4**). Ως εκ τούτου η οξειδωτική καταπόνηση αποτελεί συνήθως ιδιαίτερη μορφή «παρενέργειας» μιας σειράς άλλων μορφών καταπόνησης. Μάλιστα σε ορισμένες περιπτώσεις ο κυτταρικός θάνατος επέρχεται λόγω της έντονης οξειδωτικής καταπόνησης και όχι λόγω του παράγοντα καταπόνησης αυτού καθαυτού. Δύο είναι κυρίως οι λόγοι για τους οποίους παρατηρείται ο ιδιόμορφος αυτός συνεργισμός μεταξύ των δυσμενών παραγόντων

του περιβάλλοντος και πρόκλησης οξειδωτικών παρενεργειών:

A. Οι παράγοντες καταπόνησης (π.χ. οι ακραίες θερμοκρασίες), προκαλούν αλλοιώσεις της δομής των μεμβρανών δια μέσου των οποίων μεταφέρονται ηλεκτρόνια, αλλοιώσεις οι οποίες προκαλούν ανεξέλεγκτη διαρροή ηλεκτρονίων και έχουν ως τελικό αποτέλεσμα τη δραματική αύξηση στο ρυθμό σχηματισμού των ROS.

B. Οι παράγοντες καταπόνησης προκαλούν διαταραχές στους μηχανισμούς απόσβεσης της ενέργειας (π.χ. η υψηλή ένταση φωτεινής ακτινοβολίας). Κατά συνέπεια η ροή ηλεκτρονίων στις αλυσίδες μεταφοράς υπερβαίνει κατά πολύ τις δυνατότητες απόσβεσης της ενέργειας μέσω των κανονικών αποδεκτών. Και σε αυτή την περίπτωση ο ρυθμός σχηματισμού ROS υπερβαίνει τη δυνατότητα εξουδετέρωσής τους από τους αντιοξειδωτικούς μηχανισμούς.

Η αύξηση της συγκέντρωσης των ROS σε συνθήκες καταπόνησης έχει κατά κανόνα ως αποτέλεσμα την αύξηση της δραστηριότητας των αντιοξειδωτικών μηχανισμών των κυττάρων (**πίνακας 8.2**).



Εικόνα 8.4. Παράγοντες οι οποίοι συμβάλλουν στην εμφάνιση έντονης οξειδωτικής καταπόνησης στους φυτικούς ιστούς.

Πίνακας 8.2. Παράγοντες καταπόνησης οι οποίοι προκαλούν αύξηση των επιπέδων αντιοξειδωτικών ενζύμων ή ουσιών.

αντιοξειδωτική ουσία ή ένζυμο	παράγοντας καταπόνησης
υπεροξειδάσες	ψύχος
υπεροξειδάση του ασκορβικού καταλάση	χαμηλό δυναμικού νερού, υψηλή ένταση ακτινοβολίας, ψύχος, υψηλές δόσεις όζοντος, ζιζανιοκτόνα του τύπου του paraquat
ρεδουκτάση της γλουταθειόνης	ψύχος, χαμηλό δυναμικού νερού, υψηλές δόσεις όζοντος, ζιζανιοκτόνα του τύπου του paraquat
δεσμουτάση του υπεροξειδίου	υψηλές δόσεις ρύπων (όζοντος, SO ₂), ζιζανιοκτόνα του τύπου του paraquat, υψηλή συγκέντρωση O ₂ , υψηλή ένταση ακτινοβολίας, ψύχος
γλουταθειόνη	ακραίες θερμοκρασίες, χαμηλό δυναμικού νερού, υψηλές δόσεις ρύπων (όζοντος, SO ₂), ιονίζουσες ακτινοβολίες
πολυαμίνες	χαμηλό δυναμικού νερού, υψηλές δόσεις όζοντος, υψηλές θερμοκρασίες, τροφοπενίες

8.6. Μέσω της εξέλιξης οι ενεργές μορφές οξυγόνου αξιοποιήθηκαν και προς όφελος των φυτικών οργανισμών

Σύμφωνα με τα προηγούμενα που αναφέρθηκαν οι ROS, από τη στιγμή που ανακαλύφθηκαν, θεωρήθηκαν ως ένα αναπόφευκτο υποπροϊόν του αερόβιου μεταβολισμού αλλά και ένας εν δυνάμει τοξικός και μεταλλαξιγόνος παράγοντας για τα φυτικά κύτταρα. Υπάρχουν ωστόσο ισχυρές ενδείξεις ότι οι ROS αποτελούν ένα κεντρικό ρυθμιστή του δικτύου διαβίβασης σημάτων στα φυτικά κύτταρα. Είναι σημαντικό ότι τα επίπεδα των ROS αντανακλούν την ομαλή πορεία των μεταβολικών δικτύων και την ομοιοστάση των κυττάρων. Επομένως κάθε διαταραχή στα επίπεδα των ROS μπορεί να συνδέεται και με αποκλίσεις από τη μεταβολική ισορροπία και ομαλή ανάπτυξη. Από την άλλη πλευρά η δημιουργία ROS παρουσιάζει σημαντικά πλεονεκτήματα στη χρήση της ως δικτύου διαβίβασης σήματος. Η δημιουργία τους είναι ταχεία και εντοπισμένη, ακόμη και σε επίπεδο συγκεκριμένων υποκυτταρικών οργανιδίων. Επίσης τα συστήματα μέσω των οποίων παράγονται οι ROS αλληλεπιδρούν με άλλα γνωστά δίκτυα διαβίβασης σήματος, όπως οι μιτωτικές κινάσες, η συγκέντρωση Ca^{2+} , η οξειδωτική κατάσταση πρωτεϊνικών μορίων και οι ορμόνες. Επομένως η παραγωγή ROS, εάν συνδυαστεί και με άλλους μηχανισμούς διαβίβασης σήματος, όπως π.χ. διαταραχή στη συγκέντρωση Ca^{2+} , προσφέρει ασφαλή πληροφόρηση για ένα μεταβολικό συμβάν. Το μεγάλο πλεονέκτημα όμως των ROS ως δικτύου διαβίβασης σήματος είναι η δυνατότητα διακυτταρικής μεταφοράς σημάτων. Έχει διαπιστωθεί ότι σε ορισμένες περιπτώσεις η αιφνίδια αύξηση στη συγκέντρωση των ROS δεν περιορίζεται σε μια συγκεκριμένη περιοχή, αλλά εξαπλώνεται ως κύμα από κύτταρο σε κύτταρο. Το **κύμα ROS** στο

Arabidopsis μεταδίδεται με ταχύτητα έως και 8.4 cm/min. Υπάρχουν ενδείξεις ότι το κύμα είναι αυτοτροφοδοτούμενο, αφού κάθε κύτταρο κατά μήκος της διαδρομής διάδοσης μπορεί να ενεργοποιεί τους δικούς του μηχανισμούς παραγωγής ROS και να μεταφέρει τον παλμό στο διπλανό κύτταρο. Ορισμένες ROS, όπως το υπεροξειδίο, το οξειδίο του αζώτου και η ρίζα υπεροξειδίου παίζουν το ρόλο ενδιάμεσου σήματος για την ενεργοποίηση των μηχανισμών επαγόμενης άμυνας έναντι παθογόνων (βλ. ενότητα 13.6.5). Στην περίπτωση αυτή η παραγωγή ROS αρχικά εντοπίζεται σε ένα κύτταρο με τη μορφή ενός παλμού, ωστόσο στη συνέχεια μπορεί να παραχθεί ένα κύμα ROS το οποίο διαβιβάζεται και στα διπλανά κύτταρα. Η οξειδάση του NADPH (βλ. ενότητα 13.6.5) μέσω της οποίας παράγεται τελικά ο παλμός αποτελεί κομβικό σημείο μεταξύ των διαφορετικών δικτύων διαβίβασης σήματος, διότι η δραστηριότητά της μπορεί να ρυθμιστεί και μέσω των διαταραχών στη συγκέντρωση του Ca^{2+} , αλλά και μέσω φωσφορυλίωσης του μορίου της. Η αποτοξίνωση αλλά και ο έλεγχος των επιπέδων των ROS στα δίκτυα διαβίβασης σήματος απαιτεί το συντονισμό ενός μεγάλου αριθμού γονιδίων τα οποία, τουλάχιστον στην περίπτωση του *Arabidopsis*, ξεπερνούν τα 150. Το οξειδίο του αζώτου αποτελεί μια ιδιαίτερη ROS που συμμετέχει επίσης στη διαβίβαση σήματος (βλ. ενότητα 13.6.4) με ταχεία εξάπλωση, λόγω του αέριου χαρακτήρα του. Η διαβίβαση σήματος πραγματοποιείται μέσω της μετα-μεταγραφικής τροποποίησης πρωτεϊνικών μορίων. Στις πρωτεΐνες αυτές περιλαμβάνονται και εκείνες που συμμετέχουν στη διαμόρφωση του κυτταροσκελετού, όπως η α-σωληνίνη (βλ.

Κύμα ROS: Η εξάπλωση με τη μορφή κύματος από κύτταρο σε κύτταρο των ROS μετά από την αιφνίδια αύξηση στη συγκέντρωσή τους σε ένα κύτταρο ή ένα υποκυτταρικό διαμέρισμα.

Γλουταθειόνη, (GSH): γ-γλουταμινικό-κυστεΐνη-γλυκίνη, ο πλέον διαδεδομένος φορέας σουλφυδρυλομάδων στους φυτικούς ιστούς. Λαμβάνει μέρος σε μια σειρά μεταβολικές διαδικασίες, μέσω της αναγωγής/οξειδωσίας του θείου (-SH, ανηγμένη μορφή, -S-S-, οξειδωμένη μορφή) παίζοντας επίσης ρόλους αποθήκευσης θείου, αποτοξίνωσης ελεύθερων ριζών οξυγόνου και εξουδετέρωσης βαρέων μετάλλων. Η ανηγμένη γλουταθειόνη βρίσκεται στη μορφή GSH, ενώ η οξειδωμένη στη διμερή μορφή GS-SG.

Θειορεδοξίνη: Πρωτεΐνη χαμηλού μοριακού βάρους που εντοπίζεται σε όλους τους οργανισμούς. Μέσω της αναγωγής-οξειδωσίας της σουλφυδρυλικής ομάδας μιας κυστεΐνης του μορίου της μπορεί να ενεργοποιεί ή να απενεργοποιεί ένζυμα.

Φερρεδοξίνη: Πρωτεΐνη η οποία φέρει σίδηρο και θείο στο μόριό της και συμπεριφέρεται ως ενδιάμεσος φορέας ηλεκτρονίων στις φωτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης. Αποτελεί τον τελευταίο δέκτη ηλεκτρονίων στην αλυσίδα ροής ηλεκτρονίων ο οποίος ανάγει τη αναγωγή του NADP⁺.



επίσης ενότητα 13.6.5.4 για το ρόλο της διαμόρφωσης του κυτταροσκελετού στην άμυνα έναντι παθογόνων). Η μετα-μεταγραφική τροποποίηση των πρωτεϊνών πραγματοποιείται μέσω της προσθήκης μιας νιτρο-ομάδας (-NO₂) στην τυροσίνη, οπότε παράγεται το τροποποιημένο αμινοξύ 3-νιτροτυροσίνη, ή μέσω της προσθήκης μιας νιτροσυλο-ομάδας (-NO) σε μια θειολική ομάδα κυστεΐνης. Οι τροποποιήσεις αυτές δεν επηρεάζουν μόνο τη διαμόρφωση και τη δραστηριότητα των πρωτεϊνών αυτών, αλλά και τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ των πρωτεϊνικών μορίων, όπως στην περίπτωση του κυτταροσκελετού.

Σύμφωνα με τα παραπάνω ο σχηματισμός ROS δεν συνιστά έναν *a priori* παράγοντα καταπόνησης των κυττάρων. Στη διάρκεια της εξέλιξης η παραγωγή ROS αξιοποιήθηκε προς όφελος των κυττάρων ως ένας δείκτης μεταβολικών ή άλλων διαταραχών. Επίσης, ορισμένες ROS, όπως το υπεροξειδίο και η ρίζα υπεροξειδίου, αξιοποιούνται σε σημαντικές λειτουργίες και θεωρούνται απαραίτητες για την ολοκλήρωση της λιγνινοποίησης. Εκτός αυτών, υπάρχει η ενδιαφέρουσα άποψη ότι η μεταλλαξιγόνος δράση την οποίαν επιδεικνύουν οι ROS, κάτω από ορισμένες συνθήκες

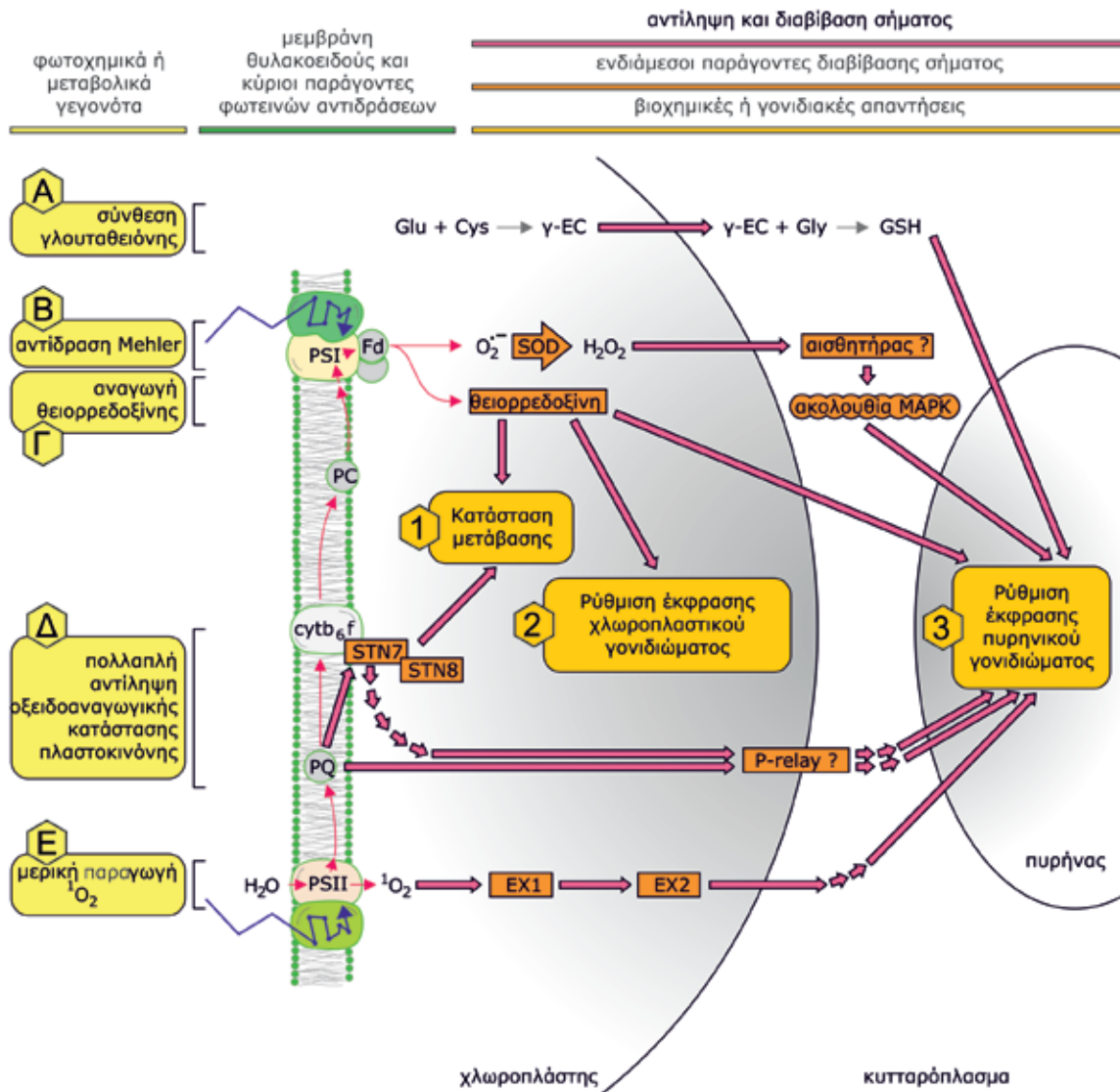
μπορεί να δρα ως ένας βασικός κινητήριος εξελικτικός μηχανισμός μέσω του οποίου προωθείται η επιλογή των ειδών. Σύμφωνα με την άποψη αυτή ο μηχανισμός αυτός αυξάνει τις πιθανότητες μεταλλάξεων γονιδίων τα οποία εμπλέκονται στην αντιμετώπιση του συγκεκριμένου παράγοντα καταπόνησης αφού τα γονίδια αυτά τα οποία βρίσκονται στη διαδικασία της ενεργούς μεταγραφής και επομένως δεν προστατεύονται επαρκώς από τις ιστόνες έναντι των ROS, είναι επιρρεπή σε οξειδωτικές αλλοιώσεις ή καταστροφές. Μια άλλη ενδιαφέρουσα θεωρία η οποία διατυπώθηκε με βάση βιοχημικά δεδομένα ζωικών οργανισμών αναφέρει ότι τα κύρια χαρακτηριστικά του βιολογικού κύκλου ενός οργανισμού, όπως η διάρκεια ζωής, διαμορφώνονται με βάση την ένταση του μεταβολισμού, την παραγωγή ROS και τη δυνατότητα εξουδετέρωσής τους. Η έντονη μεταβολική δραστηριότητα συνδέεται με αυξημένη παραγωγή ROS, ταχύτερη συσσώρευση ζημιών και συντομότερη γήρανση, ενώ αντίθετα οι αργοί μεταβολικοί ρυθμοί, σε συνδυασμό με αποτελεσματική εξουδετέρωση των ROS χαρακτηρίζουν μακρόβιους οργανισμούς.

8.7. Πολύπλοκα δίκτυα διαβίβασης σήματος και η εμπλοκή των ROS: Η περίπτωση του χλωροπλάστη

Τα οργανίδια που παράγουν ή διαχειρίζονται την ενέργεια (χλωροπλάστες, μιτοχόνδρια) αποτελούν ευαίσθητους στόχους οξειδωτικής καταπόνησης, λόγω της έντονης ροής ενέργειας σε συνδυασμό με την παραγωγή (βλ. ενότητα 5.4.3) ή χρήση του οξυγόνου. Για το λόγο αυτό λειτουργούν μηχανισμοί διαβίβασης σήματος που μεταφέρουν πληροφορίες για την ενεργειακή και οξειδοαναγωγική κατάσταση των οργανιδίων αυτών, σε συνδυασμό με την πιθανή επίδραση παραγόντων καταπόνησης. Ο χλωροπλάστης δίνει 'αναφορά' στον πυρήνα για την ύπαρξη καταπόνησης μέσω μηχανισμών διαβίβασης σήματος στους οποίους συμμετέχουν άμεσα ή έμμεσα ROS. Σημαντικό ρόλο παίζει το H₂O₂, το οποίο σε αντίθεση με τις υπόλοιπες ROS, παρουσιάζει σχετική σταθερότητα και διαπερνά εύκολα τις βιολογικές μεμβράνες. Συνεπώς το H₂O₂ το οποίο παράγεται στην αντίδραση Mehler λειτουργεί ως σήμα το οποίο μεταφέρεται από τον χλωροπλάστη προς το κυτταρόπλασμα, όπου ενεργοποιεί κατάλληλο

(άγνωστο επί του παρόντος) αισθητήρα ο οποίος με τη σειρά του ενεργοποιεί μια ακολουθία διαβίβασης μέσω πρωτεϊνών MAPK (εικόνα 8.5, βλ. επίσης εικόνα 1.5). Το τελικό αποτέλεσμα είναι η επαγωγή γονιδίων του πυρήνα με στόχο τη διατήρηση της ομοιόστασης. Το οξυγόνο απλότητας (¹O₂) που παράγεται στο PSII, αντίθετα με το H₂O₂, είναι εξαιρετικά βραχύβιο και συνεπώς η αντίληψη της παραγωγής του θα πρέπει να συμβαίνει έμμεσα, μέσω ενός προϊόντος της δράσης του και στη συνέχεια να γίνεται διαβίβαση σήματος (εικόνα 8.5).

Η οξειδοαναγωγική κατάσταση της **γλουταθειόνης** (συμμετέχει σε αντιοξειδωτικούς αλλά και άλλους προστατευτικούς μηχανισμούς, βλ. ενότητα 8.4), δίδει πληροφορίες για την ομαλή πορεία των φωτεινών αντιδράσεων και μέσω κατάλληλου μηχανισμού διαβίβασης σήματος οι πληροφορίες αυτές μεταβιβάζονται στον πυρήνα, όπου και ρυθμίζεται η έκφραση γονιδίων τα οποία



Εικόνα 8.5. Πιθανοί μηχανισμοί αντίληψης της οξειδοαναγωγικής και ενεργειακής κατάστασης του χλωροπλάστη και διαβίβασης σήματος προς τον πυρήνα. Στο σχήμα αναπαριστώνται τα τρία κυτταρικά υποδιαμερίσματα: χλωροπλάστης, κυτταρόπλασμα, πυρήνας. Κατά τη διάρκεια των φωτεινών αντιδράσεων παράγονται ROS μέσω των οποίων το κύτταρο αντιλαμβάνεται την ενεργειακή κατάσταση του χλωροπλάστη: **(Α)** Τα επίπεδα της ανηγμένης γλουταθειόνης αποτελούν ένδειξη οξειδωτικής καταπόνησης, **(Β)** Η αντίδραση Mehler αποτελεί μια δεύτερη οδό απευθείας διαβίβασης οξειδοαναγωγικών σημάτων καθώς το υπεροξειδίο του υδρογόνου μπορεί να διαχυθεί μέσω των πλασματικών μεμβρανών προκαλώντας την πυροδότηση ακολουθιών MAP κινάσης στο κυτταρόπλασμα με τελικό στόχο τον πυρήνα **(3)**, **(Γ)** Η φερρεδοξίνη μπορεί επίσης να μεταφέρει ηλεκτρόνια προς τη θειορρεδοξίνη, διαδικασία η οποία επηρεάζει την κατάσταση φωσφορυλίωσης των συμπλόκων φωτοσυνθλής (και περαιτέρω την κατανομή της ενέργειας μεταξύ των δύο φωτοσυστημάτων μέσω αλλαγής της κατάστασης μετάβασης **(1)**) αλλά και τη γονιδιακή ρύθμιση του χλωροπλαστικού γονιδιώματος **(2)**, **(Δ)** η δεξαμενή της πλαστοκυκλίνης είναι η αφετηρία τουλάχιστον δύο οδών διαβίβασης οξειδοαναγωγικών σημάτων τα οποία στοχεύουν προς τον μηχανισμό γονιδιακής ρύθμισης του χλωροπλάστη **(2)** και του πυρήνα **(3)**. Σημαντικά στοιχεία διαβίβασης των σημάτων είναι η κινάση STN7 των θυλακοειδών (πιθανώς σε συνδυασμό με την STN8). Τα τρέχοντα δεδομένα υποδηλώνουν την ύπαρξη μιας οδού διαβίβασης σήματος μέσω φωσφορυλίωσης. **(Ε)** Το οξυγόνο στην πρώτη κατάσταση διέγερσης απλότητας που παράγεται μέσω της διεγερμένης χλωροφύλλης στο PSII προκαλεί την ενεργοποίηση ενδιάμεσων παραγόντων διαβίβασης σήματος (των παραγόντων EX1 και 2) με στόχο τη γονιδιακή ρύθμιση του πυρήνα **(3)**. Τα τεθλασμένα μπλε βέλη παριστάνουν φωτόνια τα οποία απορροφώνται από τους φωτοσυνθετικούς μηχανισμούς, τα κόκκινα βέλη παριστάνουν ροή ηλεκτρονίων κατά μήκος της αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων, τα παχιά ιώδη βέλη παριστάνουν οδούς διαβίβασης σήματος. Fd: φερρεδοξίνη, P-relay: μοριακός διακόπτης αντίληψης φωσφορυλίωσης. Pfannschmidt et al. 2009 με τροποποίησηση

κωδικοποιούν πρωτεΐνες καταπόνησης. Το μόριο του συμμετέχει στη διαβίβαση του σήματος είναι η γ-γλουταμυλο-κυστεΐνη (γ-EC), πρόδρομο μόριο της βιοσύνθεσης της γλουταθειόνης, το οποίο δύναται να μεταφερθεί από τον χλωροπλάστη στο κυτταρόπλασμα (**εικόνα 8.5**).

Η ενεργειακή κατάσταση της αλυσίδας φωτοχημικής ροής ηλεκτρονίων γίνεται αντιληπτή τόσο μέσω της οξειδοαναγωγικής κατάστασης της δε-

ξαμενής των κινονών (μέσω των κινασών STN7 και STN8 των θυλακοειδών) όσο και μέσω της **θειορεδοξίνης**. Οι δύο αυτές οδοί, μέσω μεταβολικής τροποποίησης της λειτουργίας των πρωτεϊνών των συμπλόκων φωτοσυλλογής, ρυθμίζουν τη μεταφορά ενέργειας από τα σύμπλοκα προς τα κέντρα αντίδρασης των PSII και PSI. Επιπλέον, συμμετέχουν στην έκφραση των γονιδίων του χλωροπλαστικού γονιδιώματος.

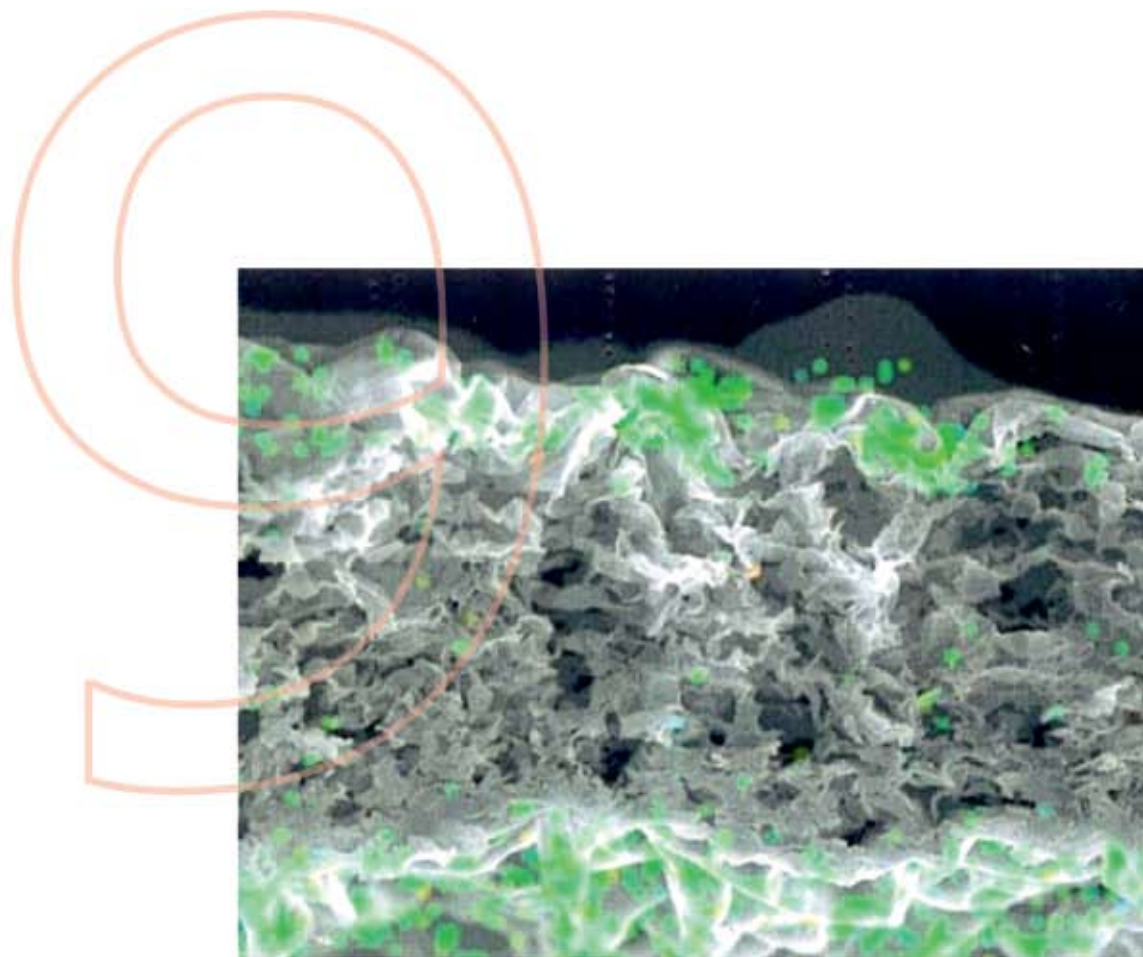
Ενότητα ΙΒ

ΑΒΙΟΤΙΚΟΙ (ΑΝΘΡΩΠΟΓΕΝΕΙΣ)
ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ



9

ΒΑΡΕΑ ΜΕΤΑΛΛΑ



Μικροφωτογραφία σε Ηλεκτρονικό Μικροσκόπιο Σάρωσης με δυνατότητα μικροανάλυσης. Παρουσιάζεται εγκάρσια τομή του φύλλου του υπερσυσσωρευτή *Thlaspi rindicum*. Οι περιοχές του φύλλου στις οποίες εντοπίζεται νικέλιο εμφανίζονται με πράσινο χρώμα (ψευδοχρωματισμός). Είναι χαρακτηριστικό ότι το νικέλιο συσσωρεύεται στα επιδερμικά κύτταρα, αλλά όχι στο μεσόφυλλο. Psaras et al. 2000.

9.1. Η είσοδος βαρέων μετάλλων στο κύτταρο προκαλεί σοβαρές μεταβολικές παρενέργειες και επηρεάζει την ανάπτυξη, αλλά και την επιβίωση των φυτικών οργανισμών

Όπως ήδη είναι γνωστό οι φυτικοί οργανισμοί για την ομαλή τους αύξηση και ανάπτυξη χρειάζονται ένα σχετικά περιορισμένο αριθμό θρεπτικών στοιχείων, τα οποία αντλούν κυρίως από το έδαφος. Ωστόσο το έδαφος περιέχει και ένα πλήθος μη απαραίτητων στοιχείων, τα οποία παρά την υψηλή εκλεκτικότητα της περατότητας των μεμβρανών των φυτικών κυττάρων, είναι δυνατό να παρεισφρύνουν σε ίχνη μέσα στους φυτικούς ιστούς. Πολλά από τα στοιχεία αυτά, κυρίως βαρέα μέταλλα όπως ο μόλυβδος και ο υδράργυρος, αλλά και μεταλλοειδή, όπως το κάδμιο και το αρσενικό, μπορεί να είναι εξαιρετικά τοξικά. Με τον όρο **βαρέα μέταλλα** περιγράφεται μια ομάδα μετάλλων με ατομικό αριθμό μεγαλύτερο του 20 και πυκνότητα υψηλότερη των 5 g cm^{-3} , στην οποία δεν περιλαμβάνονται τα αλκάλια και οι αλκαλικές γαίες. Στο σημείο αυτό θα πρέπει να τονισθεί ότι εν δυνάμει τοξικά είναι και ορισμένα απαραίτητα ιχνοστοιχεία (όπως ο χαλκός, το νικέλιο, το κοβάλτιο, το μολυβδαίνιο και ο ψευδάργυρος), εάν η συγκέντρωσή τους υπερβεί ορισμένα -χαμηλά συνήθως- όρια. Τα βαρέα μέταλλα όχι μόνο έχουν την ικανότητα να συσσωρεύονται στους οργανισμούς (**πίνακας 9.1**) και να εισέρχονται στην τροφική αλυσίδα, αλλά παραμένουν σε τοξικές συγκεντρώσεις στο έδαφος για μεγάλα χρονικά διαστήματα.

Λόγω φυσικών γεωχημικών διαδικασιών υψηλές συγκεντρώσεις βαρέων μετάλλων απαντώνται και στο φυσικό περιβάλλον, ωστόσο περιορίζονται σε ορισμένες μόνο περιοχές. Οι χαρακτηριστικότερες περιοχές αυτού του είδους είναι τα λεγόμενα σερπεντινικά εδάφη. Τα εδάφη αυτά είναι αφιλόξενα για τα περισσότερα φυτικά είδη, διότι χαρακτηρίζονται από χαμηλή υγρασία, χαμηλές συγκεντρώσεις μακροστοιχείων και αυξημένα

επίπεδα βαρέων μετάλλων, κυρίως νικελίου. Η εκτεταμένη συσσώρευση βαρέων μετάλλων σε καλλιεργούμενα και μη εδάφη αποτελεί πλέον μία σημαντική παρενέργεια της βιομηχανικής δραστηριότητας η οποία οφείλεται σε απόβλητα μεταλλείων, διαφόρων βιομηχανιών και σε κατακρημνίσματα αέριων ρύπων. Η συγκέντρωση Cu σε μη ρυπασμένα εδάφη κυμαίνεται μεταξύ 20 και 50 mg kg^{-1} εδάφους, ωστόσο η συγκέντρωσή του σε εντατικά καλλιεργούμενα εδάφη, όπως π.χ. σε αμπελώνες, μπορεί να φθάσει ή να ξεπεράσει τα 300 mg kg^{-1} εδάφους, λόγω των ψεκασμών με μυκητοκτόνα που περιέχουν Cu ή λόγω της άρδευσης με επεξεργασμένα λύματα.

Όπως και σε άλλες περιπτώσεις καταπονήσεων, οι φυτικοί οργανισμοί παρουσιάζουν εξαιρετικά μεγάλο εύρος ευαισθησίας έναντι των τοξικών επιδράσεων των βαρέων μετάλλων. Ορισμένα φυτά βιοδείκτες μπορούν να χρησιμοποιηθούν για να διαπιστωθεί η ύπαρξη βαρέων μετάλλων στο έδαφος.

Η παρουσία στο περιβάλλον βαρέων μετάλλων σε τοξικά επίπεδα έχει ως αποτέλεσμα την επιβράδυνση της ανάπτυξης των ευαίσθητων ειδών, η οποία αποτελεί το ορατό αποτέλεσμα μιας σειράς μεταβολικών δυσλειτουργιών. Τα συμπτώματα παρουσιάζονται μέσα σε λίγα λεπτά αφότου το φυτό εκτεθεί σε υψηλές συγκεντρώσεις βαρέων μετάλλων και περιλαμβάνουν:

A. Δυσλειτουργίες στην είσοδο και έξοδο ιόντων όπως Ca^{2+} , Mg^{2+} , NO_3^- και K^+ μέσω των μεμβρανών. Μια παρενέργεια της δυσλειτουργίας αυτής είναι και οι διαταραχές στα συστήματα διαβίβασης σήματος στα οποία συμμετέχουν τα ιόντα ασβεστίου.

Βαρέα μέταλλα: Μια ομάδα μετάλλων με ατομικό αριθμό μεγαλύτερο του 20 και πυκνότητα υψηλότερη των 5 g cm^{-3} , στην οποία δεν περιλαμβάνονται τα αλκάλια και οι αλκαλικές γαίες. Σε αυτά περιλαμβάνονται και ορισμένα απαραίτητα ιχνοστοιχεία (όπως ο χαλκός, το νικέλιο, το κοβάλτιο, το μολυβδαίνιο και ο ψευδάργυρος).

Μεταλλόφυτα: Φυτικά είδη τα οποία μπορούν να αναπτυχθούν σε εδάφη με αυξημένες συγκεντρώσεις βαρέων μετάλλων.



Πίνακας 9.1. Συγκέντρωση και συσσώρευση (ως λόγος της συγκέντρωσης του μετάλλου σε φυτά ανεπτυγμένα σε επιβαρυμένα εδάφη προς τη συγκέντρωση σε φυτά ανεπτυγμένα σε κανονικά εδάφη) ορισμένων μετάλλων σε χαρακτηριστικά φυτά συσσωρευτές. Larcher 1995

είδος	μέταλλο	όργανο	συγκέντρωση (mg kg ⁻¹)	συσσώρευση
<i>Minuartia verna</i>	Cu	φύλλα	1030	147
		ρίζες	1850	109
	Pb	φύλλα	11400	950
		ρίζες	26300	970
	Cd	φύλλα	348	3480
		ρίζες	382	3820
<i>Thlaspi coerulescens</i>	Zn	φύλλα	25000	208
		ρίζες	11300	140

Β. Παρεμπόδιση της λειτουργίας της αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων τόσο στην αναπνοή, όσο και στη φωτοσύνθεση, προκαλώντας σημαντική πτώση της παραγωγής ενέργειας. Ο χαλκός π.χ. αντικαθιστά το σίδηρο στα μόρια του κυτοχρώματος, ενδιάμεσου φορέα ηλεκτρονίων.

Γ. Μη αντιστρεπτή παρεμπόδιση της δραστηριότητας ενζύμων κλειδιών. Η αποδραστηριοποίηση των ενζυμικών μορίων οφείλεται στη δέσμευση των ιόντων των βαρέων μετάλλων κυρίως σε θέσεις οι οποίες διαθέτουν σουλφυδρυλομάδες (-SH). Μπορεί επίσης να συμβεί αντικα-

τάσταση του απαραίτητου μετάλλου στο ενεργό κέντρο ενός ενζύμου, όπως π.χ. αντικατάσταση του ψευδαργύρου από κάδμιο στην αφυδατάση των ανθρακικών που έχει ως αποτέλεσμα την ταχεία αποδραστηριοποίηση του ενζύμου.

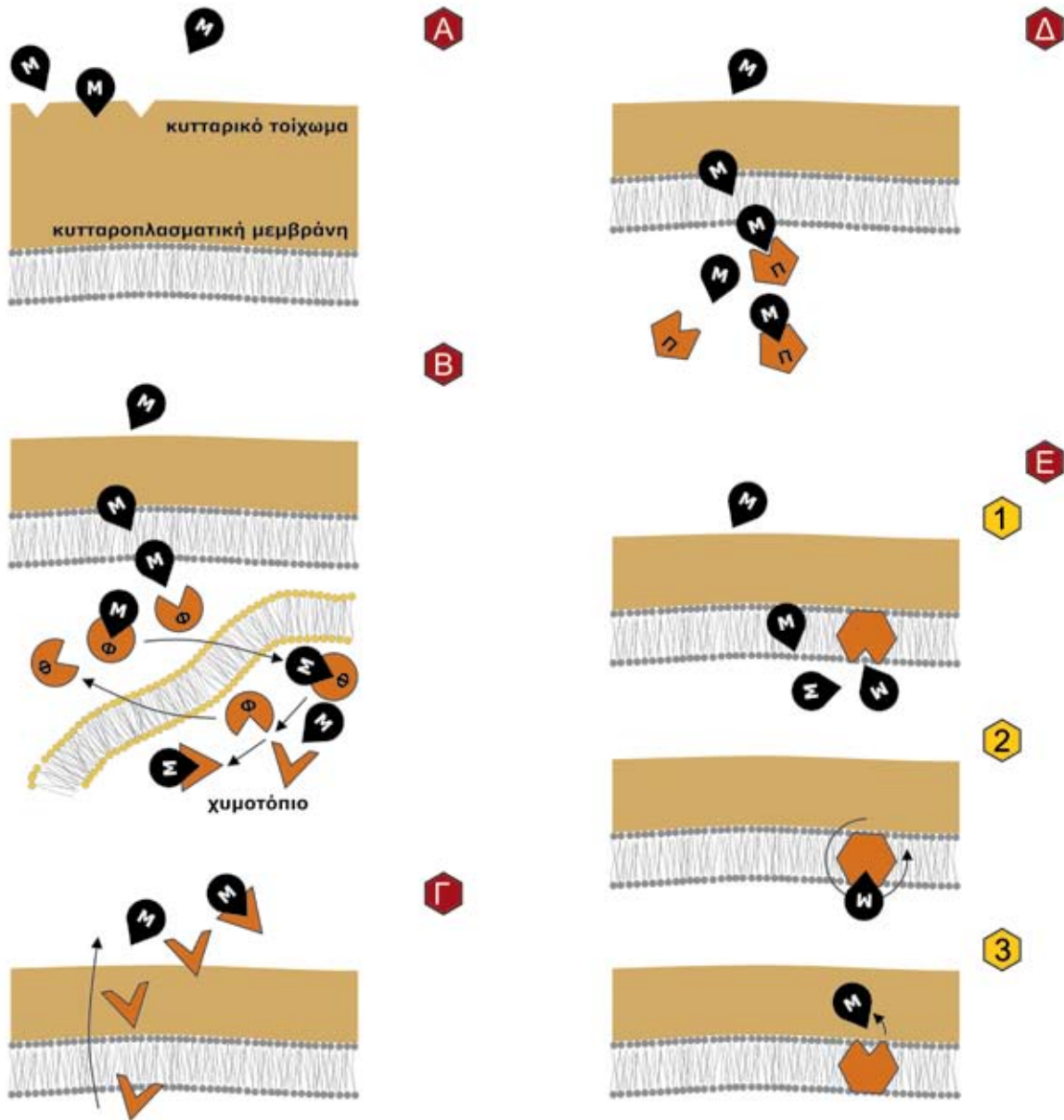
Δ. Ένα σημαντικό επακόλουθο των δυσλειτουργιών που προαναφέρθηκαν, και ιδιαίτερα της ροής ηλεκτρονίων, είναι η δημιουργία ενεργών μορφών οξειδίου στα κύτταρα. Εκτός αυτού η παρουσία των βαρέων μετάλλων στο έδαφος ή στα κύτταρα ευνοεί το σχηματισμό ROS μέσω της αντίδρασης Fenton (κεφάλαιο 8).

9.2. Οι αντίξοες συνθήκες τις οποίες δημιουργεί η υψηλή συγκέντρωση βαρέων μετάλλων στο εδαφικό περιβάλλον αντιμετωπίζονται κυρίως μέσω της στρατηγικής της αποφυγής

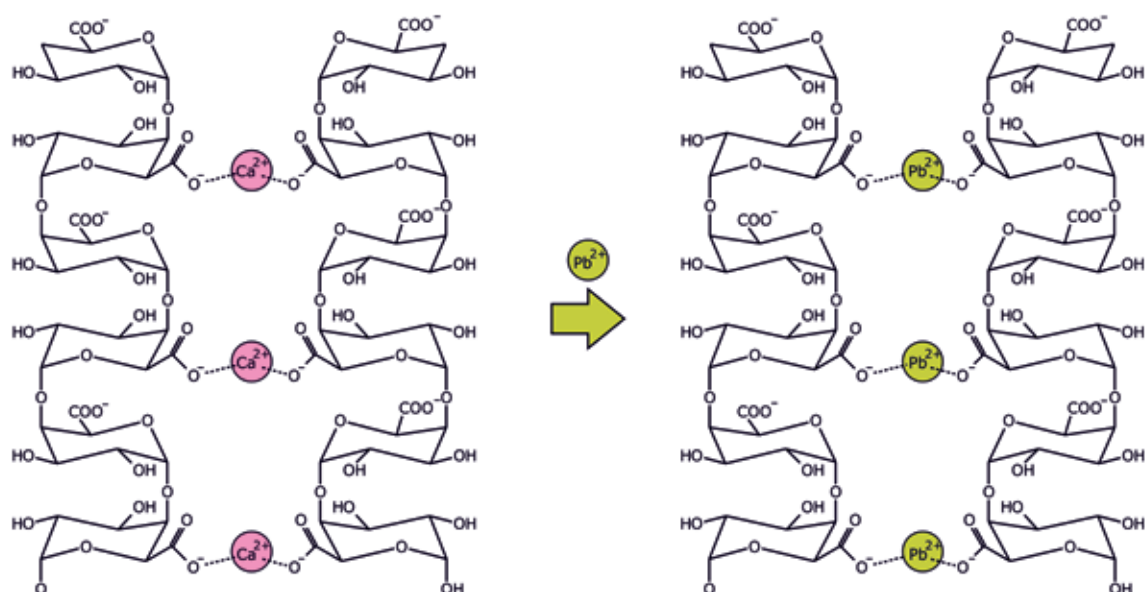
9.2.1. Βασικοί εκπρόσωποι της στρατηγικής της αποφυγής είναι τα μεταλλόφυτα

Η παρουσία βαρέων μετάλλων στο συμπλάστη και ιδιαίτερα στο κυτταρόπλασμα και τα οργανίδια δεν είναι συμβατή με την ομαλή πορεία του μεταβολισμού και για το λόγο αυτό κανένα φυτικό είδος δεν έχει αναπτύξει τη στρατηγική της ανθεκτικότητας. Ωστόσο τα πολυάριθμα φυτικά είδη τα οποία μπορούν να αναπτυχθούν σε εδάφη με αυξημένες συγκεντρώσεις βαρέων μετάλλων (**μεταλλόφυτα**) επιλέγουν τη στρατηγική της αποφυγής, τη μόνη στρατηγική που δίδει τη δυνατότητα επιβίωσης και ανάπτυξης στις δυσμενείς αυτές συνθήκες. Τα φυτά αυτά διαθέτουν

κατάλληλους αμυντικούς μηχανισμούς μέσω των οποίων αποκλείουν την είσοδο των βαρέων μετάλλων στα κύτταρα ή τα εξουδετερώνουν στο χυμοτόπιο. Επομένως τα κύτταρα των φυτών αυτών δεν έχουν την εμπειρία υψηλών συγκεντρώσεων βαρέων μετάλλων στον συμπλάστη και παρουσιάζονται το ίδιο ευάλωτα με εκείνα των ευαίσθητων φυτών. Ο αποκλεισμός των τοξικών μετάλλων από τον πρωτοπλάστη των ευαίσθητων κυττάρων πραγματοποιείται με σειρά εναλλακτικών μηχανισμών (**εικόνα 9.1**).



Εικόνα 9.1. Πιθανοί μηχανισμοί αποφυγής σε βαρέα μέταλλα. **A.** Καθήλωση των μεταλλικών ιόντων (M) στο κυτταρικό τοίχωμα, κυρίως σε μόρια πηκτινών. **B.** Είσοδος και δέσμευση των μεταλλικών ιόντων υπό μορφή χηλικών συμπλόκων στο κυτταρόπλασμα, μεταφορά του συμπλόκου στο χυμοτόπιο και εκ νέου σχηματισμός συμπλόκου με οργανικά οξέα (Φ: φυτοχελαιτίνη, κεφαλή βέλους: οργανικό οξύ). **Γ.** Απέκκριση οργανικών οξέων και δημιουργία χηλικών συμπλόκων με τα μεταλλικά ιόντα στη ριζόσφαιρα. **Δ.** Σύνδεση με πεπτίδια (Π). **Ε.** Ενεργός μεταφορά στον αποπλάστη μέσω μεταφορέων. Τα μεγέθη δεν ανταποκρίνονται στην πραγματικότητα.



Εικόνα 9.2. Καθήλωση μολύβδου στα κυτταρικά τοιχώματα. Ο μολύβδος αντικαθιστά το ασβέστιο το οποίο συνδέει καρβοξυλικές ομάδες του πηκτινικού κλάσματος. Krzeslowska 2011

A. Τα τοξικά μεταλλικά ιόντα είτε δεσμεύονται και εξουδετερώνονται στο περιβάλλον της ριζοσφαιρας από χηλικές ενώσεις (κυρίως οργανικά οξέα, όπως μηλικό) οι οποίες απεκκρίνονται από τα κύτταρα της ρίζας (**εικόνα 9.1.Γ**), είτε αποκλείονται στο εξωτερικό περιβάλλον λόγω της υψηλής εκλεκτικότητας που παρουσιάζουν οι μεμβράνες των κυττάρων της ρίζας (**εικόνα 9.1.Ε**). Σε ορισμένα είδη υπάρχει η δυνατότητα καθήλωσης των μεταλλικών ιόντων στα κυτταρικά τοιχώματα των κυττάρων της ρίζας (κυρίως στις καρβοξυλικές ομάδες των συστατικών της πηκτίνης), πριν αυτά εισέλθουν στο ευαίσθητο κυτταρόπλασμα (**εικόνες 9.1.Α και 9.2, πίνακας 9.2**). Μάλιστα παρουσία βαρέων μετάλλων το πηκτινικό κλάσμα των κυτταρικών τοιχωμάτων αλλάζει ιδιότητες με αποτέλεσμα να αυξάνεται η ικανότητα δέσμευσης. Τα βαρέα μέταλλα εγκλωβίζονται στα πηκτινικά πολυμερή αντικαθιστώντας τα ιόντα ασβεστίου (**εικόνα 9.2**).

B. Σε περίπτωση που τα βαρέα μέταλλα εισέλθουν στα κύτταρα της ρίζας ενεργοποιούνται μηχανισμοί αποτοξίνωσης προκειμένου τα μέταλλα να καθηλωθούν στη ρίζα και να μη μεταφερθούν προς το υπέργειο τμήμα και ειδικότερα στα φωτοσυνθετικά κύτταρα. Ορισμένα φυτά δεσμεύουν τα βαρέα μέταλλα με τη μορφή χηλικών συμπλόκων με οργανικά μόρια χαμηλού μοριακού βάρους όπως οργανικά οξέα (μηλικό, οξικό ή κιτρικό οξύ), αμινοξέα τα οποία περιέχουν θείο (κυστεΐνη ή μεθειονίνη) ή φαινολικές ενώσεις. Τα μόρια αυτά συνήθως εντοπίζονται στο χυμοτόπιο, όπου και συσσωρεύονται (**εικόνα 9.1.Β**). Σε ορισμένα είδη η δέσμευση των βαρέων μετάλλων με τη μορφή χηλικών συμπλόκων γίνεται από πεπτιδία πλούσια σε κυστεΐνη (**εικόνα 9.1.Δ**). Τα πεπτιδία αυτά συγκροτούν δύο ομάδες, την ομάδα των υψηλού M.B. μεταλλοθειονεινών και την ομάδα των χαμηλού M.B. φυτοχελαινών. Οι **μεταλλοθειονεινες** είναι πολυπεπτιδία που απαρτίζονται από 60



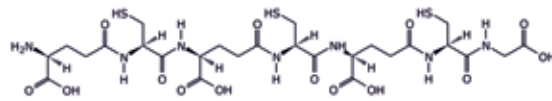
Μεταλλοθειονεινες: Πολυπεπτιδία που απαρτίζονται από 60 περίπου αμινοξέα και των οποίων τα αμινο και καρβοξυ-άκρα είναι πλούσια σε κυστεΐνη. Συνήθως δύο μόρια κυστεΐνης βρίσκονται σε διπλανές θέσεις ή μεταξύ τους παρεμβάλλεται ένα άλλο αμινοξύ, σύμφωνα με τα πρότυπα -cys-amino acid-cys- ή -cys-cys-. Σχηματίζουν σύμπλοκα με βαρέα μέταλλα μέσω των σουλφυδρυλομάδων της κυστεΐνης.

Φυτοχελαινές: Ασυνήθιστα πεπτιδία πλούσια σε θείο τα οποία παρουσιάζουν τον γενικό τύπο $(\gamma\text{-γλουταμινικό-κυστεΐνη})_n\text{-γλυκίνη}$, όπου $n = 2-8$. Σχηματίζουν σύμπλοκα με βαρέα μέταλλα. Προέρχονται από τη γλουταθειόνη.

Υπερσυσσωρευτές μετάλλων: Φυτικά είδη που προσλαμβάνουν τα τοξικά μέταλλα από το περιβάλλον και έχουν την ικανότητα να τα συσσωρεύουν στους ιστούς τους (και του υπέργειου τμήματος) σε εξαιρετικά υψηλές συγκεντρώσεις οι οποίες προκαλούν τον κυτταρικό θάνατο στα ευαίσθητα είδη.

περίπου αμινοξέα και των οποίων τα αμινο και καρβοξυ-άκρα είναι πλούσια σε κυστεΐνη. Συνήθως δύο μόρια κυστεΐνης βρίσκονται σε διπλανές θέσεις ή μεταξύ τους παρεμβάλλεται ένα άλλο αμινοξύ, σύμφωνα με τα πρότυπα -cys-amino acid-cys- ή -cys-cys-. Η κατανομή αυτή στην πολυπεπτιδική αλυσίδα υποδηλώνει το σχηματισμό συμπλόκων των μετάλλων με τις σουλφυδρυλομάδες της κυστεΐνης. Οι **φυτοχελατίνες** είναι ασυνήθιστα πεπτιδία πλούσια σε θείο τα οποία παρουσιάζουν τον γενικό τύπο (γ-γλουταμινικό-κυστεΐνη)_n-γλυκίνη, όπου n = 2-8 (**εικόνα 9.3**). Η δομή του πεπτιδίου είναι ασυνήθιστη για πρωτεΐνες, επειδή ο δεσμός μεταξύ γλουταμινικού και κυστεΐνης σχηματίζεται στην πλευρική καρβοξυλική ομάδα (γ) του γλουταμινικού, και όχι στην α όπως στην περίπτωση των πρωτεϊνών. Λόγω της δομής αυτής οι φυτοχελατίνες, φαίνεται ότι δεν συντίθεται στα ριβοσώματα μέσω της μετάφρασης ενός ορισμένου γονιδίου, αλλά αποτελούν τα προϊόντα μιας συγκεκριμένης βιοσυνθετικής οδού. Υπάρχουν πλέον ενδείξεις ότι το πρόδρομο μόριο των ουσιών αυτών είναι η γλουταθειόνη (GSH, γ-γλουταμινικό-κυστεΐνη-γλυκίνη), ο πλέον διαδεδομένος φορέας σουλφυδρυλομάδων στους φυτικούς ιστούς. Η γλουταθειόνη λαμβάνει μέρος σε μια σειρά μεταβολικές διαδικασίες, μέσω της αναγωγής/οξειδωσης του θείου (-SH, ανηγμένη μορφή, -S-S-, οξειδωμένη μορφή) παίζοντας επίσης ρόλους αποθήκευσης θείου και αποτοξίνωσης ελεύθερων ριζών οξυγόνου. Η συνθετάση της φυτοχελατίνης (υπεύθυνο γονίδιο *Cad1*) δραστηριοποιείται από ορισμένα βαρέα μέταλλα, κατά συνέπεια σημαντικές ποσότητες φυτοχελατινών στους φυτικούς ιστούς ανιχνεύονται μόνο παρουσία τοξικών επιπέδων βαρέων μετάλλων ή

μεταλλοειδών. Παρόλο ότι ο μηχανισμός αποτοξίνωσης μέσω των ουσιών αυτών δεν είναι πλήρως γνωστός, φαίνεται ότι δεσμεύουν τα μέταλλα στο κυτταρόπλασμα και στη συνέχεια τα μεταφέρουν στο χυμοτόπιο, όπου λόγω του όξινου pH τα απελευθερώνουν, επιτρέποντας στο πεπτιδίο να επιστρέψει εκ νέου στο κυτταρόπλασμα (**εικόνα 9.1.B**). Τα ελεύθερα μεταλλικά ιόντα στο χυμοτόπιο δεσμεύονται ταχέως από τα υπάρχοντα οργανικά οξέα.



Εικόνα 9.3. Η δομή της (γ-γλουταμυλκυστεΐνυλ)3-γλυκίνης, μιας φυτοχελατίνης.

Πίνακας 9.2. Κατανομή του ψευδαργύρου σε όργανα, και εντός των κυττάρων σε ορισμένα μεταλλόφυτα τα οποία αναπτύχτηκαν σε έδαφος με υψηλές συγκεντρώσεις του μετάλλου. Larcher 1995

φυτικό όργανο	ενδοκυτταρική κατανομή (%)		
	χυμοτόπιο, κυτταρόπλασμα	κυτταρικά οργανίδια	κυτταρικό τοίχωμα
<i>Cardaminopsis halleri</i>			
φύλλα	82	6	12
ρίζες	38	5	57
<i>Silene vulgaris</i>			
φύλλα	64	10	26
ρίζες	18	10	72
<i>Minuartia verna</i>			
φύλλα	46	8	46
ρίζες	20	8	72

9.2.2. Ορισμένα μεταλλόφυτα μπορούν και συσσωρεύουν βαρέα μέταλλα σε εξαιρετικά υψηλές συγκεντρώσεις

Συνοψίζοντας, τα περισσότερα μεταλλόφυτα, μέσω της στρατηγικής της αποφυγής είναι κατάλληλα προσαρμοσμένα ώστε να αποκλείουν τα βαρέα μέταλλα είτε στο εξωτερικό περιβάλλον, είτε στη ρίζα. Στην περίπτωση εισόδου των βαρέων μετάλλων στη ρίζα, κοινό χαρακτηριστικό αποτελεί η προσπάθεια αποκλεισμού των μετάλλων εκτός του πρωτοπλάστη καθώς επίσης να μη μεταφερθούν στο υπέργειο τμήμα του φυτού. Ωστόσο υπάρχουν και παραδείγματα ακραίας προσαρμογής. Ορισμένα φυτικά είδη προσλαμβάνουν τα τοξικά μέταλλα από το περιβάλλον και έχουν την ικανότητα να τα συσσωρεύουν στους ιστούς τους (και του υπέργειου τμήματος) σε εξαιρετικά υψηλές συγκεντρώσεις, οι οποίες προκαλούν τον κυτταρικό θάνατο στα ευαίσθητα είδη. Η ικανότητα αυτή καθορίζεται γενετικά, ωστόσο μπορεί να διαφοροποιηθεί μέσω εγκλιματισμού. Τα φυτά αυτά χαρακτηρίζονται ως **υπερσυσσωρευτές μετάλλων**, με χαρακτηριστικούς εκπροσώπους είδη του γένους *Astragalus*, *Silene*, *Agrostis* και των γενών *Minuartia* (**πίνακας 9.1**).

Μέχρι στιγμής έχουν χαρακτηριστεί ως υπερσυσσωρευτές περίπου 450 είδη αγγειοσπέρμων που ανήκουν σε οικογένειες γενετικά απομακρυσμένες μεταξύ τους. Πολλά είδη χαρακτηρίζονται από την ύπαρξη οικοτύπων με διαφορετική ικανότητα συσσώρευσης ενός τοξικού μετάλλου. Οι περισσότεροι υπερσυσσωρευτές είναι ενδημικά είδη μεταλλοφόρων εδαφών και κυρίως σερπεντινικών. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί το *Sebertia acuminata*. Το δένδρο αυτό ενδημεί στα σερπεντινικά εδάφη της Νέας Καλυδωνίας και συσσωρεύει νικέλιο στο γαλακτώδη χυμό (**βλ. ενότητα 13.4.5**) των γαλακτοφόρων σωλήνων του σε ποσοστό που μπορεί να φθάσει και το 26% του Ξ.Β του χυμού. Ορισμένοι υπερσυσσωρευτές έχουν την ικανότητα να συσσωρεύουν ιόντα βαρέων μετάλλων σε συγκεντρώσεις που μπορεί να φθάνουν ακόμη και το 10% του ξηρού τους βάρους (**πίνακας 9.1**). Τα φυτά υπερσυσσωρευτές διαθέτουν τρία σημαντικά φυσιολογικά χαρακτηριστικά που τα διαφοροποιούν από τα ευαίσθητα φυτά και τα υπόλοιπα μεταλλόφυτα: **1.** Ισχυρή ικανότητα πρόσληψης των βαρέων μετάλλων, **2.** Ταχεία μεταφορά των ιόντων των μετάλλων από τη ρίζα προς το βλαστό και **3.** Ισχυρή ικανότητα απο-

τοξίνωσης και αδρανοποίησης των μετάλλων στα φύλλα (**εικόνα 9.4**, **βλ. επίσης εισαγωγική εικόνα κεφαλαίου**). Τα φυσιολογικά αυτά χαρακτηριστικά φαίνεται ότι δεν οφείλονται σε γονίδια που εκφράζονται αποκλειστικά στα είδη αυτά, αλλά μάλλον σε υπερέκφραση γονιδίων που απαντώνται και σε ευαίσθητα φυτικά είδη, και κυρίως γονιδίων που κωδικοποιούν διαμεμβρανικούς μεταφορείς, μέλη των οικογενειών πρωτεϊνών ZIP, HMA, MATE, YSL και MTP (**βλ. παρακάτω**).

Οι γνώσεις μας για τους μοριακούς και φυσιολογικούς μηχανισμούς που ευθύνονται για την υπερσυσσώρευση εμπλουτίστηκαν τα τελευταία χρόνια χρησιμοποιώντας ως πειραματόφυτα συγγενικά είδη φυτών που διαθέτουν ή όχι τα χαρακτηριστικά υπερσυσσωρευτική, και ιδιαίτερα των συγγενικών ειδών *Arabidopsis halleri* (υπερσυσσωρευτής) και του γνωστού είδους *Arabidopsis thaliana* (ευαίσθητο). Το γονιδίωμα των δύο ειδών παρουσιάζει ταύτιση σε κωδικοποιούμενες περιοχές κατά 94%. Όσον αφορά στα τρία σημαντικά χαρακτηριστικά των υπερσυσσωρευτών που προαναφέρθηκαν, τα δεδομένα δείχνουν ότι:

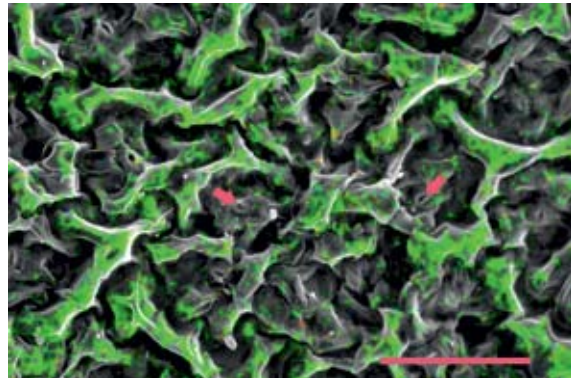
A. Η ισχυρή ικανότητα πρόσληψης των βαρέων μετάλλων αποδίδεται στην υπερέκφραση ορισμένων γονιδίων ZIP που κωδικοποιούν μεταφορείς κατιόντων που εντοπίζονται στην πλασματική μεμβράνη.

B. Η ταχεία μεταφορά των ιόντων των μετάλλων από τη ρίζα προς το βλαστό στους υπερσυσσωρευτές οφείλεται στην υπερέκφραση γονιδίων που κωδικοποιούν μεταφορείς οι οποίοι ευθύνονται για την αυξημένη φόρτωση των αγγείων του ξύλου. Στην περίπτωση που η φόρτωση πραγματοποιείται με τη μορφή ιόντων, σημαντικό ρόλο παίζουν οι **πρωτεΐνες HMAs** (Heavy Metal transporting ATPases). Η HMA4 ανήκει στην υποομάδα μεταφορέων Zn/Co/Cd/Pb και εντοπίζεται στην πλασματική μεμβράνη των κυττάρων του ξυλώδους παρεγχύματος. Ο μεταφορέας αυτός ευθύνεται για την εκροή Cd και Zn από τα κύτταρα της ρίζας στα αγγεία του ξύλου και είναι αναγκαίος παράγοντας για την υπερσυσσώρευση των δύο αυτών μετάλλων στο βλαστό. Στην περίπτωση που η φόρτωση των αγγείων πραγματοποιείται με τη μορφή συμπλόκων, σημαντικό ρόλο στη μετα-

φορά βαρέων μετάλλων στους υπερσυσσωρευτές παίζει η **οικογένεια πρωτεϊνών MATE** (Multidrug And Toxin Efflux). Πρόκειται για μεταφορείς οργανικών μορίων χαμηλού M.B., επομένως θεωρείται πιθανό ότι οι πρωτεΐνες αυτές ευθύνονται για τη μεταφορά συμπλόκων μεταξύ οργανικών μορίων, π.χ. αμινοξέων, και βαρέων μετάλλων.

Γ. Η ισχυρή ικανότητα αποτοξίνωσης και αδρανοποίησης των μετάλλων στα φύλλα των υπερσυσσωρευτών αποτελεί κρίσιμο παράγοντα, δεδομένου ότι η λειτουργία της φωτοσύνθεσης που καθορίζει την επιβίωση του φυτού είναι εξαιρετικά ευαίσθητη στην παρουσία βαρέων μετάλλων. Η αδρανοποίηση των βαρέων μετάλλων παρατηρείται σε επιφανειακές συνήθως δομές, όπως η επιδερμίδα, η εφυμενίδα και οι τρίχες (**εικόνα 9.4**). Η συγκέντρωση των βαρέων μετάλλων κρατείται σε χαμηλά επίπεδα σε ευαίσθητα κύτταρα στόχους, όπως τα κύτταρα του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος, τα καταφρακτικά και παρακαταφρακτικά κύτταρα. Η αδρανοποίηση των βαρέων μετάλλων στις δομές που προαναφέρθηκαν πραγματοποιείται με τη συμπλοκοποίησή τους και τη μεταφορά τους σε χυμοτόπια ή στα κυτταρικά τοιχώματα. Παρατηρείται υπερέκφραση γονιδίων που κωδικοποιούν πρωτεΐνες που ευθύνονται για τη μεταφορά των μετάλλων δια μέσου της πλασματικής μεμβράνης ή του τονοπλάστη. Πρόκειται για την **οικογένεια πρωτεϊνών MTP** (Metal Transporter Protein) που μεταφέρουν δισθενή κατιόντα από το κυτταρόπλασμα προς το χυμοτόπιο, καθώς και άλλους μεταφορείς, όπως ο HMA3 (μεταφορέας που εντοπίζεται στον τονοπλάστη). Στο σημείο αυτό θα πρέπει να τονιστεί ότι η αδρανοποίηση των βαρέων μετάλλων στους υπερσυσσωρευτές πραγματοποιείται μέσω των ίδιων μηχανισμών που λειτουργούν και σε άλλα μεταλλόφυτα ή ακόμη και σε ευαίσθητα φυτά. Ωστόσο παρατηρούνται ορισμένες διαφορές. Η συμπλοκοποίηση των βαρέων μετάλλων πραγματοποιείται κυρίως μέσω οργανικών οξέων χαμηλού M.B., όπως το οξικό και το κιτρικό και όχι μέσω πεπτιδίων, πιθανόν επειδή ο τελευταίος μηχανισμός έχει υψηλότερο ενεργειακό κόστος. Οι περισσότεροι υπερ-

συσσωρευτές συνθέτουν τέτοιου είδους πεπτιδία σε χαμηλότερες συγκεντρώσεις σε σύγκριση με φυτά ευαίσθητα σε βαρέα μέταλλα. Οι συγκεντρώσεις επίσης στις οποίες συσσωρεύονται τα πεπτιδία δεν φαίνεται να επαρκούν για την πλήρη αποτοξίνωση. Υπάρχουν ενδείξεις ότι τα πεπτιδία λειτουργούν ως βραχυπρόθεσμοι μηχανισμοί αποθήκευσης ή/και μεταφοράς των συμπλοκοποιημένων μετάλλων. Σημαντικό ρόλο στην υπερσυσσώρευση φαίνεται ότι διαδραματίζουν ορισμένα αμινοξέα που μπορούν να σχηματίσουν σύμπλοκα με δισθενή κατιόντα, όπως η ιστιδίνη και η νικοτιναμίνη. Η ελεύθερη ιστιδίνη θεωρείται ο αποτελεσματικός δεσμευτής που εμπλέκεται στην υπερσυσσώρευση νικελίου. Ένα άλλο χαρακτηριστικό των υπερσυσσωρευτών αποτελεί η υπερέκφραση γονιδίων που σχετίζονται με την αντιοξειδωτική προστασία.



Εικόνα 9.4. Μικροφωτογραφία σε Ηλεκτρονικό Μικροσκόπιο Σάρωσης με δυνατότητα μικροανάλυσης. Παρουσιάζεται ένα τμήμα της επιδερμίδας του φύλλου του υπερσυσσωρευτή *Thlaspi pindicum*. Οι περιοχές του φύλλου στις οποίες εντοπίζεται νικέλιο εμφανίζονται με πράσινο χρώμα (ψευδοχρωματισμός). Είναι χαρακτηριστικό ότι το νικέλιο συσσωρεύεται στα επιδερμικά, αλλά όχι στα καταφρακτικά κύτταρα (κόκκινα βέλη). Η φωτογραφία χορηγήθηκε από τον Καθηγητή του Πανεπιστημίου Πατρών Γ. Ψαρά

Πρωτεΐνες HMAs (Heavy Metal Transporting ATPases): Μεταφορείς ιόντων, στα οποία συμπεριλαμβάνονται και ιόντα βαρέων μετάλλων, οι οποίοι ευθύνονται για τη φόρτωση των ιόντων στα αγγεία του ξύλου. Εντοπίζονται στην πλασματική μεμβράνη των κυττάρων του ξυλώδους παρεγχύματος.

Πρωτεΐνες MATE (Multidrug And Toxin Efflux): Μεταφορείς οργανικών μορίων χαμηλού M.B. στα οποία περιλαμβάνονται και σύμπλοκα οργανικών μορίων και βαρέων μετάλλων.

Πρωτεΐνες MTP (Metal Transporter Protein): Μεταφορείς δισθενών κατιόντων από το κυτταρόπλασμα προς το χυμοτόπιο.



9.3. Η υπερσυσσώρευση βαρέων μετάλλων ενδεχομένως ενισχύει την άμυνα έναντι φυτοφάγων και παθογόνων

Το φαινόμενο της υπερσυσσώρευσης βαρέων μετάλλων έχει απασχολήσει εδώ και δεκαετίες την επιστημονική κοινότητα και έχουν διατυπωθεί πολλές υποθέσεις για την ερμηνεία του. Εξ αυτών η «υπόθεση της άμυνας» φαίνεται να διαθέτει και τα περισσότερα επιχειρήματα. Σύμφωνα με την υπόθεση αυτή η συσσώρευση βαρέων μετάλλων προσφέρει πρόσθετη προστασία έναντι φυτοφάγων εχθρών και παθογόνων μικροοργανισμών. Η υπόθεση αυτή υποστηρίζεται και από πειραματικά δεδομένα, παρά το γεγονός ότι παραμένουν πολλά ερωτηματικά. Π.χ. ορισμένα φυτοφάγα όχι μόνο καταναλώνουν ιστούς φυτικών ειδών που υπερσυσσωρεύουν βαρέα μέταλλα, αλλά χρησιμοποιούν την τοξικότητα ως όπλο έναντι των θηρευτών τους. Εξάλλου η αποτελεσματικότητα της άμυνας λόγω της τοξικότητας των βαρέων μετάλλων που συσσωρεύονται στους φυτικούς ιστούς είναι προθύστερη, αφού η δηλητηρίαση

του φυτοφάγου επέρχεται μετά από την κατανάλωση των ιστών. Σύμφωνα με την περισσότερο πρόσφατη «υπόθεση του συνδυασμού», η παρουσία υψηλών συγκεντρώσεων βαρέων μετάλλων, σε συνδυασμό με την παρουσία ορισμένων δευτερογενών μεταβολιτών (βλ. ενότητα 12.2) ενισχύει την τοξικότητα ή/και απωθητικότητα των φυτικών ιστών. Ας σημειωθεί ότι η παρουσία βαρέων μετάλλων στο έδαφος συνήθως τροποποιεί την ποιοτική και ποσοτική σύσταση των φυτικών ιστών σε δευτερογενείς μεταβολίτες. Η υπερσυσσώρευση βαρέων μετάλλων προσδίδει επίσης ανταγωνιστικό πλεονέκτημα σε διαταραγμένα οικοσυστήματα. Ενώ σε φυσιολογικές συνθήκες σε μη διαταραγμένα οικοσυστήματα οι υπερσυσσωρευτές εμφανίζονται να μειονεκτούν λόγω των χαμηλών ρυθμών ανάπτυξης, η κατάσταση αντιστρέφεται σε συνθήκες υψηλής συγκέντρωσης βαρέων μετάλλων στο έδαφος.

10

ΞΕΝΟΒΙΟΤΙΚΑ ΚΑΙ ΡΥΠΟΙ

1



Τυπικά συμπτώματα τοξικότητας τροποσφαιρικού όζοντος σε φύλλα φασολιού (*Phaseolus vulgaris* L., βιότυπος S156) μετά από ένα μήνα ανάπτυξής του σε συνθήκες υπαίθρου.

Κ. Σαϊτάνης. USDA, Raleigh, N. Carolina, 2010.

10.1. Οι αέριοι ρύποι αποτελούν τα προϊόντα ανθρωπογενών δραστηριοτήτων, αλλά και διεργασιών που συμβαίνουν δευτερογενώς στην ατμόσφαιρα

Ως ρύποι μπορούν να χαρακτηριστούν ουσίες οι οποίες μπορεί να περιέχονται στην ατμόσφαιρα, στο νερό ή στο έδαφος και έχουν δυσμενή επίδραση στους οργανισμούς. Η παρουσία ορισμένων τουλάχιστον ρύπων στη βιόσφαιρα ήταν ανέκαθεν συνδεδεμένη με γεωφυσικά συμβάντα του πλανήτη (π.χ. εκρήξεις ηφαιστειών), χωρίς να αποτελούν σοβαρή πηγή κινδύνου για τους οργανισμούς σε πλανητικό επίπεδο. Ωστόσο οι ανθρωπογενείς δραστηριότητες, κυρίως των τελευταίων δεκαετιών, σε συνδυασμό με την πληθυσμιακή έκρηξη, ανέδειξαν τους ρύπους ως ένα σοβαρό παράγοντα καταπόνησης των φυτικών οργανισμών. Η παρουσία ορισμένων ουσιών, όπως π.χ. των **πτητικών οργανικών μορίων** (κυρίως υδρογονανθράκων) (VOCs) στο περιβάλλον ήταν και παραμένει συνεχής και σχετίζεται με τη δραστηριότητα της χλωρίδας και πανίδας του πλανήτη. Τα φυτά π.χ. εκλύουν σημαντικές ποσότητες αιθυλενίου, αλκοολών, ισοπρενίου (βλ. **επίσης ενότητα 4.8.3**), τερπενίων και άλλων πτητικών οργανικών ουσιών στην ατμόσφαιρα, συνήθως σε συγκεντρώσεις οι οποίες δεν παρουσιάζουν δυσμενείς επιδράσεις στους οργανισμούς. Μάλιστα πολλές εξ αυτών λαμβάνουν μέρος σε αλληλεπιδράσεις των φυτών με άλλους οργανισμούς (βλ. **ενότητα 12.3.2**). Τα τελευταία χρόνια ωστόσο, λόγω των έντονων ανθρωπογενών δραστηριοτήτων, η ατμόσφαιρα εμπλουτίζεται συνεχώς με σημαντικές ποσότητες VOCs και σε συγκεντρώσεις οι οποίες πλέον επηρεάζουν σημαντικά τη δραστηριότητα ή ακόμη και την επιβίωση των οργανισμών.

Εκτός αυτών η απειλή της αέριας ρύπανσης γίνεται σοβαρότερη, επειδή πολλοί από τους ρύποι χαρακτηρίζονται ως **ξеноβιοτικά συστατικά**, δηλ ουσίες άγνωστες στη βιόσφαιρα με τις οποίες οι φυτικοί οργανισμοί δεν έχουν εξοικειωθεί, επομένως πολλοί εξ αυτών δεν έχουν εφοδιαστεί με κατάλληλους μηχανισμούς αποτοξίνωσης στη διάρκεια της εξέλιξης. Η ρύπανση του περιβάλλοντος από ανθρωπογενείς δραστηριότητες έχει αναδειχθεί πλέον σε υποθήκη για το μέλλον του πλανήτη με ορατά πλέον τα σημάδια της σε δάση και καλλιέργειες.

Σε ορισμένες περιπτώσεις η επίδραση ενός ρύπου σε φυτικούς οργανισμούς δεν εξαρτάται μόνο από τη συγκέντρωσή του, αλλά και από τη χρονική περίοδο που εφαρμόστηκε, δηλ. από τη **δόση** (συγκέντρωση × χρόνος). Η **οριακή ή κατωφλική συγκέντρωση** αφορά στο όριο, κάτω από το οποίο δεν εμφανίζονται επιζήμιες επιδράσεις ενός ρύπου στα φυτά, ακόμη και αν επιδρά για παρατεταμένη χρονική περίοδο. Σε υψηλές συγκεντρώσεις, ακόμη και σύντομη έκθεση επιφέρει ζημιές. Σημαντικό ρόλο παίζει και η περίοδος κατά την οποία εμφανίζονται υψηλές συγκεντρώσεις. Κατά κανόνα τα μέγιστα των συγκεντρώσεων των αέριων ρύπων εμφανίζονται πριν από το μεσημέρι, περίοδο κατά την οποία τα στόματα είναι πλήρως ανοικτά και η αντίσταση διάχυσης η ελάχιστη δυνατή, ως εκ τούτου η επίδρασή τους είναι περισσότερο επιζήμια από ότι εάν εμφανίζονταν στη διάρκεια της νύκτας. Ωστόσο η περίοδος της νύκτας παίζει σημαντικό ρόλο στην επιδιόρθωση των ζημιών και την επανάκτηση των λειτουργιών.

Πτητικά οργανικά μόρια (VOCs): Οργανικά μόρια τα οποία εκλύονται στην ατμόσφαιρα ως αποτέλεσμα ανθρωπογενών δραστηριοτήτων, αλλά και από φυτικούς (κυρίως) οργανισμούς. Η έκλυσή τους από τα φυτά σχετίζεται με την ανθεκτικότητα έναντι της έλλειψης νερού, με την επικονίαση και τις αλληλεπιδράσεις φυτών-φυτών και φυτών με άλλους οργανισμούς.

Ρύποι: Ουσίες οι οποίες μπορεί να περιέχονται στην ατμόσφαιρα, στο νερό ή στο έδαφος και έχουν δυσμενή επίδραση στους οργανισμούς

Ξενοβιοτικά συστατικά: Ουσίες που παράγονται από ανθρωπογενείς δραστηριότητες και με τις οποίες οι φυτικοί και ζωικοί οργανισμοί δεν έχουν εξοικειωθεί διότι είναι άγνωστες στη βιόσφαιρα

Δόση εφαρμογής ενός ρύπου: Η χρονική περίοδος κατά την οποία εφαρμόστηκε μια συγκεκριμένη συγκέντρωση ρύπου και εκφράζεται με το γινόμενο (συγκέντρωση × χρόνος).

Οριακή ή κατωφλική συγκέντρωση ρύπου: Η συγκέντρωση κάτω από την οποία δεν εμφανίζονται επιζήμιες επιδράσεις στα φυτά, ακόμη και αν ο ρύπος επιδρά για παρατεταμένη χρονική περίοδο.



Η αύξηση της συγκέντρωσης ορισμένων αέριων ρύπων (CO_2 , CO , SO_2 , NO_x , NO_2 , C_2H_4 , καθώς επίσης και μιας πληθώρας άλλων υδρογονανθράκων) στην ατμόσφαιρα οφείλεται κυρίως στην καύση των ορυκτών υδρογονανθράκων στις μηχανές εσωτερικής καύσης. Χημικές και κεραμικές βιομηχανίες, χυτήρια και άλλες βιομηχανικές μονάδες εκπέμπουν στην ατμόσφαιρα SO_2 , NO_2 , H_2S και HF . Η κατασκευή υψηλών καμινάδων περιορίζει τη ρύπανση της ατμόσφαιρας σε τοπική κλίμακα, ωστόσο οι εκπεμπόμενοι ρύποι διαχέονται και διασκορπίζονται στην ατμόσφαιρα, μεταφερόμενοι σε μεγάλες αποστάσεις και στις περισσότερες περιπτώσεις επιστρέφουν στην επιφάνεια του εδάφους.

Η μίξη αέριων ρύπων στην ατμόσφαιρα κάτω από ορισμένες συνθήκες προκαλεί την παραγωγή δευτερογενών ρύπων οι οποίοι μπορεί να είναι εξαιρετικά τοξικοί. Το φωτοχημικό νέφος είναι το προϊόν των χημικών αντιδράσεων μεταξύ ρύπων, παρουσία υψηλών εντάσεων φωτεινής ακτινοβολίας (κυρίως UV) και οξυγόνου. Στις αντιδράσεις αυτές εμπλέκονται VOCs είτε βιογενούς, είτε ανθρωπογενούς προέλευσης και οξειδία του αζώτου, προϊόντα βιομηχανικής ή αστικής δραστηριότητας. Οι αντιδράσεις αυτές είναι εξαιρετικά σύνθετες και παράγουν ενδιάμεσα και τελικά προϊόντα εκ των οποίων το όζον και το περοξυακετυλονιτρικό (PAN), θεωρούνται εξαιρετικά τοξικά για τους φυτικούς οργανισμούς, αλλά και άλλες μορφές ζωής. Το παραγόμενο O_3 μπορεί με τη σειρά του να αντιδράσει με πτηνικές ενώσεις φυτικής κυρίως προέλευσης (τερπένια) και να παραχθεί το επίσης τοξικό υπεροξείδιο του υδρογόνου.

Οι επιπτώσεις της ατμοσφαιρικής ρύπανσης στους φυτικούς οργανισμούς εξαρτώνται από ένα πλήθος παραγόντων, μεταξύ των οποίων περιλαμβάνονται το είδος του φυτού, οι δόσεις των επί μέρους ρύπων, η ταχύτητα και η διεύθυνση των ανέμων, οι βροχοπτώσεις, η ηλιοφάνεια, η ατμοσφαιρική υγρασία και η μορφολογία της επί μέρους περιοχής. Το λεκανοπέδιο της Αττικής π.χ. είναι επιρρεπές στη συσσώρευση αέριων ρύπων και στη δημιουργία φωτοχημικού νέφους, λόγω του ιδιαίτερου ανάγλυφου του εδάφους και των ιδιαίτερων μετεωρολογικών συνθηκών που μπορεί να διαμορφωθούν. Αντιπροσωπευτικές συγκεντρώσεις, χρόνοι παραμονής στην ατμόσφαιρα και τα ανώτερα επιτρεπτά επίπεδα ορισμένων ρύπων αναφέρονται στον **πίνακα 10.1**.

Η παρουσία ρύπων στην ατμόσφαιρα προκαλεί μεταβολικές δυσλειτουργίες, τα συμπτώματα των οποίων κάνουν την εμφάνισή τους μόνον όταν τα επίπεδα των ρύπων ξεπεράσουν ορισμένα όρια. Π.χ. η φωτοσυνθετική λειτουργία εμφανίζει παρεμπόδιση σε συγκεντρώσεις NO_x της τάξης των 0,1 ppm, ενώ τα συμπτώματα έκθεσης στον ρύπου αυτόν κάνουν την εμφάνισή τους σε πολύ υψηλότερες συγκεντρώσεις, της τάξης των 5 ppm. Η παρουσία ρύπων στην ατμόσφαιρα έχει ως συνέπεια και τη μείωση της παραγωγής ορισμένων τουλάχιστον ευαίσθητων καλλιεργούμενων φυτών. Π.χ. Πτώση της παραγωγής χειμερινών σιτηρών έχει παρατηρηθεί παρουσία 0,01-0,02 ppm SO_2 . Μέσες ημερήσιες συγκεντρώσεις όζοντος 0,6 ppm επιφέρουν μείωση της παραγωγής της σόγιας του καλαμποκιού και των χειμερινών σιτηρών κατά 15% περίπου.

Πίνακας 10.1. Αντιπροσωπευτική συγκέντρωση, χρόνος παραμονής στην ατμόσφαιρα και μέγιστα επιτρεπτά όρια συγκέντρωσης σε σύντομα επεισόδια εκπομπής (30-60 min) ορισμένων ρύπων. Larcher 1995

είδος ρύπου	τυπική συγκέντρωση (ppm)		μέσος χρόνος παραμονής στην ατμόσφαιρα	μέγιστα επιτρεπτά όρια συγκέντρωσης (ppm)
	καθαρή ατμόσφαιρα	ρυπασμένη ατμόσφαιρα		
CO_2	360	400	2-6 έτη	
CO	0,1	40-70	2-6 μήνες	
SO_2	0,0002	0,2	1-10 ημέρες	0,15
H_2S	0,0002		0,5-2 ημέρες	
NH_3	0,01	0,1	2-14 ημέρες	
N_2O	0,25		4-10 έτη	
NO	<0,002	1-2	3-6 ημέρες	
NO_2	<0,004	0,2	5-10 ημέρες	0,1-0,3
O_3	0,02	0,5	ημέρες ή μήνες	0,15-0,30
CH_4	1,0-1,7	3	4-10 έτη	4,2
VOCs	<0,02	0,3	περίπου 2 ημέρες	
PAN		0,01-0,02		0,02

10.2. Οι αέριοι ρύποι εισέρχονται στα φύλλα ακολουθώντας την οδό διάχυσης που ακολουθεί και το CO₂

Οι αέριοι ρύποι όπως τα SO₂, NO_x και O₃ εισέρχονται στα φύλλα δια μέσου των στομάτων ακολουθώντας την ίδια οδό διάχυσης όπως και το CO₂. Όταν βρεθούν στο εσωτερικό του φύλλου τα αέρια αυτά διαλύονται στην υδατική φάση των αποπλασματικών χώρων παράγοντας το μεν SO₂ θειώδη και όξινα θειώδη ιόντα (SO₃²⁻, HSO₃⁻), τα δε NO_x νιτρώδη και νιτρικά ιόντα (NO₂⁻, NO₃⁻). Τα ιόντα αυτά, ακόμη και τα νιτρικά, είναι τοξικά για τα κύτταρα σε υψηλές συγκεντρώσεις. Τα νιτρώδη και τα νιτρικά ανιόντα μπορούν να αναχθούν

μέσω της αναγωγής των νιτρωδών και της αναγωγής των νιτρικών. Τα θειώδη και όξινα θειώδη μπορούν να μετατραπούν στη λιγότερο τοξική μορφή των θειικών ανιόντων. Επομένως τα SO₂ και NO_x σε χαμηλές συγκεντρώσεις μπορεί να τροφοδοτούν τα φυτά με τις απαραίτητες ποσότητες αζώτου και θείου. Αντίθετα, τη διάλυση του όζοντος στην υδατική φάση ακολουθεί η ταχεία διάσπασή του, με αποτέλεσμα να παράγονται ROS (O₂H^{·-}, O₂^{·-}, OH^{·-}, βλ. επίσης **πίνακα 8.1**).

10.2.1. Διοξείδιο του θείου

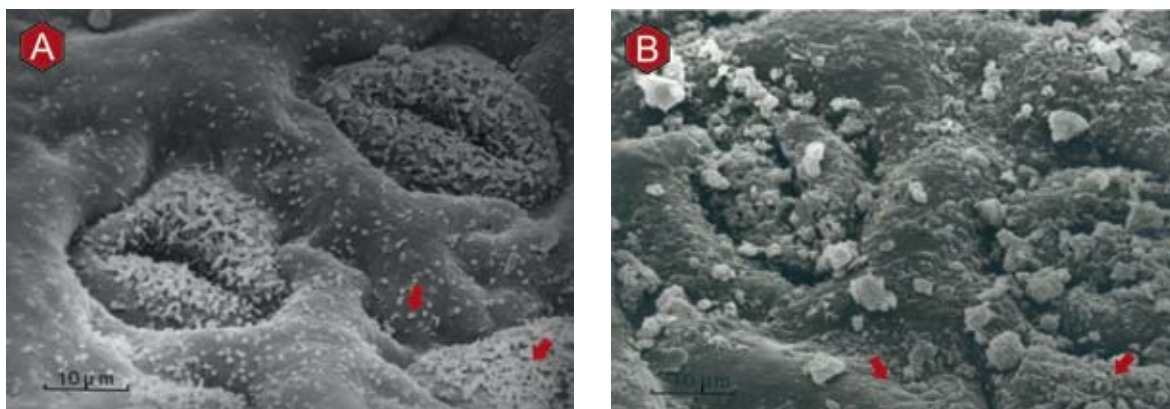
Οι χλωροπλάστες και η φωτοσυνθετική λειτουργία αποτελούν τα κύρια σημεία δράσης του ρύπου αυτού. Σε υψηλές συγκεντρώσεις SO₂ προκαλούνται ζημιές στις μεμβράνες και παρεμποδίζεται η δραστηριότητα της RubisCO και της καρβοξυλάσης του PEP. Σε ακραίες περιπτώσεις παρατηρείται ρήξη των μεμβρανών των χλωροπλάστων και αποδόμηση των φωτοσυνθετικών χρωστικών με αποτέλεσμα την εμφάνιση χαρα-

κτηριστικών συμπτωμάτων (αποχρωματισμός και νέκρωση των ακραίων περιοχών των φύλλων και των περιοχών μεταξύ των νευρώσεων). Σε ορισμένες περιπτώσεις η παρουσία αέριων ρύπων, κυρίως SO₂, προκαλεί κλείσιμο των στομάτων. Το γεγονός αυτό παρεμποδίζει περαιτέρω είσοδο των ρύπων στο μεσόφυλλο, αλλά ταυτόχρονα προκαλεί ελάττωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας.

10.2.2. Αιωρούμενα σωματίδια

Η ρύπανση του είδους αυτού έχει εντοπισμένο χαρακτήρα. Περιορίζεται σε περιοχές στις οποίες υπάρχουν εργοστάσια τσιμέντου, αυτοκινητόδρομοι και λατομικές ή άλλες δραστηριότητες. Η επικάλυψη σκόνης στα φύλλα προκαλεί έμφραξη

των στοματικών πόρων, μειώνοντας την αγωγιμότητά τους ως προς το CO₂, και κατά συνέπεια επηρεάζει άμεσα ή έμμεσα τη φωτοσυνθετική λειτουργία (**εικόνα 10.1**).

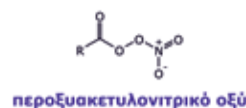


Εικόνα 10.1. Μικροφωτογραφία από ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης της επιφάνειας των φύλλων της δάφνης (*Laurus nobilis*). Τα φύλλα προέρχονται από φυτά τα οποία αναπτύχθηκαν σε 'καθαρή' περιοχή (A) και στην επιβαρυμένη με ατμοσφαιρικούς ρύπους περιοχή του Ασπρόπυργου (B). Φαίνεται καθαρά η εμφραξη των στομάτων των φύλλων τα οποία αναπτύχθηκαν στον Ασπρόπυργο από σωματίδια σκόνης, καθώς και η αλλοίωση των επιεφυμενιδικών κηρών (κόκκινα βέλη). Η φωτογραφία χορηγήθηκε από τον Καθηγητή του ΓΠΑ Κ. Φασσέα

10.2.3. Περοξυακετυλονιτρικό οξύ (PAN)

Το περοξυακετυλονιτρικό οξύ, όπως ήδη προαναφέρθηκε, σχηματίζεται μέσω φωτοχημικών διαδικασιών. Πρόκειται για εξαιρετικά τοξική ένωση, η οποία σε συγκεντρώσεις πάνω από 0,1 ppm προκαλεί κατάρρευση των κυττάρων και δημιουργία αέριων χώρων στο μεσόφυλλο, με χαρακτηριστικό σύμπτωμα την απόκτηση μπρούτζινης από-

χρωσης των φύλλων ευαίσθητων φυτών όπως το μαρούλι και το σπανάκι.



10.2.4. Όζον

Το όζον θεωρείται ότι αντιπροσωπεύει έναν από τους πλέον επικίνδυνους ρύποι για τους φυτικούς οργανισμούς. Στο σημείο αυτό θα πρέπει να τονιστεί η διαφορά ανάμεσα στο **στρατοσφαιρικό όζον**, του οποίου το λεπτό στρώμα παρεμποδίζει την είσοδο φωτονίων της υπεριώδους ακτινοβολίας στην ατμόσφαιρα (βλ. ενότητα 5.1), και στο **τροποσφαιρικό όζον** το οποίο επηρεάζει άμεσα τους ζωντανούς οργανισμούς ως ρύπος. Το 90% του όζοντος της ατμόσφαιρας βρίσκεται

στη στρατόσφαιρα, ενώ στην τροπόσφαιρα μόλις το 10%. Το τροποσφαιρικό όζον σχηματίζεται κατά τη φωτοχημική μετατροπή του NO₂ προς NO καθώς επίσης κατά τις αντιδράσεις υδρογονανθράκων, οξειδίων του θείου και μονοξειδίου του άνθρακα με το μοριακό οξυγόνο παρουσία υπεριώδους ακτινοβολίας (εικόνα 10.2).

Η συσσώρευσή του στην ατμόσφαιρα οφείλεται στην αντίδραση των VOCs με το NO και

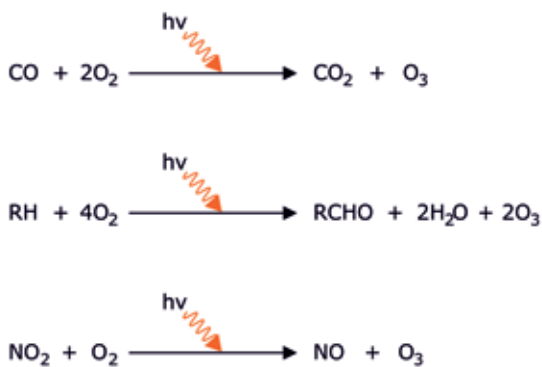


Στρατοσφαιρικό όζον: Εντοπίζεται στη στρατόσφαιρα και σχηματίζει μια λεπτή στοιβάδα η οποία απορροφά την υπεριώδη ακτινοβολία που εκπέμπει ο ήλιος πριν ακόμα προσπέσει στην επιφάνεια της γης. Συνιστά το 90% περίπου του όζοντος της ατμόσφαιρας.

Τροποσφαιρικό όζον: Συσσωρεύεται στην τροπόσφαιρα και η συσσώρευσή του σχετίζεται κυρίως με ανθρωπογενείς δραστηριότητες.

επομένως στην αδυναμία πραγματοποίησης της αντίδρασης σχηματισμού του κατά την αντίθετη φορά. Τα πρώτα ορατά συμπτώματα τοξικότητας λόγω έκθεσης σε υψηλές συγκεντρώσεις όζοντος είναι ο σχηματισμός νεκρωτικών κηλίδων στο έλασμα των φύλλων (εικόνα 10.3). Το όζον, όπως και όλοι οι αέριοι ρύποι εισέρχεται στο μεσόφυλλο μέσω των στομάτων (η περατότητα της εφυμενίδας στο όζον είναι πολύ χαμηλή) και στη συνέχεια διαλύεται στην υδατική φάση στην περιοχή του αποπλάστη. Η διάλυσή του στην υδατική φάση που συνοδεύεται από τη διάσπασή του, από την οποία παράγονται ROS (πίνακας 8.1). Οι ρίζες αυτές προκαλούν οξειδωση στα ακόρεστα λιπίδια των μεμβρανών και ως εκ τούτου αλλοίωση της λεπτής δομής τους με αποτέλεσμα να διαταράσσεται η επιλεκτική περατότητα των μεμβρανών. Στην περίπτωση αυτή η περατότητα των ROS μέσω της μεμβράνης αυξάνεται, οπότε επέρχεται οξειδωτική καταπόνηση και στο εσωτερικό των κυττάρων (οξειδωση των σουλφυδρυλομάδων των ενζυμικών μορίων κ.ά.). Σε συνθήκες αυξημένης ατμοσφαιρικής ρύπανσης οι αντιοξειδωτικοί μηχανισμοί, τουλάχιστον σε ορισμένα ευαίσθητα είδη, δεν επαρκούν ώστε να διατηρούνται υψηλοί ρυθμοί αποτοξίνωσης του όζοντος. Το όζον ενοχοποιείται για εκτεταμένες απώλειες δασικής βλάστησης στη βόρεια Αμερική, αλλά και στην Ευρώπη. Οι λειχήνες επειδή δεν διαθέτουν στόματα και αδυνατούν να ελέγξουν την είσοδο των

ρύπων στο εσωτερικό τους, παρουσιάζουν εξαιρετική ευαισθησία έναντι του O₃ και για το λόγο αυτό χρησιμοποιούνται ως βιοδείκτες. Θα πρέπει να τονιστεί στο σημείο αυτό ότι η συγκέντρωση του τροποσφαιρικού όζοντος παρουσιάζει συνεχή τάση αύξησης όχι μόνο στα μεγάλα αστικά κέντρα, αλλά και στην ύπαιθρο. Συγκεντρώσεις όζοντος σε ανησυχητικά επίπεδα ανιχνεύονται πλέον σε εκτεταμένες περιοχές του πλανήτη, κυρίως στο βόρειο ημισφαίριο. Υπολογίζεται ότι τα μέσα επί-



Εικόνα 10.2. Η πορεία σχηματισμού του όζοντος στην ατμόσφαιρα. Ορισμένες από τις αντιδράσεις είναι αμφίδρομες και υπό κανονικές συνθήκες επικρατεί ισορροπία. Στην περίπτωση σχηματισμού όζοντος από το NO₂, εάν υπάρχουν VOCs στην ατμόσφαιρα τότε αντιδρούν με το NO, οπότε παρεμποδίζεται η πορεία προς τα αριστερά με συνέπεια τη συσσώρευση όζοντος.



Εικόνα 10.3. Τυπικά συμπτώματα τοξικότητας όζοντος σε φυτά βιοδείκτες: **A.** Σε φύλλο ευαίσθητης ποικιλίας καπνού (*Nicotiana tabacum*, L. cv. Bel-W3) και **B.** Σε φύλλο ευαίσθητου βιότπου έρποντος τριφυλλίου (*Trifolium repens* L. cv. Regal) που προκλήθηκαν μετά από έκθεση των φυτών σε ελεγχόμενη ατμόσφαιρα όζοντος (100ppb × 7 ημέρες × 8 ώρες/ημέρα). Οι φωτογραφίες χορηγήθηκαν από τον Επίκουρο Καθηγητή ΓΠΑ Κ. Σαϊτάνη

πεδᾶ ὄζοντος αὐξήθηκαν ἀπὸ ~10-15 ppb κατὰ τὴν προβιομηχανικὴ περίοδο στα 35 ppb που καταγράφονται σήμερα (στὴ μεσογειακὴ λεκάνη καὶ στὴν κεντρικὴ Εὐρώπη καταγράφονται καὶ ακραίες ἐξάρσεις με τιμές που προσεγγίζουν ἀκόμη καὶ τα 150-180 ppb). Ἡ αὐξηση αὐτὴ δὲν εἶναι πλήρως κατανοητὴ, ὡστόσο συνδέεται με τὶς κλιματικὲς

ἀλλαγές (βλ. κεφάλαιο 11). Δεδομένου ὅτι πολλὰ καλλιεργούμενα φυτὰ, ὅπως ἡ σόγια, τὸ σιτάρι, τὸ βαμβάκι καὶ ἡ αραχίδα παρουσιάζουν υψηλὴ εὐαισθησία ἐναντι τοῦ ὄζοντος, ἡ χρόνια ἐκθεση καλλιεργειῶν στο ρύπο αὐτὸν εἶναι πολὺ πιθανὸ νὰ ἐπηρεάζει καὶ τὴν παραγωγικότητά τους.

10.3. Τα φυτικά κύτταρα ἔχουν τὴ δυνατότητα ἀποτοξίνωσης ὀρισμένων ξενοβιοτικῶν συστατικῶν

Ὀρισμένα ξενοβιοτικὰ συστατικὰ εἶναι προϊόντα στοχευμένης χημικῆς σύνθεσης καὶ παρουσιάζουν βιολογικὴ δράση, ὅπως π.χ. τὰ φυτοφάρμακα τὰ ὁποῖα χρησιμοποιοῦνται σε μεγάλες ποσότητες στὴ σύγχρονη γεωργία. Τὰ ξενοβιοτικὰ αὐτὰ συστατικὰ μπορεῖ νὰ προκαλέσουν τὴν ἐνεργοποίηση ἀμυντικῶν μηχανισμῶν ἢ νὰ προκαλέσουν ζημιές ἢ θάνατο στους φυτικὸς ὀργανισμούς. Ἐξ αὐτῶν τὰ πλέον σημαντικὰ εἶναι τὰ ζιζανιοκτόνα, τὰ ὁποῖα ἔχουν τὸ μεγαλύτερο μερίδιο μεταξύ των φυτοφαρμάκων που χρησιμοποιοῦνται στὶς καλλιέργειες. Παρόλο που ἡ στόχευσή τους ἀφορᾷ στὰ ζιζάνια, τὰ καλλιεργούμενα φυτὰ συνήθως δὲν ἐξαιροῦνται ἀπὸ τὴ δράση τους. Πολλὰ φυτὰ ὡστόσο ἀδρανοποιοῦν τὰ συστατικὰ αὐτὰ μέσω μιας σειράς ἀντιδράσεων ὁποῖες δὲν παρουσιάζουν ἐξειδίκευση ἐναντι τοῦ συγκεκριμένου ζιζανιοκτόνου, ἀλλὰ χρησιμοποιοῦνται ἐυρέως στο φυτικὸ μεταβολισμό. Δεδομένου ὅτι τὰ περισσότερα ζιζανιοκτόνα εἶναι λιπόφιλες ουσίες που στόχο ἔχουν τὶς μεμβράνες, ἡ σειρά των ἀντιδράσεων ἀποτοξίνωσης ξεκινᾷ με τὴν τροποποίηση τοῦ μορίου τοῦ ξενοβιοτικῶν συστατικῶν (μέσω ὀξειδωσῆς, ἀναγωγῆς ἢ ὑδρόλυσης) ὡστε νὰ καταστῆ ὑδρόφιλο. Στὴ συνέχεια ὑφίσταται γλυκοσυλίωση ἢ σχηματίζει θειοαιθέρα με τὴ

γλουταθειόνη. Ἡ αἰθεροποίηση καταλύεται ἀπὸ τὶς θειομεταφοράσες τῆς γλουταθειόνης (glutathione-S-transferases, GSTs). Ἀς σημειωθεῖ ὅτι ἡ ἐπιλεκτικότητα ὀρισμένων ζιζανιοκτόνων βασίζεται στο γεγονός ὅτι τὰ ζιζάνια, ἀντίθετα με τὰ καλλιεργούμενα, δὲν διαθέτουν GSTs ὁποῖες μποροῦν νὰ καταλύσουν τὸ σχηματισμὸ θειοαιθέρα με τὸ ζιζανιοκτόνο. Ὀρισμένα ἐπίσης «ἀντίδοτα», τὰ ὁποῖα χορηγοῦνται στα καλλιεργούμενα φυτὰ προκειμένου νὰ προστατευτοῦν ἀπὸ τὰ ζιζανιοκτόνα δρουν μέσω τῆς ἐπαγωγῆς ὀρισμένων GSTs που μετατρέπουν σε θειοαιθέρα τὸ ζιζανιοκτόνο. Στὴν τελευταία φάση τῆς ἀποτοξίνωσης ὁ θειοαιθέρας ἢ τὸ γλυκοσυλιωμένο ξενοβιοτικὸ συστατικὸ ἀποσύρεται ἀπὸ μεταβολικὰ δραστικὰ ὑποκυτταρικὰ διαμερίσματα καὶ ἀδρανοποιεῖται στο χυμοτόπιο ἢ στα κυτταρικά τοιχώματα. Σημαντικὸ ρόλο στὴ φάση αὐτὴ παίζουν οἱ ἀντλίες γλουταθειόνης (GS-X pumps) που ἐντοπίζονται στον τόνοπλάστη καὶ μεταφέρουν τοὺς θειοαιθέρες ἐντὸς τοῦ χυμοτόπιου. Ὑπὸ κανονικὲς συνθήκες μεταβολικῆς λειτουργίας οἱ ἀντλίες αὐτὲς μεταφέρουν φαινολικὰ ἢ ἄλλου εἶδους συστατικὰ στο χυμοτόπιο, φαίνεται ὁμως ὅτι ἐπιστρατεύονται καὶ γιὰ τὴ μεταφορὰ ἀγνώστων καὶ ἐν δυνάμει μεταβολικὰ ἐπικίνδυνων συστατικῶν.

11

ΟΙ ΕΠΙΠΤΩΣΕΙΣ ΤΩΝ ΑΝΘΡΩΠΟΓΕΝΩΝ ΔΡΑΣΤΗΡΙΟΤΗΤΩΝ ΣΕ ΠΛΑΝΗΤΙΚΟ ΕΠΙΠΕΔΟ

Η ΚΛΙΜΑΤΙΚΗ ΑΛΛΑΓΗ ΩΣ ΠΑΡΑΓΟΝΤΑΣ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ ΤΗΣ ΠΑΓΚΟΣΜΙΑΣ ΧΛΩΡΙΔΑΣ



Οι έμμεσες συνέπειες της κλιματικής αλλαγής. Τα συχνότερα περιστατικά ακραίων καιρικών φαινομένων (όπως καύσωνα) και λειψυδρίας ευνοούν την εκδήλωση δασικών πυρκαγιών μεγάλης έκτασης (όπως αυτή που κατέστρεψε τα 2/3 του εθνικού δρυμού της Πάρνηθας το 2007). Στη φωτογραφία τμήμα του εθνικού δρυμού μετά από τη πυρκαϊά. Οι καμμένοι κορμοί έχουν απομακρυνθεί για να κατασκευαστούν κορμοδέματα.

11.1. Ο πληθυσμός της γης αυξάνεται με ταχείς ρυθμούς

Ο πληθυσμός της γης αυξάνεται με εντυπωσιακούς ρυθμούς. Υπολογίζεται ότι ο πληθυσμός γύρω στο 6000 π.Χ. έφθανε μόλις τα 20 εκατομμύρια και κατά τα επόμενα 7750 χρόνια έφθασε τα 500 εκ. Γύρω στα 1850 είχε διπλασιαστεί και έφθανε το 1 δις, ενώ 70 χρόνια αργότερα παρουσίασε εκ νέου διπλασιασμό. Το 1980 υπολογίστηκε σε 4.5 δις ενώ το 2011 έφθασε τα 7 δις. Ο υπερπληθυσμός, σε συνδυασμό με τη βιομηχανική και μεταφορική δραστηριότητα, τις πολεμικές συγκρούσεις και την εκχέρσωση τεράστιων εκτάσεων τροπικών δασών έχει προκαλέσει, μεταξύ των άλλων, και το φαινόμενο της κλιματικής αλλαγής του πλανήτη. Το φαινόμενο αυτό επιφέρει μεταβολές στο περιβάλλον που επηρεάζουν θετικά

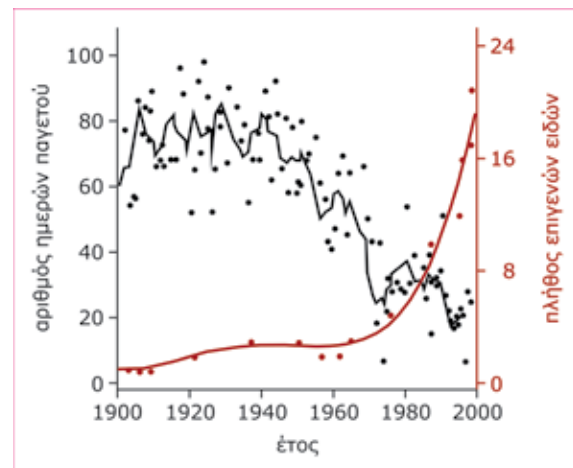
η αρνητικά τους φυτικούς οργανισμούς. Πολλές από τις μεταβολές αυτές αφορούν παράγοντες καταπόνησης (π.χ. αύξηση θερμοκρασίας, έλλειψη νερού) που ήδη έχουν ξεταστεί στα αντίστοιχα κεφάλαια. Ωστόσο η κλιματική αλλαγή και οι επιδράσεις της στα φυτά εξετάζεται σε ξεχωριστό κεφάλαιο για δύο σημαντικούς λόγους:

A. Αφορά στο σύνολο του πλανήτη και αναμένεται να επηρεάσει την παγκόσμια χλωρίδα των οικοσυστημάτων, αλλά και τις γεωργικές καλλιέργειες. **B.** Αντιπροσωπεύει μια πρωτόγνωρη αλλοίωση του περιβάλλοντος του πλανήτη που επηρεάζει αναρίθμητες αλληλεπιδράσεις βιοτικών και αβιοτικών παραμέτρων.

11.2. Η κλιματική αλλαγή είναι μια πραγματικότητα

Η άνοδος της θερμοκρασίας του πλανήτη αποτελεί πλέον ένα αναμφισβήτητο γεγονός. Πολυάριθμες μετρήσεις δείχνουν ότι παρατηρείται αύξηση της μέσης θερμοκρασίας της ατμόσφαιρας και των ωκεανών του πλανήτη, εκτεταμένο λιώσιμο πάγων και αύξηση της στάθμης της θάλασσας. Κατά το διάστημα των τελευταίων 100 ετών υπολογίζεται ότι η μέση θερμοκρασία του πλανήτη αυξήθηκε κατά 0.74°C περίπου, ωστόσο ο ρυθμός θέρμανσης τα τελευταία 50 έτη είναι κατά πολύ υψηλότερος του μέσου όρου. Η αύξηση αυτή, που είναι η υψηλότερη των τελευταίων 1000 ετών, δεν καλύπτει ομοιόμορφα τις περιοχές του πλανήτη. Η υψηλότερη άνοδος παρατηρείται σε περιοχές μεγάλου Βόρειου γεωγραφικού πλάτους. Η ξηρά θερμαίνεται ταχύτερα έναντι των ωκεανών, οι οποίοι και αποσβάνουν έως και το 80% της θερμότητας που προστίθεται στον πλανήτη. Η θέρμανση ωστόσο του νερού των ωκεανών παρατηρείται ακόμη και σε βάθη κάτω των 3000 m. Η άνοδος αυτή της πλανητικής θερμοκρασίας συνοδεύεται από άνοδο της στάθμης της θάλασσας (κατά μέσο όρο 3.1 mm ανά έτος στην περίοδο 1993-2003) και συρρίκνωση των πάγων της αρκτικής και των αλπικών παγετώνων. Ανάλογες δραματικές μεταβολές παρατηρούνται σε ορισμένες περιοχές του πλανήτη όσον αφορά στο ύψος των βροχοπτώσεων. Οι βροχοπτώσεις αυξήθηκαν στις ανατολικές περιοχές της Βόρειας

και Νότιας Αμερικής, στη βόρεια Ευρώπη και Βόρεια και Κεντρική Ασία, ενώ μειώθηκαν στην περιοχή της Μεσογείου, του Σαχέλ, της νότιας Αφρικής και σε τμήματα της Νότιας Ασίας. Η σύσταση

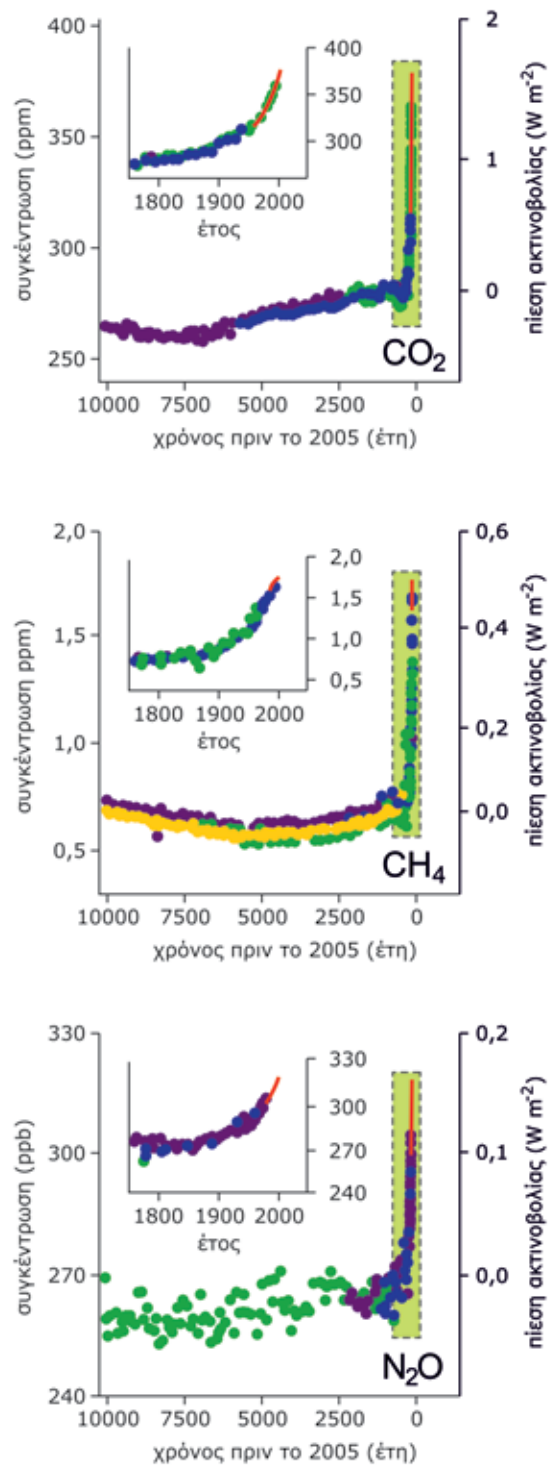


Εικόνα 11.1. Εκτροπή βλάστησης (από αυτοφυή φυλλοβόλα σε επιγενή αείφυλλα) στις Νότιες Άλπεις (Ελβετία). Η ζώνη των θάμνων εμπλουτίζεται συνεχώς με νέα είδη αείφυλλων, των οποίων η εξάπλωση ευνοείται από τη συρρίκνωση των περιόδων παγετού και τις ηπιότερες κλιματικές συνθήκες κατά τη χειμερινή περίοδο. Η μαύρη γραμμή αντιπροσωπεύει τον μέσο αριθμό ημερών παγετού κατ' έτος, ενώ η κόκκινη γραμμή τον αριθμό των νέων επιγενών ειδών. Walther et al. 2002

επίσης των κατακρημνισμάτων έχει μεταβληθεί, αφού είναι πλέον περισσότερο εμπλουτισμένα σε άζωτο και περισσότερο όξινα, λόγω της καύσης των ορυκτών καυσίμων. Εκτός αυτού παρατηρείται μείωση των ημερονύκτιων διακυμάνσεων της θερμοκρασίας (δηλ. της θερμοπεριόδου) επειδή η αύξηση της ελάχιστης θερμοκρασίας είναι σημαντικά υψηλότερη έναντι αυτής της μέγιστης. Αυτό έχει ως συνέπεια να παρατηρείται δραματική συρρίκνωση των περιόδων παγετού και των χιονοπτώσεων σε περιοχές μέσου και μεγάλου γεωγραφικού πλάτους, όπως π.χ. στις Άλπεις (**Εικόνα 11.1**). Η θέρμανση του πλανήτη είναι βέβαιο ότι έχει επηρεάσει ορισμένα ευαίσθητα χερσαία οικοσυστήματα, κυρίως των αρκτικών περιοχών. Η ευνοϊκή περίοδος ανάπτυξης των φυτών έχει επιμηκυνθεί κατά 10-20 μέρες στις εύκρατες ζώνες. Φαίνεται επίσης ότι τα ακραία καιρικά φαινόμενα έχουν αυξηθεί σε ορισμένες περιοχές του πλανήτη.

Υπάρχουν ενδείξεις ότι κατά το γεωλογικό παρελθόν του πλανήτη υπήρξαν περιόδοι θερμότεροι από την τρέχουσα. Ωστόσο για πρώτη φορά στην ιστορία του ο ρυθμός μεταβολής της θερμοκρασίας είναι τόσο υψηλός.

Εικόνα 11.2. Η συγκέντρωση των CO₂, CH₄ και N₂O στην ατμόσφαιρα κατά τη διάρκεια των τελευταίων 10000 ετών, όπως εκτιμάται από την ανάλυση του περιεχομένου φυσαλίδων αέρα παγιδευμένων στους πάγους της Ανταρκτικής. Στα ένθετα παρουσιάζεται η συγκέντρωση των τριών αυτών αερίων θερμοκηπίου μετά το 1750. Τα διαφορετικά χρώματα αντιπροσωπεύουν δεδομένα από διαφορετικές μελέτες. Η πίεση ακτινοβολίας που αντιστοιχεί στις συγκεντρώσεις των τριών αερίων αναγράφεται στον δεξιό κάθετο άξονα. Η έξαρση στη συγκέντρωση του CO₂ τα τελευταία 100 χρόνια συσχετίζεται με την εκτεταμένη καύση καυσίμων κατά τη βιομηχανική επανάσταση. Intergovernmental Panel on Climate Change. 2007. Synthesis Report



11.3. Το φαινόμενο του θερμοκηπίου θεωρείται υπεύθυνο για την υπερθέρμανση του πλανήτη

Το **φαινόμενο του θερμοκηπίου** αναφέρεται στην παραμονή ενός σημαντικού φορτίου θερμότητας στον πλανήτη που έχει ως αποτέλεσμα την υπερθέρμανση του. Το φαινόμενο αυτό ενοχοποιείται για την παρατηρούμενη αύξηση της θερμοκρασίας του πλανήτη, η οποία συνδέεται με τη συσσώρευση στην ατμόσφαιρα αερίων (**αέρια θερμοκηπίου**) τα μόρια των οποίων επιτρέπουν με τη διέλευση της ηλιακής ακτινοβολίας έως την επιφάνεια της γης, αλλά παρεμποδίζουν τη έκλυση της θερμότητας προς το διάστημα. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα να αυξάνεται η **πίεση ακτινοβολίας** που δέχεται ο πλανήτης, δηλ. να διαταράσσεται η ισορροπία εισερχόμενης-εξερχόμενης ενέργειας στο σύστημα γης-ατμόσφαιρας.

Το φαινόμενο αυτό, εφόσον οι συγκεντρώσεις των αερίων αυτών δεν έχουν διαταραχθεί, ευθύνεται για τη διατήρηση ανεκτών θερμοκρασιών οι οποίες επέτρεψαν την εμφάνιση και την ανάπτυξη της ζωής στον πλανήτη. Έχει υπολογιστεί ότι απουσία των αερίων αυτών από την ατμόσφαιρα, η μέση θερμοκρασία του πλανήτη θα έφθανε μόλις τους $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$. Οι ανθρωπογενείς δραστηριότητες έχουν ως αποτέλεσμα την εκπομπή προς την ατμόσφαιρα τεσσάρων κυρίως αερίων θερμοκηπίου με παρατεταμένους χρόνους ημιζωής στην ατμόσφαιρα, των CO_2 , CH_4 , N_2O και μιας ομάδας αερίων που περιέχουν άνθρακα και αλογόνα (halocarbons). Από τα μέσα του 18^{ου} αιώνα παρατηρείται μία συνεχής, μη γραμμική αύξηση της συγκέντρωσης των αερίων θερμοκηπίου (**εικόνα**

11.2). Τα αέρια θερμοκηπίου διαφέρουν μεταξύ τους όσον αφορά στη συνεισφορά τους στη θέρμανση του πλανήτη, λόγω της διαφορετικής τους ικανότητας στην απορρόφηση ακτινοβολίας και το διαφορετικό χρόνο ημιζωής τους στην ατμόσφαιρα. Το πιο σημαντικό εξ αυτών είναι το CO_2 που αντιπροσωπεύει το 77% των ανθρωπογενών εκπομπών αερίων θερμοκηπίου. Η συγκέντρωσή του σήμερα ανέρχεται στα 390 ppm (η υψηλότερη συγκέντρωση που έχει καταγραφεί τα τελευταία 650 000 χρόνια), ενώ πριν από τα μέσα του 18^{ου} αιώνα υπολογίζεται ότι ήταν μόλις 280 ppm, και ο ετήσιος ρυθμός αύξησης υπολογίζεται σε περίπου 1,3 ppm. Ανάλογες αυξήσεις παρατηρούνται στις συγκεντρώσεις και των άλλων αερίων θερμοκηπίου (**εικόνα 11.2**). Η πίεση ακτινοβολίας που οφείλεται στην αύξηση της ατμοσφαιρικής συγκέντρωσης μόνο του CO_2 , αυξήθηκε κατά 20% στη δεκαετία 1995-2005.

Η επίδραση της κλιματικής αλλαγής στα χαρακτηριστικά των φυτικών ειδών μπορεί να διαπιστωθεί από παρατηρήσεις απολιθωμένων φύλλων, δείγματα ερμπαρίων και δακτυλίων των δένδρων. Η μελέτη π.χ. δειγμάτων ερμπαρίων έδειξε ότι σε μακροχρόνια βάση ενδεχομένως η αύξηση της συγκέντρωσης του CO_2 συσχετίζεται με μειωμένο αριθμό στομάτων ανά επιφάνεια φύλλου. Από την άλλη πλευρά η εξέταση των δακτυλίων των αιωνόβιων δένδρων, κυρίως κωνοφόρων των εύκρατων κλιμάτων, δίδει χρήσιμες πληροφορίες για τα κλιματικά συμβάντα του παρελθόντος, μια και οι

Φαινόμενο του θερμοκηπίου: Η παραμονή ενός σημαντικού φορτίου θερμότητας στον πλανήτη που έχει ως αποτέλεσμα την υπερθέρμανση του. Η διαταραχή αυτή οφείλεται στην πίεση ακτινοβολίας από τη συσσώρευση στην ατμόσφαιρα των αερίων θερμοκηπίου.

Αέρια θερμοκηπίου: Αέρια που βρίσκονται στην ατμόσφαιρα, επιτρέπουν τη διέλευση της ηλιακής ακτινοβολίας έως την επιφάνεια της γης, αλλά παρεμποδίζουν τη έκλυση της θερμότητας προς το διάστημα. Τα πιο σημαντικά εξ αυτών είναι τα CO_2 , CH_4 , N_2O και η ομάδα αερίων που περιέχουν άνθρακα και αλογόνα (halocarbons). Η συμβολή τους στο φαινόμενο θερμοκηπίου εξαρτάται από την ικανότητα απορρόφησης ακτινοβολίας και το χρόνο ημιζωής τους στην ατμόσφαιρα.

Πίεση ακτινοβολίας: Αποτελεί ένα μέτρο μεταβολής της ισορροπίας ανάμεσα στην εισερχόμενη και εξερχόμενη ενέργεια στο σύστημα γης-ατμόσφαιρας και ουσιαστικά αναφέρεται στο μηχανισμό που προκαλεί την κλιματική αλλαγή. Συνήθως ως σημείο αναφοράς χρησιμοποιείται η περίοδος του 1750 και εκφράζεται σε Wm^{-2} . Τα αέρια θερμοκηπίου αυξάνουν την πίεση ακτινοβολίας, ενώ ο κονιορτός (aerosols) που εκπέμπεται στην ατμόσφαιρα λόγω των ανθρωπογενών δραστηριοτήτων τη μειώνει.

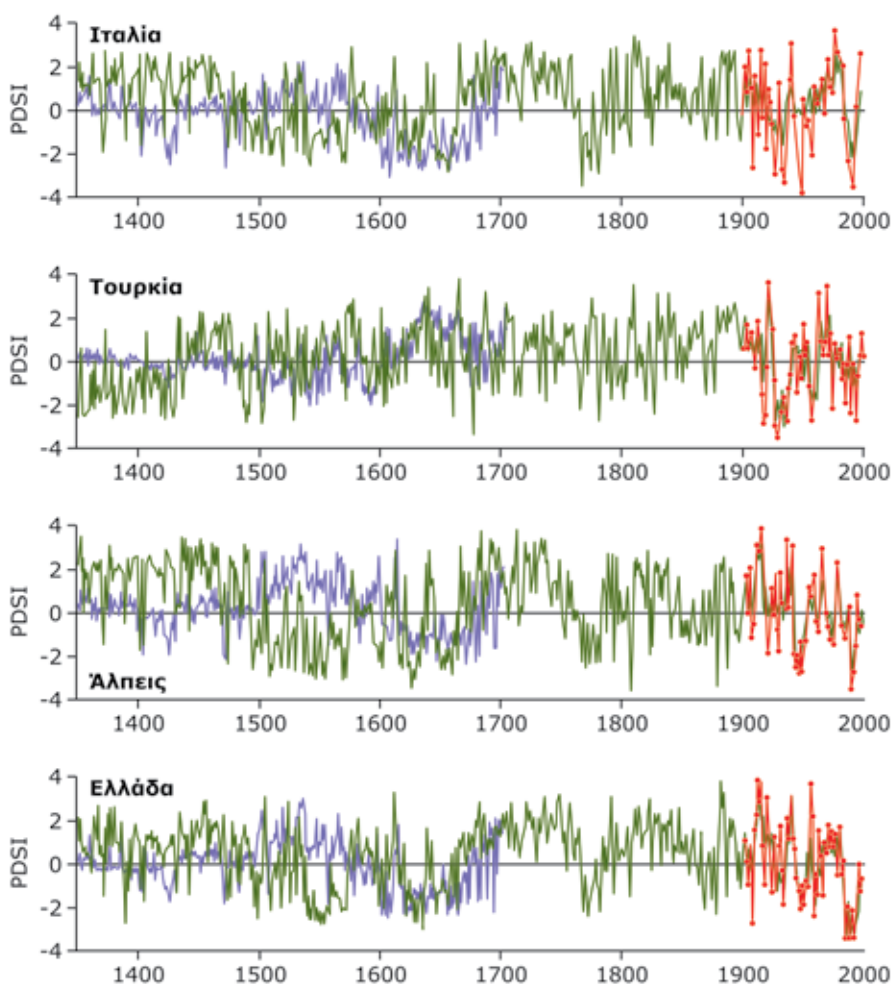
Εκπομπή ισοδυνάμων CO_2 : Η ποσότητα CO_2 που εκπέμπεται στην ατμόσφαιρα και προκαλεί την ίδια πίεση ακτινοβολίας σε μια συγκεκριμένη χρονική περίοδο με μια ποσότητα άλλου αερίου ή μίγματος αερίων του θερμοκηπίου.

Συγκέντρωση ισοδυνάμων CO_2 : Η συγκέντρωση CO_2 που προκαλεί την ίδια πίεση ακτινοβολίας σε μια συγκεκριμένη χρονική περίοδο με ένα δεδομένο μίγμα αερίων του θερμοκηπίου.



δυσμενείς περίοδοι καταγράφονται με τη μορφή στενότερων δακτυλίων ή δυσμορφιών. Πρόσφατες μελέτες μέσω των οποίων γίνεται προσπάθεια ανασύστασης του κλίματος στην περιοχή της μεσογείου για τα τελευταία 500 χρόνια δείχνουν ότι

και κατά το παρελθόν υπήρξαν περίοδοι έντονης ξηρασίας στην περιοχή, ωστόσο η ξηρασία που επικρατεί κατά το τέλος του 20ου αιώνα στην περιοχή της ανατολικής μεσογείου είναι η χειρότερη των τελευταίων 500 ετών (εικόνα 11.3).



Εικόνα 11.3. Ανασύσταση κλίματος των τελευταίων 500 ετών όσον αφορά στον δείκτη ξηρασίας σε χώρες της μεσογείου και στην κεντρική Ευρώπη (Άλπεις). Οι αποκλίσεις από το μηδέν αντιπροσωπεύουν τον δείκτη ξηρασίας PDSI (θετικές τιμές υποδηλώνουν επάρκεια νερού ενώ αρνητικές τιμές έλλειψη νερού). Σε όλες τις περιοχές (πλην της Τουρκίας) παρατηρείται έντονη περίοδος ξηρασίας κατά τα έτη 1550-1650 περίπου. Σε όλες τις περιοχές παρατηρείται η τάση έντονης ξηρασίας και κατά τα τέλη του 20ου αιώνα. Η ανασύσταση κλίματος βασίστηκε σε στατιστική ανάλυση του εύρους των δακτυλίων αιωνόβιων δένδρων. Τα χρώματα αντιπροσωπεύουν διαφορετικούς τρόπους προσέγγισης στον υπολογισμό των διακυμάνσεων. Με κόκκινο χρώμα παριστάνονται πραγματικές τιμές από το 1900 και μετέπειτα. Nicault et al. 2008

11.4. Οι προβλέψεις δεν αφήνουν περιθώρια αισιοδοξίας και εφησυχασμού

Τα σενάρια προβλέπουν ότι για τις δύο επόμενες δεκαετίες αναμένεται μια αύξηση της θερμοκρασίας του πλανήτη κατά 0.2°C ανά δεκαετία και

ότι ακόμη και αν οι εκπομπές αερίων του θερμοκηπίου παρέμειναν στα επίπεδα του 2000, ο πλανήτης θα συνεχίσει να αυξάνει τη θερμοκρασία

του κατά 0.1°C ανά δεκαετία. Π.χ. η θερμική διαστολή των ωκεανών θα συνεχίσει για αιώνες διότι η μεταφορά θερμότητας στα βαθύτερα στρώματα νερού απαιτεί μεγάλο χρονικό διάστημα. Εάν κατά τον 21^ο αιώνα συνεχιστεί η εκπομπή αερίων θερμοκηπίου με τους ίδιους ή εντονότερους ρυθμούς, οι μεταβολές αναμένεται να είναι δραματικότερες έναντι εκείνων που παρατηρήθηκαν κατά τον 20^ο αιώνα. Αναμένεται η αύξηση της θερμοκρασίας να είναι εντονότερη στην ξηρά και στα περισσότερα μεγάλα γεωγραφικά πλάτη του Β ημισφαιρίου και ηπιότερη στην περιοχή της ανταρκτικής και

του βορείου Ατλαντικού. Ορισμένα δυσοίωνα σενάρια προβλέπουν πλήρη εξαφάνιση των πάγων της αρκτικής κατά το τέλος της θερινής περιόδου σε λίγες δεκαετίες. Οι βροχοπτώσεις ενδέχεται να ενταθούν στα μεγάλα γεωγραφικά πλάτη και να μειωθούν στις περισσότερες υποτροπικές περιοχές. Θεωρείται επίσης πολύ πιθανό να ενταθούν τα ακραία καιρικά φαινόμενα. Όλα τα παραπάνω αποτελούν μια προέκταση των φαινομένων που ήδη συμβαίνουν στον πλανήτη (βλ. ενότητα 11.2) και είχαν ήδη προβλεφθεί μέσω μαθηματικών μοντέλων από το τέλος της δεκαετίας του 1980.

11.5. Η κλιματική αλλαγή επηρεάζει τις λειτουργίες των φυτικών οργανισμών

Δεδομένου ότι η συγκέντρωση του CO₂ στην ατμόσφαιρα αποτελεί περιοριστικό παράγοντα για τη φωτοσύνθεση, αύξηση της συγκέντρωσής του επιφέρει σημαντική αύξηση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας. Η αύξηση αυτή είναι υψηλότερη στα C₃ έναντι των C₄ φυτών (πίνακας 11.1), λόγω των διαφορετικών μεταβολικών οδών αφομοίωσης του άνθρακα. Το γεγονός έχει ως αποτέλεσμα να παρατηρείται ταχύτερη ανάπτυξη και μεγαλύτερη παραγωγή βιομάζας, κυρίως στα C₃ φυτά. Πέραν αυτού, σε συνθήκες αυξημένης παροχής CO₂ το άνοιγμα των στομάτων είναι περιορισμένο (πίνακες 11.1 και 11.2) με αποτέλεσμα να περιορίζονται οι διαπνευστικές απώλειες (παρατηρείται αυξημένη WUE). Οι επιδράσεις αυτές εξαρτώνται και από το είδος του φυτού, ενώ παρατηρούνται και ορισμένες 'παρενέργειες', όπως υπερσυσσώρευση αμύλου στους χλωροπλάστες, υπερτροφία των φύλλων (μαλακότερα φύλλα με χαμηλότερο LSM), μεταβολή του λόγου των μαζών υπέργειου/υπόγειου μέρους και αύξηση της αναπνευστικής ταχύτητας των ριζών. Οι θετικές επιδράσεις που προαναφέρθηκαν παρατηρούνται όταν εξετάζεται η αύξηση της συγκέντρωσης του CO₂ στην ατμόσφαιρα ως μεμονωμένος παράγοντας. Ωστόσο η αύξηση του CO₂ θα συνοδεύεται και από άνοδο της θερμοκρασίας και έλλειψη νερού σε εκτεταμένες περιοχές του πλανήτη. Τα δεδομένα δείχνουν ότι οι δύο τελευταίοι παράγοντες θα αντισταθμίσουν τα οφέλη από την αυξημένη συγκέντρωση CO₂. Το τελικό αποτέλεσμα θα εξαρτηθεί από το είδος του φυτού και τις κλιματικές συνθήκες που θα επικρατήσουν σε τοπικό επίπεδο (βλ. πίνακα 11.2). Ας σημειωθεί επίσης ότι τα παρατηρούμε-

να οφέλη σε αυξημένες συγκεντρώσεις CO₂ συνήθως καταγράφονται σε θαλάμους ελεγχόμενης ανάπτυξης και όχι σε συνθήκες αγρού.

Η ανομοιόμορφη αύξηση της θερμοκρασίας στις διαφορετικές περιοχές του πλανήτη θα έχει ως αποτέλεσμα την επιμήκυνση της περιόδου ανάπτυξης των φυτών στα μεγάλα γεωγραφικά πλάτη, αλλά τον περιορισμό της σε μικρά γεωγραφικά πλάτη, λόγω της παράλληλης μείωσης των βροχοπτώσεων και της αυξημένης εξάτμισης. Οι σοβαρότερες ωστόσο επιπτώσεις αναμένονται από την αύξηση της συχνότητας και της έντασης ακραίων φαινομένων καύσωνα και της αναμενόμενης αύξησης των δασικών πυρκαγιών που θα επηρεάσουν ευαίσθητα οικοσυστήματα (π.χ. στη Μεσόγειο αναμένεται σημαντική αύξηση της συχνότητας των πυρκαγιών).

Στο σημείο αυτό θα πρέπει να επισημανθεί ότι υπάρχει αβεβαιότητα για το τι πραγματικά θα συμβεί σε επίπεδο οικοσυστημάτων, διότι όλα τα μοντέλα πρόβλεψης αδυνατούν να συνυπολογίσουν τις ενδεχόμενες επιπτώσεις της κλιματικής αλλαγής σε επίπεδο αλληλεπιδράσεων των οργανισμών. Υπάρχουν ισχυρές ενδείξεις ότι η κλιματική αλλαγή θα επιφέρει μεταβολές στις ανταγωνιστικές σχέσεις μεταξύ τόσο των φυτικών, όσο και των ζωικών οργανισμών, θα έχει σοβαρές επιπτώσεις στην τροφική αλυσίδα των αποικοδομητών στο έδαφος, θα εντείνει την ένταση των προσβολών παθογόνων, θα αποδυναμώσει τις συμβιωτικές σχέσεις και θα εντείνει τη φυτοφαγία. Θεωρείται βέβαιο ότι οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ των οργανισμών είναι περισσότερο ευάλωτες ένα-

ντι των κλιματικών αλλαγών, αφού ανεπαίσθητες μεταβολές στη φαινολογία, στη συμπεριφορά ή στην ποικιλότητα των ειδών μπορεί να έχει δραματικές επιπτώσεις στους οργανισμούς που αλληλεπιδρούν. Π.χ. στην Ευρώπη, αλλά και σε άλλες περιοχές του πλανήτη παρατηρείται μια τάση επέκτασης της ευνοϊκής περιόδου ανάπτυξης των φυτών, δηλ. ταχύτερη έναρξη της Άνοιξης και καθυστερημένη έναρξη του Φθινοπώρου. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα να παρατηρούνται ανωμαλίες

στο συγχρονισμό των ειδών με την αντικειμενική φωτοπερίοδο. Π.χ. παρατηρείται ταχύτερη έναρξη της περιόδου έκπτυξης των οφθαλμών των φυλλοβόλων και της ανθοφορίας. Τέτοιου είδους ανεπαίσθητες μεταβολές μπορεί να έχουν δραματικές επιπτώσεις σε επίπεδο αλληλεπιδράσεων οργανισμών, π.χ. μπορεί να επιφέρουν αποσυntonισμό μεταξύ περιόδου ανθοφορίας ενός φυτικού είδους και εμφάνισης των επικονιαστών.

Πίνακας 11.1. Οι επιπτώσεις του διπλασιασμού της συγκέντρωσης του CO₂ στην ατμόσφαιρα σε ορισμένες κρίσιμες παραμέτρους καλλιεργούμενων φυτών. Hatfield et al. 2011 με τροποποίηση

καλλιεργούμενο φυτό	φωτοσυνθετική ταχύτητα	στοματική αγωγιμότητα	ολική βιομάζα	παραγωγή σπόρων
	αύξηση ή μείωση (%)			
καλαμπόκι (C ₄)	3	-34	4	4
σόργο (C ₄)	9	-37	3	0,8
βαμβάκι (C ₃)	33	-36	36	44
σόγια (C ₃)	35	-40	37	34
σιτάρι (C ₃)	35	-33 έως -43	15-27	31

Πίνακας 11.2. Οι αναμενόμενες επιπτώσεις της κλιματικής αλλαγής στα καλλιεργούμενα φυτά και επισημάνσεις όσον αφορά τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ θερμοκρασίας, διαθεσιμότητας νερού και σύστασης της ατμόσφαιρας. Οι επιπτώσεις βαθμολογούνται από πολύ αρνητικές (---) έως πολύ θετικές (+++). Long and Ort 2010 με τροποποίηση

μεταβολή κλιματικής παραμέτρου	παραγωγικότητα	επισημάνσεις
αύξηση της θερμοκρασίας σε μεγάλα γεωγραφικά πλάτη (>50°)	++	(-) Σταδιακή μετακίνηση σε βορειότερες, ψυχρότερες περιοχές με άγονα εδάφη. (-) Το μήκος της ημέρας θα αποτελέσει εμπόδιο στην προσαρμογή. (+) Το αυξημένο CO ₂ θα έχει θετική επίδραση στα C ₃ φυτά.
αύξηση της θερμοκρασίας σε μικρά γεωγραφικά πλάτη (<45°)	---	(--) Έντονη ξηρασία και αυξημένη εξατμισοδιαπνοή. (--) Αυξημένη πιθανότητα επεισοδίων καύσωνα και ζημιών λόγω αυξημένης συγκέντρωσης O ₃ . (+) Το αυξημένο CO ₂ θα αντισταθμίσει την αύξηση της φωτοαναπνοής.
ξηρασία σε μεγάλα γεωγραφικά πλάτη (>50°)	-	(+) Μείωση επεισοδίων πλημμυρίσματος των εδαφών, πρωιμότερη σοδειά. (+) Χαμηλότερη εξατμισοδιαπνοή λόγω αυξημένου CO ₂ . (-) Αυξημένη πιθανότητα καταστροφών της σοδειάς. (--) Προβλήματα στην επικονίαση και στην καρπόδεση.
ξηρασία σε μικρά γεωγραφικά πλάτη (>50°)	---	(+) Χαμηλότερη εξατμισοδιαπνοή λόγω αυξημένου CO ₂ . (--) Αυξημένη πιθανότητα καταστροφών της σοδειάς. (---) Προβλήματα στην επικονίαση και στην καρπόδεση (-) Υψηλός κίνδυνος καταστροφής των φύλλων λόγω υψηλών θερμοκρασιών.
αυξημένη συγκέντρωση CO ₂	+++	(+) Μερική προστασία έναντι της έλλειψης νερού. (+) Μερική προστασία έναντι των υψηλών συγκεντρώσεων O ₃ . (+) Μείωση των φωτοαναπνευστικών απωλειών που προκαλούνται από αύξηση της θερμοκρασίας. (-) Ελάττωση της δυνατότητας ψύξης των φύλλων και αύξηση των ζημιών λόγω υψηλών θερμοκρασιών. (-) Τα αναμενόμενα θετικά αποτελέσματα δεν παρατηρούνται σε συνθήκες αγρού, αλλά και στα C ₄ φυτά.
συνύπαρξη και αλληλεπίδραση όλων των παραγόντων	?? αβεβαιότητα	Δεν υπάρχουν επαρκή δεδομένα σχετικά με την αλληλεπίδραση της αύξησης της θερμοκρασίας, της αυξημένης συγκέντρωσης CO ₂ και της ξηρασίας σε συνθήκες καλλιέργειας στον αγρό. Επομένως οι προβλέψεις είναι αβέβαιες.

11.6. Η κλιματική αλλαγή πιθανόν να οδηγήσει σε μεταναστεύσεις και εξαφανίσεις ειδών

Η επιβίωση των φυτικών οργανισμών στις νέες κλιματικές συνθήκες εξαρτάται από τις τρεις παράγοντες: Την ικανότητα προσαρμογής, την ικανότητα εγκλιματισμού και τη δυνατότητα μετανάστευσης σε περιοχές με ευνοϊκότερο κλίμα. Δεδομένου ότι η προσαρμογή αποτελεί μια διαδικασία που απαιτεί χρόνο και την πάροδο πολλών γενεών, η επιβίωσή τους εξαρτάται κυρίως από τους δύο τελευταίους παράγοντες. Η ικανότητα εγκλιματισμού δεν είναι πάντα εφικτή και επομένως ορισμένα φυτικά είδη αναμένεται να χάσουν ανταγωνιστικά πλεονεκτήματα. Ένα χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί η λειτουργική ομάδα των C_4 φυτών. Τα φυτά αυτά πλεονεκτούν έναντι των C_3 φυτών όταν οι συγκεντρώσεις του CO_2 στην ατμόσφαιρα κρατούνται σε χαμηλά επίπεδα, λόγω της αφομοίωσης του CO_2 από την καρβοξυλάση του φωσφοενολπυροσταφυλικού. Η αύξηση του CO_2 , αντίθετα προς τα C_3 φυτά, δεν επιφέρει σημαντικό όφελος στη φωτοσύνθεση και παραγωγικότητα των C_4 φυτών (πίνακας 11.1). Επομένως η άνοδος της συγκέντρωσης του CO_2 αναμένεται να έχει αρνητικές επιπτώσεις στο συγκεκριμένο ανταγωνιστικό πλεονέκτημα των C_4 έναντι των C_3 φυτών. Βεβαίως η διαπίστωση αυτή ισχύει όταν εξετάζεται μεμονωμένα ο παράγοντας συγκέντρωση CO_2 , διότι τα C_4 φυτά πλεονεκτούν σε συνθήκες αυξημένων θερμοκρασιών και έλλειψης νερού έναντι των έναντι των C_3 .

Η αύξηση της θερμοκρασίας θα επηρεάσει επίσης και τα όρια εξάπλωσης των φυτικών ειδών, επειδή οι ακραίες θερμοκρασίες στη διάρκεια του έτους καθορίζουν και την ικανότητα αναπαραγωγής κάθε είδους. Η αύξηση επίσης της μέσης θερμοκρασίας μιας περιοχής αντιστοιχεί σε σημαντικές μεταβολές των ισόθερμων είτε κατά το υψόμετρο, είτε κατά το γεωγραφικό πλάτος. Η μέση αύξηση της θερμοκρασίας κατά $0,74^\circ C$ που παρατηρήθηκε κατά τον 20^ο αιώνα αντιστοιχεί σε μετακίνηση περίπου 100 km σε γεωγραφικό πλάτος και 100 m σε υψόμετρο. Αυτό θα έχει ως συνέπεια ορισμένα τουλάχιστον φυτικά είδη να εγκαταλείψουν σταδιακά τη σημερινή ζώνη εξάπλωσής τους και να μεταναστεύσουν βορειότερα ή προς υψηλότερα υψόμετρα. Τάσεις ανόδου

προς υψηλότερα υψόμετρα έχουν παρατηρηθεί στην Ευρώπη για τα είδη *Fagus sylvatica*, *Pinus peuce* και *Picea abies*. Η μετανάστευση ψυχρόφιλων ειδών προς βορειότερα γεωγραφικά πλάτη ή υψηλότερα υψόμετρα θα συνοδευτεί και από την εισβολή αλλόχθονων ειδών προς τις περιοχές που αυτά εγκαταλείπουν, φαινόμενο που ήδη παρατηρείται στην περιοχή των Άλπεων λόγω της αύξησης της θερμοκρασίας και της συρρίκνωσης των περιόδων παγετού (εικόνα 11.1). Η εισβολή αλλόχθονων φυτικών ειδών ευνοείται επίσης από τις ανθρωπογενείς δραστηριότητες οι οποίες συμβάλλουν στη διασπορά σπερμάτων και άλλων αναπαραγωγικών δομών από χώρα σε χώρα και από ήπειρο σε ήπειρο. Σε συνδυασμό με τις κλιματικές μεταβολές, η εισβολή αυτή μπορεί να πάρει δραματικές διαστάσεις. Τα αλλόχθονα είδη είναι συνήθως επιθετικά, περιορίζουν τους διαθέσιμους πόρους των αυτόχθονων ειδών μέσω του ανταγωνισμού και επηρεάζουν ζωτικής σημασίας λειτουργίες των οικοσυστημάτων. Σε γενικές γραμμές οι μεταναστεύσεις φυτικών ειδών θα πάρουν δραματικές διαστάσεις, ανάλογες με αυτές που συνέβησαν κατά τις εποχές των παγετώνων, ενώ θα επιβιώσουν τα είδη τα οποία έχουν τη δυνατότητα ταχείας μετακίνησης (π.χ. διαθέτουν αποτελεσματικότερη διασπορά σπερμάτων). Είναι επίσης πιθανό να σημειωθούν ακόμη και επιδημίες σε καλλιέργειες ή σε άγρια φυτά στο φυσικό τους περιβάλλον, λόγω εισβολής νέου τύπου παθογόνων.

Υπάρχουν ισχυρές ενδείξεις ότι η ικανότητα προσαρμογής πολλών οικοσυστημάτων στις νέες συνθήκες έχει φθάσει στα ανώτατα όρια και ότι ο συνδυασμός των κλιματικών αλλαγών με άλλες ανθρωπογενείς δραστηριότητες (ρύποι, εκκέρσωση, εισβολή αλλόχθονων ειδών, κ.ά.) θα τα οδηγήσει σε πλήρη κατάρρευση. Μέχρι στιγμής παρατηρείται μια σχετική πλαστικότητα των οικοσυστημάτων στις παρατηρούμενες ραγδαίες μεταβολές, ωστόσο τα όρια ανοχής στενεύουν και επομένως τα οικοσυστήματα δεν θα παρουσιάζουν στο μέλλον ταχεία ικανότητα προσαρμογής στις παρατηρούμενες αλλαγές.

11.7. Το μέλλον της γεωργίας στον πλανήτη είναι αβέβαιο

Εάν συνδυαστούν τα πειραματικά δεδομένα με τα μοντέλα πρόβλεψης, εξάγονται ορισμένα συμπεράσματα για το μέλλον της γεωργικής παραγωγής σε παγκόσμιο επίπεδο:

Προς το μέσον του 21^{ου} αιώνα, στα μεσαία και μεγάλα γεωγραφικά πλάτη αναμένεται να παρουσιαστεί μια μικρή αύξηση της παραγωγής σιτηρών, κυρίως καλαμποκιού, σταριού και ρυζιού, εφόσον η αύξηση της θερμοκρασίας κυμανθεί σε μέτρια επίπεδα και η αύξηση της συγκέντρωσης του CO₂ και οι μεταβολές των βροχοπτώσεων ακολουθήσουν τα υπάρχοντα σενάρια. Οι προβλέψεις αυτές προϋποθέτουν επίσης μια παράλληλη βελτίωση τόσο της τεχνολογίας, όσο και των χρησιμοποιούμενων ποικιλιών, οι οποίες ωστόσο δεν αναμένεται να είναι θεαματικές. Προς το τέλος του 21^{ου} αιώνα αναμένεται σημαντική πτώση της γεωργικής παραγωγής στις περιοχές αυτές, ακόμη και με τα πιο μετριοπαθή σενάρια αύξησης της θερμοκρασίας. Σε χαμηλότερα γεωγραφικά πλάτη και ειδικότερα σε περιοχές που παρουσιάζουν εποχιακή ξηρασία ή σε τροπικές περιοχές, η γεωργική παραγωγή αναμένεται να παρουσιάσει υστέρηση, ακόμη και για μικρή αύξηση της θερμοκρασίας.

Η σταδιακή επικράτηση υψηλότερων θερμοκρασιών και ξηρασίας αναμένεται ότι στο βόρειο ημισφαίριο θα αντιμετωπιστεί με σταδιακή μετακίνηση των καλλιεργειών ακόμη βορειότερα, όπως π.χ. μετακίνηση των σιτοβολώνων των ΗΠΑ προς περιοχές του Καναδά. Ωστόσο τα εδάφη αυτά είναι λιγότερο γόνιμα από αυτά στα οποία σήμερα καλλιεργούνται σιτηρά. Επίσης η μετακίνηση προς ευνοϊκότερα κλίματα δεν μπορεί να συμβεί στην απομονωμένη Αυστραλία η οποία αποτελεί έναν από τους σημαντικότερους παραγωγούς σιτηρών στον πλανήτη.

Ένα άλλο σημαντικό πρόβλημα αποτελεί η αναμενόμενη συρρίκνωση των καλλιεργήσιμων γαιών σε παγκόσμιο επίπεδο για δύο κυρίως λόγους. **A.** Εκτεταμένες καλλιεργούμενες περιοχές θα επηρεαστούν από την ξηρασία (υπολογίζονται στο 30% των καλλιεργούμενων εκτάσεων του πλανήτη). **B.** Η προβλεπόμενη άνοδος της στάθμης της θάλασσας θα επιφέρει την απώλεια σημαντικών εύφορων εκτάσεων στα δέλτα ποταμών

και ορυζώνων, επειδή θα κατακλυστούν σταδιακά με θαλασσινό νερό.

Το σημαντικότερο ωστόσο πρόβλημα που αφορά στη γεωργική παραγωγή αναμένεται να προκύψει λόγω της συχνότερης επικράτησης επεισοδίων καύσωνα σε κρίσιμες περιόδους της ανάπτυξης καλλιεργουμένων φυτών. Τα επεισόδια αυτά θα επιφέρουν καταστροφή ή σημαντικές απώλειες της παραγωγής, τουλάχιστον σε τοπικό επίπεδο. Π.χ. θερμοκρασίες άνω των 20°C παρεμποδίζουν το σχηματισμό κονδύλων στις πατάτες, ενώ θερμοκρασίες άνω των 35°C προκαλούν προβλήματα στη ομαλή διεξαγωγή της αναπαραγωγικής διαδικασίας στο καλαμπόκι και σε σιτηρά. Το πλέον ευάλωτο στάδιο έναντι των υψηλών θερμοκρασιών είναι αυτό της αναπαραγωγής, διότι επηρεάζονται αρνητικά τόσο η βιωσιμότητα και γονιμότητα των γυρεόκοκκων, όσο και ποσότητα και ποιότητα των καρπών (βλ. επίσης ενότητα 4.7). Οι υψηλές επίσης θερμοκρασίες προκαλούν συνήθως επιτάχυνση της ανθοφορίας και συντόμευση του βιολογικού κύκλου των καλλιεργούμενων φυτών με δυσμενείς επιπτώσεις στην παραγωγή.

Οι μεταναστεύσεις ειδών λόγω της κλιματικής αλλαγής θα επηρεάσουν και τις καλλιέργειες. Όπως τονίστηκε προηγουμένως η μετανάστευση των καλλιεργούμενων φυτών προς βορειότερα κλίματα θα συμβεί εμμέσως μέσω του ανθρώπου. Ωστόσο τα ζιζάνια διαθέτουν μηχανισμούς ταχείας εξάπλωσης και επομένως αναμένεται η παράλληλη με τα καλλιεργούμενα φυτά μετανάστευσή τους, ακόμη και η εμφάνιση νέων δυσεξόντοτων ζιζανίων. Η υψηλή επίσης ικανότητα εγκλιματισμού που διαθέτουν τα ζιζάνια θα ευνοήσει την επέκτασή τους και θα δυσχεράνει την αντιμετώπισή τους στις νέες συνθήκες, διότι πολλά εξ αυτών θα είναι περισσότερο ανταγωνιστικά. Π.χ. έχει παρατηρηθεί ότι η αύξηση της παραγωγικότητας σε συνθήκες αυξημένης συγκέντρωσης CO₂ είναι υψηλότερη σε ζιζάνια σε σχέση με καλλιεργούμενα φυτά. Η αύξηση επίσης της σχετικής υγρασίας της ατμόσφαιρας που αναμένεται σε περιοχές του βορείου ημισφαιρίου είναι πιθανό να προκαλέσει αύξηση σε προσβολές από παθογόνα.

Ένθετο 11.1. Δενδροχρονολογία και δενδροκλιματολογία

Η Δενδροχρονολογία είναι η επιστήμη χρονολόγησης (δενδροχρονολόγησης) και μελέτης των ετησίων δακτυλίων δειγμάτων ξύλου από ζωντανά δένδρα και αρχαιολογικά λείψανα. Η δενδροχρονολόγηση, αντίθετα με άλλες μεθόδους χρονολόγησης (π.χ. με τη χρήση ισοτόπων) παρέχει, υπό προϋποθέσεις, τη δυνατότητα απόλυτης και όχι κατά προσέγγισης χρονολόγησης των δειγμάτων.

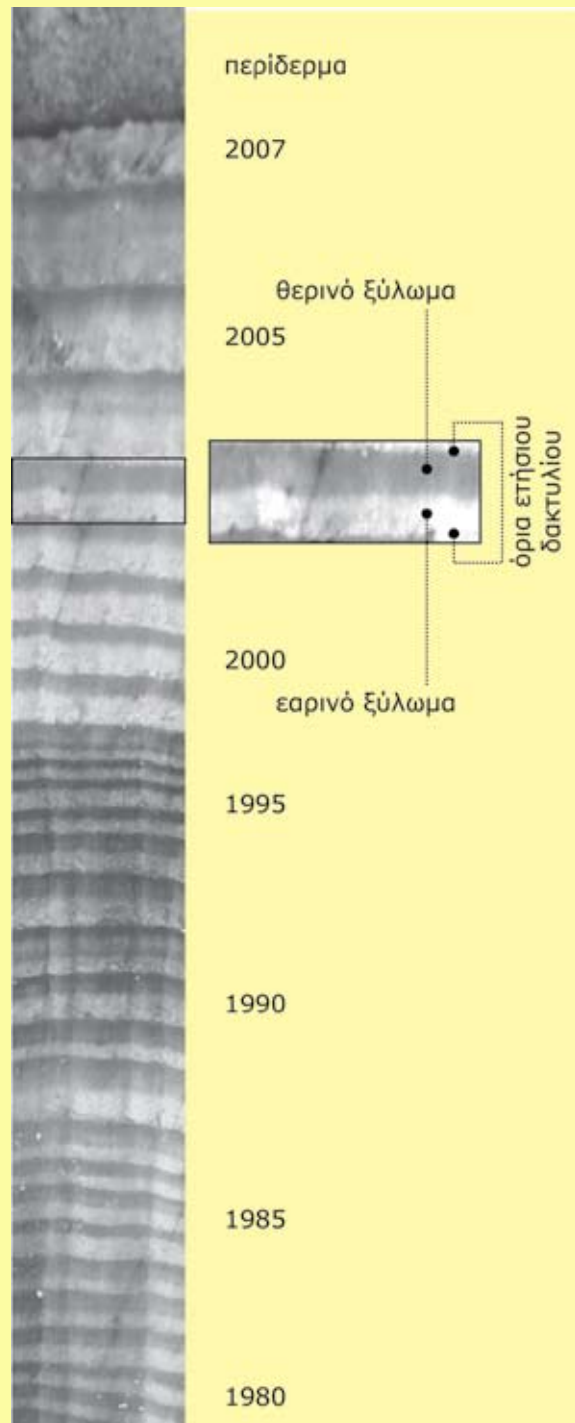
Τα δεδομένα των δακτυλίων των πολυετών δένδρων μπορούν να χρησιμοποιηθούν για την ανασύνθεση των ετήσιων διακυμάνσεων του κλίματος σε περιόδους για τις οποίες δεν υπάρχουν καταγεγραμμένες μετεωρολογικές μετρήσεις. Η μελέτη των δεδομένων αυτών αποτελούν αντικείμενο της δενδροκλιματολογίας. Η αρχή της δενδροκλιματολογίας στηρίζεται στην παραδοχή ότι το πάχος των ετήσιων δακτυλίων (και επομένως και η ανάπτυξη του φυτικού οργανισμού) μειώνεται σε περιόδους στις οποίες επικρατούν παράγοντες καταπόνησης στο περιβάλλον ανάπτυξης. Ωστόσο η συσχέτιση πάχους δακτυλίων και δυσμενών περιόδων απαιτεί ιδιαίτερη προσοχή διότι πολυάριθμοι παράγοντες, ενδογενείς και περιβαλλοντικοί μπορούν να επηρεάσουν δυσμενώς την ανάπτυξη ενός δένδρου. Σε αυτούς περιλαμβάνονται η ανεπάρκεια νερού και θρεπτικών συστατικών, η σκίαση, οι ακραίες θερμοκρασίες, προσβολές κ.ά. Ορισμένοι επομένως παράγοντες δεν σχετίζονται άμεσα με το κλίμα που επικρατεί σε μια περιοχή.

Οι ετήσιοι δακτύλιοι των δένδρων που αποικίζουν εύκρατα κλίματα (στα οποία παρατηρούνται εποχιακές εναλλαγές των κλιματικών συνθηκών) απαρτίζονται συνήθως από δύο ευδιάκριτες ζώνες: Τη ζώνη του πρώιμου (εαρινού) ξύλου και τη ζώνη του όψιμου (θερινού) ξύλου, οι οποίες διαφέρουν τόσο όσο προς τον χρωματισμό, όσο και ως προς την πυκνότητά τους (**εικόνα 11.4**). Το

πρώιμο ξύλο απαρτίζεται από λεπτότοιχα ευμεγέθη κύτταρα, ενώ το περισσότερο συμπαγές όψιμο ξύλο απαρτίζεται από μικρότερου μεγέθους κύτταρα με παχιά κυτταρικά τοιχώματα. Η καταμέτρηση των δακτυλίων πραγματοποιείται σε κυλινδρικά εγκάρσια τμήματα κορμών τα οποία λαμβάνονται με ειδικούς δειγματολήπτες.

Η απλή καταμέτρηση των δακτυλίων όχι μόνο δεν εξασφαλίζει την ακριβή χρονολόγηση των επί μέρους δακτυλίων, αλλά μπορεί να οδηγήσει σε εσφαλμένα συμπεράσματα. Η ανάγκη ακριβούς αντιστοίχισης ενός ημερολογιακού έτους σε έναν και μόνο δακτύλιο επέβαλε τη χρήση της διασταυρωμένης χρονολόγησης. Η διασταυρωμένη χρονολόγηση (crossdating) αποτελεί ζωτικής σημασίας τεχνική της δενδροχρονολόγησης. Με την τεχνική αυτή επιτυγχάνεται η σύμπτωση (ταίριασμα) των χαρακτηριστικών ανάπτυξης των δακτυλίων πολυάριθμων δειγμάτων μιας περιοχής στην οποία επικρατούν παρόμοιες κλιματικές συνθήκες. Η σωστή διασταυρωμένη χρονολόγηση επιτρέπει την ταυτοποίηση της ακριβούς ημερομηνίας σχηματισμού του κάθε δακτυλίου. Η τεχνική αυτή, εφόσον είναι δυνατό να εφαρμοστεί, δίδει τη δυνατότητα στους ερευνητές «να πάνε πίσω στο χρόνο» μέσω διαδοχικών, επάλληλων δενδροχρονολογήσεων διαφορετικών δειγμάτων και λειψάνων. Συνεπώς είναι εφικτή και η ανασύσταση των κλιματικών συνθηκών σε βάθος χρόνου (σε ορισμένες περιπτώσεις για χιλιάδες χρόνια).

Ο σχεδιασμός του σκελετού (skeleton plotting) αποτελεί μία εύχρηστη μέθοδο διασταυρωμένης χρονολόγησης σε δακτυλίους. Με τη μέθοδο αυτή αποτυπώνονται οι διακυμάνσεις στο πάχος των δακτυλίων ενός δένδρου πάνω σε χαρτί μιλιμετρέ και επισημαίνονται παρόμοιες τάσεις μεταβολών σε διαφορετικά δένδρα. Η **εικόνα 11.4** δείχνει τμήμα του κορμού ενός καμένου έλατου από την περιοχή της Πάρνηθας.



Εικόνα 11.4. Τμήμα του κορμού ενός καμένου έλατου από την περιοχή της Πάρνηθας. Την περίοδο 1995-1998 παρατηρείται συρρίκνωση των δακτυλίων, ένδειξη καταπόνησης του συγκεκριμένου δένδρου.

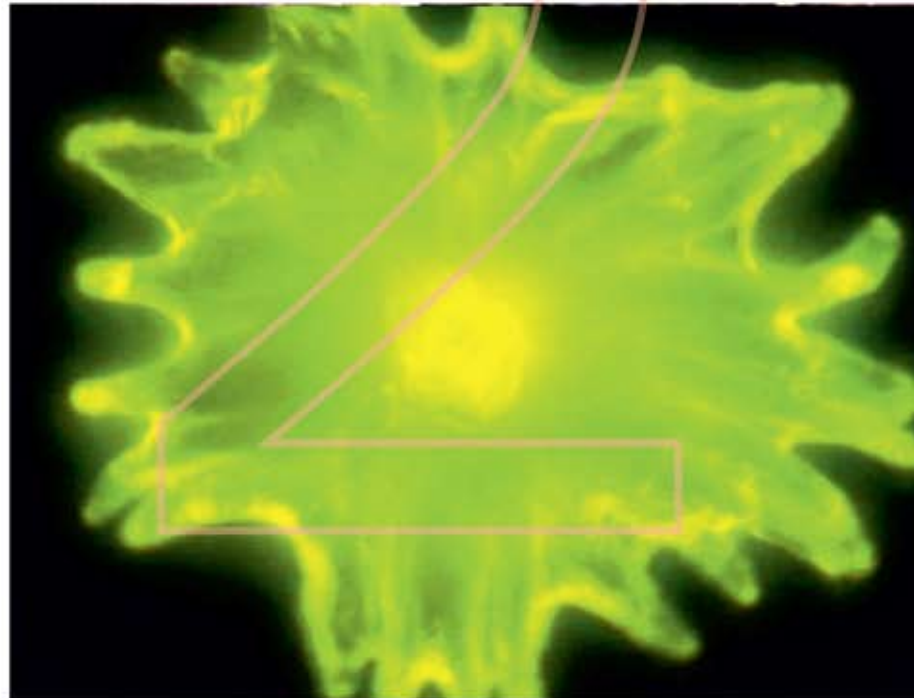
Ενότητα II

ΒΙΟΤΙΚΟΙ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ



12

ΤΟ ΧΗΜΙΚΟ ΟΠΛΟΣΤΑΣΙΟ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ ΕΝΑΝΤΙ ΒΙΟΤΙΚΩΝ ΠΑΡΑΓΟΝΤΩΝ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ



Έντονος κίτρινος φθορισμός που εκπέμπεται από μια νεαρή μη αδενώδη τρίχα του φύλλου της ελιάς, όπως εμφανίζεται στο μικροσκόπιο φθορισμού μετά από διέγερση με μπλε φως. Ο φθορισμός οφείλεται στην ύπαρξη φλαβονοειδών (φαινολικών συστατικών) στα κύτταρα της τρίχας.

12.1. Η σύνθεση των δευτερογενών μεταβολιτών έχει άμεση σχέση με την αντιμετώπιση των βιοτικών παραγόντων καταπόνησης

Οι φυτικοί οργανισμοί παράγουν έναν μεγάλο αριθμό οργανικών μορίων (ο αριθμός τους ξεπερνά τις 100.000 χημικές δομές), η σύνθεση των οποίων δεν φαίνεται να σχετίζεται ευθέως με τις ανάγκες της αύξησης και της ανάπτυξης. Τα οργανικά αυτά μόρια αρχικά θεωρήθηκαν ως προϊόντα μεταβολικής δραστηριότητας η οποία δεν σχετίζεται με ζωτικής σημασίας φυσιολογικές λειτουργίες και ως εκ τούτου μπορούσε να θεωρηθεί δευτερεύουσας σημασίας δραστηριότητα. Γιαυτό το λόγο οι ενώσεις αυτές ονομάστηκαν **δευτερογενείς μεταβολίτες** ή προϊόντα του **δευτερογενούς μεταβολισμού**. Σύμφωνα με τη θεώρηση αυτή, στον αντίποδα βρίσκονται τα προϊόντα του **πρωτογενούς μεταβολισμού**, όπως αμινοξέα, λιπίδια, νουκλεοτίδια, υδατάνθρακες, οργανικά οξέα κ.ά., τα οποία διαδραματίζουν ζωτικής σημασίας ρόλους σε λειτουργίες όπως η αναπνοή, η φωτοσύνθεση, η αφομοίωση ανόργανων θρεπτικών στοιχείων κ.ά., ενώ η ύπαρξή τους χαρακτηρίζει όλα ανεξαιρέτως τα κύτταρα.

Τα κυριότερα χαρακτηριστικά της ομάδας των δευτερογενών μεταβολιτών είναι τα εξής:

A. Ο συνολικός αριθμός τους υπερβαίνει κατά πολύ εκείνο των πρωτογενών μεταβολιτών.

B. Οι μεταβολίτες αυτοί προέρχονται από ενδιάμεσες ενώσεις του πρωτογενούς μεταβολισμού (π.χ. ακετυλοσυνένζυμο-Α, ορισμένα αμινοξέα, κ.ά.).

Γ. Η σύνθεση και συσσώρευσή τους αποτελεί μια συντονισμένη και ολοκληρωμένη δραστηριότητα των φυτικών κυττάρων που συνδέεται στενά με την ικανότητα διαφοροποίησης, δηλ. με το μηχανισμό δημιουργίας εξειδικευμένων κυττάρων, και επομένως ακολουθεί συγκεκριμένη πορεία στον τόπο και στο χρόνο. Ως εκ τούτου η σύσταση σε δευτερογενείς μεταβολίτες των κυττάρων ενός συγκεκριμένου ιστού ή οργάνου ή κυττάρων τα οποία βρίσκονται σε ένα συγκεκριμένο οντογενετικό στάδιο, μπορεί να αποτελεί ένα αποκλειστικό βιοχημικό χαρακτηριστικό.

Δ. Πολυάριθμα παρακλάδια του δευτερογενούς μεταβολισμού λειτουργούν αποκλειστικά ή ενισχύονται μόνο σε ορισμένες οικογένειες φυτών. Αυτό σημαίνει ότι ορισμένοι τουλάχιστον δευτερο-

Πρωτογενής μεταβολισμός: Ο μεταβολισμός που σχετίζεται με ζωτικές λειτουργίες και λειτουργεί σε όλα τα φυτικά κύτταρα.

Δευτερογενής μεταβολισμός: Ο μεταβολισμός τα προϊόντα του οποίου εμπλέκονται κυρίως σε αλληλεπιδράσεις μεταξύ του φυτού και του (βιοτικού ή αβιοτικού) περιβάλλοντος.

Δευτερογενείς μεταβολίτες: Τα προϊόντα του δευτερογενούς μεταβολισμού που ανήκουν σε τρεις μεγάλες ομάδες (φαινολικές ενώσεις, τερπένια, αζωτούχοι δευτερογενείς μεταβολίτες).

Κριτήριο διάκρισης πρωτογενών-δευτερογενών μεταβολιτών: Οι πρωτογενείς μεταβολίτες συμμετέχουν σε ζωτικής σημασίας λειτουργίες εντός των φυτικών κυττάρων, ενώ οι δευτερογενείς μεταβολίτες εμπλέκονται κυρίως σε αλληλεπιδράσεις μεταξύ του φυτού και του (βιοτικού ή αβιοτικού) περιβάλλοντος.

Φυτοχημικά πρότυπα: Η ποιοτική σύσταση σε δευτερογενείς μεταβολίτες που συνήθως είναι χαρακτηριστική μιας οικογένειας, ενός γένους, ενός είδους ή μιας ποικιλίας.

Υπόθεση της Βέλτιστης Άμυνας: Η επένδυση των φυτών σε αμυντικά μέσα είναι ιδιαίτερα δαπανηρή, πραγματοποιείται σε βάρος της ανάπτυξης και διαμορφώνεται εξελικτικά λόγω της φυτοφαγίας. Υψηλή αμυντική επένδυση αναμένεται σε ιστούς ή όργανα, πολύτιμα ή /και ευάλωτα.

Υπόθεση της Διαθεσιμότητας των Πόρων: Τα επίπεδα άμυνας μεταβάλλονται με το ρυθμό ανάπτυξης του φυτού. Καθώς ο ρυθμός ανάπτυξης του φυτού μειώνεται, το επίπεδο βέλτιστης άμυνας αυξάνεται. Η ποσότητα των διαθέσιμων πόρων για την ανάπτυξη (νερό, θρεπτικά και ηλιακή ακτινοβολία), αλληλεπιδρά με τη φυτοφαγία.

Υπόθεση ισορροπίας άνθρακα/θρεπτικών στοιχείων: Τα επίπεδα και ο τύπος της άμυνας σχετίζονται με τη διαθεσιμότητα των πόρων. Οι αμυντικοί μεταβολίτες διαχωρίζονται σε αυτούς που έχουν ως βάση τον άνθρακα και σε αυτούς που έχουν ως βάση το άζωτο. Η μέτρια ανεπάρκεια θρεπτικών στοιχείων περιορίζει την ανάπτυξη περισσότερο από ότι τη φωτοσύνθεση με συνέπεια τα φυτά που αντιμετωπίζουν καταστάσεις μειωμένης διαθεσιμότητας θρεπτικών έχουν περίσσεια φωτοσυνθετικού προϊόντος το οποίο επενδύεται στην παραγωγή δευτερογενών μεταβολιτών που έχουν ως βάση τον άνθρακα.



γενείς μεταβολίτες συντίθενται από ένα και μόνο φυτικό είδος ή από μια ομάδα φυτικών ειδών τα οποία συνδέονται ταξινομικά μεταξύ τους. Επομένως η ποιοτική σύσταση από πλευράς δευτερογενών μεταβολιτών (**φυτοχημικά πρότυπα**), σε συνδυασμό με τις μορφολογικές ή ανατομικές ιδιαιτερότητες, προσδιορίζουν πληρέστερα τη φυσιογνωμία του κάθε φυτικού είδους, ή ακόμη και ποικιλίας. Γιαυτό το λόγο τα φυτοχημικά πρότυπα αποτελούν ένα πρόσθετο και αναγκαίο ταξινομικό κριτήριο.

Η αδυναμία κατανόησης του ρόλου των μεταβολιτών αυτών οδήγησε αρχικά στη διατύπωση υποθέσεων, σύμφωνα με τις οποίες τα προϊόντα αυτά δεν ήταν παρά απόβλητα ή παραπροϊόντα της μεταβολικής δραστηριότητας των φυτικών κυττάρων. Οι εντατικές έρευνες των τελευταίων 40 ετών έχουν πλέον επιβεβαιώσει ότι η σύνθεση και συσσώρευση των δευτερογενών μεταβολιτών συνδέεται στενά με τη λειτουργία αμυντικών μηχανισμών έναντι κυρίως βιοτικών αλλά και αβιοτικών καταπονήσεων. Οι μηχανισμοί αυτοί θεωρούνται απόλυτα αναγκαίοι για την επιβίωση των φυτικών ειδών. Συνδέεται επίσης με πλειάδα οικολογικών ρόλων, όπως στην αναπαραγωγή, στην εγκαθίδρυση συμβιωτικών σχέσεων, στον ανταγωνισμό με γειτονικά φυτά κ.ά. Στο σημείο αυτό αξίζει να αναφερθεί ότι οι γνώσεις μας για τους δευτερογενείς μεταβολίτες παραμένουν φτωχές. Λαμβάνοντας υπόψη τον τεράστιο αριθμό τους και ότι 1000 περίπου νέα μόρια καταχωρούνται ετησίως στην ομάδα αυτή, θεωρείται πολύ πιθανό ότι στο άμεσο μέλλον θα ανακαλυφθούν και νέοι ρόλοι τους.

Η διάκριση των πρωτογενών έναντι των δευτερογενών μεταβολιτών με βάση την επιμέρους βιοσυνθετική οδό, το είδος των προδρόμων μορίων ή τη δομή του μορίου δεν είναι πάντοτε εφικτή. Το κριτήριο επίσης εάν ένας μεταβολίτης εξυπηρετεί ή όχι τις πάγιες ανάγκες για αύξηση και ανάπτυ-

ξη δεν καλύπτει όλες τις περιπτώσεις. Π.χ. η βιοσύνθεση της χλωροφύλλης σε φωτοσυνθετικούς ιστούς συνδέεται στενά με τη διαφοροποίηση, αφού μόνο ορισμένα κύτταρα (συνήθως φωτοσυνθετικού παρεγχύματος) περιέχουν τη χρωστική αυτή. Παραδοσιακά ωστόσο η χλωροφύλλη θεωρείται πρωτογενής μεταβολίτης. Από την άλλη πλευρά η λιγνίνη, απαραίτητο δομικό πολυμερές όλων των ξυλωδών ιστών και το αφθονότερο συστατικό των φυτικών ιστών εκτός της κυτταρίνης, κατατάσσεται στους δευτερογενείς μεταβολίτες. Για τους λόγους αυτούς, ως ασφαλέστερο **κριτήριο διάκρισης** θεωρείται ο λειτουργικός ρόλος του επί μέρους μορίου: Οι πρωτογενείς μεταβολίτες συμμετέχουν σε ζωτικής σημασίας λειτουργίες εντός των φυτικών κυττάρων, ενώ οι δευτερογενείς μεταβολίτες εμπλέκονται κυρίως σε αλληλεπιδράσεις μεταξύ του φυτού και του (βιοτικού ή αβιοτικού) περιβάλλοντος.

Στα φυσικά οικοσυστήματα οι φυτικοί οργανισμοί βρίσκονται συνεχώς σε επαφή με ένα εχθρικό βιοτικό περιβάλλον. Βακτήρια, ιοί, μύκητες, νηματώδεις, ακάρεα, έντομα, φυτοφάγα ζώα, συγκροτούν ένα μακρύ κατάλογο απειλητικών για την επιβίωση εχθρών. Δεδομένου ότι τα φυτά αδυνατούν να αντεπεξέλθουν τις αντίξοες συνθήκες του βιοτικού περιβάλλοντος με τη φυγή, αναγκάστηκαν μέσω της εξέλιξης να εφοδιαστούν εκτός από την κατάλληλη δομή, και με ένα τεράστιο βιοχημικό οπλοστάσιο δευτερογενών μεταβολιτών οι οποίοι θωρακίζουν τα φυτικά κύτταρα έναντι των επίδοξων εχθρών. Η αμυντική αυτή θωράκιση φαίνεται ότι οικοδομήθηκε σταδιακά μέσω της εξέλιξης (ή και της συνεξέλιξης με τους εχθρούς) από τυχαίες ή «κατευθυνόμενες» (**βλ. ενότητα 8.6**) μεταλλάξεις οι οποίες οδηγούσαν στην παραγωγή ενός νέου μορίου δευτερογενούς μεταβολίτη με τοξική δράση έναντι των παθογόνων ή/και των άλλων εχθρών, αλλά όχι έναντι των φίλων ιστών και κυττάρων. Ο μηχανισμός της



Η υπόθεση ισορροπίας ανάπτυξης-διαφοροποίησης: Δέχεται τις βασικές παραδοχές της προηγούμενης θεωρίας και την επεκτείνει. Η επένδυση στην άμυνα φαίνεται πως αντικατοπτρίζει μια δυναμική ισορροπία μεταξύ της κυρίαρχης τάσης για ανάπτυξη, ώστε να αντιμετωπιστούν οι ανταγωνιστές, αλλά ταυτόχρονα και της ανάγκης να προσαπίζονται σε ικανοποιητικό βαθμό τις υπάρχουσες δομές (κατ' επέκταση λειτουργίες), ώστε οι απώλειες που ενδεχομένως θα επιφέρουν τα φυτοφάγα ή/και τα παθογόνα να μην κλονίσουν ανεπανόρθωτα την επιβίωσή τους.

Το μοντέλο ανταγωνισμού για παραγωγή πρωτεϊνών – φαινολικών ενώσεων: Τοποθετεί τις προηγούμενες υποθέσεις στη βιοχημική τους βάση, προτείνοντας ότι η πρωτεϊνοσύνθεση (που αντιπροσωπεύει την ανάπτυξη) και η βιοσύνθεση των φαινολικών ουσιών (που αντιπροσωπεύει την άμυνα) αποτελούν διαδικασίες οι οποίες ανταγωνίζονται μεταξύ τους για τη χρήση της φαινυλαανίνης, το κοινό πρόδρομο μόριο και στις δύο μεταβολικές οδούς. Όταν οι απαιτήσεις για πρωτεϊνοσύνθεση είναι υψηλές, η παραγωγή φαινολικών ενώσεων αναμένεται να περιορίζεται.

φυσικής επιλογής εξασφάλισε τη διαιώνιση των ατόμων τα οποία χαρακτηρίζονταν από τη σύνθεση του νέου μορίου, αφού διέθεταν βελτιωμένα αμυντικά χαρακτηριστικά (επομένως και ανταγωνιστικά πλεονεκτήματα) έναντι των ατόμων τα οποία δεν είχαν τη συγκεκριμένη μετάλλαξη. Το γεγονός αυτό οδήγησε στην επίτευξη μιας ισορροπίας στους φυσικούς πληθυσμούς, αφού λόγω της αποτελεσματικότητας των αμυντικών μηχανισμών, η κατανάλωση φυτικής βιομάζας είναι επιλεγμένη και περιορισμένη. Στην αντίθετη περίπτωση κατά την οποία η άμυνα των φυτών δεν θα ήταν αποτελεσματική, η ισορροπία θα είχε διαταραχθεί ανεπανόρθωτα εις βάρος τους. Ωστόσο, όπως και σε άλλες περιπτώσεις καταπονήσεων, οι φυτικοί οργανισμοί παρουσιάζουν εξαιρετικά μεγάλο εύρος ευαισθησίας έναντι των βιοτικών παραγόντων καταπόνησης.

νισμών, η κατανάλωση φυτικής βιομάζας είναι επιλεγμένη και περιορισμένη. Στην αντίθετη περίπτωση κατά την οποία η άμυνα των φυτών δεν θα ήταν αποτελεσματική, η ισορροπία θα είχε διαταραχθεί ανεπανόρθωτα εις βάρος τους. Ωστόσο, όπως και σε άλλες περιπτώσεις καταπονήσεων, οι φυτικοί οργανισμοί παρουσιάζουν εξαιρετικά μεγάλο εύρος ευαισθησίας έναντι των βιοτικών παραγόντων καταπόνησης.

12.2. Μια πληθώρα οικολογικών υποθέσεων έχει διατυπωθεί σχετικά με τα αμυντικά πρότυπα των φυτών

Πως διαμορφώνονται τα αμυντικά πρότυπα των φυτικών οργανισμών; Οι ερμηνευτικές προσεγγίσεις έχουν μέχρι στιγμής αποδώσει μια πληθώρα υποθέσεων σε οικολογικό επίπεδο, οι κυριότερες των οποίων είναι οι εξής:

Η υπόθεση της Βέλτιστης Άμυνας (McKey 1974), που αποτελεί μια από τις αρχικές ερμηνευτικές θεωρίες, προτείνει ότι η επένδυση των φυτών σε αμυντικά μέσα είναι ιδιαίτερα δαπανηρή και πραγματοποιείται σε βάρος της ανάπτυξης. Η κύρια επιλεκτική δύναμη που διαμορφώνει τα πρότυπα του δευτερογενούς μεταβολισμού θεωρείται πως είναι η φυτοφαγία. Υψηλή αμυντική επένδυση αναμένεται σε ιστούς ή όργανα, πολύτιμα ή/και ευάλωτα.

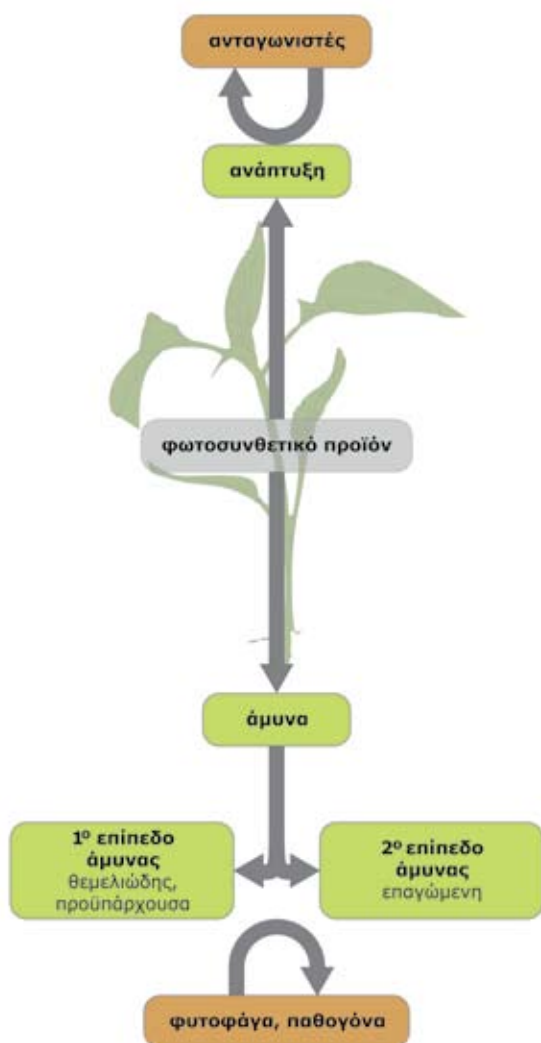
Η υπόθεση της διαθεσιμότητας των πόρων (Coley et al. 1985) προβλέπει ότι τα επίπεδα άμυνας μεταβάλλονται με το ρυθμό ανάπτυξης του φυτού. Καθώς ο ρυθμός ανάπτυξης του φυτού μειώνεται, το επίπεδο βέλτιστης άμυνας αυξάνεται. Η ποσότητα των διαθέσιμων πόρων για την ανάπτυξη (νερό, θρεπτικά στοιχεία και ηλιακή ακτινοβολία), αλληλεπιδρά με τη φυτοφαγία.

Η υπόθεση ισορροπίας άνθρακα/θρεπτικών στοιχείων (Bryant et al. 1983) συσχετίζει τη διαθεσιμότητα των πόρων (π.χ. θρεπτικών συστατικών ή της ηλιακής ακτινοβολίας) με τον τύπο χημικής άμυνας που διαθέτουν τα φυτά, προτείνοντας ταυτόχρονα τη διάκριση των αμυντικών μεταβολιτών σε αυτούς που έχουν ως βάση τον άνθρακα και σε αυτούς που έχουν ως βάση το άζωτο. Η υπόθεση αυτή στηρίζεται στο ότι η μέτρια ανεπάρκεια θρεπτικών στοιχείων περιορίζει την ανάπτυξη περισσότερο από ότι τη φωτοσύνθεση. Κατά συνέπεια, τα φυτά που αντιμετωπίζουν καταστάσεις μειωμένης διαθεσιμότητας θρεπτι-

κών στοιχείων έχουν περίσσεια φωτοσυνθετικού προϊόντος το οποίο στις δεδομένες συνθήκες δεν μπορεί να επενδυθεί σε αναπτυξιακές διαδικασίες. Επομένως το φωτοσυνθετικό αυτό πλεόνασμα με τη μορφή π.χ. υδατανθράκων συσσωρεύεται και συνεπώς ο λόγος C/N στη βιομάζα αυξάνεται. Οι υδατάνθρακες αυτοί διοχετεύονται στην παραγωγή δευτερογενών μεταβολιτών που έχουν ως βάση τον άνθρακα (τερπένια, φαινολικά και άλλες ουσίες που το μόριό τους περιέχει μόνο C, O, H), οι οποίοι συνιστούν μέρος του αμυντικού δυναμικού των φυτών. Αντιθέτως, αυξημένη πρόσληψη θρεπτικών στοιχείων σε πλούσια εδάφη, μειώνει το λόγο C/N καθώς η ανάπτυξη, με τη χρήση των αφομοιωθέντων θρεπτικών στοιχείων, αποκτά προτεραιότητα έναντι του δευτερογενούς μεταβολισμού. Η σκίαση επίσης μειώνει τον λόγο C/N των φυτικών οργάνων περιορίζοντας την αφομοίωση του άνθρακα περισσότερο από τη λήψη θρεπτικών στοιχείων. Οι συγκεντρώσεις των δευτερογενών μεταβολιτών που έχουν ως βάση τον άνθρακα μειώνονται καθώς ο περιορισμένος διαθέσιμος άνθρακας διατίθεται για την ανάπτυξη.

Η υπόθεση ισορροπίας ανάπτυξης-διαφοροποίησης (GDB, Herms & Mattson 1992), δέχεται τις βασικές παραδοχές της προηγούμενης θεωρίας και την επεκτείνει. Η επένδυση στην άμυνα φαίνεται πως αντικατοπτρίζει μια δυναμική ισορροπία μεταξύ της κυρίαρχης τάσης για ανάπτυξη, ώστε να αντιμετωπιστούν οι ανταγωνιστές, αλλά ταυτόχρονα και της ανάγκης να προασπίζονται σε ικανοποιητικό βαθμό τις υπάρχουσες δομές (κατ'επέκταση λειτουργίες), ώστε οι απώλειες που ενδεχομένως θα επιφέρουν τα φυτοφάγα ή/και τα παθογόνα να μην κλονίσουν ανεπανόρθωτα την επιβίωσή τους.

Το μοντέλο ανταγωνισμού για παραγωγή πρωτεϊνών – φαινολικών ενώσεων (PCM, Haukioja et al. 1998, Jones & Hartley 1999) τοποθετεί τις προηγούμενες θεωρίες στη βιοχημική τους βάση, προτείνοντας ότι η πρωτεϊνوسύνθεση (που αντιπροσωπεύει την ανάπτυξη) και η βιοσύνθεση των φαινολικών ουσιών (που αντιπροσωπεύει την άμυνα) αποτελούν διαδικασίες οι οποίες ανταγωνίζονται μεταξύ τους για τη χρήση της φαινυλαλανίνης, το κοινό πρόδρομο μόριο και



Εικόνα 12.1. Σύνοψη των επικρατέστερων υποθέσεων σχετικών με τη διαμόρφωση των αμυντικών προτύπων στα φυτά. Το φωτοσυνθετικό προϊόν κατανέμεται ανάλογα με τις ανάγκες για ανάπτυξη, ώστε να αντιμετωπιστούν οι ανταγωνιστές, και τις ανάγκες άμυνας και προστασίας έναντι κυρίως βιοτικών παραγόντων καταπόνησης. Το φωτοσυνθετικό προϊόν στην περίπτωση αυτή επενδύεται ώστε να λειτουργούν δύο επίπεδα άμυνας, η θεμελιώδης προϋπάρχουσα και η επαγόμενη. Η επάρκεια θρεπτικών στοιχείων προμηθεύει τις διαδικασίες ανάπτυξης, ενώ η ανεπάρκεια τους ευνοεί τις διαδικασίες άμυνας/προστασίας.

στις δύο διαδικασίες. Όταν οι απαιτήσεις για πρωτεϊνوسύνθεση είναι υψηλές, η παραγωγή φαινολικών ενώσεων αναμένεται να περιορίζεται.

Οι υποθέσεις και θεωρίες που προαναφέρθηκαν (και κυρίως οι τρεις τελευταίες) προσφέρουν ένα γόνιμο υπόβαθρο για την εξήγηση των διαφορετικών προτύπων άμυνας στους φυτικούς οργανισμούς (**εικόνα 12.1**). Π.χ. τα καλλιεργούμενα φυτά παρουσιάζονται περισσότερο ευάλωτα σε προσβολές έναντι αυτών των φυσικών οικοσυστημάτων. Ο μικρός σχετικά αριθμός των φυτικών ειδών που χρησιμοποιούνται από τον άνθρωπο ως τροφή αφορά ουσιαστικά σε μεταλλάξεις οι οποίες έχουν επιλεγεί μέσω της βελτίωσης ούτως ώστε να επενδύουν μικρό μόνο ποσοστό του φωτοσυνθετικού προϊόντος στην άμυνα. Επομένως οι συγκεντρώσεις των ανεπιθύμητων για τον άνθρωπο-καταναλωτή συστατικών του δευτερογενούς μεταβολισμού παραμένουν σε χαμηλά επίπεδα. Λόγω λοιπόν της απουσίας ισχυρών αμυντικών μηχανισμών, τα φυτά αυτά παρουσιάζονται ευαίσθητα σε ορισμένες τουλάχιστον ασθένειες και εχθρούς, που αντιμετωπίζονται με φυτοφάρμακα.

Στο σημείο αυτό θα πρέπει να τονιστεί ότι οι θεωρίες που προαναφέρθηκαν προσπαθούν να ερμηνεύσουν τα πρότυπα συσσώρευσης των δευτερογενών μεταβολιτών κυρίως υπό το πρίσμα της άμυνας έναντι των φυτοφάγων εχθρών. Ωστόσο τις περισσότερες φορές τα όρια διάκρισης μεταξύ της άμυνας (έναντι όχι μόνο φυτοφάγων) και της προστασίας έναντι αβιοτικών παραγόντων καταπόνησης δεν είναι σαφή. Π.χ. οι φαινολικές ουσίες μπορεί να συσσωρεύονται και λόγω της αντιοξειδωτικής τους δράσης ώστε να προσφέρουν προστασία έναντι ποικίλων αβιοτικών παραγόντων καταπόνησης. Για το λόγο αυτό έχουν διατυπωθεί θεωρίες οι οποίες αμφισβητούν ότι ο αποκλειστικός τους ρόλος είναι η άμυνα (**βλ. επίσης ενότητα 13.5.1**).

Θα πρέπει επίσης να τονιστεί ότι σε ορισμένα είδη φυτών στην άμυνα έναντι των βιοτικών παραγόντων καταπόνησης παίρνουν μέρος και ανόργανες ενώσεις, όπως βαρέα μέταλλα (**βλ. ενότητα 9.3**) και ανόργανο θείο (στο κακαόδεντρο).

Δεδομένου λοιπόν ότι ο δευτερογενής μεταβολισμός αποτελεί το θεμέλιο λίθο της άμυνας των φυτών έναντι των βιοτικών παραγόντων καταπόνησης (και όχι μόνο), η γνώση για την ομάδα αυτή των οργανικών μορίων αποτελεί βασική προϋπόθεση για την κατανόηση της λειτουργίας των αμυντικών μηχανισμών των φυτικών ιστών.

12.3. Οι δευτερογενείς μεταβολίτες κατατάσσονται σε τρεις μεγάλες ομάδες

Παρά το γεγονός ότι ο αριθμός των επί μέρους προϊόντων του δευτερογενούς μεταβολισμού είναι εξαιρετικά υψηλός, οι ενδιάμεσες ουσίες του πρωτογενούς μεταβολισμού από τις οποίες προέρχονται τα προϊόντα αυτά (άρα και οι κύριες βιοσυνθετικοί οδοί) είναι ολιγάριθμες. Με βάση λοιπόν τη βιοσυνθετική οδό μέσω της οποίας παράγονται και τα χαρακτηριστικά του μορίου, οι δευτερογενείς μεταβολίτες κατατάσσονται συνήθως σε τρεις μεγάλες ομάδες. Η ομάδα των **φαινολικών ενώσεων** περιλαμβάνει μεταβολίτες οι οποίοι χαρακτηρίζονται από την ύπαρξη ενός τουλάχιστον αρωματικού δακτυλίου στο μόριό τους και συντίθενται κυρίως μέσω των βιοσυνθετικών οδών του σικιμικού ή/και του μηλονικού οξέος. Τα **τερ-**

πένια παράγονται μέσω της βιοσυνθετικής οδού του μεβαλονικού και πρόδρομο μόριο το ακέτυλο συνένζυμο A ή μέσω της βιοσυνθετικής οδού της 4-μεθυλο-2-μεθυλοερυθρυτόλης, ενώ η ομάδα των **αζωτούχων δευτερογενών μεταβολιτών** περιλαμβάνει ενώσεις οι οποίες προέρχονται κυρίως από αμινοξέα. Οι κηροί, η υμενίνη (κουτίνη) και η φελλίνη (σουβερίνη), παρόλο που παραδοσιακά δεν θεωρούνται ως ενεργοί δευτερογενείς μεταβολίτες, θα αναφερθούν εν συντομία επειδή έχουν σημαντική συμβολή στην αμυντική θωράκιση των φυτικών ιστών και οργάνων.

12.3.1. Φαινολικές ενώσεις

Το μόριο των δευτερογενών αυτών μεταβολιτών περιλαμβάνει έναν τουλάχιστον αρωματικό δακτύλιο (C_6H_6) ο οποίος φέρει ένα ή περισσότερα υδροξύλια. Μια σειρά αντιδράσεων συμπύκνωσης, προσθήκης ή πολυμερισμού του βασικού αρωματικού δακτυλίου, οδηγούν στη σύνθεση πολυάριθμων παραγώγων (**πίνακας 12.1**). Το όνομά τους το οφείλουν στο απλούστερο μόριο της σειράς, τη φαινόλη. Η βιοσύνθεση των πρώτων φαινολικών ενώσεων φαίνεται ότι απετέλεσε ένα κρίσιμο εξελικτικό βήμα για τον εποικισμό της χέρσου του πλανήτη από τους φυτικούς οργανισμούς. Η κατασκευή κυτταρικού τοιχώματος προσαρμοσμένου στο αέριο και όχι στο υγρό περιβάλλον και η μηχανική του ενδυνάμωση φαίνεται ότι σχετίζεται με τη συμμετοχή φαινολικών ενώσεων στη δομή αυτή. Το ποσοστό συμμετοχής των δευτερογενών αυτών μεταβολιτών στην κατασκευή

της φυτικής βιομάζας είναι τόσο υψηλό ώστε να δικαιολογεί τον κρίσιμο οικολογικό τους ρόλο. Υπολογίζεται ότι οι φαινολικές ενώσεις απαρτίζουν το 40% του οργανικού άνθρακα ο οποίος ανακυκλώνεται στη βιόσφαιρα, ενώ η αποδόμησή τους (κυρίως της λιγνίνης), αποτελεί το περιοριστικό βήμα στην ολοκλήρωση του κύκλου του άνθρακα λόγω της μεγάλης ανθεκτικότητας του συγκεκριμένου πολυμερούς στην αποδόμηση.















Φαινολικές ενώσεις: Δευτερογενείς μεταβολίτες οι οποίοι χαρακτηρίζονται από την ύπαρξη ενός τουλάχιστον αρωματικού δακτυλίου στο μόριό τους, ο οποίος φέρει ένα ή περισσότερα υδροξύλια και συντίθενται κυρίως μέσω των βιοσυνθετικών οδών του σικιμικού ή/και του μηλονικού οξέος.

Τερπένια: Δευτερογενείς μεταβολίτες των οποίων ο βασικός σκελετός είναι ένα μόριο υδρογονάνθρακα με 5 άτομα άνθρακα (ισοπεντάνιο) και παράγονται μέσω της βιοσυνθετικής οδού του μεβαλονικού οξέος και πρόδρομο μόριο το ακέτυλο συνένζυμο A ή μέσω της βιοσυνθετικής οδού της 4-μεθυλο-2-μεθυλοερυθρυτόλης.

Αζωτούχοι δευτερογενείς μεταβολίτες: Ενώσεις του δευτερογενούς μεταβολισμού που περιέχουν άζωτο στο μόριό τους και προέρχονται κυρίως από αμινοξέα.



Πίνακας 12.1. Οι κυριότερες υποομάδες των φαινολικών ενώσεων.

αριθμός ατόμων άνθρακα	τύπος βασικού ανθρακικού σκελετού	κατηγορία ενώσεων	χαρακτηριστικοί εκπρόσωποι
6		απλές φαινόλες	υδροκινόνη, κατεχόλη
7		παράγωγα υδρόξυβενζοϊκού οξέος	γαλλικό οξύ
8		ακετοφαινόλες, παράγωγα οξικού οξέος, φαινυλίου	4-υδρόξυακετοφαινόνη, 4-υδροξυφαινυλοξικό οξύ
9		παράγωγα υδρόξυκιναμικού οξέος φαινυλοπροπανίου κουμαρίνες	καφεϊκό οξύ ευγενόλη εσκουλετίνη
10		ναφθοκινόνες	γιουγκλόνη
13		ξανθόνες	μαντζιφερίνη
14		στιλβένια, ανθρακινόνες	ρεσβερατρόλη, εμοντίνη
15		φλαβονοειδή, ανθοκυανίνες	καιμπερόλη, δελφινιδίνη
18		λιγνάνες	πινορεσινόλη
30		διφλαβονοειδή	αμεντοφλαβόνη
n		μελανίνες της κατεχόλης	πολυμερή του ναφθαλενίου
n		υδρολυόμενες ταννίνες	γαλλοταννίνες
n		λιγνίνες	πολυμερή της κωνιφερυλικής και κουμαρυλικής αλκοόλης (γυμνόσπερμα) πολυμερή της κωνιφερυλικής και σιναπικής αλκοόλης (αγγειόσπερμα)
n		συμπυκνωμένες ταννίνες	πολυμερή φλαβονοειδών

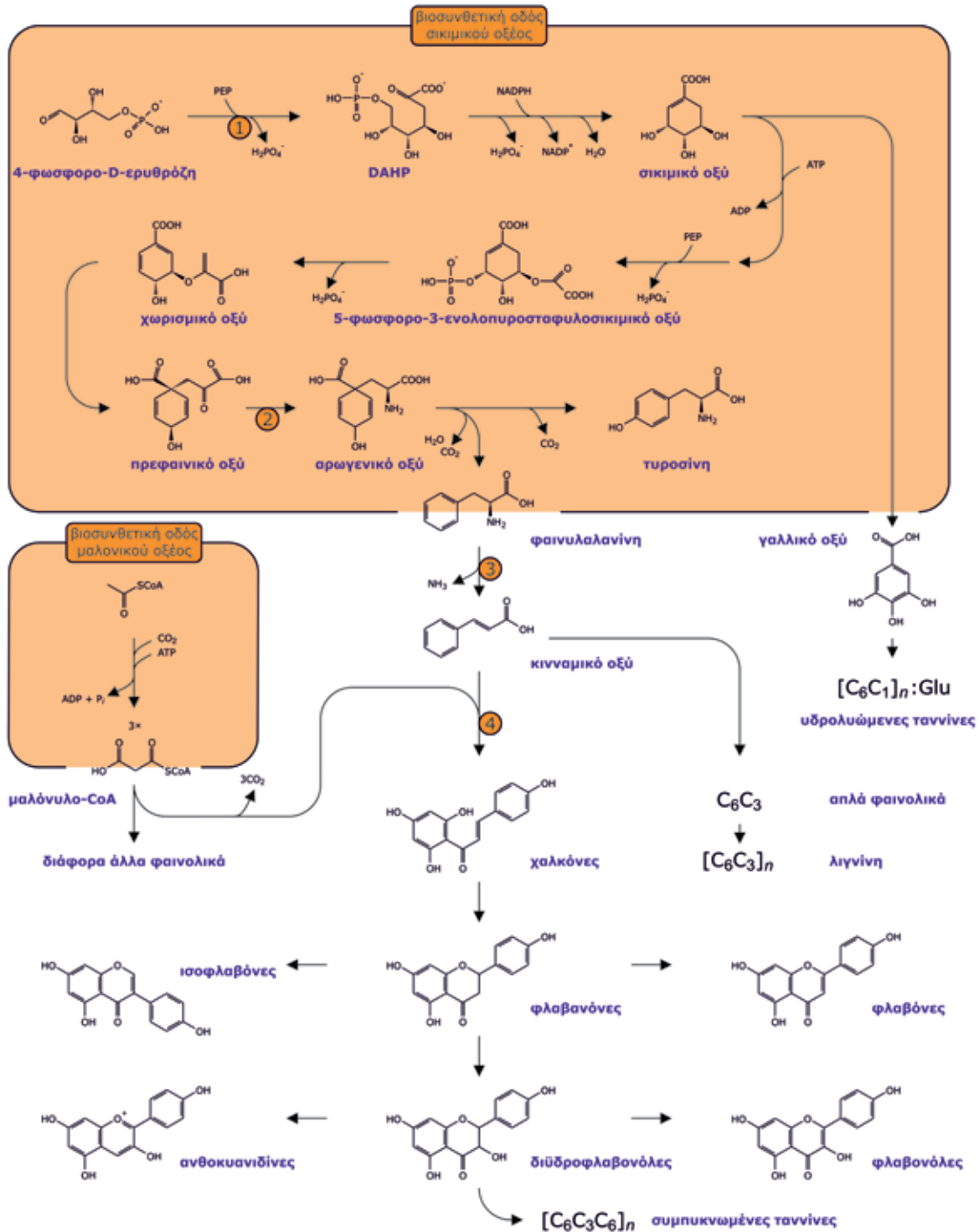
12.3.1.1. Οι φαινολικές ενώσεις προέρχονται από τη φαινυλαλανίνη

Οι περισσότερες φαινολικές ενώσεις συντίθενται μέσω της βιοσυνθετικής οδού του σικιμικού οξέος. Η βιοσυνθετική αυτή οδός του πρωτογενούς μεταβολισμού, ουσιαστικά μετατρέπει απλά ενδιάμεσα μόρια υδατανθράκων της γλυκόλυσης και του κύκλου των φωσφοπεντοζών σε αρωματικά αμινοξέα. Ξεκινά με τη συμπύκνωση δύο βασικών φωσφορυλιωμένων πρωτογενών μεταβολιτών, του φωσφοενολπυροσταφυλικού οξέος και της 4-φωσφοερυθρόζης (**εικόνα 12.2**). Τα υπεύθυνα ένζυμα της βιοσυνθετικής πορείας εντοπίζονται κυρίως σε πλαστίδια. Η βιοσύνθεση των αρχικών απλών φαινολικών ενώσεων πραγματοποιείται μέσω της απαμίνωσης ενός αρωματικού αμινοξέος, της φαινυλαλανίνης, προϊόντος της οδού

του σικιμικού οξέος. Η αντίδραση καταλύεται από την **αμμωνιο-λυάση της φαινυλαλανίνης** (Phenylalanine Ammonia Lyase, PAL), ένζυμο-κλειδί του μεταβολισμού των φαινολικών. Σε ορισμένες περιπτώσεις πολυπλοκότερων μορίων, ο σκελετός άνθρακα συναρμολογείται από απλούστερες δομικές μονάδες που προέρχονται από διαφορετικές βιοσυνθετικές οδούς του πρωτογενούς μεταβολισμού. Π.χ. στη βιοσύνθεση των φλαβονοειδών και όλων των συναφών ή παραγώγων μορίων, συνεργάζονται οι βιοσυνθετικές οδοί του σικιμικού και του μαλονικού οξέος (**εικόνα 12.2**).



Αμμωνιο-λυάση της φαινυλαλανίνης (Phenylalanine Ammonia Lyase, PAL): Ένζυμο-κλειδί του μεταβολισμού των φαινολικών ενώσεων. Καταλύει την απαμίνωση της φαινυλαλανίνης προς κινναμικό οξύ. Η έκφραση του γονιδίου που κωδικοποιεί το ένζυμο, αλλά και η δραστηριότητα του ενζύμου ρυθμίζονται από πολυάριθμους βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες καταπόνησης.




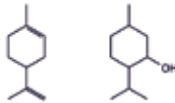
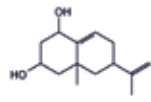
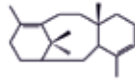
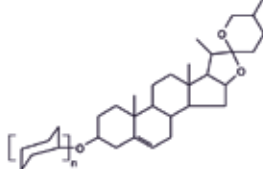
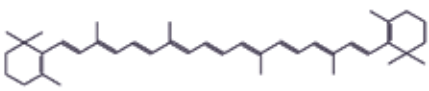
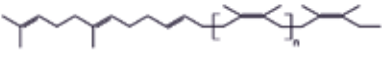
Εικόνα 12.2. Οι κύριες βιοσυνθετικές οδοί παραγωγής φαινολικών ενώσεων στους φυτικούς ιστούς. Οι πρόδρομοι μεταβολίτες 4-φωσφοερυθρόζη και PEP (φωσφοενολόπυροσταφυλικό οξύ) προέρχονται από βασικές οδούς του πρωτογενούς μεταβολισμού, όπως τον κύκλο των φωσφοπεντοζών και τη γλυκόλυση. Ένζυμα κλειδιά: 1: συνθετάση του DAHP, 2: τρανσαμινάση 3: αμμωνιο-λυάση της φαινυλαλανίνης (PAL), 4: Συνθετάση της χαλκόνης (CHS).

12.3.2. Τερπένια

Όλες οι ενώσεις του τύπου αυτού προέρχονται από τη βασική μονάδα του ισοπεντανίου. Πρόκειται ουσιαστικά για μια κατηγορία λιπιδίων των οποίων ο βασικός σκελετός είναι ένα μόριο υδρογονάνθρακα με 5 άτομα άνθρακα. Η ονομασία τερπένιο προέρχεται από τη γερμανική λέξη *terpentin* (νέφτι), διότι από το προϊόν αυτό απομονώθηκαν τα πρώτα μέλη της ομάδας. Η ομάδα περιλαμβάνει πολυάριθμες ενώσεις, με εξαιρετική

ποικιλότητα μορφής. Ορισμένες από αυτές, όπως π.χ. τα καροτενοειδή, οι χλωροφύλλες, και ορισμένες φυτορμόνες, όπως οι γιββερελίνες και το αμπισικό οξύ, αποτελούν αναπόσπαστα συστατικά ζωτικών φυσιολογικών μηχανισμών και επομένως θεωρούνται πρωτογενείς μεταβολίτες. Με τη συνένωση διαφορετικού αριθμού βασικών μονάδων ισοπεντανίου (2,4,6,8,...,n) δημιουργούνται πολυπλοκότερα μόρια, διαφορετικά μετα-

Πίνακας 12.2. Υποομάδες και χαρακτηριστικοί εκπρόσωποι της ομάδας των τερπενίων.

αριθμός ατόμων άνθρακα	τύπος βασικού ανθρακικού σκελετού / κατηγορία ενώσεων	εκπρόσωπος και δομή
5	C_5H_8	 ισοβαλεραμίδιο
10	$C_{10}H_{16}$	 λιμονένιο μενθόλη
15	$C_{15}H_{24}$	 καψιδιόλη (ερεμοφιλιάνιο)
20	$C_{20}H_{32}$	 ταξα-4,11-διένιο (ταξαδιένιο)
30	$C_{30}H_{48}$	 γιαμονίνη (σαπωνίνη)
40	$C_{40}H_{64}$	 β -καροτένιο
n	$[C_5H_8]_n$	 καουτσούκ

ξύ τους (**πίνακας 12.2**). Η θερμική διάσπαση των πολυμερών αυτών σε πολλές περιπτώσεις παράγει ένα αλκένιο, το αέριο ισοπρένιο. Επίσης κάτω από κατάλληλες συνθήκες μπορεί να πραγματοποιηθεί χημική σύνθεση τερπενίων με πολυμερι-

σμό του ισοπρενίου. Για τους λόγους αυτούς τα τερπένια ονομάζονται και ισοπρενοειδή, παρόλο που το ισοπρένιο δεν αποτελεί το πρόδρομο μόριο για τη βιοσύνθεση των τερπενίων.

12.3.2.1. Τα τερπένια προκύπτουν μέσω δύο διαφορετικών βιοσυνθετικών οδών

Η βιοσύνθεση των τερπενίων πραγματοποιείται μέσω δύο διαφορετικών μεταβολικών οδών. Η *βιοσυνθετική οδός του μεβαλονικού οξέος* (το οποίο αποτελεί ένα σημαντικό ενδιάμεσο μεταβολίτη) οδηγεί στη σύνθεση της βασικής μονάδας με τα πέντε άτομα άνθρακα μέσω της σταδιακής συμπύκνωσης τριών μορίων ακετυλο-συνενζύμου Α (**εικόνα 12.3**). Τα τελικά προϊόντα της οδού αυτής, το πυροφωσφορικό ισοπεντενύλιο και το ισομερές του πυροφωσφορικό διμεθυλαλλύλιο αποτελούν τις ενεργοποιημένες πρόδρομες μορφές μορίων οι οποίες συνδυαζόμενες παράγουν τα διάφορα μόρια των τερπενίων (**εικόνα 12.3**). Τα ένζυμα της βιοσυνθετικής οδού του μεβαλονικού οξέος εντοπίζονται στο κυτταρόπλασμα και το ενδοπλασματικό δίκτυο. Μέσω της οδού αυτής

παράγονται κυρίως σεσκιτερπένια, τριτερπένια και πολυτερπένια. Στα πλαστίδια η βιοσύνθεση των τερπενίων πραγματοποιείται μέσω της οδού της *2-μεθυλο-4-φωσφορο-ερυθρυτόλης* (**εικόνα 12.3**), η οποία οδηγεί στην παραγωγή ισοπρενίου, μονοτερπενίων, διτερπενίων και τετρατερπενίων.

Η συνένωση των βασικών προδρόμων μονάδων, ανεξάρτητα από την προέλευσή τους, μπορεί να πραγματοποιηθεί με τουλάχιστον τρεις διαφορετικούς τρόπους (**εικόνα 12.4**). Η δυνατότητα αυτή, αλλά και οι περαιτέρω επαναδιευθετήσεις δεσμών άνθρακα-άνθρακα, οδηγούν σε τέτοια ποικιλότητα μορφών, ώστε η αναγνώριση των προδρόμων μονάδων να μην είναι πάντοτε ευχερής.

12.3.3. Αζωτούχες ενώσεις

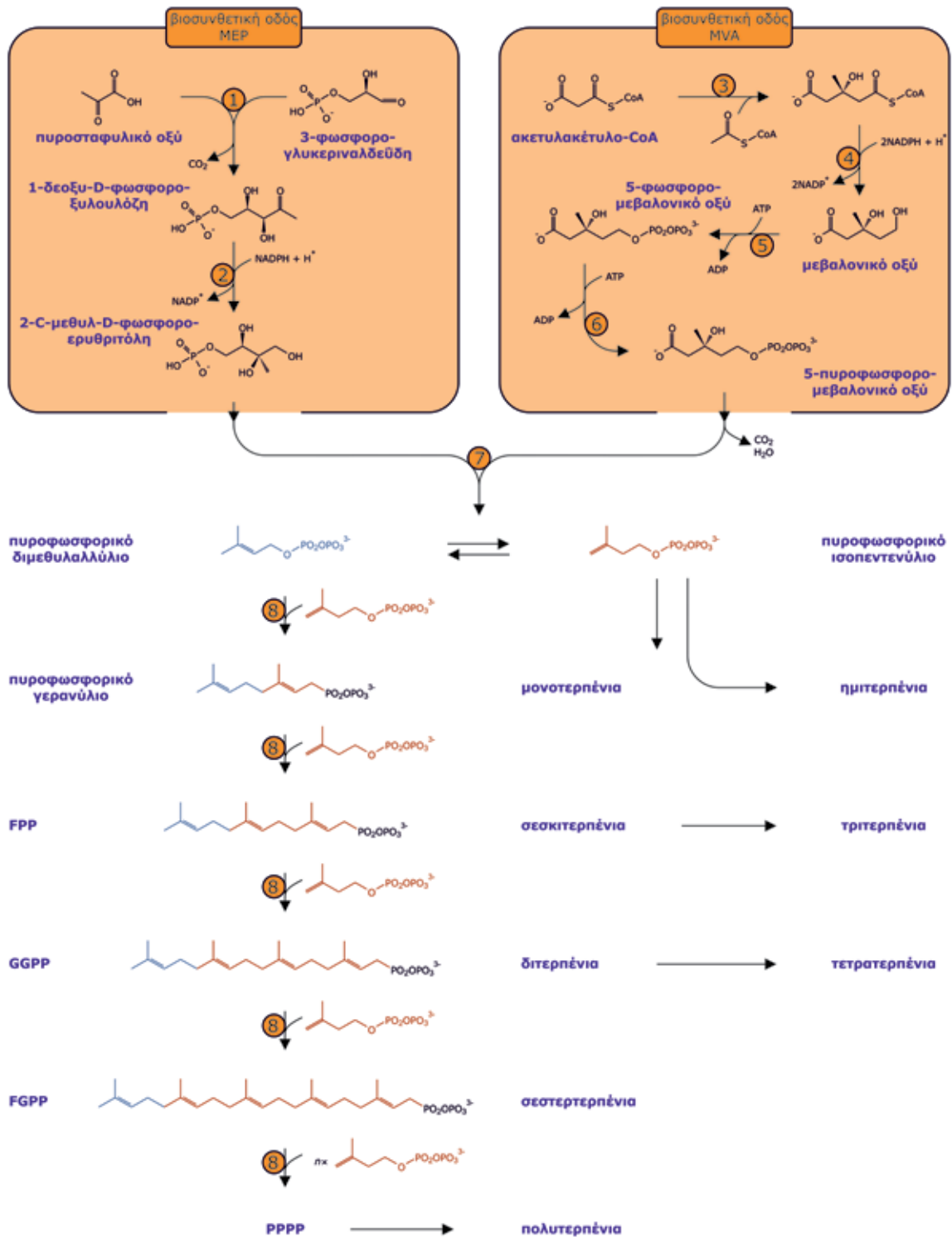
Πρόκειται για μια ετερογενή ομάδα δευτερογενών μεταβολιτών, η οποία περιλαμβάνει ενώσεις με διαφορετική δομή αλλά και βιολογική δράση. Στον **πίνακα 12.3** παρουσιάζονται οι κυριότερες

υποομάδες αζωτούχων δευτερογενών μεταβολιτών, τα χαρακτηριστικά τους και ορισμένοι εκπρόσωποι.

12.3.3.1. Οι αζωτούχες ενώσεις προέρχονται κυρίως από αμινοξέα

Ο βασικός ανθρακικός σκελετός και/ή το άζωτο των περισσότερων δευτερογενών μεταβολιτών της ομάδας αυτής προέρχονται από πρόδρομα μόρια αμινοξέων (π.χ. ασπαραγγινικό, λυσίνη, τυροσίνη, τρυπτοφάνη) (**εικόνα 12.5**). Σε ορισμένες ωστόσο περιπτώσεις οι πρόδρομες ενώσεις είναι ενδιάμεσα μόρια του πρωτογενούς μεταβολισμού

όπως π.χ. το μόριο της κωνίνης το οποίο προέρχεται από τη συμπύκνωση ακετυλο-συνενζύμου Α και μαλονυλο-συνενζύμου Α. Υπάρχει επίσης περίπτωση ο ανθρακικός σκελετός να προέρχεται από τις βιοσυνθετικές οδούς των τερπενίων.



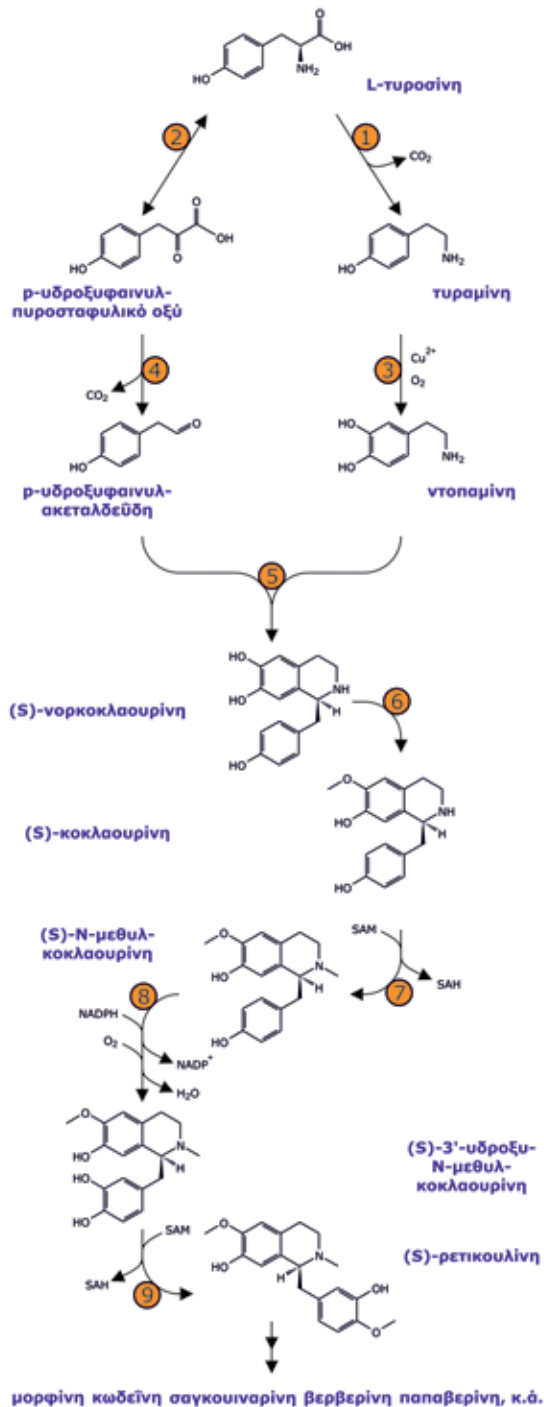
Εικόνα 12.3. Η βιοσύνθεση των κυριότερων υποομάδων τερπενίων. Ως πρόδρομες ενώσεις χρησιμοποιούνται οι IPP και DMAPP, προϊόντα της βιοσυνθετικής οδού του μεβαλονικού οξέος ή της 2-μεθυλ-4φωσφο-ερυθριτόλης. Με προσθήκη κάθε φορά μιας μονάδας των προδρόμων ενώσεων προκύπτουν οι υποομάδες των τερπενίων. Συντμήσεις: HMG-CoA, υδροξυ-μεθυλ-γλουταρυλ-CoA, MVA-PP, πυροφωσφορικό μεβαλονικό οξύ, IPP, πυροφωσφορικό ισοπεντενύλιο, DMAPP, πυροφωσφορικό διμεθυλαλλύλιο, FPP, πυροφωσφορικό γερανύλιο, GGPP, πυροφωσφορικό γερανυλγερανύλιο, GFPP, πυροφωσφορικό γερανυλφαιρνεσύλιο, PPPP, πυροφωσφορικό πολυπεντενύλιο, MEP, 2-μεθυλ-4φωσφο-ερυθριτόλη. Ένζυμα: 1: συνθετάση της 1-δεοξυ-D-φωσφο-ξυλουλόζης, 2: αναγωγή της 1-δεοξυ-D-φωσφο-ξυλουλόζης, 3: συνθετάση του HMG-CoA, 4: αναγωγή του HMG-CoA, 5: κινάση του μεβαλονικού οξέος, 6: κινάση του 5-φωσφο-μεβαλονικού οξέος, 7: ισομεράση του IPP, 8: πρενυλοτρανσφεράσες.



Εικόνα 12.4. Δυνατότητες συνδυασμού των μονάδων με πέντε άτομα άνθρακα για το σχηματισμό πολυπλοκότερων μορίων τερπενίων. Στο επάνω μέρος του σχήματος παρουσιάζονται οι δομές του ισοπρενίου, του ισοπεντανίου και του IPP, του προδρόμου μορίου σύνθεσης τερπενίων. Στο κάτω μέρος του σχήματος παρουσιάζονται τρεις διαφορετικές δυνατότητες συνένωσης δύο προδρόμων μονάδων για την παραγωγή ενός μορίου μονοτερπενίου.

Πίνακας 12.3. Αζωτούχες ενώσεις του δευτερογενούς μεταβολισμού.

υποομάδα ένωσης	χαρακτηριστικά	εκπρόσωπος και δομή
αλκαλοειδή	Διαθέτουν έναν τουλάχιστον ετεροκυκλικό δακτύλιο ο οποίος περιλαμβάνει άζωτο. Παρουσιάζουν εξαιρετική ποικιλότητα μορφής και αλκαλικές ιδιότητες (στις οποίες οφείλουν και το όνομά τους). Ευδιάλυτα στο νερό.	<p>κωνίνη παπαβερίνη</p>
μη-πρωτεϊνικά αμινοξέα	Παρουσιάζουν δομή παραπλήσια εκείνης ενός εκ των απαραίτητων αμινοξέων. Στο παράδειγμα, η δομή είναι παραπλήσια της προλίνης.	<p>L-αζετιδινό-2-ικό οξύ</p>
κυανογόνα γλυκοσίδια	Αζωτούχα γλυκοσίδια (περιέχουν σάκχαρο στο μόριό τους), τα οποία υπό την επίδραση κατάλληλων ενζύμων απελευθερώνουν την τοξική ρίζα κυανίου.	<p>αμυγδαλίνη</p>
θειογλυκοζίτες	Αζωτούχα γλυκοσίδια τα οποία εκτός του αζώτου περιέχουν και θείο. Κάτω από κατάλληλες συνθήκες διασπώνται παράγοντας τοξικά παράγωγα, όπως το ισοθειοκυανικό ή το θειοκυανικό ιόν.	<p>γλυκομπρασισίνη</p>
αμυντικές πρωτεΐνες	Πολυπεπίδια-εξειδικευμένοι παρεμποδιστές με αμυντικούς ρόλους.	<p>λεκτίνες, χιτινάσες</p>
μπεταλαΐνες	Αζωτούχες χρωστικές οι οποίες δίδουν τους χαρακτηριστικούς χρωματισμούς σε όργανα και ιστούς ορισμένων φυτικών ειδών. Παρουσιάζουν περιορισμένη εξάπλωση, κυρίως σε οικογένειες της τάξης των Caryophyllales.	<p>μπετανιδίνη</p>
πολυαμίνες	Χαρακτηρίζονται από τη παρουσία μιας τουλάχιστον αμινομάδας στο μόριό τους.	<p>πουτρεσκίνη σπερμίνη</p>



Εικόνα 12.5. Η βιοσύνθεση του αλκαλοειδούς ρετικουλίνης από δύο μόρια τυροσίνης. Η ρετικουλίνη αποτελεί το πρόδρομο μόριο για τη βιοσύνθεση μιας σειράς άλλων αλκαλοειδών, όπως της μορφίνης, της παπαβερίνης, κ.ά. Ενζύμα: 1: αποκαρβοξυλάση της τυροσίνης 2: τρανσαμινάση, 3: φαινολοξειδάση 4: αποκαρβοξυλάση, 5: συνθετάση της νορκοκλαουρίνης, 6: μεθυλοτρανσφεράση της νορκοκλαουρίνης, 7: μεθυλοτρανσφεράση της κοκλαουρίνης 8: υδροξυλάση της μεθυλοκοκλαουρίνης 9: μεθυλοτρανσφεράση της υδροξυ μεθυλοκοκλαουρίνης. SAM, S-αδενοσυλομεθειονίνη, SAH, S-αδενοσυλομοκουστίνη.

12.3.4. Υμενίνη (κουτίνη)-κηροί –φελλίνη (σουβερίνη)

Η **υμενίνη** είναι ένα ετερογενές πολυμερές το οποίο απαρτίζεται κυρίως από λιπαρά οξέα που συνδέονται μεταξύ τους με εστερικούς δεσμούς. Στο σχηματισμό της υμενίνης συμμετέχουν ως δομικές μονάδες λιπαρά οξέα κυρίως των τύπων 16:0 και 18:1, τα οποία μπορεί να διαθέτουν υδροξυλικές ή εποξυ-ομάδες (**πίνακας 12.4**). Η υμενίνη συνήθως καλύπτεται εξωτερικά ή/και είναι εμποτισμένη από ένα μίγμα μη πολυμερισμένων υδρογονανθράκων των οποίων η αλυσίδα περιλαμβάνει μεγάλο αριθμό ατόμων άνθρακα, τους **κηρούς** (**πίνακας 12.4**). Οι κηροί (αναφέρονται και ως **επιφυμενιδικά συστατικά**) συγκροτούν ένα εξαιρετικά υδρόφοβο στρώμα στο οποίο ενσωματώνονται και άλλα λιπόφιλα συστατικά με αμυντικό προορισμό, όπως στερόλες, μεθυλιω-

μένα φλαβονοειδή, κ.ά. Η λεπτή δομή του στρώματος των κηρών παρουσιάζει εξαιρετική ποικιλομορφία (**εικόνα 10.1**).

Η χημική σύσταση της **φελλίνης** παρουσιάζει ομοιότητες με εκείνη της υμενίνης, αλλά εμφανίζει αυξημένη περιεκτικότητα σε συστατικά με μεγάλο αριθμό ατόμων άνθρακα στην αλυσίδα, σε δικαρβοξυλικά λιπαρά οξέα καθώς και σε φαινολικές ενώσεις (**πίνακας 12.1**). Τα επιμέρους συστατικά της φελλίνης σε επίπεδο λεπτής δομής συγκροτούν διακριτές στρώσεις αλειφατικών και φαινολικών συστατικών οι οποίες επικαλύπτουν η μία την άλλη.

Πίνακας 12.4. Ορισμένοι τυπικοί εκπρόσωποι των δομικών μονάδων των πολυμερών της υμενίνης και της φελλίνης καθώς και ορισμένα συστατικά των κηρών.

υμενίνη (κουτίνη)		
ομάδα λιπαρών οξέων με 16 άτομα C		ομάδα λιπαρών οξέων με 18 άτομα C
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{14}\text{COOH}$		$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$
$\text{HOCH}_2(\text{CH}_2)_{14}\text{COOH}$		$\text{HOCH}_2(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$
φελλίνη (σουβερίνη)		
	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_m\text{COOH}$	
	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_m\text{CH}_2\text{OH}$	
	$\text{HOCH}_2(\text{CH}_2)_n\text{COOH}$	
	$\text{HOOC}(\text{CH}_2)_n\text{COOH}$	
	διάφορες φαινολικές ενώσεις κυρίως του τύπου του υδροξυκιναμικού οξέος ($m=18-30$, $n=14-20$)	
κηροί		
αλκάνια	λιπαρό οξύ, αλκοόλη	εστέρας
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{27}\text{CH}_3$	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{22}\text{COOH}$	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{22}\text{COO}(\text{CH}_2)_{25}\text{CH}_3$
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{29}\text{CH}_3$	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{24}\text{CH}_2\text{OH}$	

Υμενίνη: Ετερογενές πολυμερές το οποίο απαρτίζεται κυρίως από λιπαρά οξέα (κυρίως των τύπων 16:0 και 18:1) που συνδέονται μεταξύ τους με εστερικούς δεσμούς σχηματίζοντας ένα πλέγμα στο οποίο συμπεριλαμβάνονται και φαινολικές ενώσεις. Η υμενίνη καλύπτει την επιφάνεια όλων των υπέργειων οργάνων και καλύπτεται εξωτερικά από κηρούς.

Κηροί: Μίγμα μη πολυμερισμένων υδρογονανθράκων των οποίων η αλυσίδα περιλαμβάνει μεγάλο αριθμό ατόμων άνθρακα. Συγκροτούν ένα εξαιρετικά υδρόφοβο στρώμα στο οποίο ενσωματώνονται και άλλα λιπόφιλα συστατικά με αμυντικό προορισμό, όπως στερόλες, μεθυλιωμένα φλαβονοειδή.

Επιφυμενιδικά συστατικά: Συστατικά τα οποία αποτελούν το επιφανειακό στρώμα της εφυμενίδας, συνήθως κηροί ή ρητινώδη εκκρίματα αδένων.

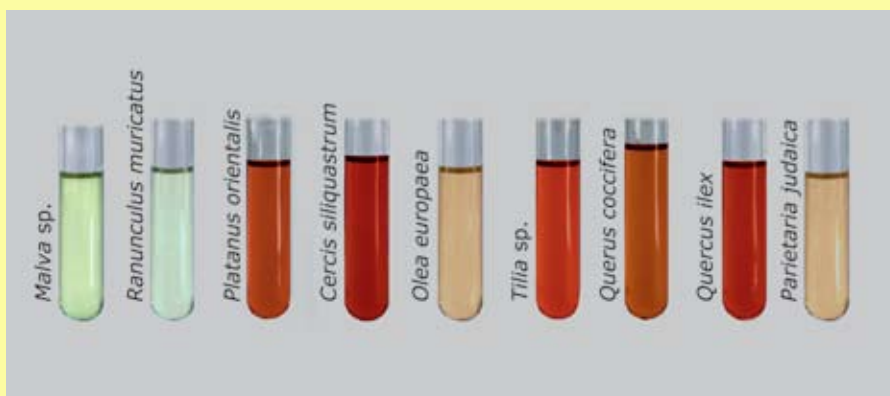
Φελλίνη: Ετερογενές πολυμερές με σύσταση παρόμοια της υμενίνης, αλλά εμφανίζει αυξημένη περιεκτικότητα σε συστατικά με μεγάλο αριθμό ατόμων άνθρακα στην αλυσίδα, σε δικαρβοξυλικά λιπαρά οξέα καθώς και σε φαινολικές ενώσεις. Η φελλίνη καλύπτει συνήθως την επιφάνεια υπόγειων οργάνων.



Ένθετο 12.1. Ποιοτική ανίχνευση συμπυκνωμένων ταννινών σε φυτικούς ιστούς

Οι συμπυκνωμένες ταννίνες (αναφέρονται και ως προανθοκυανιδίνες) είναι δευτερογενείς μεταβολίτες ευρύτατα διαδεδομένοι, κυρίως μεταξύ δενδρωδών φυτικών ειδών. Οι συμπυκνωμένες ταννίνες θεωρείται ότι συμβάλλουν στην άμυνα έναντι των φυτοφάγων οργανισμών, λόγω της αντιδιατροφικής και προοξειδωτικής δράσης τους. Η παρουσία τους είναι περισσότερο έντονη στα πολυετή δενδρώδη είδη από ότι στα ποώδη. Οι συμπυκνωμένες ταννίνες ανιχνεύονται από την απόκτηση κόκκινου χρώματος των ιστών που τις περιέχουν, μετά από όξινη υδρόλυση εν θερ-

μώ. Το κόκκινο χρώμα οφείλεται σε μόρια ανθοκυανιδινών (κυρίως πελαργονιδίνης, κυανιδίνης και δελφινιδίνης). Στην **εικόνα 12.6** φαίνονται εκχυλίσματα φύλλων διαφορετικών φυτικών ειδών μετά από την όξινη υδρόλυση εν θερμώ. Η παρουσία τους είναι έντονη στα *Platanus orientalis*, *Cercis siliquastrum*, *Tilia* sp., *Quercus coccifera*, και *Quercus ilex* (πολυετή δενδρώδη), ενώ στα *Malva* sp., *Ranunculus muricatus*, *Parietaria judaica* (ποώδη) δεν ανιχνεύονται ή ανιχνεύονται σε ίχνη. Εξαίρεση μεταξύ των δενδρωδών ειδών αποτελεί η ελιά.



Εικόνα 12.6. Η παρουσία συμπυκνωμένων ταννινών σε φύλλα διαφορετικών φυτικών ειδών. Το χρώμα οφείλεται σε μόρια ανθοκυανιδινών τα οποία προκύπτουν μετά από την όξινη υδρόλυση εν θερμώ των δειγμάτων.

13

Η ΑΜΥΝΑ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ ΕΝΑΝΤΙ
ΒΙΟΤΙΚΩΝ ΠΑΡΑΓΟΝΤΩΝ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ

1



Φυτοφάγες προνύμφες σε φύλλο του φυτού *Panocratium maritimum*.

13.1. Τα παθογόνα επηρεάζουν σημαντικές λειτουργίες του ξενιστή

Από τη στιγμή που θα εκδηλωθεί προσβολή από παθογόνα, επηρεάζεται μια σειρά από ζωτικές λειτουργίες του **ξενιστή**. Το εύρος και η μορφή των αλλαγών που θα παρατηρηθούν εξαρτάται από πολυάριθμους παράγοντες, όπως το είδος του παθογόνου, το είδος του οργάνου στο οποίο εκδηλώνεται η προσβολή, τη χρονική στιγμή που εκδηλώνεται η προσβολή, το αναπτυξιακό στάδιο του οργάνου κ.ά. Οι επιπτώσεις μιας προσβολής στις ζωτικές φυσιολογικές λειτουργίες του ξενιστή είναι συνοπτικά οι εξής:

Φωτοσύνθεση: Η λειτουργία αυτή μπορεί να επηρεάζεται άμεσα ή έμμεσα. Οι βλάβες που προξενούνται από το παθογόνο στο έλασμα του φύλλου καθώς και η φυλλόπτωση που είναι δυνατό να παρατηρηθεί, επιφέρουν μείωση της φωτοσυνθετικής επιφάνειας και ως εκ τούτου ελάττωση της συνολικής φωτοσυνθετικής δραστηριότητας. Από την άλλη πλευρά, παθογόνα τα οποία προσβάλλουν τις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες προκαλούν κλείσιμο των στομάτων, επομένως η φωτοσυνθετική δραστηριότητα καταστέλλεται. Ορισμένοι μολυσματικοί παράγοντες (βλ. ενότητα 13.6.1) ή τοξίνες των παθογόνων παρεμποδίζουν άμεσα ή έμμεσα τη δραστηριότητα φωτοσυνθετικών ενζύμων, ενώ σε προχωρημένα στάδια εξάπλωσης παρατηρούνται άμεσες βλάβες στους χλωροπλάστες. Η αντίληψη επίσης διεγερτών (βλ. ενότητα 13.6.3) από τα φυτικά κύτταρα προκαλεί παρεμπόδιση της έκφρασης γονιδίων που σχετίζονται με τη φωτοσυνθετική λειτουργία, ενώ επάγεται η έκφραση γονιδίων που σχετίζονται με την άμυνα. Κατά συνέπεια η αντίληψη μιας προσβολής έχει δραματικές συνέπειες στην κατανομή των πόρων του ξενιστή μεταξύ ανάπτυξης και άμυνας (βλ. επίσης ενότητα 12.2).

Μεταφορά νερού-θρεπτικών συστατικών: Παθογόνα τα οποία προσβάλλουν τη ρίζα επηρεάζουν άμεσα την άντληση από το έδαφος και τη μεταφορά νερού και θρεπτικών συστατικών προς το υπέργειο τμήμα. Εξάλλου παθογόνα τα οποία προσβάλλουν ή εξαπλώνονται στα αγγεία του ξύλου προκαλούν μερική ή ολική έμφραξη των στοιχείων μεταφοράς είτε άμεσα (λόγω της παρουσί-

ας τους, ή/και της παραγωγής πολυσακχαριτών) είτε έμμεσα (λόγω καταστροφής κυττάρων του ξενιστή και απελευθέρωσης του περιεχομένου τους στα αγγεία ή/και δημιουργίας **τυλώσεων (εικόνα 13.1.A)** στα στοιχεία μεταφοράς από πλευράς ξενιστή).

Διαπνοή: Εάν το παθογόνο προσβάλλει τα φύλλα, παρατηρείται συνήθως αύξηση του ρυθμού της διαπνοής. Η αύξηση αυτή οφείλεται σε καταστροφή ή αλλοίωση της εφυμενίδας και της επιδερμίδας (επομένως συμβαίνει ανεξέλεγκτη διαρροή νερού) και σε δυσλειτουργίες του μηχανισμού κίνησης των καταφρακτικών κυττάρων των στομάτων. Εάν δεν αυξηθεί η ταχύτητα άντλησης νερού από τη ρίζα και της μεταφοράς του προς τα φύλλα με το διαπνευστικό ρεύμα, τότε παρατηρείται απώλεια σπαργής των κυττάρων και μαρασμός των φύλλων. Ορισμένα παθογόνα επηρεάζουν το μηχανισμό των καταφρακτικών κυττάρων προκαλώντας συνεχές άνοιγμα των στομάτων. Από την άλλη πλευρά η αντίληψη προσβολών από τα κύτταρα του φύλλου προκαλεί επίσης κλείσιμο των στομάτων (βλ. ενότητα 13.6.6.5).

Αναπνοή: Η αναπνοή κατά κανόνα αυξάνεται, κυρίως σε τοπικό επίπεδο. Στις ανθεκτικές ποικιλίες η αύξηση αυτή εξυπηρετεί κυρίως τις ανάγκες της επαγόμενης άμυνας, αλλά σε σύντομο χρονικό διάστημα μετά από την εκδήλωση της προσβολής παρατηρείται σταδιακή ελάττωση της αναπνευστικής δραστηριότητας. Σε ευπαθείς ποικιλίες η αναπνευστική δραστηριότητα παραμένει σε υψηλά επίπεδα για παρατεταμένο χρονικό διάστημα. Σε μεταβολικό επίπεδο παρατηρείται αύξηση της δραστηριότητας αναπνευστικών ενζύμων και ενεργοποίηση της οδού των φωσφορικών πεντοζών, κύριας οδού προμήθειας προδρόμων ενώσεων για τη βιοσύνθεση φαινολικών ενώσεων και άλλων δευτερογενών μεταβολιτών. Παρατηρείται επίσης αποσύζευξη των οξειδωτικών φωσφορυλιώσεων και συσσώρευση ADP το οποίο δρα ως ενεργοποιητής της αναπνοής. Σε ορισμένες περιπτώσεις παρατηρείται και αναερόβια αναπνοή, σε μια απεγνωσμένη προσπάθεια να καλυφθούν ταχύτερα οι αμυντικές ανάγκες.

Ξενιστής: Ο φυτικός οργανισμός εις βάρος του οποίου αναπτύσσεται ο παθογόνος παρασιτικός οργανισμός.



Περατότητα κυτταρικών μεμβρανών: Η διαταραχή της λειτουργίας των μεμβρανών στις συνθήκες αυτές προκαλεί απώλεια διαμερισματοποίησης και διαρροή ηλεκτρολυτών με τελικό αποτέλεσμα το θάνατο των κυττάρων. Η διαρροή ηλεκτρολυτών αποτελεί ένα από τα πρώτα συμπτώματα που ανιχνεύονται μετά από προσβολή παθογόνων, παρουσία τοξινών, ή ενζύμων παθογόνων.

Μεταβολές στην κατανομή των πόρων: Ορισμένα παθογόνα προκαλούν ανακατανομή των θρεπτικών συστατικών προς την περιοχή προσβολής, χωρίς να προκαλέσουν θάνατο των κυττάρων του ξενιστή.

Μεταγραφή-μετάφραση: Οι ιοί αποτελούν χαρακτηριστικό παράδειγμα άμεσης επέμβασης ενός παθογόνου στις δύο αυτές ζωτικές λειτουργίες του ξενιστή.

13.2. Τα φυτά διαθέτουν δύο βασικές στρατηγικές ώστε να αντιμετωπίζουν βιοτικούς παράγοντες καταπόνησης

Τα φυτά αντιμετωπίζουν την ύπαρξη βιοτικών παραγόντων καταπόνησης στο περιβάλλον τους μέσω δύο κυρίως στρατηγικών, οι οποίες σχετίζο-

νται με τον τρόπο με τον οποίον αντιτάσσουν οι φυτικοί ιστοί την άμυνα έναντι των εχθρών τους:

13.2.1. Αποφυγή

Τα φυτά τα οποία επιλέγουν τη στρατηγική αυτή ενισχύουν αμυντικά τους ιστούς τους έτσι ώστε να αποκλείσουν την είσοδο των παθογόνων στο εσωτερικό, ή να αποτρέψουν την κατανάλωση από τα φυτοφάγα. Η στρατηγική της αποφυγής ταυτίζεται εν πολλοίς με την ύπαρξη της **θεμελιώδους προϋπάρχουσας άμυνας**. Πρόκειται για ένα σύνολο αμυντικών μηχανισμών οι οποίοι έχουν αναλάβει τη μόνιμη προστασία των φυτικών ιστών και οργάνων. Περιλαμβάνει μορφολογικούς χαρακτήρες οι οποίοι παρέχουν κυρίως

μηχανική προστασία, όπως διάφορα εξαρτήματα της επιδερμίδας (άκανθες, τρίχες κ.ά.), δομές οι οποίες παρέχουν σύνθετη προστασία όπως αδένες, ρητινοφόροι αγωγοί, γαλακτοφόροι σωλήνες κ.ά., δομές οι οποίες εξασφαλίζουν τροφή ή καταφύγιο σε αρπακτικά, καθώς και ένα εκτεταμένο χημικό οπλοστάσιο δευτερογενών μεταβολιτών. Οι μεταβολίτες αυτοί βρίσκονται συνήθως αποθηκευμένοι στα χυμοτόπια των επιδερμικών ή άλλων κυττάρων.



Τύλωση: Προεκβολή των κυττάρων του ξυλώδους παρεγχύματος στην κοιλότητα ενός αγγείου που έχει ως αποτέλεσμα το μερικό ή ολικό φράξιμο του αγγείου. Παρατηρείται σε περιπτώσεις τραυματισμών, προσβολών και παύσης της λειτουργίας του αγγείου.

Θεμελιώδης προϋπάρχουσα άμυνα: Το σύνολο των αμυντικών μηχανισμών οι οποίοι έχουν αναλάβει τη μόνιμη προστασία των φυτικών ιστών και οργάνων. Περιλαμβάνει μορφολογικούς χαρακτήρες με αμυντικό χαρακτήρα, δομές οι οποίες εξασφαλίζουν τροφή ή καταφύγιο σε αρπακτικά, καθώς και ένα εκτεταμένο χημικό οπλοστάσιο δευτερογενών μεταβολιτών.

Επαγόμενη άμυνα: Ένα σύνολο αμυντικών βιοχημικών μηχανισμών που εκδηλώνονται μόνον όταν τα φυτικά κύτταρα αντιληφθούν προσβολή ή άλλου είδους καταπόνηση

Σύστημα επιτήρησης: Ένα δίκτυο αισθητήρων μέσω του οποίου τα φυτικά κύτταρα αντιλαμβάνονται τις προσβολές.

13.2.2. Ανθεκτικότητα

Τα φυτά τα οποία χαρακτηρίζονται από τη στρατηγική αυτή διαθέτουν την ικανότητα να αντιμετωπίζουν τη βιοτική καταπόνηση στο εσωτερικό πλέον των ιστών τους, ενεργοποιώντας μια σειρά από αμυντικούς μηχανισμούς. Συνήθως στην περίπτωση αυτή χρησιμοποιείται ο όρος **επαγόμενη άμυνα**, η οποία αφορά σε βιοχημικούς κυρίως μηχανισμούς που εμφανίζονται μόνον όταν εκδηλωθεί προσβολή ή άλλου είδους καταπόνηση. Έκφραση ανθεκτικότητας δεν σημαίνει ότι δεν θα παρατηρηθούν ζημιές σε ιστούς. Βασική προϋπόθεση για την ενεργοποίηση των μηχανισμών επαγόμενης άμυνας αποτελεί η ύπαρξη ενός **συστήματος επιτήρησης** σε κάθε φυτικό κύτταρο

που να ανιχνεύει προσβολές. Θα πρέπει στο σημείο αυτό να τονιστεί ότι τα όρια μεταξύ προϋπάρχουσας και επαγόμενης άμυνας δεν είναι πάντα ευδιάκριτα.

Το είδος των αμυντικών μηχανισμών οι οποίοι λειτουργούν σε ένα φυτικό είδος φαίνεται ότι εξαρτάται, εκτός των άλλων, και από το περιβάλλον στο οποίο εξαπλώνεται. Οι μηχανισμοί της προϋπάρχουσας άμυνας παρουσιάζονται συνήθως ενισχυμένοι σε φυτά τα οποία εποικίζουν αντίξοα περιβάλλοντα με περιορισμένη διαθεσιμότητα σε θρεπτικά συστατικά.

13.3. Η στρατηγική της αποφυγής περιλαμβάνει μορφολογικούς και βιοχημικούς μηχανισμούς θεμελιώδους προϋπάρχουσας άμυνας

Οι φυτικοί οργανισμοί δίδουν προτεραιότητα, όπως είναι φυσικό, στην αμυντική θωράκιση των επιφανειών οι οποίες είναι εκτεθειμένες στο εξωτερικό περιβάλλον (και επομένως και στα παθογόνα ή στους εχθρούς). Η επιδερμίδα και τα εξαρτήματά της, η υμενίνη και οι κηροί της εφυμενίδας των υπέργειων οργάνων καθώς και η φελλίνη που καλύπτει κυρίως τα υπόγεια όργανα, συνιστούν το βασικό τμήμα της θεμελιώδους άμυνας. Κατά κανόνα οι δευτερογενείς μεταβολίτες εντοπίζονται σε περιοχές πάνω ή κοντά στην επιφάνεια των φυτικών οργάνων. Κάθε φυτικό είδος έχει στη διάθεση του περισσότερους του ενός μηχανισμούς άμυνας και ένα μεγάλο αριθμό αμυντικών μεταβολιτών.

Η προϋπάρχουσα άμυνα δεν αποτελεί ένα άκαμπτο σύνολο αμυντικών μηχανισμών: Αντιθέτως, ευθυγραμμίζεται όχι μόνο με την ύπαρξη εχθρών ή παθογόνων, αλλά και με τις επικρατούσες συνθήκες του αβιοτικού περιβάλλοντος (συνθήκες φωτισμού, επάρκεια θρεπτικών συστατικών κ.ά.). Η εποχή, το στάδιο της ανάπτυξης και το είδος του οργάνου παίζουν επίσης σημαντικό ρόλο στη διαμόρφωση της θεμελιώδους άμυνας. Κατά κανόνα τα νεαρά φύλλα θωρακίζονται με υψηλότερες συγκεντρώσεις δευτερογενών μεταβολιτών,

ενώ οι καρποί εμφανίζονται με μειωμένη αμυντική προστασία, ιδιαίτερα στο τελικό στάδιο ωριμότητας, αφού συνήθως η κατανάλωσή τους αποτελεί τμήμα της διαδικασίας εξαπλώσεως του είδους. Σε πολλές περιπτώσεις η επένδυση στην άμυνα σχετίζεται θετικά και με τη διάρκεια ζωής των υπό προστασία οργάνων. Κατά κανόνα όργανα με μεγάλη διάρκεια ζωής θωρακίζονται ισχυρά, ώστε να αποφευχθούν απώλειες σε ενέργεια και σκελετούς άνθρακα που έχουν επενδυθεί σε αυτά. Η ικανότητα εγκλιματισμού των μηχανισμών της θεμελιώδους προϋπάρχουσας άμυνας διαμορφώνει και την ιδιαίτερη αμυντική 'ταυτότητα' του κάθε οργάνου, ή ακόμη ιστού ή κυττάρου: Π.χ. η κόμη ενός δένδρου αποτελείται από έναν μεγάλο αριθμό φύλλων κάθε ένα από τα οποία, λόγω των ιδιαίτερων συνθηκών στις οποίες εκπτύσσονται, διαφέρει από τα υπόλοιπα στο περιεχόμενο σε νερό, σε φαινολικά και θρεπτικά συστατικά, στο βαθμό λιγνινοποίησης, κ.ά. Επομένως κάθε φύλλο διαμορφώνει και ιδιαίτερα αμυντικά χαρακτηριστικά.

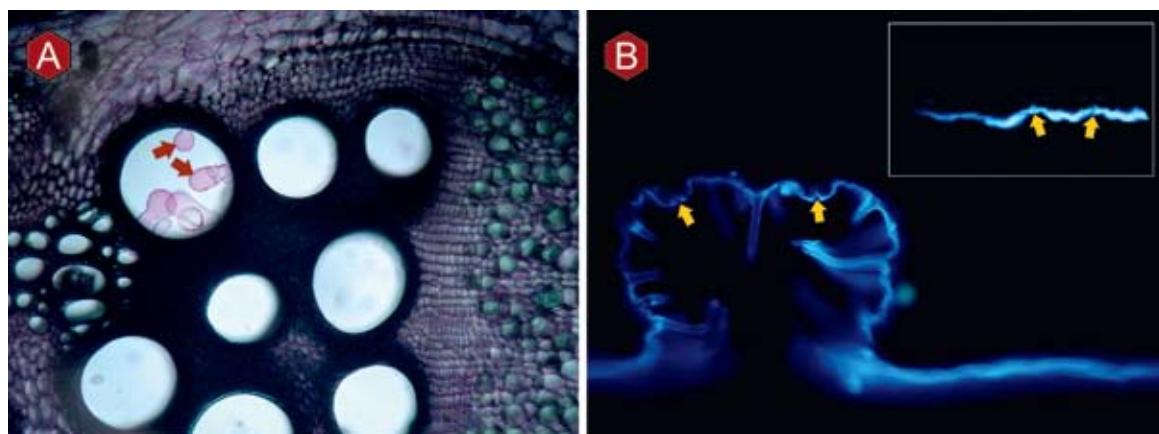
13.4. Η θεμελιώδης προϋπάρχουσα άμυνα βασίζεται σε επιτυχημένη σχέση δομής-λειτουργίας ορισμένων μορφολογικών χαρακτήρων

13.4.1. Η εφυμενίδα και οι κηροί αποτελούν την πρώτη γραμμή άμυνας

Η εφυμενίδα η οποία μαζί με τους κηρούς καλύπτει με τη μορφή ενός συνεχούς στρώματος κάθε υπέργειο φυτικό όργανο εκτός των ξυλωδών βλαστών και τις περιοχές των τραυμάτων, αποτελεί την πρώτη γραμμή άμυνας κάθε φυτού (**εικόνα 13.1.B**). Λόγω του ισχυρά υδρόφοβου χαρακτήρα των κηρών και της υμενίνης που την απαρτίζουν, περιορίζει την υπερβολική απώλεια νερού. Για τον ίδιο λόγο μειώνει την παραμονή του νερού στις επιφάνειες που καλύπτει επειδή παρεμποδίζει τη διάβρεξή τους. Με τον μηχανισμό αυτόν περιορίζεται η βλάστηση των σπορίων και η επιβίωση των μικροοργανισμών, η επικά-

θηση ρύπων, σκόνης κλπ. Λόγω της αντοχής της προστατεύει τους ιστούς από μηχανικές καταπονήσεις, ενώ εμποδίζει την εισχώρηση των υφών των μυκήτων και των μυζητήρων των εντόμων. Περιορίζει την είσοδο ακτινοβολίας μέσω ανάκλασης και απορρόφησης. Τέλος λειτουργεί ως μία οριακή επιφάνεια από την οποία τα φυτά αντιλαμβάνονται, μέσω εξειδικευμένων σημάτων, την άφιξη μικροοργανισμών, εντόμων κ. ά.

Η φελλίνη από την άλλη πλευρά, καλύπτει αποφελλωμένους υπέργειους ιστούς, τις ρίζες και ορισμένους ιστούς περιδέρματος, όπως στους κονδύλους της πατάτας.



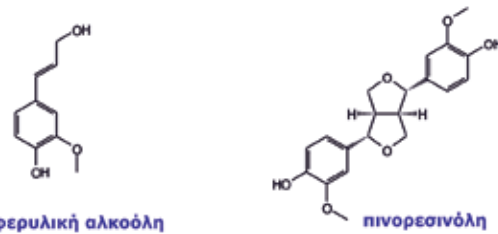
Εικόνα 13.1. Α. Τύλωση σε αγγείο του βλαστού κολοκυθιάς. Χρώση methylen blue - ruthinium red. Β. Εγκάρσια τομή ενός φύλλου πικροδάφνης όπως φαίνεται στο μικροσκόπιο φθορισμού μετά από επαγωγή του φθορισμού με διάλυμα ΚΟΗ και διέγερση με υπεριώδη ακτινοβολία. Κάτω από αυτές τις συνθήκες παρουσιάζεται έντονος μπλε φθορισμός από την εφυμενίδα λόγω της παρουσίας απλών φαιολικών συστατικών. Διακρίνεται η περιοχή μιας κρύπτης εντός της οποίας εντοπίζονται τα στόματα (βέλη). Η εφυμενίδα καλύπτει όλη την επιφάνεια του φύλλου, συμπεριλαμβανομένων και των τριχών. Στο ένθετο διακρίνονται τα επιδερμικά κύτταρα, τα καταφρακτικά κύτταρα (βέλη) και η παχιά εφυμενίδα που καλύπτει την αποαξονική επιφάνεια των φύλλων της ελιάς. Μια λεπτή στρώση εφυμενίδας διακρίνεται να περιβάλλει τα καταφρακτικά κύτταρα στην περιοχή του υποστοματικού θαλάμου.

13.4.2. Τα κυτταρικά τοιχώματα ενισχύονται με δευτερογενείς μεταβολίτες

Η ισχυροποίηση των κυτταρικών τοιχωμάτων με **λιγνίνη** αποτελεί χαρακτηριστικό μηχανισμό θεμελιώδους άμυνας. Η λιγνίνη (οφείλει την ονομασία της στη λατινική λέξη *lignum*-ξύλο), αποτελεί το αφθονότερο προϊόν του δευτερογενούς μεταβολισμού, έχει δε υπολογιστεί ότι το 15-20% του άνθρακα ο οποίος αφομοιώνεται ετησίως από τα ανώτερα φυτά, ενσωματώνεται στο πολυμερές αυτό. Η εναπόθεση της λιγνίνης, κυρίως κατά τη δευτερογενή πάχυνση, καθιστά τα κυτταρικά τοιχώματα ανθεκτικά στις μηχανικές καταπονήσεις και στη διείσδυση παθογόνων, ενώ τα αδιαβροχοποιεί μειώνοντας τις απώλειες νερού. Η ύπαρξη εξάλλου μορίων λιγνίνης και εν μέρει άλλων συστατικών των κυτταρικών τοιχωμάτων, όπως κυτταρίνης και πηκτίνης, μειώνει την ικανότητα πέψης των φυτικών ιστών από τα φυτοφάγα.

Η λιγνίνη των γυμνοσπέρμων αποτελεί το προϊόν πολυμερισμού κυρίως της κονιφερυλικής αλκοόλης και σε μικρότερα ποσά της κουμαρυλικής αλκοόλης, ενώ εκείνη των αγγειοσπέρμων

της κονιφερυλικής και σιναπτικής αλκοόλης σε αναλογία περίπου 1:1. Οι λεπτομέρειες της βιοσύνθεσης της λιγνίνης παραμένουν άγνωστες, πιστεύεται ωστόσο ότι συμβαίνει σε δύο στάδια. Κατά το πρώτο παράγονται ελεύθερες ρίζες των δομικών μονάδων (π.χ. κονιφερυλικής αλκοόλης) με τη δράση οξειδωτικών ενζύμων, όπως της λακάσης ή/και της υπεροξειδάσης. Κατά το δεύτερο στάδιο, στο οποίο δεν απαιτείται η παρουσία ενζύμων, παράγονται διμερή τα οποία στη συνέχεια οξειδώνονται και πολυμερίζονται μεταξύ τους (**Εικόνα 13.2**).



κονιφερυλική αλκοόλη

πινόρσεινόλη

Εικόνα 13.2. Η *E*-κονιφερυλική αλκοόλη και η πινόρσεινόλη. Η πινόρσεινόλη αποτελεί το προϊόν διμερισμού της κονιφερυλικής αλκοόλης.

13.4.3. Οι σκληρεγχυματικοί ιστοί ενισχύουν την αμυντική θωράκιση

Οι ιστοί της κατηγορίας αυτής συμβάλλουν σημαντικά στην αμυντική θωράκιση των φυτικών ιστών, αποτρέποντας τη διείσδυση των παθογόνων και των εντόμων. Λειτουργούν κυρίως ως μηχανικά φράγματα. Η φυσική τους σκληρότητα, λόγω των παχιών κυτταρικών τοιχωμάτων των

κυττάρων τους αποτρέπει την κατανάλωσή τους από τα φυτοφάγα, ενώ η ύπαρξη κυτταρίνης και λιγνίνης τους καθιστά δύσπεπτους. Επίσης χαρακτηρίζονται από φτωχή θρεπτική αξία, λόγω της έλλειψης αζώτου.

Λιγνίνη: Πολυμερές που αποτελείται κυρίως από δομικές μονάδες φαινολοαλκοολών και εναποτίθεται στα κυτταρικά τοιχώματα κατά τη δευτερογενή πάχυνση. Παρέχει προστασία έναντι μηχανικών καταπονήσεων, διείσδυσης παθογόνων, και απωλειών νερού και μειώνει την ικανότητα πέψης των φυτικών ιστών από τα φυτοφάγα.

Αδενώδεις τρίχες: Επιδερμικά εξαρτήματα τα οποία συσσωρεύουν ή εκκρίνουν μίγματα δευτερογενών μεταβολιτών.

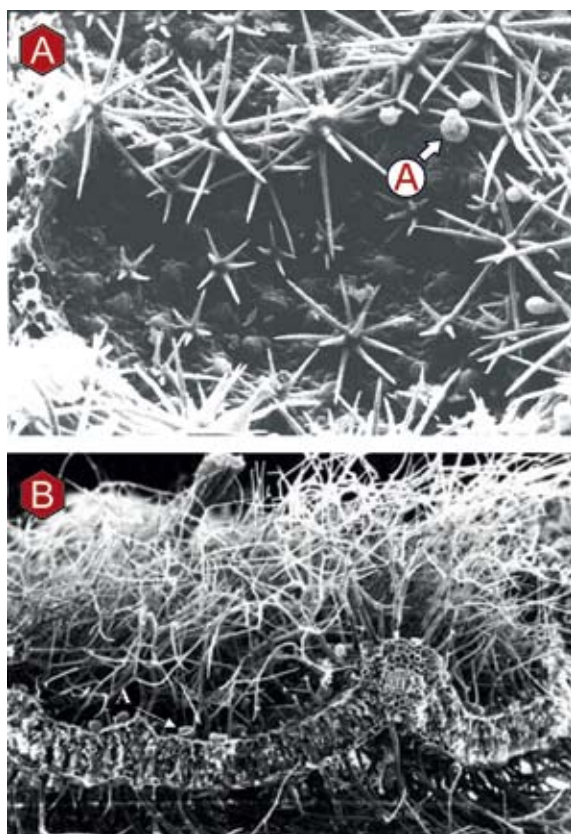
Μη αδενώδεις τρίχες: Επιδερμικά εξαρτήματα τα οποία δεν παρουσιάζουν ενεργό συσσώρευση ή απέκκριση δευτερογενών μεταβολιτών. Συνήθως αμέσως μετά την πλήρη ανάπτυξή τους απονεκρώνονται.

Αιθέρια έλαια: Πτητικά μίγματα δευτερογενών μεταβολιτών, κυρίως μονοτερπενίων και διτερπενίων, τα οποία παράγονται από αδενώδεις τρίχες ή εσωτερικούς αδένες και έχουν αμυντικό προορισμό ή προσελκύουν επικονιαστές.



13.4.4. Τα επιδερμικά εξαρτήματα συνεισφέρουν στην προστασία των φυτικών ιστών

Περιλαμβάνουν μεγάλη ποικιλία μορφών, πρόκειται δε για ανατομικούς σχηματισμούς με καθαρά αμυντικό προορισμό. Εξ αυτών ιδιαίτερο ενδιαφέρον παρουσιάζουν οι **αδενώδεις τρίχες**, οι οποίες απαντώνται σε ένα μεγάλο αριθμό φυτικών ειδών, με χαρακτηριστικούς εκπροσώπους στην οικογένεια *Lamiaceae*. Η λειτουργία των τριχών αυτών αφορά κυρίως την παραγωγή και απέκκριση δευτερογενών μεταβολιτών οι οποίοι είτε είναι τοξικοί για τα παθογόνα και τα φυτοφάγα, είτε μεσολαβούν στην επικονίαση. Τα προϊόντα είναι συνήθως πτητικά μίγματα (ονομάζονται και



Εικόνα 13.3. **A.** Η αποαξονική επιφάνεια φύλλου του φυτού *Cistus* sp. όπως φαίνεται στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης. Οι αστεροειδείς μη αδενώδεις τρίχες συνυπάρχουν με αδενώδεις. **B.** Εγκάρσια τομή φύλλου του φυτού *Teucrium* sp. μετά από θραύση, όπως φαίνεται στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης. Στην αποαξονική επιφάνεια διακρίνονται αδενώδεις τρίχες (A) οι οποίες καλύπτονται από το πυκνό στρώμα του μη αδενώδους τριχώματος. Οι φωτογραφίες χορηγήθηκαν από τον Καθηγητή ΓΠΑ Κ. Φασσέα

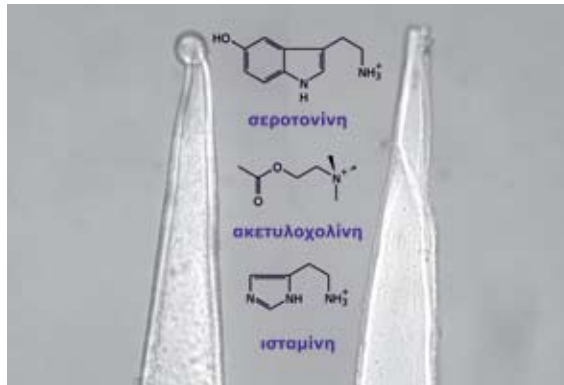
αιθέρια έλαια) μονοτερπενίων και διτερπενίων τα οποία διαφεύγουν είτε λόγω διαρρήξεως του λεπτού υμενίου της φελλίνης η οποία συνήθως περιβάλλει τα σταγονίδια του εκκρίματος, είτε μέσω πόρων οι οποίοι υπάρχουν στις δομές αυτές. Η *μενθόλη* (από τη μέντα) και το *λιμονένιο* (από τη λεμονιά) αποτελούν χαρακτηριστικά συστατικά αιθερίων ελαίων. Σε πολλές περιπτώσεις η επιφάνεια των οργάνων καλύπτεται από περισσότερα του ενός είδη επιδερμικών εξαρτημάτων (**εικόνες 13.3 και 13.32**), φαίνεται δε ότι κάθε ένα από αυτά έχει έναν ιδιαίτερο αμυντικό προορισμό. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί το είδος *Solanum berthaultii*, το οποίο διαθέτει δύο τύπους αδενωδών τριχών (A και B), τα εκκρίματα των οποίων έχουν ως στόχο κυρίως αφίδες. Ο τύπος B περιέχει ένα μίγμα ημιτερπενίων καθώς και μία πτητική ουσία-σήμα, το *E-β-φαρνεσένιο*. Πρόκειται για μια φερομόνη συναγερμού, η ύπαρξη της οποίας προκαλεί τάση διαφυγής και διαταραχές στον τρόπο διατροφής και κινήσεων των αφίδων. Ο τύπος A περιέχει έκκριμα το οποίο περιέχει φαινολικές ουσίες καθώς και ορισμένα ένζυμα, ούτως ώστε στην περίπτωση που η αφίδα προκαλέσει μηχανική διάρρηξη του αδένα, τα ένζυμα έρχονται σε επαφή με το φαινολικό περιεχόμενο σχηματίζοντας ένα κολλώδες προϊόν το οποίο καθλώνει την αφίδα. Το τελικό συγκολλητικό συστατικό της παγίδας ισχυροποιείται από ένα μίγμα μη πτητικών εστέρων της σακχαρόζης οι οποίοι εκκρίνονται από τον δεύτερο τύπο (B) αδενωδών τριχών. Επίσης ορισμένες αδενώδεις τρίχες περιέχουν υδατοδιαλυτά τοξικά συστατικά. Για παράδειγμα, τα επιδερμικά εξαρτήματα των φύλλων της τομάτας (*Lycopersicon esculentum*) περιέχουν 2-τριδεκανόνη (έναν υδρογονάνθρακα), ρουτίνη και χλωρογενικό οξύ (φαινολικές ενώσεις). Οι ουσίες αυτές παρουσιάζουν τοξική δράση τόσο έναντι εντόμων, όσο και έναντι παθογόνων μικροοργανισμών.

Οι νύσσουσες τρίχες της τσουκνίδας (*Urtica dioica*) αποτελούν ένα χαρακτηριστικό παράδειγμα άμυνας η οποία έχει στόχο φυτοφάγους οργανισμούς. Η ανατομία των επιδερμικών αυτών εξαρτημάτων διευκολύνει την έκχυση του περιεχομένου τους στο σώμα ζωικών οργανισμών με τους οποίους έρχονται σε επαφή (**εικόνα 13.4**).

Περιέχουν ισταμίνη (μία αμίνη), καθώς και άλλες τοξικές ουσίες, όπως σεροτονίνη και ακετυλοχολίνη. Οι ενώσεις αυτές αποτελούν νευροδιαβιβαστές οι οποίοι προκαλούν πόνο και κνισμό εάν εισαχθούν στο σώμα σπονδυλωτών.

Ορισμένα επιδερμικά εξαρτήματα (**μη αδενώδεις τρίχες**), τα οποία κατά τα τελευταία στάδια της ζωής τους συνήθως απονεκρώνονται, μπορεί να έχουν σημαντική συνεισφορά στην άμυνα ενός φυτικού οργανισμού. Στους ιστούς αυτούς κατά τα αρχικά στάδια της ανάπτυξής τους συσσωρεύο-

νται δευτερογενείς μεταβολίτες, συνήθως φαινολικές ουσίες, οι οποίοι προσφέρουν προστασία έναντι παθογόνων, αλλά και της υπεριώδους ακτινοβολίας. Επομένως τα στρώματα μη αδενωδών τριχών που καλύπτουν φύλλα, βλαστούς, καρπούς και άλλα όργανα αφενός μεν αποτελούν φράγματα μηχανικής και χημικής προστασίας έναντι εντόμων και παθογόνων, αφετέρου συνιστούν αποτελεσματικά φίλτρα έναντι της υπεριώδους ακτινοβολίας.



Εικόνα 13.4. Νύσσουσα τρίχα τσουκνίδας από την οποία έχει αποκοπεί η κεφαλή (δεξιά) και άθικτη (αριστερά), όπως εμφανίζονται στο οπτικό μικροσκόπιο σε πεδίο πολωμένου φωτός. Η κεφαλή διαθέτει λεπτά κυτταρικά τοιχώματα στην περιοχή επαφής με τον κορμό της τρίχας, ώστε να αποκόπτεται με ένα ήπιο μηχανικό ερέθισμα. Με μπλε χρώμα παρουσιάζονται τα κύρια δραστικά συστατικά της.

13.4.5. Οι γαλακτοφόροι σωλήνες αποτελούν ένα εκτεταμένο αμυντικό σύστημα σε ορισμένα φυτά

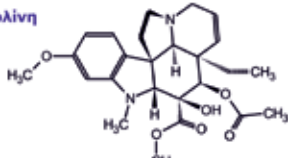
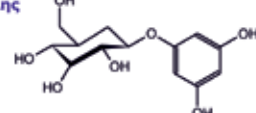
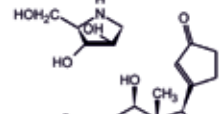
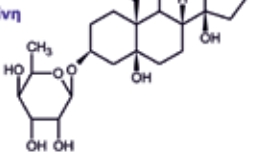
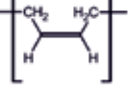
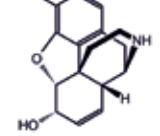
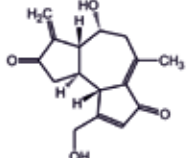
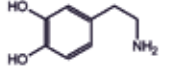
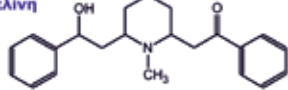
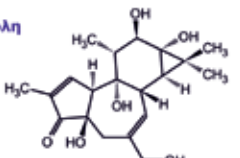
Πρόκειται για μια ετερογενή ομάδα εκκριτικών ιστών οι οποίοι παράγουν τον **γαλακτώδη χυμό** (**εικόνα 13.6.A**). Απαντώνται σε ένα μεγάλο αριθμό φυτικών ειδών (πάνω από 20000) που κατανέμονται σε 40 οικογένειες (περίπου το 9% των αγγειοσπέρμων), με τυπικούς εκπροσώπους τα *Euphorbia* sp, *Ficus carica* (συκιά), κ.ά., φαίνεται δε ότι πρόκειται για ένα μηχανισμό προστασίας από τους φυτοφάγους οργανισμούς (**εικόνα 13.5** και **πίνακας 13.1**). Ο χυμός αποτελεί ένα παχύρρευστο εναιώρημα κόμμεων, συνήθως δι-, τρι-

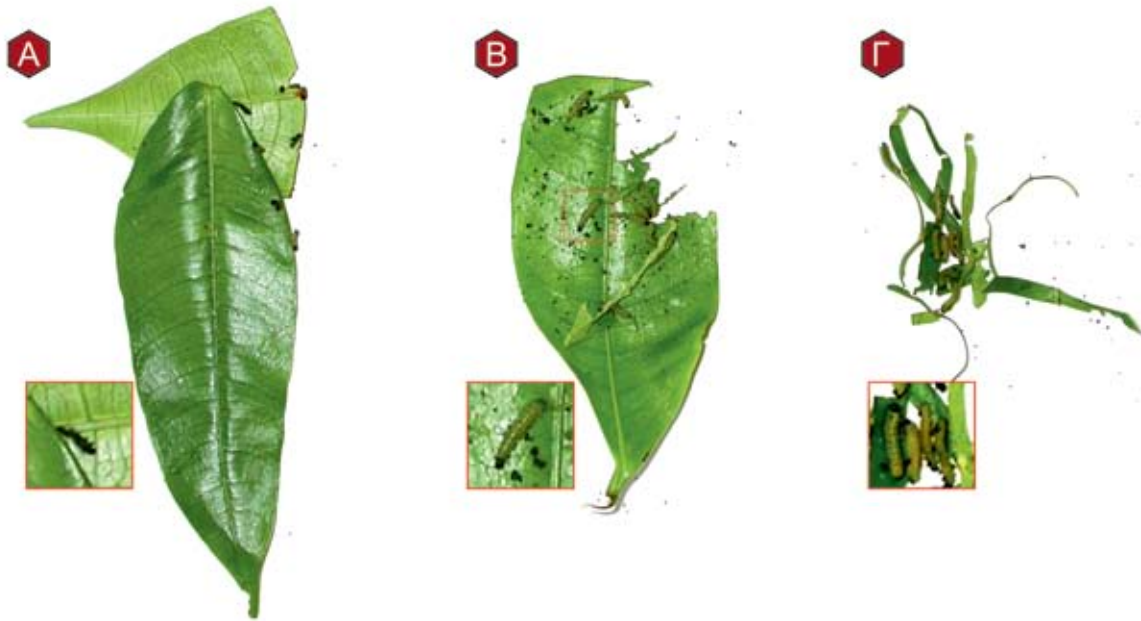
και πολυτερπενίων, των οποίων η δράση ενισχύεται και από την ύπαρξη άλλων τοξικών ουσιών, όπως καρδενολίδια, αλκαλοειδή και φαινολικές ουσίες. Η τοξική και φαρμακευτική δράση του γαλακτώδους χυμού ορισμένων φυτικών ειδών ήταν γνωστή από την αρχαιότητα (**πίνακας 13.1**). Ο χυμός περιέχει επίσης πολυάριθμες πρωτεΐνες με αμυντικό συνήθως προορισμό, όπως πρωτεΐνες, χιπινάσες, και πρωτεΐνες που σχετίζονται με την παθογένεση.

Γαλακτώδης χυμός: Το περιεχόμενο των γαλακτοφόρων σωλήνων. Είναι ένα παχύρρευστο εναιώρημα κόμμεων, συνήθως δι-, τρι- και πολυτερπενίων, των οποίων η δράση ενισχύεται και από την ύπαρξη άλλων τοξικών δευτερογενών μεταβολιτών, καθώς και πρωτεϊνών. Σε ορισμένες περιπτώσεις ο χυμός περιέχει υψηλές συγκεντρώσεις βαρέων μετάλλων.



Πίνακας 13.1. Αντιπροσωπευτικά φυτικά είδη που διαθέτουν γαλακτοφόρους σωλήνες, δευτερογενείς μεταβολίτες που περιλαμβάνονται στο γαλακτώδη χυμό και χαρακτηριστικές τους ιδιότητες και χρήσεις. Hager et al. 2008

φυτό	κλάση ένωσης	εκπρόσωπος και δομή	ιδιότητες/χρήση
<i>Catharanthus roseus</i> Apocyanaceae	μονοτερπενικό αλκαλοειδές της ομάδας του ινδολίου	βιντολίνη 	πρόδρομο του αντικαρκινικού φαρμάκου vinblastine
<i>Cannabis sativa</i> Cannabaceae	φαινολικός γλυκοζίτης	β-D-γλυκοζίτης της φλορογλουσινόλης 	διάφορες φαρμακευτικές εφαρμογές
<i>Morus spp.</i> Moraceae	αλκαλοειδές της ομάδας της πυρολιδίνης	D-AB1 	δηλητήριο με γλυκειά γεύση
<i>Antiaris toxicara</i> Moraceae	καρδενολίδιο, διτερπένιο	αντιαρίνη 	τοξικό δηλητήριο για επάληψη (του χυμού) σε βέλη από ιθαγενείς της ΝΑ Ασίας
<i>Hevea brasiliensis</i> Euphorbiaceae	ισοπρενοειδές	καουτσούκ 	βιομηχανία ελαστικών και πλαστικών υλικών
<i>Papaver somniferum</i> Papaveraceae	αλκαλοειδές της ομάδας της βενζυλισκοκινολίνης	μορφίνη 	οπιούχα παρασκευάσματα
<i>Lactuca sativa</i> Asteraceae	σεσκιτερπενική λακτόνη	λακτουσίνη 	προσδίδει πικρή γεύση, φαρμακευτική δράση
<i>Papaver bracteatum</i> Papaveraceae	κατεχολαμίνη	ντοπαμίνη 	φαρμακευτική ψυχότροπος δράση
<i>Lobelia spp.</i> Campanulaceae	αλκαλοειδές της ομάδας της πιπεριδίνης	λομπελίνη 	φαρμακευτικές χρήσεις έναντι εθισμών στον καπνό και σε ναρκωτικές ουσίες
<i>Croton tiglium</i> Euphorbiaceae	τιγλιάνιο, διτερπένιο	φορβόλη 	οι εστέρες της ασκούν τοξική και ερεθιστική δράση έναντι ζώων, προαγωγείς ανάπτυξης καρκινικών όγκων, αντικαρκινικό φάρμακο

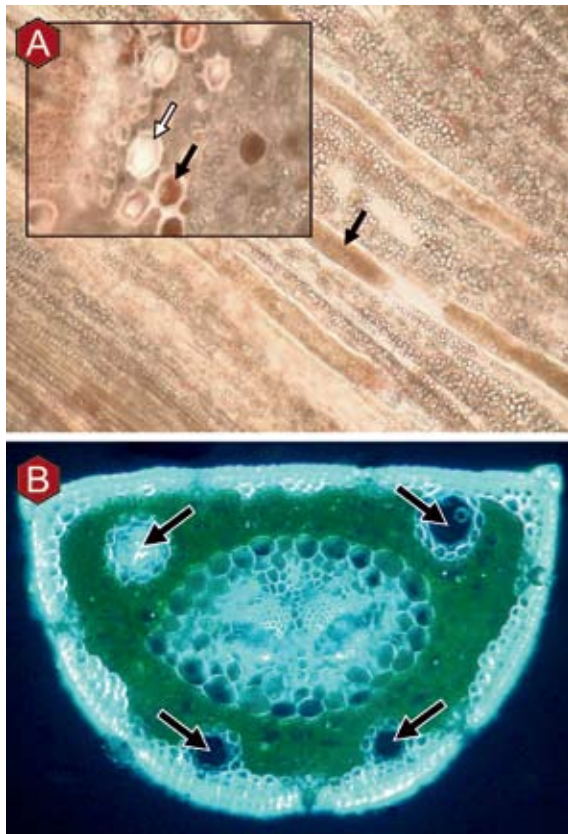


Εικόνα 13.5. Η επίδραση του γαλακτώδους χυμού σε προνύμφες εντόμων. **A.** Η διατροφή των προνυμφών του εντόμου *Samia ricini* με άθικτα φύλλα *Ficus virgata* έχει ως αποτέλεσμα το θάνατό τους μετά από 48 ώρες (στο ένθετο νεκρή προνύμφη). Τα τοξικά αυτά αποτελέσματα δεν παρατηρούνται όταν τα φύλλα επαλειφθούν με έναν παρεμποδιστή της δράσης πρωτεϊνών (**B**) ή όταν τα φύλλα κοπούν και στη συνέχεια πλυθούν ώστε να απομακρυνθεί ο γαλακτώδης χυμός (**Γ**). Στα **ένθετα** των **B** και **Γ** φαίνονται οι ζωντανές προνύμφες. Η φωτογραφία χορηγήθηκε από τον Καθηγητή K. Konno (Insect-Plant Interaction Research Unit, Division of Insect Sciences, National Institute of Agrobiological Sciences, Tsukuba, Ibaraki, Japan)

13.4.6. Οι ρητινοφόροι αγωγοί αποτελούν το χαρακτηριστικό αμυντικό σύστημα των κωνοφόρων

Οι αγωγοί αυτοί απαντώνται κυρίως στα κωνοφόρα των οποίων διασχίζουν ολόκληρο το φυτικό σώμα (**εικόνα 13.6.B**). Εκκρίνουν την ολεορεσίνη (ρητίνη), η οποία αποτελείται κυρίως από μίγμα πηκτικών και μη τερπενίων, με χαρακτηριστικούς εκπροσώπους τα α-πινένιο, β-πινένιο, λιμονένιο, μυρκένιο (μονοτερπένια), αβιετικό οξύ (διτερπένιο), κ.ά. Οι ουσίες αυτές παρουσιάζουν τοξική δράση κυρίως έναντι εντόμων, αλλά και φυτοπαθογόνων μικροοργανισμών των οποίων

οι φορείς είναι τα έντομα. Σε περίπτωση διάτρησης των αγωγών αυτών από τα μασητικά μόρια των εντόμων, η ρητίνη εκχέεται και παρεμποδίζει περαιτέρω κατανάλωση του ιστού. Εκτός αυτού, εάν η ρητίνη εκτεθεί στον αέρα σκληρύνεται και επουλώνει το τραύμα. Σε ορισμένα είδη η παραγωγή της ρητίνης επάγεται ή ενισχύεται από την ύπαρξη προσβολών εντόμων και ως εκ τούτου αποτελεί και έναν μηχανισμό επαγόμενης άμυνας (**βλ. ενότητα 13.9**).



Εικόνα 13.6. **A.** Επιμήκης τομή βλαστού του φυτού *Euphorbia dendroides*. Διακρίνονται γαλακτοφόροι σωλήνες (μαύρο βέλος) στην περιοχή του φλοιού, το περιεχόμενο των οποίων έχει χρωστεί με sudan IV. Στο **ένθετο** παρουσιάζονται γαλακτοφόροι σωλήνες σε εγκάρσια τομή και μεγαλύτερη μεγέθυνση (μαύρο βέλος). Το περιεχόμενο ορισμένων εξ αυτών έχει διαφύγει κατά την εκτέλεση της τομής (λευκό βέλος). **B.** Εγκάρσια τομή βελόνας πεύκου, όπως φαίνεται κάτω από πεδίο πολωμένου φωτός σε κοινό οπτικό μικροσκόπιο. Διακρίνεται η περιοχή των αγωγών ιστών στο κέντρο της βελόνας, η οποία περιβάλλεται από χλωροφυλλούχο παρέγχυμα. Οι ρητινοφόροι αγωγοί υποδεικνύονται με βέλη. Το περιεχόμενο των τριών εξ αυτών έχει διαρρεύσει κατά τη διάρκεια εκτέλεσης της τομής.

13.4.7. Το εγκάρδιο ξύλο αποτελεί έναν νεκρό, αλλά ισχυρά θωρακισμένο ιστό με αμυντικό προορισμό

Η αμυντική θωράκιση του εγκάρδιου ξύλου του κορμού των δένδρων αποτελεί ένα χαρακτηριστικό παράδειγμα μηχανισμού θεμελιώδους άμυνας. Η διαδικασία αυτή έπεται του σχηματισμού της δευτερογενούς ανατομικής διάπλασης και περιλαμβάνει εναπόθεση δευτερογενών μεταβολιτών (κυρίως λιγνάνες, στιλβένια, παράγωγα φλαβονοειδών και ταννίνες, όπως επίσης τερπένια ή αλκαλοειδή) στα νεκρά κύτταρα αγγείων του ξύλου, στα οποία έχει ήδη εναποτεθεί λιγνίνη. Οι μεταβολίτες αυτοί διαφέρουν μεταξύ των διαφορετικών ειδών και συνήθως προσδίδουν και τους χαρακτηριστικούς χρωματισμούς στο εγκάρδιο ξύλο των περισσότερων δένδρων. Ανάλογη εναπόθεση ίδιων ή παρεμφερών μορίων παρατη-

ρείται σε περιοχές του σομφού ξύλου οι οποίες έχουν υποστεί προσβολή παθογόνων ή εντόμων. Η αντίδραση αυτή έχει τοπικό χαρακτήρα και αποτελεί τμήμα της επαγόμενης άμυνας.

Η εναπόθεση των δευτερογενών μεταβολιτών στο εγκάρδιο ξύλο παρουσιάζει ιδιαίτερο ενδιαφέρον επειδή πραγματοποιείται σε κύτταρα τα οποία είναι ήδη νεκρά. Κατά τη διάρκεια της εναπόθεσης της λιγνίνης στο σομφό ξύλο και τη σταδιακή απονέκρωση των κυττάρων, τα κύτταρα των εντερικών ακτίνων παραμένουν για ένα διάστημα ζωντανά. Στο χρονικό αυτό διάστημα, λίγο πριν τον θάνατό τους, συσσωρεύουν μίγματα δευτερογενών μεταβολιτών τα οποία απεκκρί-



Εκτοανθικά νεκτάρια: Δομές που εντοπίζονται κυρίως στα φύλλα και παράγουν νέκταρ (στα συστατικά του οποίου επικρατούν σάκχαρα και ελεύθερα αμινοξέα) με σκοπό την προσέλκυση των αρπακτικών.
Τροφοσώματα: Δομές πλούσιες σε σάκχαρα, λιπίδια και πρωτεΐνες οι οποίες προσελκύουν αρπακτικά.
Δωμάτια: Κοιλότητες οι οποίες συνήθως καλύπτονται από τρίχωμα και οι οποίες προσφέρουν ασφαλές καταφύγιο στα αρπακτικά.

νουν στα λιγνινοποιημένα αγγεία του ξύλου μέσω βοθρίων. Με την ολοκλήρωση της διαδικασίας εναπόθεσης των δευτερογενών μεταβολιτών που έχει ως αποτέλεσμα το σφράγισμα των βοθρίων και με την περαιτέρω οξείδωση και πολυμερισμό

των ουσιών αυτών, το εγκάρδιο ξύλο παύει πλέον να λειτουργεί ως αγωγός ιστός και μετατρέπεται σε μια μακράς διάρκειας προστατευτική δομή ανθεκτική στη σήψη.

13.4.8. Τα εκτοανθικά νεκτάρια, τα τροφосωμάτια και τα δωμάτια εξασφαλίζουν έμμεση προστασία μέσω τριτροφικών σχέσεων

Πρόκειται για δομές που εξασφαλίζουν είτε τροφή (**νεκτάρια, τροφосωμάτια**) είτε καταφύγιο (**δωμάτια**) κυρίως σε αρπακτικά με αντάλλαγμα την παροχή προστασίας. Και στις δύο περιπτώσεις οι σχέσεις είναι επωφελείς και για τους δύο οργανισμούς. Οι δομές αυτές συνήθως κατασκευάζονται κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης των φυτικών οργάνων, σε ορισμένες ωστόσο περιπτώσεις δημιουργούνται ως απάντηση σε προσβολή (βλ. επίσης ενότητα 13.9.3.2). Οι σχέσεις αυτές αναπτύσσονται σε τριτροφικό επίπεδο, αφού τα φυτά (πρώτο τροφικό επίπεδο) αναζητούν προστασία από σαρκοφάγα αρπακτικά (τρίτο τροφικό επίπεδο) προκειμένου να απαλλαγούν από φυτοφάγους οργανισμούς (δεύτερο τροφικό επίπεδο).

Τα εκτοανθικά νεκτάρια αποτελούν δομές παραπλήσιες των ανθικών νεκταρίων. Τα μεν ανθικά νεκτάρια παράγουν νέκταρ στα άνθη ως αμοιβή των επικονιαστών, τα δε εκτοανθικά παράγουν νέκταρ (στα συστατικά του οποίου επικρατούν σάκχαρα και ελεύθερα αμινοξέα) σε άλλα όργανα του φυτού (κυρίως φύλλα) με σκοπό την προσέλκυση των αρπακτικών και δεν εμπλέκονται στη διαδικασία της επικονίασης. Τον ίδιο ρόλο επιτελούν και τα τροφосωμάτια, δομές πλούσιες σε σάκχαρα, λιπίδια και πρωτεΐνες. Τα δωμάτια αποτελούν κοιλότητες οι οποίες συνήθως καλύπτονται από τρίχωμα και οι οποίες προσφέρουν ασφαλές καταφύγιο για τα αρπακτικά. Ακραίο παράδειγμα των επωφελών σχέσεων που αναπτύσσονται λόγω της ύπαρξης των δωματίων αποτελούν τα μυρμηγκόφυτα, φυτά τα οποία αναπτύσσουν υποχρεωτικές σχέσεις αμοιβαιότητας με είδη μυρμηγκιών. Τα φυτά που διαθέτουν δωμάτια που φιλοξενούν μυρμηγκία περιορίζονται σε τροπικά κλίματα, ωστόσο η ύπαρξη δωματίων σε φύλλα που φιλοξενούν αρπακτικά ακάρεα είναι γνωστή

και σε εύκρατα κλίματα (**εικόνα 13.7**). Ορισμένα ακάρεα που φιλοξενούνται σε δωμάτια παρέχουν προστασία έναντι προσβολών φυτοπαθογόνων μυκήτων, με τους οποίους τρέφονται. Έχει δειχθεί πειραματικά ότι η αφαίρεση των δωματίων προκαλεί ελάττωση του πληθυσμού των αρπακτικών, ενώ η προσθήκη τεχνητών δωματίων αυξάνει τους πληθυσμούς και επιφέρει αυξημένη προστασία στα φυτά.

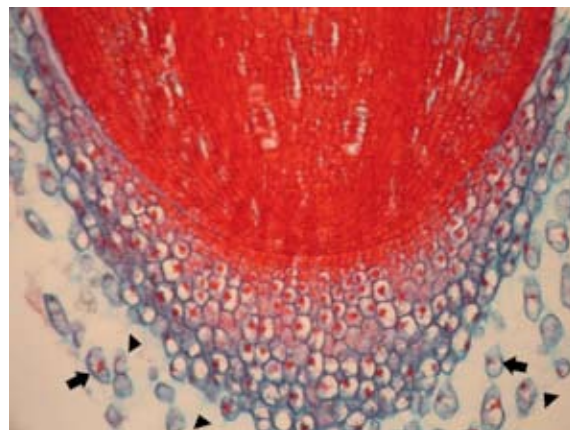


Εικόνα 13.7. Δωμάτιο μεταξύ της κύριας και μιας δευτερεύουσας νεύρωσης του φύλλου της δάφνης (*Laurus nobilis* L.) του οποίου η είσοδος καλύπτεται από τρίχωμα. Διακρίνονται ακάρεα τα οποία φιλοξενούνται στις δομές αυτές (λευκά βέλη). Η φωτογραφία χορηγήθηκε από τον Καθηγητή ΓΠΑ Κ. Φασσέα.

13.4.9. Τα περιφερειακά κύτταρα της καλύπτρας προσφέρουν προστασία στη ρίζα έναντι παθογόνων

Η περιοχή της καλύπτρας στα ακρορρίζια πολλών φυτικών ειδών συνήθως περιβάλλεται από τα λεγόμενα «περιφερειακά της καλύπτρας» κύτταρα, τα οποία εκκρίνουν ένα είδος βλέννας (εικόνα 13.8). Τα κύτταρα αυτά συνιστούν ένα χαλαρά συνδεδεμένο με την καλύπτρα κυτταρικό πληθυσμό ο οποίος είναι επιφορτισμένος με μια σειρά ζωτικές λειτουργίες, μεταξύ των οποίων περιλαμβάνεται και η προστασία έναντι παθογόνων μικροοργανισμών. Έχει διαπιστωθεί ότι η βλέννα περιέχει πολυσακχαρίτες, καθώς και μια ομάδα 100 και πλέον πρωτεϊνών με αμυντικό προορισμό, όπως πρωτεάσες και υπεροξειδάσες. Εκτός αυτών, τα περιφερειακά κύτταρα απεκκρίνουν εξωκυτταρικό DNA (exDNA) από κοινού με ιστόνες. Παρότι ο μηχανισμός δεν είναι πλήρως γνωστός, υπάρχουν ενδείξεις ότι το exDNA, σε συνδυασμό με τις εξωκυτταρικές αμυντικές πρωτεΐνες παγιδεύει και αδρανοποιεί παθογόνα, κατά τα πρότυπα των ενδογενών ανοσολογικών αντιδράσεων των ζώων. Έχει επίσης διαπιστωθεί ότι ορισμένα μολυσματικά στελέχη παθογόνων διαθέτουν την

ικανότητα παραγωγής εξωκυτταρικών DNAσών (exDNAses) οι οποίες υδρολύουν το exDNA της βλέννας.



Εικόνα 13.8. Καλύπτρα ρίζας καλαμποκιού. Φαίνονται τα περιφερειακά κύτταρα της καλύπτρας (βέλη), καθώς και ίχνη της βλέννας η οποία περιβάλλει την καλύπτρα (κεφαλές βελών). Η φωτογραφία χορηγήθηκε από τον Αναπληρωτή Καθηγητή ΓΠΑ Γ. Αϊβαλάκι

13.4.10. Ο κυτταροσκελετός προβάλλει αντίσταση στη διείσδυση των παθογόνων

Ο κυτταροσκελετός αποτελεί ένα σημαντικό εμπόδιο στη διείσδυση των παθογόνων εντός των κυττάρων. Εάν ο κυτταροσκελετός και τα νη-

μάτια ακτίνης καταρρεύσουν, η διείσδυση ακόμη και ασύμβατων παθογόνων (ο όρος επεξηγείται στην ενότητα 13.6.1) είναι πλέον δυνατή.

13.5. Πολυάριθμοι δευτερογενείς αμυντικοί μεταβολίτες αποθηκεύονται στα χυμοτόπια των επιδερμικών, αλλά και των παρεγχυματικών κυττάρων

Τα περισσότερα φυτικά είδη διαθέτουν πληθώρα αμυντικών μεταβολιτών με σκοπό την αντιμετώπιση επίδοξων εισβολέων. Οι μεταβολίτες αυτοί αποθηκεύονται κυρίως στα χυμοτόπια των κυττάρων της επιδερμίδας, αλλά και των υπολοίπων κυττάρων του παρεγχύματος ή άλλων ιστών.

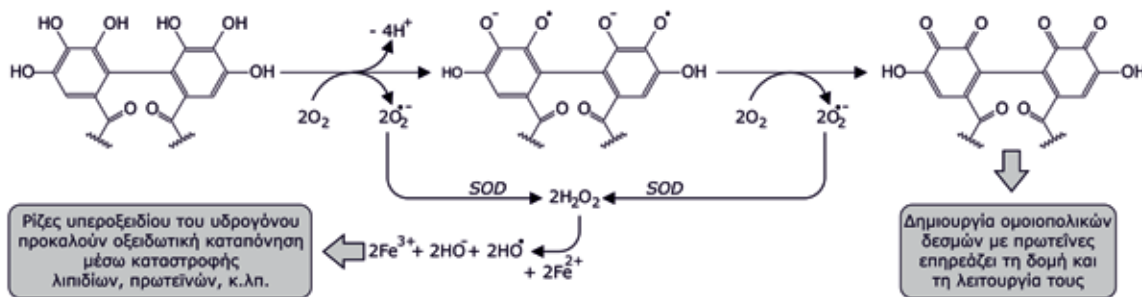
Η αποθήκευσή τους γίνεται είτε με τη βιολογικά δραστική τους μορφή, είτε με τη μορφή αδρανών προδρόμων μορίων τα οποία μετατρέπονται στη δραστική μορφή μόνο μετά την προσβολή.

13.5.1. Ορισμένες φαινολικές ενώσεις παίζουν σημαντικούς αμυντικούς ρόλους

Οι **ταννίνες** αποτελούν πολυμερή δομικών μονάδων φαινολικών ουσιών. Οι **συμπυκνωμένες ταννίνες** προκύπτουν από πολυμερισμό φλαβονοειδών ή ανθοκυανιδινών. Επειδή η υδρόλυση του μορίου τους από ισχυρά οξέα παράγει συνήθως μόρια ανθοκυανιδινών, αποκαλούνται επίσης και προανθοκυανιδίνες. Οι **υδρολυόμενες ταννίνες** αποτελούν ετερογενή πολυμερή με χαμηλότερο βαθμό πολυμερισμού (M.B. 600-3000), τα οποία απαρτίζονται συνήθως από απλά φαινολοξέα (όπως το γαλλικό) συνδεδεμένα με σάκχαρα. Ήπια υδρόλυση του μορίου τους έχει ως αποτέλεσμα την απελευθέρωση των σακχάρων. Η παρουσία τους είναι περισσότερο έντονη στα πολυετή δενδρώδη είδη (η συγκέντρωσή τους στα φύλλα κυμαίνεται μεταξύ 5-10% Ξ.Β.) σε σχέση με τα ποώδη.

Οι ταννίνες εάν συμπεριληφθούν στην τροφή φυτοφάγων προκαλούν ανάσχεση της ανάπτυξης και πιθανόν ακόμη και το θάνατο. Η δράση τους αυτή σχετίζεται με δύο κυρίως ιδιότητες: **α. Την ικανότητα να αντιδρούν και να κατακρημνίζουν**

αδιακρίτως πρωτεΐνες. Τα μόρια των ταννινών είτε σχηματίζουν δεσμούς υδρογόνου μεταξύ των υδροξυλικών τους ομάδων και ηλεκτραρνητικών περιοχών του πρωτεϊνικού μορίου, είτε σχηματίζουν ομοιοπολικούς δεσμούς με τις πολυπεπτιδικές αλυσίδες (σε σημεία όπου υπάρχουν αμινομάδες ή σουλφυδρυλομάδες), αφού προηγουμένως οξειδωθούν προς κινόνες παρουσία φαινολοξειδασών (**εικόνα 13.9**). Η συγκέντρωσή τους είναι συνήθως υψηλότερη σε εξωτερικές στοιβάδες κυττάρων, όπως π.χ. στους ανώριμους καρπούς. Σε περίπτωση τραυματισμού του φυτικού ιστού, οι ταννίνες των χυμοτοπίων έρχονται σε επαφή με τις υπόλοιπες πρωτεΐνες του ιστού, αλλά και τα ένζυμα πέψης του καταναλωτή, σχηματίζοντας πολύπλοκα συσσωματώματα. Αυτό έχει ως συνέπεια να δυσχεραίνεται η υδρόλυσή τους από τα υπεύθυνα ένζυμα του καταναλωτή. Η αντιδιατροφική αυτή δράση των ταννινών έχει επανειλημμένα δειχτεί *in vitro*, ωστόσο υπάρχουν αντιρρήσεις για την ύπαρξή της και *in vivo* σε ευρεία κλίμακα. Οι ταννίνες λειτουργούν και ως απωθητικές ουσί-



Εικόνα 13.9. Τα διαδοχικά στάδια οξειδωσης μιας ελλαγιταννίνης παρουσία μοριακού οξυγόνου σε υψηλό pH. Αρχικά σχηματίζεται η ελεύθερη ρίζα της ημικινόνης και στη συνέχεια κινόνη η οποία συμπεριφέρεται ως αντιδιατροφικός παράγοντας. Κατά τις αντιδράσεις αυτές παράγονται ROS, είτε άμεσα, είτε έμμεσα π.χ. από την αντίδραση Fenton. Salminen and Karonen 2011, Barbehenn and Constabel 2011 με τροποποίηση

Ταννίνες: Πολυμερή δομικών μονάδων φαινολικών ουσιών με αμυντικούς, απωθητικούς και αντιοξειδωτικούς ρόλους.

Συμπυκνωμένες ταννίνες (προανθοκυανιδίνες): Υποομάδα ταννινών. Προκύπτουν από πολυμερισμό φλαβονοειδών ή ανθοκυανιδινών. Η υδρόλυση του μορίου τους γίνεται από ισχυρά οξέα.

Υδρολυόμενες ταννίνες: Υποομάδα ταννινών. Περιλαμβάνει ετερογενή πολυμερή με χαμηλό βαθμό πολυμερισμού (M.B. 600-3000), τα οποία απαρτίζονται συνήθως από απλά φαινολοξέα συνδεδεμένα με σάκχαρα. Ήπια υδρόλυση του μορίου τους έχει ως αποτέλεσμα την απελευθέρωση των σακχάρων.

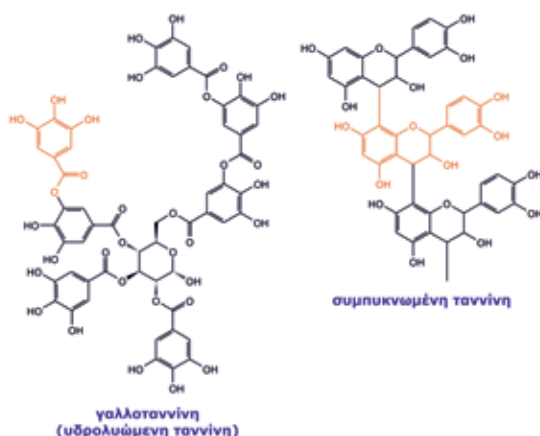
Προ-οξειδωτικοί παράγοντες: Ουσίες οι οποίες δρουν ως οξειδωτικοί παράγοντες αφού προηγηθεί η δική τους οξείδωση.

Φουρανοκουμαρίνες: Φαινολικές ενώσεις οι οποίες εμφανίζουν ισχυρή τοξικότητα εάν διεγερθούν από ακτινοβολία κατάλληλων μηκών κύματος (UV-A, 320-400 nm).



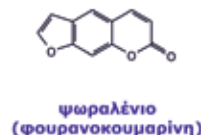
ες, ενώ προσδίδουν στυφή γεύση στην τροφή. **β. Την ικανότητά τους να δρουν ως προ-οξειδωτικοί παράγοντες**, δηλ. να δρουν ως οξειδωτικές ουσίες αφού προηγηθεί η δική τους οξείδωση (**εικόνα 13.9**).

Η δράση τους αυτή θεωρείται πλέον και η περισσότερο σημαντική, αφού δρουν ως τοξίνες που δημιουργούν στα όργανα πέψης του φυτοφάγου ενεργές μορφές οξυγόνου και ισχυρά οξειδωτικό περιβάλλον.



Εκτός των φαινολικών πολυμερισμένων παραγώγων που προαναφέρθηκαν, μια σειρά από μη πολυμερισμένες φαινολικές ενώσεις παίζουν ενεργό ρόλο στην αμυντική θωράκιση των φυτικών ιστών έναντι παθογόνων και φυτοφάγων οργανισμών. Ιδιαίτερο ενδιαφέρον παρουσιάζει η δράση των **φουρανοκουμαρινών**. Οι ενώσεις αυτές εμφανίζουν ισχυρή τοξικότητα εάν διεγερθούν από ακτινοβολία κατάλληλων μηκών κύματος (UV-A, 320-400 nm). Τα διεγερμένα μόρια

έχουν την ικανότητα να προσδένονται στις βάσεις πυριμιδίνης του DNA και να παρεμποδίζουν τη μεταγραφή, με τελικό αποτέλεσμα τον θάνατο των κυττάρων. Εκτός αυτού δρουν ως παράγοντες οι οποίοι ευνοούν το σχηματισμό ελεύθερων μορφών οξυγόνου. Τα αμυντικά αυτά μόρια είναι διαδεδομένα κυρίως σε μέλη της οικογένειας Umbelliferae, στα οποία συμπεριλαμβάνονται και ορισμένα καλλιεργούμενα φυτά, όπως ο μαϊντανός και το σέλινο.



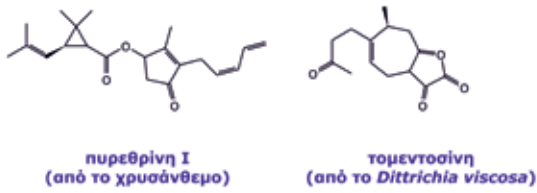
Στο σημείο αυτό θα πρέπει να τονιστεί ότι πολυάριθμες φαινολικές ενώσεις (και όχι μόνο οι ταννίνες που προαναφέρθηκαν) παίζουν διπλό ρόλο: Αφενός μεν δρουν ως αντιοξειδωτικοί παράγοντες εξουδετερώνοντας ενεργές μορφές οξυγόνου, αφετέρου ως προ-οξειδωτικοί παράγοντες και τοξίνες. Πως όμως συμβαίνει αυτό; Σε άθικτα κύτταρα οι φαινολικές ενώσεις έχουν τη δυνατότητα να εξουδετερώνουν τα ROS και να μετατρέπονται αρχικά στη σχετικά σταθερή ρίζα ημικινόνης και στη συνέχεια σε κινόνη (**εικόνα 13.9**). Σε περίπτωση όμως καταστροφής της κυτταρικής δομής (π.χ. με την κατανάλωση φυτικών ιστών από φυτοφάγα) οι κινόνες που σχηματίζονται μπορεί να προκαλέσουν (π.χ. μέσω της αντίδρασης Fenton) συσσώρευση ROS. Επομένως οι φαινολικές ενώσεις συμπεριφέρονται ως αντιοξειδωτικοί παράγοντες προστασίας των φυτικών κυττάρων, αλλά και ως αμυντικοί τοξικοί παράγοντες έναντι βιοτικών παραγόντων καταπόνησης που προκαλούν καταστροφή των κυτταρικών δομών.

13.5.2. Μέλη της ομάδας των τερπενίων παρουσιάζουν τοξική δράση έναντι φυτοφάγων και παθογόνων

Τα τερπένια αποτελούν μια εξαιρετικά διαδεδομένη ομάδα δευτερογενών μεταβολιτών με σημαντικούς αμυντικούς ρόλους. Ένας μεγάλος αριθμός μονοτερπενίων και παραγώγων τους αποτελούν τοξικούς παράγοντες για τα έντομα. Τα **πυρεθροειδή** (εστέρες των μονοτερπενίων) παρουσιάζουν χαρακτηριστική εντομοκτόνο δράση.

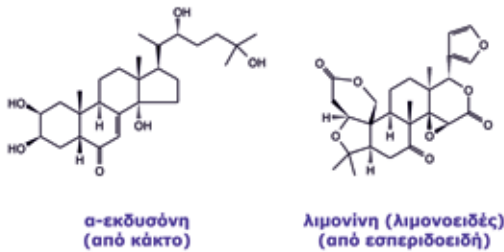
Οι **σεσκιτερπενικές λακτόνες** (κυκλικοί εστέρες που περιλαμβάνουν ένα δακτύλιο λακτόνης στο μόριό τους όπως η τομεντοσίνη), αποτελούν ισχυρά απωθητικά μόρια για τα φυτοφάγα έντομα και ζώα με πικρή, δυσάρεστη γεύση.

Τα τριτερπένια αντιπροσωπεύουν μία από τις πλέον πολυπληθείς και σημαντικές ομάδες αμυ-

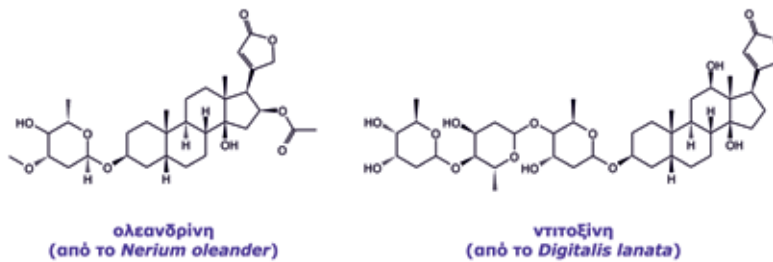


ντικών μεταβολιτών η οποία περιλαμβάνει:

A. Τα στεροειδή με χαρακτηριστικούς εκπροσώπους τις **φυτοεκδυσόνες**, των οποίων το μόριο παρουσιάζει ομοιότητα με τις ορμόνες έκδυσης εντόμων. Η κατανάλωση φυτικών ιστών που περιέχουν μόρια αυτού του είδους προκαλεί διαταραχές στη διαδικασία αλλαγής του εξωσκελετού στους οργανισμούς αυτούς και τελικά τον θάνατό τους.

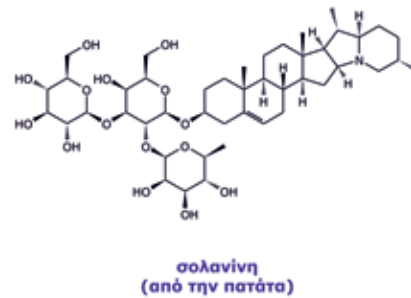


B. Τα **λιμονοειδή**, παρουσιάζουν εξαιρετικά απωθητική δράση έναντι των εντόμων λόγω της πικρής τους γεύσης. Χαρακτηριστικοί εκπρόσωποι της υποομάδας αυτής απαντώνται στα αιθέρια έλαια της λεμονιάς.



Γ. Τα **καρδιακά γλυκοσίδια**. Πρόκειται για εξαιρετικά τοξικά μόρια, τα οποία επηρεάζουν τη λειτουργία των αντλιών Na/K των καρδιακών μυών. Παρουσιάζουν ιδιαίτερο ενδιαφέρον στην Ιατρική, διότι σε χαμηλές συγκεντρώσεις δρουν ως καρδιοτονωτικά. Γιαυτό το λόγο αποτελούν απαραίτητα φάρμακα για καρδιοπαθείς. Η τοξικότητα και πικρότατη γεύση των φύλλων της πικροδάφνης (*Nerium oleander*) οφείλεται στην παρουσία του καρδενολιδίου της ολεανδρίνης.

Δ. Τις **σαπωνίνες**. Πρόκειται για γλυκοσίδια το μόριο των οποίων παρουσιάζει χαρακτηριστικά απορρυπαντικού, όπως προδίδει και το όνομά τους. Παρουσιάζουν τοξική δράση έναντι των ζώων λόγω της ικανότητάς τους να αποδιատάσουν τις μεμβράνες και να προκαλούν αιμόλυση των ερυθρών αιμοσφαιρίων. Λόγω της ομοιότητας του μορίου τους προς στεροειδείς ορμόνες του ανθρώπου, χρησιμοποιήθηκαν ως πρότυπα για τη σύνθεση αντισυλληπτικών ουσιών.



- Πυρεθροειδή:** Εστέρες των μονοτερπενίων που παρουσιάζουν χαρακτηριστική εντομοκτόνο δράση.
- Σεσκιτερπενικές Λακτόνες:** Κυκλικοί εστέρες μονοτερπενίων που περιλαμβάνουν ένα δακτύλιο λακτόνης στο μόριό τους. Αποτελούν ισχυρά απωθητικά μόρια για τα φυτοφάγα έντομα και ζώα με πικρή, δυσάρεστη γεύση.
- Φυτοεκδυσόνες:** Τριτερπένια των οποίων το μόριο παρουσιάζει ομοιότητα με τις ορμόνες έκδυσης εντόμων.
- Λιμονοειδή:** Τριτερπένια τα οποία παρουσιάζουν εξαιρετικά απωθητική δράση έναντι των εντόμων λόγω της πικρής τους γεύσης.
- Καρδιακά γλυκοσίδια:** Τριτερπένια τα οποία παρουσιάζουν εξαιρετικά τοξική δράση διότι επηρεάζουν τη λειτουργία των αντλιών Na/K των καρδιακών μυών. Στα καρδιακά γλυκοσίδια περιλαμβάνονται τα καρδενολίδια και τα βουτενολίδια.
- Σαπωνίνες:** Τριτερπενικά γλυκοσίδια τα οποία προκαλούν αποδιάταξη των μεμβρανών και αιμόλυση των ερυθρών αιμοσφαιρίων των ζώων διότι το μόριό τους παρουσιάζει χαρακτηριστικά απορρυπαντικού.



13.5.3. Οι αζωτούχες ενώσεις ενισχύουν αμυντικά τα φυτικά κύτταρα έναντι κυρίως φυτοφάγων οργανισμών

A. Τα **αλκαλοειδή** αποτελούν ίσως την περισσότερο διαδεδομένη ομάδα αμυντικών μορίων (έχουν αναφερθεί περισσότερα από 50.000 μέλη της ομάδας αυτής), με τοξική δράση έναντι κυρίως ζωικών οργανισμών, συμπεριλαμβανομένου και του ανθρώπου. Η τοξική δράση σε κυτταρικό επίπεδο δεν παρουσιάζεται ομοιόμορφη. Εξαρτάται από το είδος του αλκαλοειδούς και από το είδος του ζωικού οργανισμού. Ορισμένα αλκαλοειδή επηρεάζουν την περατότητα των μεμβρανών, άλλα την πρωτεϊνοσύνθεση ή τη δραστηριότητα ενζύμων και αντλιών των μεμβρανών και άλλες προκαλούν τερατογενέσεις σε θηλαστικά. Ορισμένες ωστόσο ενώσεις της ομάδας αυτής επηρεάζουν το κεντρικό νευρικό σύστημα λόγω της ικανότητάς τους να προσδένονται σε θέσεις νευροδιαβιαστών. Φαρμακευτικά φυτά τα οποία περιέχουν τα αλκαλοειδή αυτά ήταν γνωστά από την αρχαιότητα για τη φαρμακολογική τους δράση. Η μορφίνη, η κωδεΐνη και η εφεδρίνη χρησιμοποιούνται σε χαμηλή δοσολογία ως φάρμακα, ενώ η καφεΐνη, η νικοτίνη, η κοκαΐνη κ.ά. ως διεγερτικά ή καταπραυντικά. Ωστόσο σε υψηλές συγκεντρώσεις ορισμένα αλκαλοειδή, όπως η στρυχνίνη, η ατροπίνη, η σολανίνη και η κωνειίνη, αποτελούν ισχυρά δηλητήρια. Ο θάνατος του Σωκράτη επήλθε από τη λήψη κωνειίνης, του δραστικού συστατικού των φύλλων του φυτού *Conium maculatum*.

B. Τα **κυανογόνα γλυκοσίδια** και τα **θειογλυκοσίδια** ενισχύουν τους μηχανισμούς θεμελιώδους άμυνας ορισμένων φυτικών ειδών. Οι δύο αυτές ομάδες αζωτούχων ενώσεων παρουσιάζουν κοινά χαρακτηριστικά δράσης, παρόλο που δεν συνυπάρχουν στο ίδιο φυτικό είδος. Τα μόρια

των αζωτούχων αυτών ενώσεων δεν παρουσιάζουν ιδιαίτερη τοξικότητα, παρά μόνον εάν υποστούν ενζυμική διάσπαση. Η διάσπαση αυτή δεν παρατηρείται σε άθικτους ιστούς, διότι τα υπεύθυνα ένζυμα εντοπίζονται σε διαφορετικά υποκυτταρικά διαμερίσματα ή κύτταρα. Στο σόργο π.χ. το κυανογόνο γλυκοσίδιο δουρίνη εντοπίζεται στα χυμοτόπια των επιδερμικών κυττάρων, ενώ τα υδρολυτικά ένζυμα στα κύτταρα του μεσοφύλλου (**εικόνα 13.10**). Σε περίπτωση τραυματισμού ή κατανάλωσης των ιστών, τα κυανογόνα γλυκοσίδια ή τα θειογλυκοσίδια έρχονται σε επαφή με τα υδρολυτικά ένζυμα, οπότε παράγονται πτητικά προϊόντα διάσπασης ορισμένα από τα οποία είναι εξαιρετικά τοξικά (π.χ. ρίζα κυανίου, **βλ. εικόνες 13.10 και 13.11**). Τα κυανογόνα γλυκοσίδια απαντώνται κυρίως σε μέλη της οικογένειας Rosaceae, καθώς και σε ψυχανθή, ενώ τα θειογλυκοσίδια σε μέλη της οικογένειας Brassicaceae. Ανάλογος μηχανισμός απελευθέρωσης τοξικών προϊόντων παρατηρείται και στην περίπτωση των θειογλυκοσιδίων (**εικόνα 13.12**). Η χαρακτηριστική οσμή και γεύση ορισμένων λαχανικών (λάχανο, ραπανάκια, μπρόκολο) οφείλεται στη ύπαρξη θειογλυκοσιδίων στους ιστούς τους. Σε υψηλές δόσεις οι ουσίες αυτές προκαλούν ερεθισμό του στόματος και γαστροεντερικές διαταραχές.

Γ. Όπως είναι γνωστό τόσο τα φυτά, όσο και τα ζώα χρησιμοποιούν τα 20 γνωστά απαραίτητα αμινοξέα για τη σύνθεση των πρωτεϊνών τους. Ωστόσο ορισμένα είδη φυτών (όπως το *Canavalia ensiformis*) συνθέτουν ασυνήθιστα αμινοξέα, των οποίων το μόριο παρουσιάζει συνήθως χαρακτηριστική ομοιότητα με κάποιο από τα 20 απαραίτητα

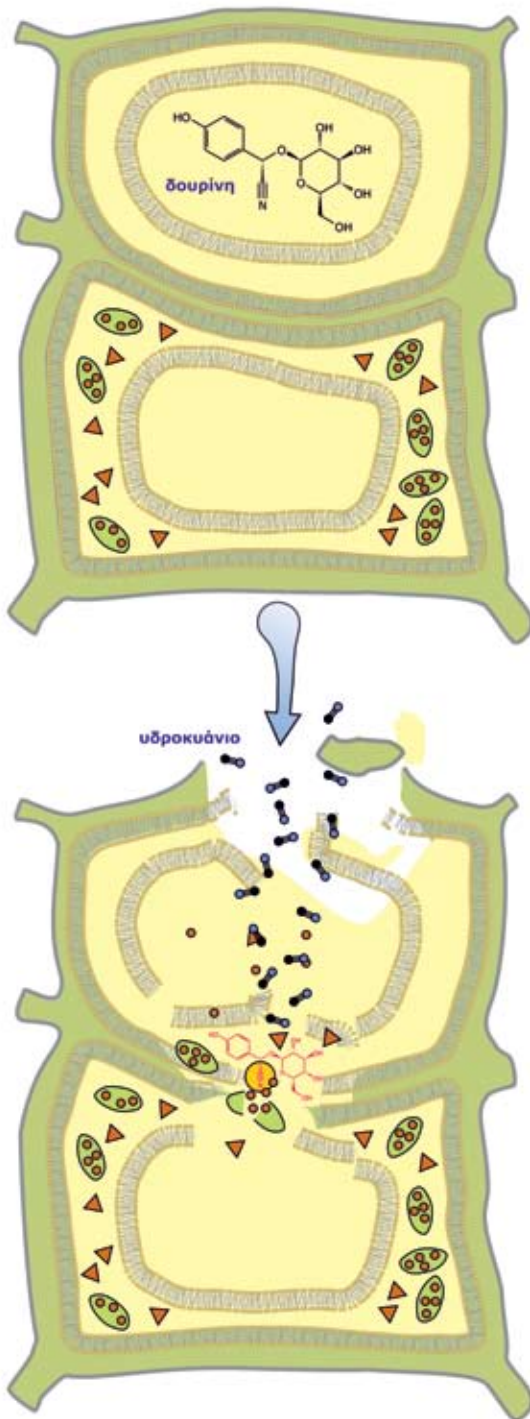


Αλκαλοειδή: Αζωτούχοι δευτερογενείς μεταβολίτες με τοξική δράση έναντι κυρίως ζωικών οργανισμών. Οι περισσότεροι εξ αυτών επηρεάζουν το κεντρικό νευρικό σύστημα λόγω της ικανότητάς τους να προσδένονται σε θέσεις νευροδιαβιαστών.

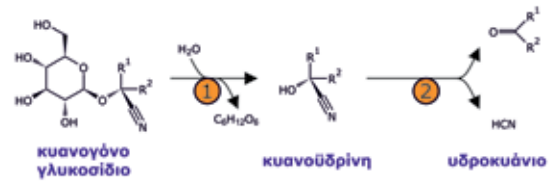
Κυανογόνα γλυκοσίδια: Αζωτούχοι δευτερογενείς μεταβολίτες οι οποίοι δεν είναι ιδιαίτερα τοξικοί σε άθικτους ιστούς. Σε περίπτωση όμως τραυματισμού ή κατανάλωσης των ιστών οι ενώσεις αυτές έρχονται σε επαφή με τα υδρολυτικά ένζυμα, οπότε παράγονται πτητικά προϊόντα διάσπασης ορισμένα από τα οποία είναι εξαιρετικά τοξικά (π.χ. ρίζα κυανίου).

Θειογλυκοσίδια: Αζωτούχοι δευτερογενείς μεταβολίτες με δράση παρόμοια εκείνης των κυανογόνων γλυκοσιδίων.

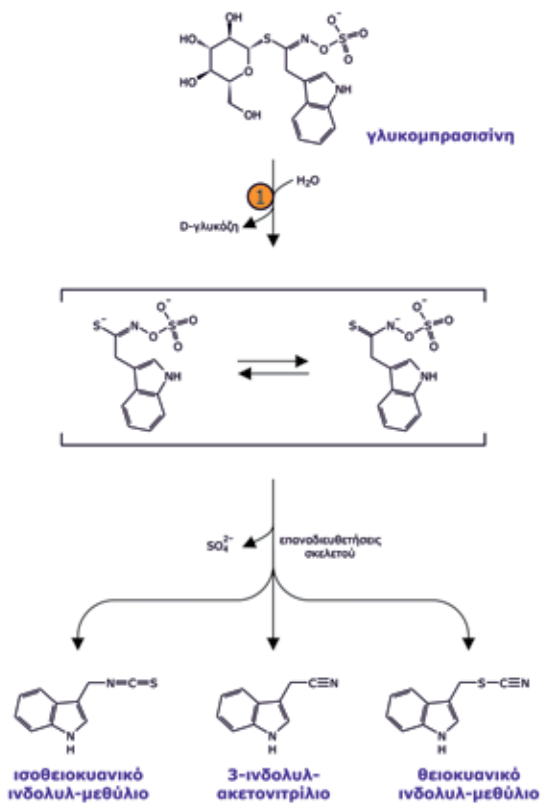
Μη πρωτεϊνικά αμινοξέα: Αζωτούχοι δευτερογενείς μεταβολίτες των οποίων το μόριο παρουσιάζει ομοιότητες με κάποιο από τα 20 απαραίτητα αμινοξέα. Παρουσιάζουν τοξική δράση σε φυτοφάγα διότι ενσωματώνονται σε πρωτεϊνικά μόρια αντί των σωστών αμινοξέων με αποτέλεσμα να συντίθενται μη λειτουργικές πρωτεΐνες. Ορισμένα εξ αυτών παρεμποδίζουν τη σύνθεση ή πρόσληψη των απαραίτητων αμινοξέων, ενώ άλλα τη βιοσύνθεση του κολλαγόνου.



Εικόνα 13.10. Διαμερισματοποίηση της δουρίνης και των ενζύμων τα οποία τη διασπούν στα κύτταρα των φύλλων του σόργου. Η δουρίνη εντοπίζεται στα χυμοτόπια των επιδερμικών κυττάρων (παρουσιάζεται ο χημικός της τύπος). Η γλυκοζιδάση (κόκκινοι κύκλοι) εντοπίζεται στους χλωροπλάστες, ενώ η λύση του υδροξυνιτριλίου (πορτοκαλί τρίγωνα) στο κυτταρόπλασμα των κυττάρων του μεσοφύλλου. Σε περίπτωση τραυματισμού η δουρίνη έρχεται σε επαφή με τα ένζυμα διάσπασης, οπότε εκλύεται υδροκυάνιο.



Εικόνα 13.11. Η απελευθέρωση υδροκυανίου από κυανογόνο γλυκοσίδιο. Ένζυμα: 1. γλυκοσιδάση, 2. λύση του υδροξυνιτριλίου.



Εικόνα 13.12. Η απελευθέρωση τοξικών ενώσεων από τη διάσπαση του θειογλυκοσιδίου γλυκομπρασι-σίνης. Ένζυμα: 1: μυροσινάση.

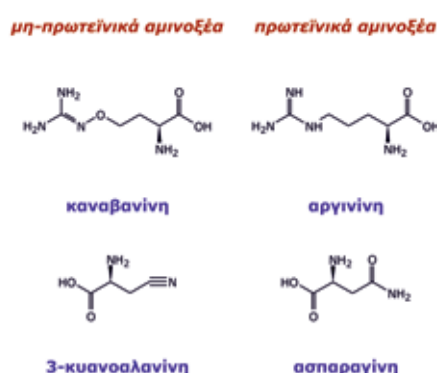
τα αμινοξέα. Τα αμυντικά αυτά μόρια αναφέρονται συνήθως ως **μη πρωτεϊνικά αμινοξέα**. Το μόριο π.χ. της καναβανίνης παρουσιάζει ομοιότητες με εκείνο της αργινίνης, της β-κυανοαλανίνης με εκείνο της αλανίνης. Η τοξική τους δράση απευθύνεται σε ζωικούς οργανισμούς-καταναλωτές μέσω δύο κυρίως μηχανισμών.

1. Λόγω της ομοιότητάς τους με τα αντίστοιχα απαραίτητα αμινοξέα, οι t-RNA συνθετάσες των ζώων αδυνατούν να διακρίνουν τη διαφορά μεταξύ των μορίων με αποτέλεσμα να ενσωματώνονται σε πρωτεϊνικά μόρια αντί των σωστών αμινοξέων. Η υποκατάσταση αυτή έχει ως αποτέλεσμα να συντίθενται πρωτεΐνες των οποίων η τεταρτοταγής δομή παρουσιάζεται διαφοροποιημένη με ελαττωματικό ενεργό κέντρο, και ως εκ τούτου είναι μη λειτουργικές.

2. Ορισμένα μη πρωτεϊνικά αμινοξέα παρεμποδίζουν τη σύνθεση ή πρόσληψη των απαραίτητων αμινοξέων, ενώ άλλα τη βιοσύνθεση του κολλαγόνου.

Η σύνθεση των πολυάριθμων μη πρωτεϊνικών αμινοξέων (ο αριθμός τους ξεπερνά τα 300) περιορίζεται σε ορισμένες μόνο οικογένειες φυτών, όπως Leguminosae, Sapindaceae, Aceraceae, Hippocastanaceae και Cucurbitaceae. Αποτελεί

έναν ευφυή αλλά και ανέξοδο αμυντικό μηχανισμό, αφού πολλά φυτικά είδη τα χρησιμοποιούν και ως αποθέματα αζώτου των σπερμάτων τους, αποφεύγοντας ταυτόχρονα και την καρποθηρία. Οι ρόλοι των σημαντικών αυτών ενώσεων δεν περιορίζονται μόνο στην άμυνα έναντι φυτοφάγων. Πολλές εξ αυτών παρουσιάζουν αλληλοπαθητική δράση, ενώ άλλες αποτελούν σημαντικούς μεταβολίτες και συμμετέχουν σε μηχανισμούς που παρέχουν προστασία έναντι αβιοτικών καταπονήσεων (όπως π.χ. η βεταΐνη της γλυκίνης ως συμβατός οσμωλύτης).



13.6. Η επαγόμενη άμυνα προτάσσει την ύστατη-και πλέον αποτελεσματική-αντίσταση

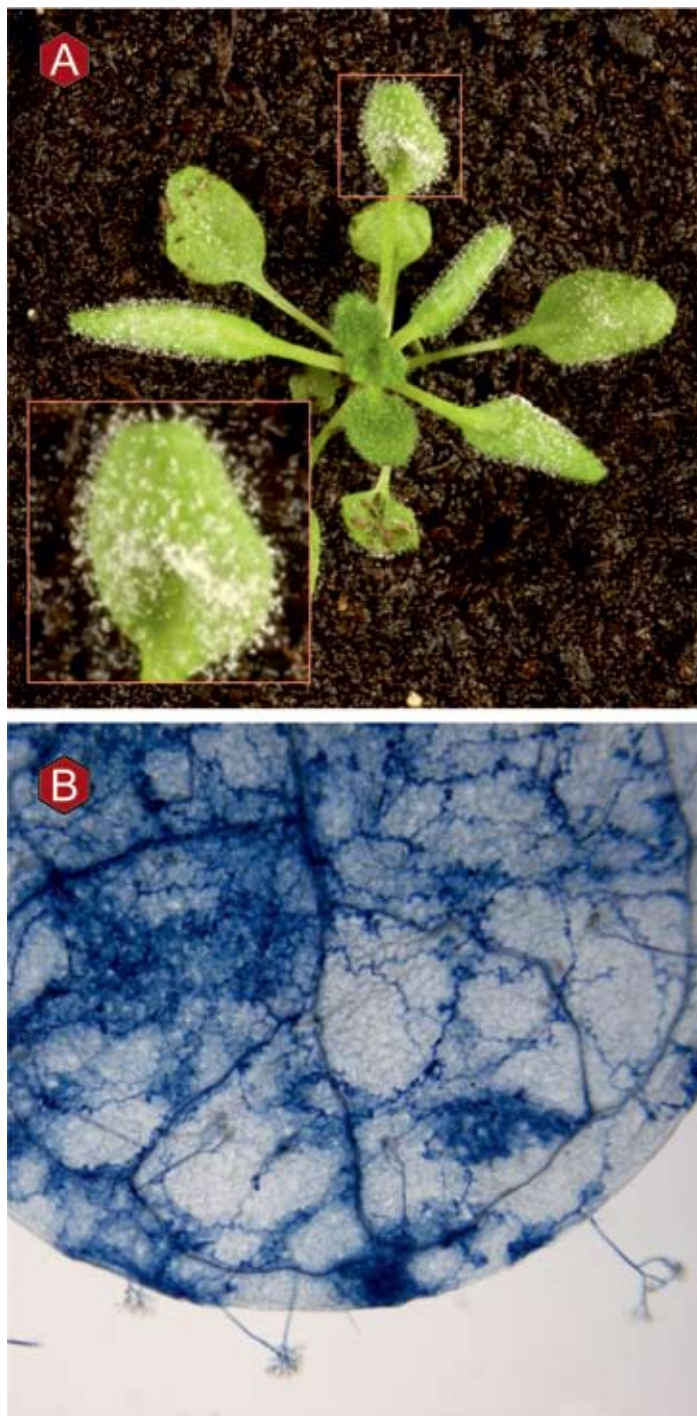
13.6.1. Για να παρατηρηθεί παθογένεση πρέπει να εκπληρώνονται τέσσερεις τουλάχιστον προϋποθέσεις

Η διαδικασία προσβολής, αποικισμού και αναπαραγωγής του παθογόνου ονομάζεται **παθογένεση (εικόνα 13.13)**. Στα φυσικά οικοσυστήματα, μόνο ένα μικρό ποσοστό προσβολών παθογόνων προκαλεί τελικά παθογενείς καταστάσεις στα φυτά-ξενιστές. Οι κυριότεροι λόγοι για τους οποίους τα περισσότερα παθογόνα αποτυγχάνουν τελικά να προκαλέσουν νοσηρές καταστάσεις είναι οι εξής:

A. Η θεμελιώδης άμυνα την οποία προτάσσουν οι φυτικοί ιστοί είναι αποτελεσματική.

B. Το φυτικό είδος το οποίο προσβάλλεται δεν εκπληρώνει τις απαιτήσεις για την υποστήριξη ή/και ολοκλήρωση του βιολογικού κύκλου του παθογόνου.

Γ. Κατά τη διάρκεια της προσβολής οι συνθήκες του περιβάλλοντος μεταβάλλονται πριν το παθογόνο προλάβει να ξεπεράσει το κρίσιμο εκείνο στάδιο πέραν του οποίου οι δυσμενείς συνθήκες του περιβάλλοντος δεν το επηρεάζουν πλέον. Π.χ. η βλάστηση των σπορίων στην επιφάνεια ενός φύλλου αποτελεί ένα κρίσιμο στάδιο στο βι-



Εικόνα 13.13. Συμβατότητα παθογόνου-ξενιστή. **A.** Αλληλεπίδραση του φυτού *Arabidopsis thaliana* με τον ωομύκητα *Hyaloperonospora arabidopsidis* που οδηγεί στην ασθένεια 'περονόσπορος'. Διακρίνεται η λευκή εξάνθιση του μύκητα στην επιφάνεια των φύλλων (ένθετο). **B.** Φύλλο *Arabidopsis thaliana* μολυσμένο με τον ωομύκητα *Hyaloperonospora arabidopsidis* μετά από χρώση με Trypan Blue. Διακρίνονται οι μπλε υφές του ωομύκητα (βάφονται με το Trypan Blue) στους μεσοκυττάρους χώρους και οι κονιδιοφόροι περιφερειακά του φύλλου. Οι φωτογραφίες χορηγήθηκαν από τον Επίκ. Καθηγητή ΓΠΑ Δ. Τσιτσιγιάννη

ολογικό κύκλο ενός παθογόνου, το οποίο απαιτεί ευνοϊκές συνθήκες υγρασίας. Εάν οι σταγόνες νερού στην επιφάνεια του φύλλου εξατμιστούν, τότε το βλαστημένο σπόριο κινδυνεύει άμεσα από αφυδάτωση και θάνατο, πριν ακόμη εισέλθει στο εσωτερικό του φύλλου.

Δ. Ορισμένα παθογόνα διαθέτουν την ικανότητα εξουδετέρωσης ή παράκαμψης των γραμμών της προϋπάρχουσας άμυνας. Στην περι-

πτωση αυτή, εφόσον ο ξενιστής αναγνωρίσει την προσέγγιση του παθογόνου, ενεργοποιούνται οι μηχανισμοί της επαγόμενης άμυνας ώστε η προσβολή να περιοριστεί ή να εξαλειφθεί. Η πλήρης ολοκλήρωση της προσβολής εξαρτάται από την ικανότητα του παθογόνου να καταστρέψει τα κύτταρα του ξενιστού πριν ακόμη προβάλλουν αντίσταση και/ή να εξουδετερώσει τους μηχανισμούς μέσω των οποίων γίνεται αντιληπτή η εισβολή.

Επομένως η προσβολή του παθογόνου είναι επιτυχής και εκδηλώνεται ασθένεια (δηλ. παρατηρείται συμβατότητα) υπό τις εξής **προϋποθέσεις**: Οι συνθήκες του περιβάλλοντος είναι ευνοϊκές, η θεμελιώδης άμυνα του ξενιστή ανεπαρκής, το παθογόνο δεν γίνεται αντιληπτό ή/και η επαγόμενη

άμυνα δεν είναι αποτελεσματική και τελικά ο ξενιστής εκπληρώνει τις απαιτήσεις του βιολογικού κύκλου του παθογόνου. Το στέλεχος του παθογόνου το οποίο είναι ικανό να προκαλέσει παθογένεση ονομάζεται **παθογόνο ή μολυσματικό στέλεχος (εικόνα 13.13)**.

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

Όπως τονίστηκε παραπάνω, για να παρατηρηθεί παθογένεση θα πρέπει να εκπληρώνονται τέσσερις τουλάχιστον προϋποθέσεις. Προκειμένου να ερμηνευτεί το φαινόμενο αυτό έχουν διατυπωθεί διάφορες υποθέσεις, εκ των οποίων η λεγόμενη **υπόθεση «γονίδιο προς γονίδιο»** αφενός μεν το εξηγεί ικανοποιητικά, αφετέρου ενισχύεται και από πειραματικά δεδομένα. Σύμφωνα λοιπόν με την υπόθεση αυτή η ικανότητα πρόκλησης παθογένεσης εξαρτάται τόσο από το γενετικό υπόβαθρο του παθογόνου (εάν το συγκεκριμένο στέλεχος του παθογόνου είναι μολυσματικό ή όχι), όσο και από το γενετικό υπόβαθρο του ξενιστή (εάν είναι ικανός να εκφράζει ανθεκτικότητα ή όχι). Η ανθεκτικότητα του φυτού εκδηλώνεται μόνον εάν αυτό διαθέτει ένα υπερέχον **γονίδιο ανθεκτικότητας (R)** και ταυτόχρονα το παθογόνο εκφράζει το συμπληρωματικό υπερέχον **μη μολυσματικό γονίδιο (Avr)**. Εάν εκπληρώνονται οι

δύο αυτοί όροι δεν εκδηλώνεται ασθένεια, αφού παρατηρείται **ασυμβατότητα** μεταξύ παθογόνου και ξενιστή. Τα γονίδια *Avr* των παθογόνων κωδικοποιούν πρωτεΐνες ή άλλα μόρια (τελεστές, βλ. παρακάτω) τα οποία άμεσα ή έμμεσα μπορεί να αντιληφθεί το αμυντικό σύστημα επιτήρησης μόνο των ξενιστών εκείνων που διαθέτουν το συμπληρωματικό γονίδιο *R*. Σύμφωνα με την υπόθεση αυτή, κάθε γενετική τροποποίηση ή απώλεια του γονιδίου αμολυσματικότητας του παθογόνου (μετατροπή του *Avr* στο γονίδιο μολυσματικότητας *avr*) ή/και του γονιδίου ανθεκτικότητας του ξενιστή (μετατροπή του *R* σε *r*) έχει ως αποτέλεσμα να εκδηλωθεί συμβατότητα μεταξύ ξενιστή και παθογόνου και κατά συνέπεια να παρατηρηθεί παθογένεση (**εικόνα 13.14**).

Η υπόθεση «γονίδιο προς γονίδιο» διατυπώθηκε από τον Flor το 1946 και για δεκαετίες αποτέ-



Παθογένεση: Η διαδικασία προσβολής, αποικισμού και αναπαραγωγής του παθογόνου στα κύτταρα και ιστούς του ξενιστή.

Ασυμβατότητα παθογόνου-ξενιστή: Η αδυναμία εκδήλωσης παθογένεσης.

Υπόθεση «γονίδιο προς γονίδιο»: Η ικανότητα πρόκλησης παθογένεσης εξαρτάται τόσο από το γενετικό υπόβαθρο του παθογόνου (εάν το συγκεκριμένο στέλεχος του παθογόνου είναι μολυσματικό ή όχι), όσο και από το γενετικό υπόβαθρο του ξενιστή (εάν είναι ικανός να εκφράζει ανθεκτικότητα ή όχι).

Γονίδια ανθεκτικότητας (R): Γονίδια τα οποία είναι υπεύθυνα για την εκδήλωση ανθεκτικότητας του ξενιστή.





Γονίδια αμολυσματικότητας (Avr): Γονίδια του παθογόνου που κωδικοποιούν πρωτεΐνες ή άλλα μόρια (τελεστές) τα οποία άμεσα ή έμμεσα μπορεί να αντιληφθεί το αμυντικό σύστημα επιτήρησης μόνο των ξενιστών εκείνων που διαθέτουν το συμπληρωματικό γονίδιο *R*.

Παθογόνο ή μολυσματικό στέλεχος: Το στέλεχος του παθογόνου το οποίο είναι ικανό να προκαλέσει παθογένεση.

Γονίδια μολυσματικότητας (avr): Γονίδια του παθογόνου που κωδικοποιούν πρωτεΐνες ή άλλα μόρια (μολυσματικούς παράγοντες) τα οποία δεν μπορεί να αντιληφθεί το αμυντικό σύστημα επιτήρησης του ξενιστή.

Μολυσματικοί παράγοντες: Τα προϊόντα των γονιδίων μολυσματικότητας.

Προϋποθέσεις εκδήλωσης συμβατότητας ξενιστή-παθογόνου και εκδήλωσης ασθένειας: Όταν οι συνθήκες του περιβάλλοντος είναι ευνοϊκές, η θεμελιώδης άμυνα του ξενιστή ανεπαρκής, το παθογόνο δεν γίνεται αντιληπτό ή/και η επαγόμενη άμυνα δεν είναι αποτελεσματική και ο ξενιστής εκπληρώνει τις απαιτήσεις του βιολογικού κύκλου του παθογόνου.

γονότυπος παθογόνου	γονότυπος ξενιστή	
	R_1	r_1
Avr	ασυμβατότητα παθογόνου-ξενιστή  δεν εκδηλώνεται ασθένεια	συμβατότητα παθογόνου-ξενιστή  εκδηλώνεται ασθένεια
avr	συμβατότητα παθογόνου-ξενιστή  εκδηλώνεται ασθένεια	συμβατότητα παθογόνου-ξενιστή  εκδηλώνεται ασθένεια

Εικόνα 13.14. Συνοπτική παρουσίαση της θεωρίας 'γονίδιο προς γονίδιο'. Λεπτομέρειες για τη διατύπωση της θεωρίας βλ. στο κείμενο.

λεσε ένα χρήσιμο εργαλείο για τους φυτοπαθολόγους και τους γενετιστές, αφού έθεσε τη γενετική βάση για την κατανόηση των αλληλεπιδράσεων φυτών-παθογόνων. Τα βασικά σημεία της υπόθεσης επιβεβαιώνονται πλέον και από μοριακά δεδομένα (βλ. παρακάτω), παρότι η πραγματικότητα είναι περισσότερο πολύπλοκη απότι είχε αρχικά προβλεφθεί.

Τα προϊόντα των γονιδίων ανθεκτικότητας R , οι πρωτεΐνες R , εκτελούν δύο κυρίως λειτουργίες: **A.** Παίρνουν μέρος σε μηχανισμούς διαβίβασης σήματος οι οποίοι είναι υπεύθυνοι για την ενεργο-

ποίηση των αμυντικών μηχανισμών του ξενιστή. **B.** Συμμετέχουν στο μηχανισμό επιτήρησης του ξενιστή και στην αναγνώριση των διεγερτών τους οποίους παράγουν τα γονίδια Avr του παθογόνου.

Τα προϊόντα των γονιδίων αμολυσματικότητας Avr των παθογόνων είναι διεγέρτες (βλ. παρακάτω) ή παράγουν προϊόντα μέσω των οποίων τα φυτικά κύτταρα αντιλαμβάνονται την προσέγγιση των παθογόνων και ενεργοποιούν την επαγόμενη άμυνα.

Διεγέρτες: Μόρια τα οποία αναγνωρίζονται από αισθητήρες οι οποίοι ενεργοποιούν το ανοσοποιητικό σύστημα των φυτικών κυττάρων. Μέχρι στιγμής είναι γνωστές τρεις κατηγορίες διεγερτών. 1. Διεγέρτες οι οποίοι συνοδεύουν το λεγόμενο μοριακό πρότυπο του παθογόνου (pathogen-associated molecular pattern, PAMPs), 2. Οι τελεστές (effectors) και 3. Οι διεγέρτες που συνοδεύουν τα μοριακά πρότυπα που συνδέονται με ζημιές στα φυτικά κύτταρα (damage-associated molecular patterns, DAMPs)

Διεγέρτες οι οποίοι συνοδεύουν το λεγόμενο μοριακό πρότυπο του παθογόνου (pathogen-associated molecular pattern, PAMPs): Μόρια που είναι συντηρημένα μεταξύ των παθογόνων και είναι απαραίτητα για την επιβίωση και τη διάδοσή τους. Αναγνωρίζονται ως διεγέρτες από το σύστημα επιτήρησης του ξενιστή.

Τελεστές (effectors): Πρωτεΐνες οι οποίες εκκρίνονται από τα παθογόνα στα κύτταρα του ξενιστή ώστε να επιτευχθεί η προσβολή. Συνήθως εξουδετερώνουν ή επιβραδύνουν την πρώτη γραμμή επαγόμενης άμυνας.

Διεγέρτες που συνοδεύουν τα μοριακά πρότυπα που συνδέονται με ζημιές στα φυτικά κύτταρα (damage-associated molecular patterns, DAMPs): Μόρια τα οποία προέρχονται από τις ζημιές που προκαλεί το παθογόνο στα φυτικά κύτταρα λόγω της δράσης του. Πρόκειται για τμήματα του κυτταρικού τοιχώματος, τμήματα πρωτεϊνών, κ.ά.

Βιοτροφικά παθογόνα: Πολλαπλασιάζονται σε ζωντανούς ιστούς χωρίς να προκαλούν νέκρωση στα κύτταρα του ξενιστή. Συνήθως χρησιμοποιούν εξειδικευμένες δομές (π.χ. μυζητήρες) ώστε να απομυζούν τα θρεπτικά συστατικά.

Νεκροτροφικά παθογόνα: Προκαλούν νέκρωση στα κύτταρα τα οποία προσβάλλουν συνήθως μέσω της απέκκρισης τοξινών (μολυσματικών παραγόντων) και στη συνέχεια απομυζούν θρεπτικά συστατικά από τους νεκρούς ιστούς.

Ημιβιοτροφικά παθογόνα: Συνδυάζουν τις στρατηγικές των βιοτροφικών και νεκροτροφικών παθογόνων. Συνήθως προσβάλλουν και διαδίδονται σε ζωντανούς ιστούς, αλλά στη συνέχεια προκαλούν το θάνατο των κυττάρων του ξενιστή.

Πρωτεΐνες NB-LRR: Ενδοκυτταρικοί αισθητήρες που αναγνωρίζουν μολυσματικούς παράγοντες. Περιλαμβάνουν ένα τμήμα που προσδένεται σε νουκλεοτίδια (NB) και ένα τμήμα με επαναλήψεις πλούσιες σε λευκίνη (LRR).

Διαμεμβρανικοί αισθητήρες PRR: Αισθητήρες που εντοπίζονται στην πλασματική μεμβράνη και ανιχνεύουν την παρουσία PAMPs στους αποπλασματικούς χώρους.



13.6.3. Επαγόμενη άμυνα έναντι παθογόνων: Το στάδιο της αντίληψης

Η ικανότητα των φυτών να αναγνωρίζουν το παθογόνο ή το έντομο (βλ. ενότητα 13.9.1) και να αντιδρούν μέσω επαγόμενων αμυντικών μηχανισμών έχει τα χαρακτηριστικά μιας μορφής ανοσοποιητικού συστήματος. Αντίθετα όμως προς το εξαιρετικά εξειδικευμένο ανοσοποιητικό σύστημα των σπονδυλωτών που βασίζεται σε ευκίνητα αμυντικά κύτταρα που αναγνωρίζουν και εξουδετερώνουν το παθογόνο, το ανοσοποιητικό σύστημα των φυτών στηρίζεται στην έμφυτη ικανότητα του κάθε κυττάρου να αναγνωρίζει σήματα κινδύνου και να μεταδίδει σε διασυστηματικό επίπεδο την πληροφορία ώστε ο οργανισμός να είναι έτοιμος σε μελλοντική εισβολή.

Βασική προϋπόθεση για την επιτυχή και έγκαιρη ενεργοποίηση των μηχανισμών επαγόμενης άμυνας από το ανοσοποιητικό σύστημα των φυτικών κυττάρων αποτελεί η ύπαρξη ενός συστήματος επιτήρησης ενδεχόμενων προσβολών. Το σύστημα αυτό θα πρέπει να είναι συνεχώς σε λειτουργία σε κάθε κύτταρο και να έχει τη δυνατότητα διάκρισης των σημάτων τα οποία προέρχονται είτε από τον ίδιο οργανισμό, είτε από οργανισμούς οι οποίοι αναπτύσσουν αμοιβαία επωφελείς σχέσεις με το φυτό (αζωτοδεσμευτικά βακτήρια-και μυκόριζες), από τα σήματα τα οποία προέρχονται από το παθογόνο. Πράγματι, τα φυτά αντιλαμβάνονται συνήθως την προσβολή μέσω εξειδικευμένων σημάτων, των **διεγερτών**. Οι διεγέρτες μπορούν να διακριθούν σε τρεις κατηγορίες. Στην πρώτη κατηγορία περιλαμβάνονται μη εξειδικευμένοι **διεγέρτες οι οποίοι συνοδεύουν το λεγόμενο μοριακό πρότυπο του παθογόνου** (pathogen-associated molecular pattern, PAMP). Τα πρότυπα αυτά παραμένουν αναλλοίωτα εδώ και εκατομμύρια χρόνια και περιλαμβάνουν ως διεγέρτες τμήματα του κυτταρικού τοιχώματος του παθο-

γόνου, λιποπολυσακχαρίτες, τη φλαγγελίνη, τον παράγοντα επιμήκυνσης Tu (EF-Tu, elongation factor Tu) και τη χιτίνη (δομική μονάδα του κυτταρικού τοιχώματος των μυκήτων) (**πίνακας 13.2**). Τα μόρια αυτά είναι απαραίτητα για ορισμένες ζωτικές λειτουργίες (π.χ. κίνηση, προστασία) των παθογόνων και επομένως είναι αναντικατάστατα. Τα φυτικά κύτταρα διαθέτουν **διαμεμβρανικούς αισθητήρες (Pattern Recognition Receptors, PRR)** οι οποίοι αναγνωρίζουν το μοριακό πρότυπο του παθογόνου. Οι αισθητήρες αυτοί ανήκουν σε δύο κυρίως ομάδες πρωτεϊνών, τις κινάσες τύπου αισθητήρα (receptor-like kinases, RLKs) και τις πρωτεΐνες τύπου αισθητήρα (receptor-like proteins, RLPs). Επομένως η αντίληψη του παθογόνου επιτυγχάνεται μέσω της αλληλεπίδρασης PAMP και PRR. Η αλληλεπίδραση αυτή συνήθως συμβαίνει στους αποπλασματικούς χώρους των φυτικών κυττάρων, πριν δηλ. τη διείσδυση του παθογόνου. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί η αντίληψη ενός επιτοπίου 22 αμινοξέων (γνωστού ως flg22) της βακτηριακής φλαγγελίνης από τον αισθητήρα FLS2. Το επιτόπιο αυτό είναι μια ισχυρά συντηρημένη περιοχή που είναι απαραίτητη για τη λειτουργία της βακτηριακής φλαγγελίνης. Επομένως το σύστημα επιτήρησης των φυτών διαθέτει έναν αποτελεσματικό μηχανισμό ανίχνευσης ενός ευρέως φάσματος παθογόνων πριν αυτά εισέλθουν εντός των κυττάρων, αφού αυτά αδυνατούν να τροποποιήσουν το μοριακό τους πρότυπο ώστε να μην τα αντιλαμβάνεται το ανοσοποιητικό σύστημα των φυτών (**εικόνα 13.15**). Βεβαίως δεν διαθέτουν όλα τα παθογόνα τα ίδια PAMPs, ούτε κάθε φυτικό είδος μπορεί να αναγνωρίζει όλα τα PAMPs. Π.χ. το flg22 ανιχνεύεται από τα περισσότερα φυτικά είδη, αλλά ο EF-Tu μόνο από είδη της οικογένειας Brassicaceae.

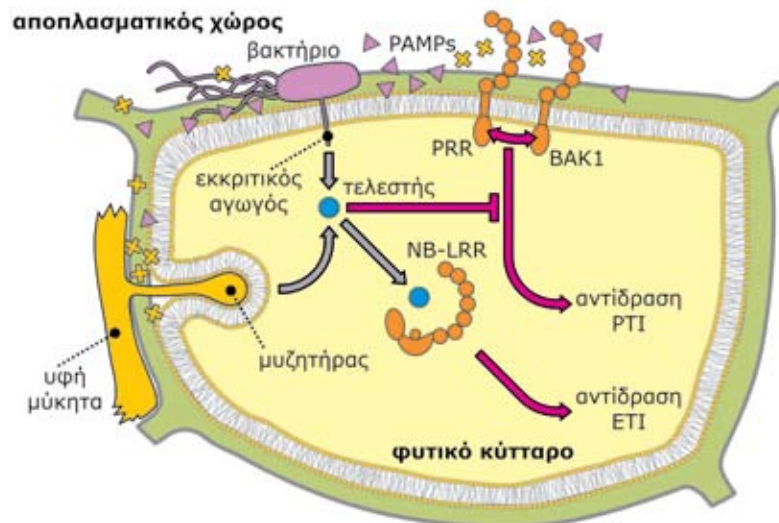
Πίνακας 13.2. Ορισμένοι διεγέρτες που συνοδεύουν τα μοριακά πρότυπα παθογόνων (PAMPs).

Βακτήρια	μύκητες	ωομύκητες
flg22 (πεπτίδιο προερχόμενο από φλαγγελίνη)	ξυλανάση	γλυκάνη
elf18 (πεπτίδιο προερχόμενο από τον παράγοντα επιμήκυνσης Tu)	χιτίνη	pep13
λιποπολυσακχαρίτες πεπτιδογλυκάνη A α 21	χιτοζάνη (παράγωγο της χιτίνης) εργοστερόλη	ελισπίνη

Στη δεύτερη κατηγορία διεγερτών εντάσσονται μόρια τα οποία ονομάζονται **τελεστές** (effectors) τα οποία εκκρίνουν τα παθογόνα είτε στον αποπλάστη είτε μέσα στα κύτταρα του ξενιστή, προκειμένου να εξουδετερώσουν ή να εξασθενήσουν την πρώτη γραμμή άμυνας των φυτικών κυττάρων. Σε αντίθεση με τους διεγέρτες του μοριακού προτύπου του παθογόνου, οι τελεστές παρουσιάζουν τεράστια ποικιλία και εξειδίκευση, αφού κάθε παθογόνο διαθέτει το δικό του «προφίλ» τελεστών που εκκρίνει. Τα μόρια αυτά ανιχνεύονται από πρωτεΐνες που προσδίδουν ανθεκτικότητα (πρωτεΐνες R) του ανοσοποιητικού συστήματος των φυτικών κυττάρων. Οι πρωτεΐνες R παρουσιάζουν ομοιότητες μεταξύ των φυτικών ειδών και κατανέμονται σε 5 μόνο κατηγορίες, με τη συντριπτική πλειοψηφία να ανήκει στην ομάδα των **πρωτεϊνών NBS-LRR** (Nucleotide Binding Site Leucine Rich Repeat). Πρόκειται για ενδοκυτταρικούς αισθητήρες που περιλαμβάνουν ένα τμήμα που προσδέεται σε νουκλεοτίδια (NB) και

ένα τμήμα με επαναλήψεις πλούσιες σε λευκίνη (LRR). Η σύνδεση με το νουκλεοτίδιο φαίνεται ότι είναι κρίσιμης σημασίας για τη λειτουργία της πρωτεΐνης, ιδιαίτερα κατά τη διαβίβαση του σήματος (**εικόνα 13.15**). Οι πρωτεΐνες NBS-LRR προσδίδουν ανθεκτικότητα έναντι βιοτροφικών ή ημιβιοτροφικών παθογόνων, όχι όμως έναντι νεκροτροφικών.

Στην τρίτη κατηγορία διεγερτών περιλαμβάνονται πρωτεΐνες ή συστατικά των φυτικών κυττάρων, των οποίων όμως η δομή έχει τροποποιηθεί από τη δράση του παθογόνου και ονομάζονται **μοριακά πρότυπα που συνδέονται με ζημιές** (damage-associated molecular patterns, DAMPs). Στην περίπτωση αυτή οι διεγέρτες προκύπτουν από τη δράση υδρολυτικών ενζύμων του παθογόνου και παρέχουν αλάνθαστη πληροφορία για ζημιές που έχουν προκύψει λόγω της προσβολής. Οι διεγέρτες αυτοί αναγνωρίζονται επίσης από πρωτεΐνες R.



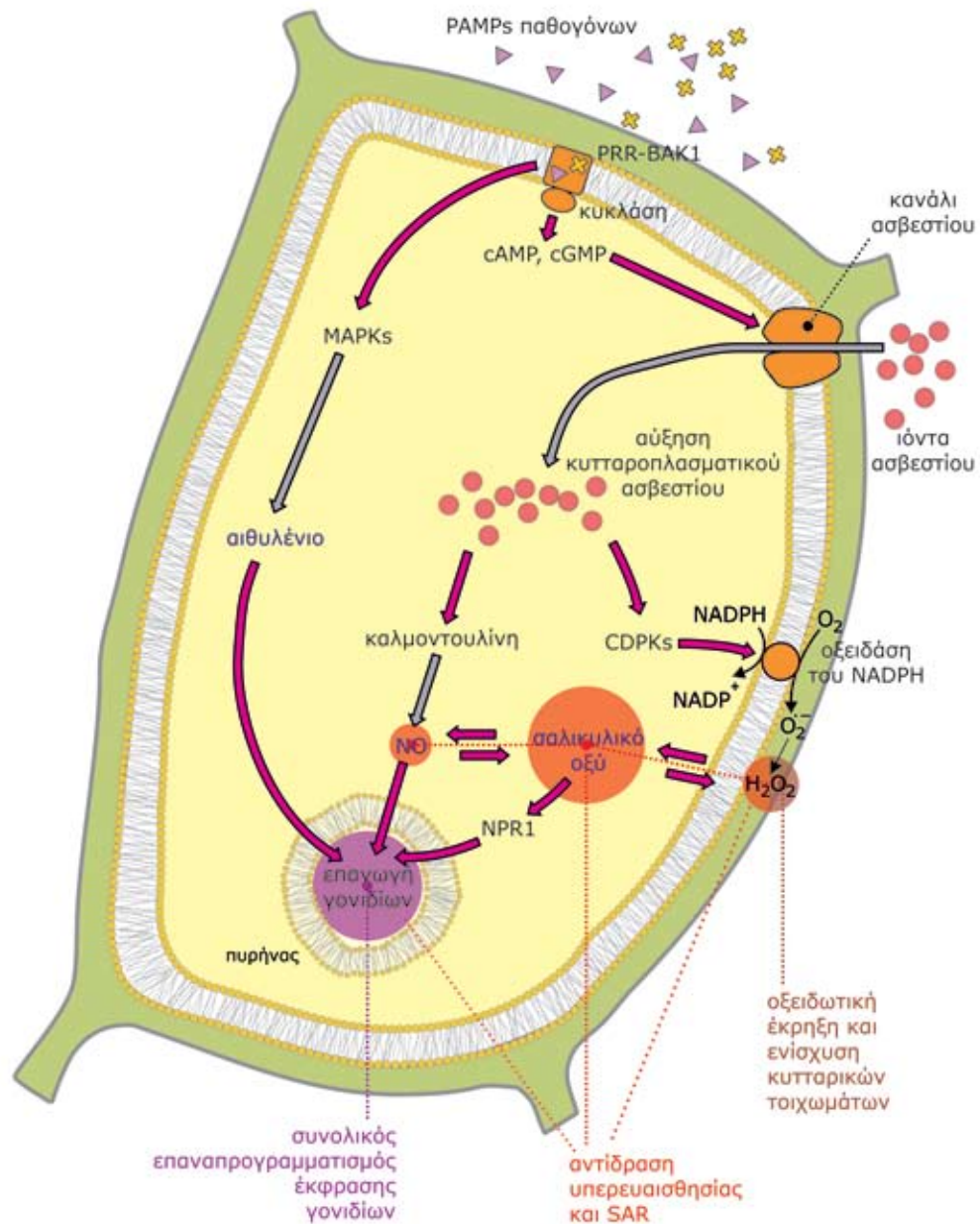
Εικόνα 13.15. Διαγραμματική παρουσίαση της αντίληψης των διεγερτών και της ενεργοποίησης των δύο γραμμών επαγόμενης άμυνας έναντι παθογόνων. Τα παθογόνα συνήθως διαδίδονται στον αποπλάσματικό χώρο και η είσοδός τους στο εσωτερικό των κυττάρων του ξενιστή πραγματοποιείται μέσω εξειδικευμένων δομών. Διεγέρτες που συνοδεύουν το μοριακό πρότυπο του παθογόνου (PAMPs, κίτρινοι σταυροί, ροζ τρίγωνα) απελευθερώνονται στους αποπλάσματικούς χώρους και αναγνωρίζονται από τους αισθητήρες PRRs. Οι αισθητήρες αυτοί αλληλεπιδρούν με την πρωτεΐνη BAK1 και ενεργοποιούν την πρώτη γραμμή άμυνας (άμυνα που ενεργοποιείται από τα PAMPs, PTI). Από την άλλη πλευρά τα παθογόνα, μέσω των μυζητήρων ή των εκκριτικών αγωγών εκκρίνουν τελεστές (μπλε κύκλοι) με σκοπό να εξουδετερώσουν ή να επιβραδύνουν τη PTI. Ωστόσο πολλοί από αυτούς αναγνωρίζονται από τις πρωτεΐνες R (αισθητήρες NB-LRR) οι οποίες ενεργοποιούν τη δεύτερη γραμμή άμυνας (άμυνα που ενεργοποιείται από τελεστές, ETI). Οι πρωτεΐνες NB-LRR περιλαμβάνουν ένα τμήμα που προσδέεται σε νουκλεοτίδια (ATP ή ADP) και ένα τμήμα με επαναλήψεις πλούσιες σε λευκίνη (LRR). Dodds and Rathjen 2010 με τροποποίηση

13.6.4. Το στάδιο της διαβίβασης σήματος

Για την αναγνώριση των διεγερτών του μοριακού προτύπου του παθογόνου ο διαμεμβρανικός αισθητήρας PRR αλληλεπιδρά με μια κινάση που διαθέτει επαναλήψεις πλούσιες σε λευκίνη και ονομάζεται BAK1. Η αναγνώριση του διεγέρτη από το PRR έχει ως αποτέλεσμα τον σχηματισμό συμπλόκου με τον BAK1 και τη φωσφορυλίωση και των δύο πρωτεϊνών (εικόνα 13.15). Επομένως η παρουσία του BAK1 δεν σχετίζεται άμεσα

με την αντίληψη του διεγέρτη, αλλά με τη διαβίβαση σήματος. Για το λόγο αυτό παίζει ζωτικής σημασίας ρόλο στην αντιμετώπιση των παθογόνων, για τα οποία επίσης αποτελεί στόχο εξουδετέρωσης.

Οι μηχανισμοί διαβίβασης σήματος μετά την αλληλεπίδραση PRR-BAK1 περιλαμβάνουν μεταξύ των άλλων την ενεργοποίηση της κυκλάσης



Εικόνα 13.16. Η διαβίβαση σήματος που έχει ως αποτέλεσμα την επαγωγή αμυντικών γονιδίων.

των νουκλεοτιδίων η οποία παράγει κυκλικό AMP (cAMP) και κυκλικό GMP (cGMP). Τα κυκλικά νουκλεοτίδια ενεργοποιούν αντλίες ασβεστίου με αποτέλεσμα την αύξηση της συγκέντρωσης του κυτταροπλασματικού ασβεστίου. Η αύξηση αυτή προκαλεί την ενεργοποίηση της καλμοντουλίνης (βλ. ενότητα 7.4) και **κινασών των πρωτεϊνών των οποίων η δραστηριότητα ρυθμίζεται από**

τα ιόντα ασβεστίου (calcium-dependent protein kinases, CDPKs). Οι ρυθμιστικές αυτές πρωτεΐνες επάγουν τη σύνθεση H_2O_2 (βλ. ενότητα 13.6.5.1) και NO. Παράλληλα ενεργοποιούνται οι ακολουθίες διαβίβασης σήματος των μιτωτικών κινασών (MAPKs) μέσω των οποίων επάγεται η σύνθεση αιθυλενίου (εικόνα 13.16).

13.6.5. Το στάδιο της απάντησης: η εξουδετέρωση του παθογόνου

Το ανοσοποιητικό σύστημα των φυτικών κυττάρων αναπτύσσεται σε δύο γραμμές άμυνας οι οποίες ενεργοποιούνται από τους κατάλληλους διεγέρτες. Η πρώτη γραμμή άμυνας ενεργοποιείται 10-30 λεπτά μετά την επαφή του φυτού με το παθογόνο μέσω των διαμεμβρανικών αισθητήρων PRR και ονομάζεται **άμυνα που ενεργοποιείται από τα PAMPs** (PAMP-Triggered Immunity, PTI, ή basal resistance) (εικόνα 13.15). Η άμυνα αυτή αποτελεί μια ήπια αντίδραση η οποία ωστόσο επαρκεί για να εξουδετερώσει ή να επιβραδύνει την εισβολή πολυάριθμων παθογόνων και μη παθογόνων μικροοργανισμών. Αντιπροσωπεύει επίσης μια γενική και όχι εξειδικευμένη αντίδραση. Ορισμένα παθογόνα ωστόσο μεταφέρουν τελεστές εντός των φυτικών κυττάρων ώστε να εξουδετερώσουν τη PTI. Η απέκκριση πραγματοποιείται μέσω εξειδικευμένων δομών, όπως οι **μυζητήρες** ορισμένων μυκήτων και **εκκριτικοί αγωγοί τύπου III** ορισμένων βακτηρίων. Οι τελεστές που απεκκρίνουν έχουν αποστολή είτε την παρεμπόδιση της διαβίβασης σήματος είτε την εξουδετέρωση της ενεργοποίησης της PTI και των

αμυντικών μηχανισμών της, είτε την αποδόμηση των δραστικών ουσιών που συμμετέχουν στην εξουδετέρωση του παθογόνου. Η αναγνώριση των διεγερτών αυτών από τις πρωτεΐνες R ενεργοποιεί τη δεύτερη γραμμή άμυνας που ονομάζεται **άμυνα που ενεργοποιείται από τελεστές** (Effector-Triggered Immunity, ETI, ή race-specific resistance) (εικόνα 13.15). Η άμυνα αυτή ενεργοποιείται 2-3 ώρες μετά την επαφή και την απελευθέρωση των τελεστών από το παθογόνο στο φυτικό κύτταρο και παρουσιάζει υψηλή εξειδίκευση, δηλ. εκδηλώνεται σε συγκεκριμένες φυλές ή στελέχη παθογόνων. Και οι δύο γραμμές άμυνας χρησιμοποιούν συνήθως τους ίδιους μηχανισμούς για την εξουδετέρωση των παθογόνων, ωστόσο η δεύτερη είναι κατά πολύ ταχύτερη και ισχυρότερη έναντι της πρώτης. Οι επαγόμενοι αμυντικοί μηχανισμοί περιλαμβάνουν επιγραμματικά την οξειδωτική έκρηξη, το συνολικό επαναπρογραμματισμό της μεταγραφής γονιδίων, τη σύνθεση μορίων-σημάτων συναγερωμού, την ισχυροποίηση των κυτταρικών τοιχωμάτων και το κλείσιμο των στομάτων:

Κινάσες των πρωτεϊνών των οποίων η δραστηριότητα ρυθμίζεται από τα ιόντα ασβεστίου (calcium-dependent protein kinases, CDPKs): Ρυθμιστικές πρωτεΐνες που παίρνουν μέρος στη διαβίβαση σήματος.

Εκκριτικός αγωγός τύπου III (pilum): Δομή που ομοιάζει με σύριγγα μέσω της οποίας ορισμένα παθογόνα βακτήρια απεκκρίνουν πρωτεϊνικούς μολυσματικούς παράγοντες από το βακτηριακό κυτταρόπλασμα προς τα κύτταρα του ξενιστή.

Μυζητήρας (haustorium): Εξειδικευμένη δομή ορισμένων μυκήτων και ωομυκήτων η οποία διαπερνά το κυτταρικό τοίχωμα και επιμηκύνεται μέσα στο κύτταρο του ξενιστή. Περιβάλλεται από μια μεμβράνη η οποία προέρχεται από τα κύτταρα ξενιστές, συνεπώς διαχωρίζεται από το κυτταρόπλασμα του ξενιστή.

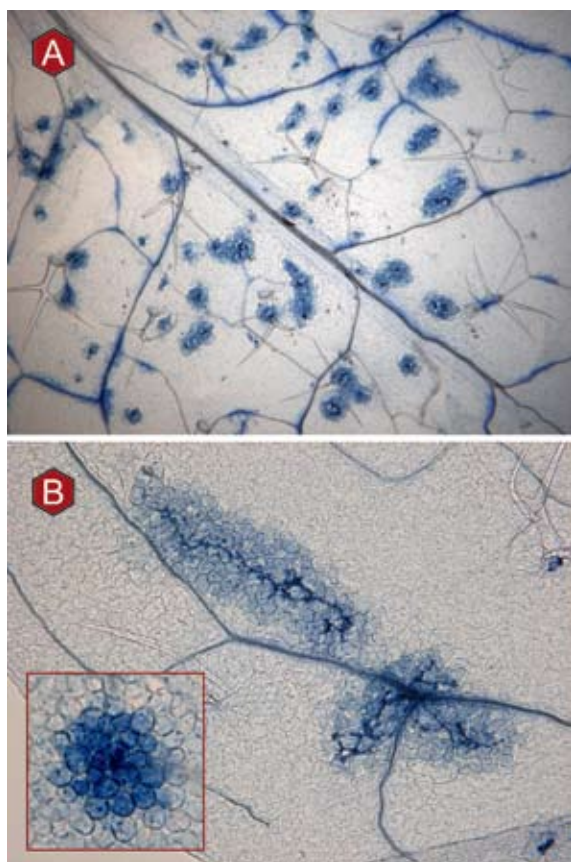
Άμυνα που ενεργοποιείται από τα PAMPs (PAMP-Triggered Immunity, PTI, ή basal resistance): Η πρώτη γραμμή επαγόμενης άμυνας, ενεργοποιείται από τους διαμεμβρανικούς αισθητήρες PRR μέσω της αντίληψης των PAMPs. Αποτελεί μια ήπια αντίδραση η οποία ωστόσο επαρκεί για να εξουδετερώσει ή να επιβραδύνει την εισβολή πολυάριθμων παθογόνων και μη παθογόνων μικροοργανισμών. Αντιπροσωπεύει επίσης μια γενική και όχι εξειδικευμένη αντίδραση.

Άμυνα που ενεργοποιείται από τελεστές (Effector-Triggered Immunity, ETI, ή race-specific resistance): Η δεύτερη γραμμή επαγόμενης άμυνας, ενεργοποιείται από τους αισθητήρες NB-LRR μέσω της αντίληψης των τελεστών. Αποτελεί μια ισχυρή αντίδραση και παρουσιάζει υψηλή εξειδίκευση, δηλ. εκδηλώνεται σε συγκεκριμένες φυλές ή στελέχη παθογόνων.



13.6.5.1. Οξειδωτική έκρηξη

Μία από τις ταχύτερες αντιδράσεις κατά την προσβολή παθογόνων αποτελεί η οξειδωτική έκρηξη που περιλαμβάνει την παραγωγή ROS, κυρίως $O_2^{\cdot-}$ και H_2O_2 , στο σημείο της προσβολής. Η οξειδωτική αυτή έκρηξη παρουσιάζει ομοιότητες με εκείνη που παρατηρείται μετά από τραυματισμό από φυτοφάγα ή μηχανική καταπόνηση (βλ. ενότητα 7.5.3). Ωστόσο στην περίπτωση των παθογόνων η οξειδωτική έκρηξη ολοκληρώνεται



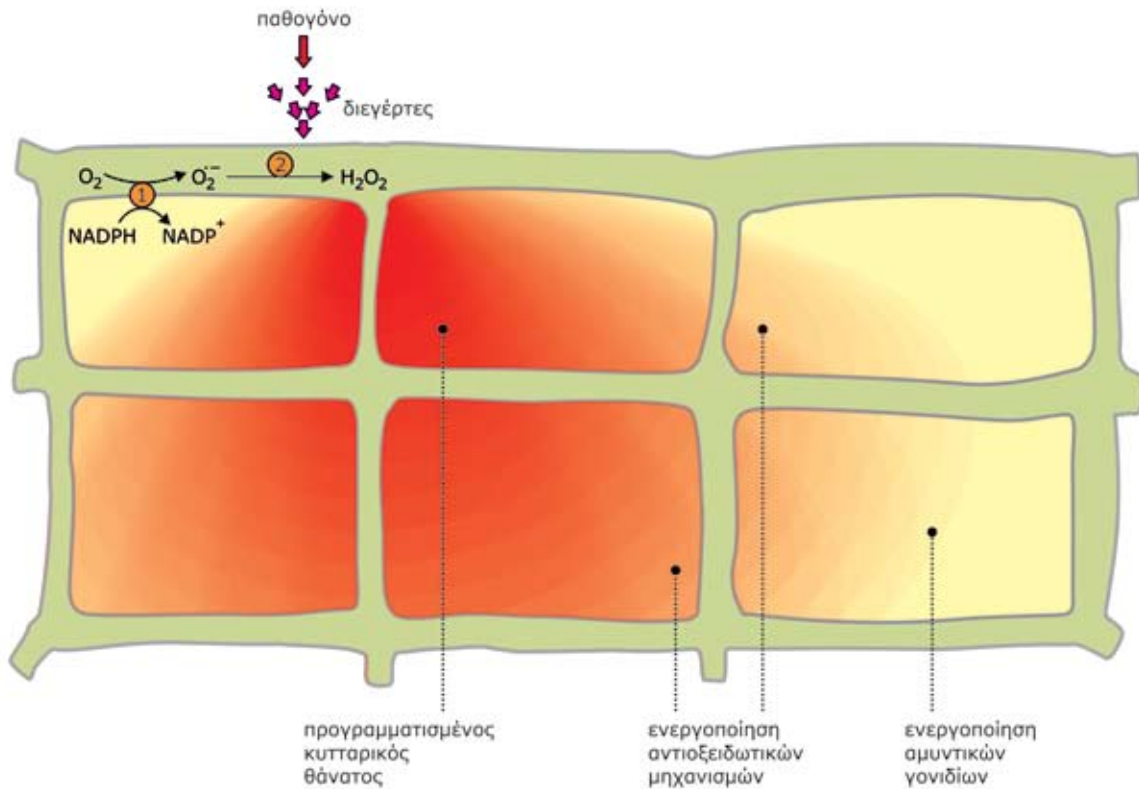
Εικόνα 13.17. Α. Ασυμβατότητα παθογόνου-ξενιστή: Αλληλεπίδραση του φυτού *Arabidopsis thaliana* (*Col-0*) με φυλή του παθογόνου ωομύκητα *Hyaloperonospora arabidopsidis* που οδηγεί στην εκδήλωση της Αντίδρασης Υπερευαισθησίας (ανάπτυξη ανθεκτικότητας του φυτού). Διακρίνονται ομάδες νεκρών κυττάρων μετά από χρώση με Trypan Blue (βάφει νεκρά φυτικά κύτταρα), 72h μετά τη μόλυνση με κονίδια του παθογόνου. Β. Αρχικά στάδια της εκδήλωσης της Αντίδρασης Υπερευαισθησίας που διακρίνονται οι υφές του ωομύκητα εγκλωβισμένες από τα νεκρά κύτταρα που οδηγούν στο θάνατο του παθογόνου και στη μη εκδήλωση της ασθένειας (λεπτομέρεια νεκρών κυττάρων στην **ένθετη εικόνα Β**). Οι φωτογραφίες χορηγήθηκαν από τον Επίκ. Καθηγητή ΓΠΑ Δ. Τσιτσιγιάννη

σε δύο κύματα, εκ των οποίων το πρώτο αποτελεί μέρος της ΡΤΙ και είναι σχετικά ήπιο, ενώ το δεύτερο (μετά από ορισμένες ώρες) προκαλείται από ενεργοποίηση της ΕΤΙ και είναι ισχυρό. Το πρώτο κύμα ROS προμηθεύει τάχιστα το απαραίτητο H_2O_2 ώστε να δημιουργηθούν οι απαραίτητοι δεσμοί ισχυροποίησης του κυτταρικού τοιχώματος μέσω της δράσης υπεροξειδασών (**εικόνα 13.16**). Παράλληλα η αύξηση των επιπέδων του H_2O_2 , σε αλληλεπίδραση με το σαλικυλικό οξύ, προκαλεί την επαγωγή ομάδας αμυντικών γονιδίων (**εικόνα 13.16**). Το δεύτερο κύμα συνήθως έχει ως τελικό αποτέλεσμα την **αντίδραση υπερευαισθησίας**. Στην περιοχή της προσβολής δημιουργείται νεκρωτική κηλίδα, λόγω επιλεκτικής νέκρωσης των κυττάρων της περιοχής (**εικόνα 13.17**). Στην περίπτωση αυτή τα υψηλά επίπεδα H_2O_2 ενεργοποιούν τη διαδικασία του **προγραμματισμένου κυτταρικού θανάτου**. Ο μηχανισμός αυτός έχει τρεις επιπτώσεις: **Α**. Τον περιορισμό εξεύρεσης τροφής από το παθογόνο, εφόσον βέβαια το παράσιτο είναι βιοτροφικό (δηλ. στην περίπτωση αυτή τα κύτταρα του ξενιστή ακολουθούν την τακτική της «καμένης γης»), **Β**. Η καταστροφή της διαμερισματοποίησης προκαλεί απελευθέρωση και οξείδωση (βλ. ενότητα 13.5.1) των τοξικών αμυντικών μεταβολιτών οι οποίοι βρίσκονται αποθηκευμένοι στα χυμοτόπια και **Γ**. Η αύξηση των επιπέδων των ROS επηρεάζει αρνητικά την ανάπτυξη του παθογόνου.

Ένζυμο –κλειδί στην ταχεία παραγωγή ROS στις συνθήκες αυτές θεωρείται η οξειδάση του NADPH (**εικόνα 13.16**). Η μεταφορά ενός ηλεκτρονίου από το NADPH προς το μοριακό οξυγόνο έχει ως αποτέλεσμα το σχηματισμό της ρίζας του υπεροξειδίου. Στη συνέχεια η ενεργός αυτή μορφή οξυγόνου μετατρέπεται σε H_2O_2 με τη δράση της δεσμουτάσης του υπεροξειδίου. Το δεύτερο ένζυμο εντοπίζεται κυρίως στα κυτταρικά τοιχώματα των φυτικών κυττάρων (δηλ. στους αποπλασματικούς χώρους). Λόγω της υψηλής περατότητας, αλλά και της περιορισμένης δραστηριότητας του H_2O_2 ως προς άλλες ROS, δημιουργείται μία διαβάθμιση της συγκέντρωσής του από τα κύτταρα που το παράγουν (και τα οποία προσβάλλονται άμεσα) προς τα γειτονικά, δηλ. δημιουργείται ένα κύμα ROS (**εικόνα 13.18**, βλ. επίσης ενότητα 8.6). Στις περιοχές υψηλής συγκέντρωσης ενεργοποι-

είναι ο μηχανισμός του προγραμματισμένου κυτταρικού θανάτου, ενώ στις υπόλοιπες (που αντιστοιχούν στα γειτονικά προς τη θέση προσβολής κύτταρα) ενεργοποιείται ο αντιοξειδωτικός αμυντι-

κός μηχανισμός. Με τη διαδικασία αυτή δημιουργείται ένα φράγμα που διαχωρίζει τα κύτταρα σε αυτά τα οποία τελικώς θα επιβιώσουν και σε αυτά τα οποία θα 'αυτοκτονήσουν'.



Εικόνα 13.18. Ο ρόλος ορισμένων ROS στην επαγόμενη άμυνα των φυτικών ιστών έναντι παθογόνων. Η αντίληψη διεγερτών του παθογόνου από τα φυτικά κύτταρα έχει ως αποτέλεσμα την ενεργοποίηση της οξειδάσης του NADPH (1), εντοπίζεται στην κυτταροπλάσματική μεμβράνη) και την παραγωγή ριζών υπεροξειδίου. Το όξινο περιβάλλον των αποπλασματικών χώρων ευνοεί την εξουδετέρωση της ελεύθερης ρίζας από τη δεσμοτάση του υπεροξειδίου (2), οπότε παράγεται υπεροξειδίου του υδρογόνου. Με τον τρόπο αυτό δημιουργούνται εστίες παραγωγής H_2O_2 στις περιοχές άμεσης επαφής με το παθογόνο και κλιμακώσεις συγκεντρώσεων του H_2O_2 γύρω από αυτές (ομόκεντροι κύκλοι κόκκινου χρώματος το οποίο εξασθενεί). Κάθε επί μέρους διαβάθμιση συγκεντρώσεως H_2O_2 καθορίζει και το αποτέλεσμα σε τοπικό επίπεδο: Σε περιοχές υψηλής συγκεντρώσεως ενεργοποιείται ο μηχανισμός του προγραμματισμένου κυτταρικού θανάτου, ενώ σε περιοχές χαμηλότερων συγκεντρώσεων ενεργοποιούνται οι αντιοξειδωτικοί μηχανισμοί ή τα αμυντικά γονίδια των κυττάρων. Η όλη διαδικασία έχει ως αποτέλεσμα τη δημιουργία δύο ευδιάκριτων ζωνών φυτικών ιστών, μιας με νεκρά κύτταρα (νεκρωτική κηλίδα) και μιας με ζωντανά στα οποία έχουν δρομολογηθεί οι διαδικασίες αντιμετώπισης της προσβολής.

Προγραμματισμένος κυτταρικός θάνατος: Ένα είδος θανάτου που τα φυτικά κύτταρα έχουν προγραμματιστεί να εκτελούν ώστε να παρεμποδιστεί η εξάπλωση ενός βιοτροφικού ή ημιβιοτροφικού παθογόνου.

Αντίδραση υπερευαισθησίας: Μια διαδικασία που έχει ως αποτέλεσμα την ταχύτερη νέκρωση των κυττάρων μιας περιοχής η οποία προσβάλλεται από παθογόνο. Περιλαμβάνει μια σειρά μηχανισμών, μεταξύ των οποίων και τον προγραμματισμένο κυτταρικό θάνατο.

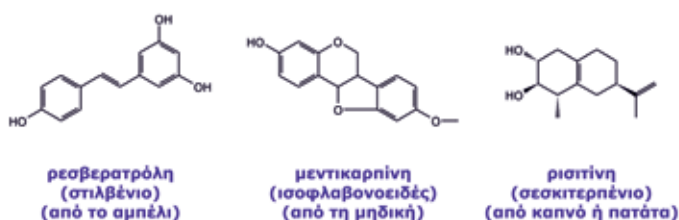


13.6.5.2. Συνολικός επαναπρογραμματισμός της μεταγραφής γονιδίων

Η αντίληψη της προσβολής έχει σοβαρές επιπτώσεις στην ομαλή λειτουργία των κυττάρων στην περιοχή της προσβολής. Η μεταγραφική δραστηριότητα ορισμένων τουλάχιστον εξ αυτών παύει πλέον να λειτουργεί με τους κανονικούς ρυθμούς και παρατηρείται συνολικός επαναπρογραμματισμός της μεταγραφής γονιδίων (π.χ. στο *Arabidopsis* μπορεί να περιλαμβάνει έως και το 3% του μεταγραφώματος). Ο επαναπρογραμματισμός αυτός στοχεύει κυρίως στην οργάνωση της άμυνας, δίδεται δηλ. προτεραιότητα σε έκφραση αμυντικών γονιδίων, ενώ καταστέλλεται η έκφραση γονιδίων που σχετίζονται με την ανάπτυξη. Η έκφραση των αμυντικών γονιδίων έχει ως αποτέλεσμα τη σύνθεση νέων πρωτεϊνών (**πρωτεΐνες που σχετίζονται με την παθογένεση**, Pathogenesis-Related Proteins, PRPs) η δράση των οποίων στοχεύει στην εξουδετέρωση του παθογόνου. Οι πρωτεΐνες αυτές (λεκτίνες, χιτινάσες, παρεμποδιστές πολυγαλακτορουρασών κ.ά) παράγονται ανεξάρτητα από το είδος του παθογόνου και εκκρίνονται στους μεσοκυττάρους χώρους (ομάδα των όξινων PRPs) ή εναποτίθενται στο χυμοτόπιο (ομάδα των βασικών PRPs, λειτουργικά όμοιες με τις όξινες, αλλά με διαφορετικά μοριακά βάρη και αλληλουχίες αμινοξέων). Η μεταγραφή των αντίστοιχων γονιδίων επάγεται από μόρια-σήματα συναγερμού, όπως το σαλικυλικό οξύ και το NO, καθώς και από το αιθυλένιο. Αντίθετα με την παραγωγή φυτοαλεξινών (βλ. παρακάτω), η οποία παρουσιάζει κυρίως τοπικό χαρακτήρα, οι PRPs παράγονται συνήθως όχι μόνο

σε τοπικό, αλλά και σε διασυστηματικό επίπεδο. Ιδιαίτερο ενδιαφέρον παρουσιάζει η ομάδα των **αμυντινών**, πεπτιδίων με ισχυρή αντιμικροβιακή δράση. Τα πεπτιδία αυτά, με M.B. όχι υψηλότερο των 7 kDa, είναι πλούσια σε κυστεΐνη και παρουσιάζουν βασικό χαρακτήρα.

Ο επαναπρογραμματισμός της έκφρασης γονιδίων έχει επιπτώσεις και στο μεταβολικό επίπεδο. Δίδεται πλέον άμεση προτεραιότητα σε βιοσυνθετικές οδούς του δευτερογενούς μεταβολισμού, με στόχο τη δημιουργία αντιξίων συνθηκών για την περαιτέρω εξάπλωση του παθογόνου. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί η σύνθεση **φυτοαλεξινών** (εκ του αλεξ- που δηλώνει προστασία-π.χ. αλεξιβρόχιο, αλεξικέραυνο κ.λπ.). Τα κύτταρα τα οποία έχουν προσβληθεί, αλλά και κύτταρα που βρίσκονται σε μια ακτίνα από την περιοχή της προσβολής συνθέτουν φυτοαλεξίνες, δευτερογενείς μεταβολίτες εξαιρετικά τοξικούς για τα παθογόνα. Οι ουσίες αυτές δεν ανιχνεύονται ή παραμένουν σε πολύ χαμηλά επίπεδα σε υγιείς ιστούς. Η σύνθεση των φυτοαλεξινών είναι ευρέως διαδεδομένη κυρίως στις οικογένειες των Fabaceae και Solanaceae, αλλά και σε 15 ακόμη φυτικές οικογένειες. Είναι χαρακτηριστικό της φυτοχημικής διαφοροποίησης μεταξύ οικογενειών φυτών το γεγονός ότι στα μεν Fabaceae τον ρόλο των φυτοαλεξινών έχουν αναλάβει κυρίως ισοφλαβονοειδή, ενώ στα Solanaceae κυρίως σκελετρίνια.



Φυτοαλεξίνες: Δευτερογενείς μεταβολίτες με τοξική δράση έναντι παθογόνων των οποίων η συγκέντρωση αυξάνεται δραματικά όταν τα φυτικά κύτταρα αντιληφθούν προσβολή.

Πρωτεΐνες που σχετίζονται με την παθογένεση (Pathogenesis-Related Proteins, PRPs): Πρωτεΐνες αμυντικού χαρακτήρα, η σύνθεση των οποίων γίνεται *de novo* όταν τα φυτικά κύτταρα αντιληφθούν προσβολή.

Αμυντίνες: Πεπτιδία M.B. όχι υψηλότερου των 7 kDa, πλούσια σε κυστεΐνη με βασικό χαρακτήρα και ισχυρή αντιμικροβιακή δράση.

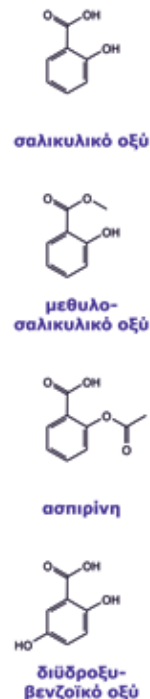
13.6.5.3. Σύνθεση σαλικυλικού οξέος και άλλων μορίων-σημάτων συναγερμού

Η αντίληψη των διεγερτών, η διαβίβαση σήματος και η αρχική οξειδωτική έκρηξη έχουν ως αποτέλεσμα τη σύνθεση σαλικυλικού οξέος, της ορμόνης η οποία παίζει το ρόλο του κεντρικού ρυθμιστή στην επαγόμενη άμυνα έναντι παθογόνων [ας σημειωθεί ότι το (ακετυλο)σαλικυλικό οξύ είναι η γνωστή ασπιρίνη]. Το σαλικυλικό οξύ απαντάται είτε ελεύθερο, είτε στη γλυκοσυλιωμένη ή μεθυλιωμένη μορφή του. Ως μη βιολογικά ενεργό γλυκοσίδιο αποθηκεύεται στο χυμοτόπιο και μπορεί να μετατραπεί σε σαλικυλικό οξύ όταν υπάρξει ανάγκη. Το μεθυλοσαλικυλικό αποτελεί την πτητική μορφή η οποία μεταφέρεται μέσω του αγγειακού συστήματος ως διασυστηματικό σήμα (βλ. παρακάτω). Το πρώτο κύμα ROS προκαλεί τη σύνθεση σαλικυλικού (**εικόνα 13.16**), το οποίο ενισχύει την παραγωγή H_2O_2 επειδή παρεμποδίζει τη δραστηριότητα της καταλάσης και της υπεροξειδάσης του ασκορβικού (ένζυμα που εμπλέκονται στη διάσπαση του H_2O_2). Η αύξηση στα επίπεδα του H_2O_2 επάγει περαιτέρω τη σύνθεση του σαλικυλικού οξέος και επομένως λειτουργεί ένας αυτοτροφοδοτούμενος βιοχημικός κύκλος που έχει ως τελικό αποτέλεσμα την οξειδωτική έκρηξη και τον κυτταρικό θάνατο. Επομένως η ορμόνη αυτή συμβάλλει στη συσσώρευση H_2O_2 και στην εκδήλωση της αντίδρασης υπερευαισθησίας. Το σαλικυλικό επίσης εμπλέκεται στην επαγωγή αμυντικών γονιδίων, προκαλώντας τη μετατροπή στο κυτταρόπλασμα της **πρωτεΐνης NPR1** (Nonexpressor of Pathogenesis-related Genes1) από την τριμερή της μορφή στη μονομερή. Τα μονομερή τμήματα της πρωτεΐνης μεταφέρονται στον πυρήνα, όπου και προκαλούν την επαγωγή αμυντικών γονιδίων (**εικόνα 13.16**). Η πρωτεΐνη αυτή είναι επίσης σημαντική διότι ρυθμίζει και την ανταγωνιστική αλληλεπίδραση σαλικυλικού-γιασμονικού οξέος (βλ. **ενότητα 13.11**).

Εκτός από το σαλικυλικό η προσβολή από παθογόνα προκαλεί τη σύνθεση και άλλων μορίων τα οποία παίζουν ανάλογους ρόλους, όπως οξειδίου του αζώτου, του γιασμονικού (στην περίπτωση των νεκροτροφικών παθογόνων), του διϋδροξυβενζοϊκού οξέος (γεντισικό οξύ, υδροξυ-

λιωμένη μορφή του σαλικυλικού) καθώς και του αιθυλενίου. Τα περισσότερα εξ αυτών είναι πτητικά μόρια (καθώς και οι μεθυλιωμένες μορφές του σαλικυλικού και του γιασμονικού), επομένως η απελευθέρωσή τους αποτελεί μια ταχεία αποστολή μηνύματος δια μέσου της αέριας φάσης.

Η αναγνώριση του παθογόνου από το αμυντικό σύστημα του ξενιστή συνοδεύεται από *de novo* παραγωγή NO, το οποίο ενισχύει την παραγωγή ROS. Το μόριο αυτό παίζει το ρόλο του ρυθμιστή σε μια σειρά αμυντικών μηχανισμών, ανάλογο με αυτόν που διαδραματίζει και στους ζωικούς ιστούς (βλ. επίσης για τη δράση του ως ενεργού ρίζας, **ενότητα 8.3**). Τα NO και σαλικυλικό δρουν συνεργιστικά, η παραγωγή NO επάγει τη σύνθεση σαλικυλικού ενώ η δράση του NO απαιτεί σαλικυλικό. Παρουσία NO παρατηρείται επίσης συσσώρευση mRNA τα οποία συντίθενται από ορισμένα γονίδια που εμπλέκονται σε αμυντικούς μηχανισμούς. Ανάλογο ρόλο φαίνεται ότι παίζουν



Πρωτεΐνη NPR1 (Nonexpressor of Pathogenesis-related Genes1): Ρυθμιστική πρωτεΐνη η οποία μετατρέπεται στο κυτταρόπλασμα από την τριμερή της μορφή στη μονομερή υπό την επίδραση του σαλικυλικού οξέος. Τα μονομερή τμήματα της πρωτεΐνης μεταφέρονται στον πυρήνα και προκαλούν την επαγωγή αμυντικών γονιδίων.



το γιασμονικό και το διυδροξυβενζοϊκό οξύ καθώς και το αιθυλένιο.

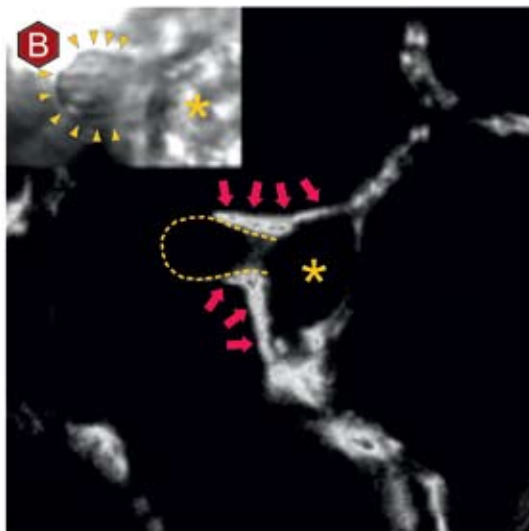
Τα σήματα συναγερμού διαδίδονται σε όλο το

σώμα του φυτού και επάγουν την επίκτητη διασυστηματική ανθεκτικότητα (βλ. ενότητα 13.7).

13.6.5.4. Ισχυροποίηση των κυτταρικών τοιχωμάτων

Στην εσωτερική πλευρά των κυτταρικών τοιχωμάτων δημιουργούνται προεκβολές (θηλές), στις οποίες εναποτίθενται φαινολικές ουσίες και καλλόζη (βλ. ενότητα 7.5.1). Παρατηρείται επίσης αυξημένη εναπόθεση λιγνίνης, και ορισμένων αμυντικών γλυκοπρωτεϊνών, ούτως ώστε να περιοριστεί η εξάπλωση του παθογόνου. Η αύξηση της συγκέντρωσης H_2O_2 ευνοεί το σχηματισμό λιγνίνης, αλλά και τη δημιουργία ενός πλέγματος γλυκοπρωτεϊνών οι οποίες είναι πλούσιες σε υδροξυπρόλίνη και πρόλίνη. Οι μορφολογικές και βιοχημικές αυτές τροποποιήσεις καθιστούν τα

κυτταρικά τοιχώματα περισσότερο ανθεκτικά στη διείσδυση του παθογόνου και στην ενζυμική τους υδρόλυση. Η ενίσχυση των κυτταρικών τοιχωμάτων αποτελεί μια συντονισμένη διαδικασία που συνοδεύεται και από μεταβολές στον προσανατολισμό των νηματίων ακτίνης του κυτταροσκελετού. Στην περιοχή της προσβολής τα νημάτια επαναπροσανατολίζονται και εστιάζονται προς το σημείο που βρίσκεται σε επαφή με το παθογόνο. Ο προσανατολισμός αυτός επιτρέπει τη μετακίνηση των υποκυτταρικών οργανιδίων προς την περιοχή αυτή. Στην περίπτωση του προγραμματισμένου κυτταρικού θανάτου τα νημάτια ακτίνης κατευθύνουν την οργάνωση του χυμοτόπιου και την τελική διάρρηξη του που επιφέρει το θάνατο των κυττάρων (εικόνα 13.19).



Εικόνα 13.19.Α. Η συμπεριφορά του κυτταρικού τοιχώματος και του κυτταροσκελετού στο σημείο της προσβολής παθογόνου. Στο κυτταρικό τοίχωμα δημιουργείται θηλή, ενώ τα νημάτια του κυτταροσκελετού επαναπροσανατολίζονται και εστιάζονται προς το σημείο που βρίσκεται σε επαφή με το παθογόνο, κατευθύνοντας τα υποκυτταρικά οργανίδια προς την περιοχή αυτή. **Β.** Παρατήρηση μέσω φθορισμού GFP (Green Fluorescence Protein) του επαναπροσανατολισμού των μεμβρανών του ενδοπλασματικού δικτύου (κόκκινα βέλη) σε επιδερμικά κύτταρα *Arabidopsis* μολυσμένα από τον ωομύκητα *Peronospora parasitica* (κίτρινη διακεκομμένη γραμμή). Στην **ένθετη** φωτογραφία φαίνεται το μυκήλιο (κίτρινες κεφαλές βελών) σε μικροφωτογραφία αντίθετης φάσης. Με αστερίσκους σημειώνεται το σημείο εισόδου του παθογόνου. (Α) Higaki et al. 2011, (Β) Takemoto et al. 2003

13.6.5.5. Κλείσιμο στομάτων

Σε ορισμένες περιπτώσεις η αναγνώριση του παθογόνου, προκαλεί κλείσιμο των στομάτων. Τα ανοικτά στόματα αποτελούν τις κύριες πύλες εισόδου ορισμένων παθογόνων, κυρίως βακτηρίων. Τα βακτήρια, αντίθετα με τους μύκητες, δεν έχουν τη δυνατότητα να εισέλθουν στον ξενιστή με απευθείας διείσδυση από την επιδερμίδα, συνεπώς οι βακτηριακές προσβολές συμβαίνουν κυρίως μέσω των στομάτων ή άλλων πόρων και τραυμάτων. Το κλείσιμο των στομάτων στην περίπτωση της αναγνώρισης παθογόνου παρουσιάζει κοινά σημεία με αυτό της υδατικής καταπόνησης (όπου εμπλέκεται το ABA), ωστόσο περιλαμβάνει

και την εμπλοκή της μιτωτικής κινάσης 3 (MPK3) και του σαλικυλικού. Ας σημειωθεί ότι ορισμένα παθογόνα παράγουν τοξίνες οι οποίες προκαλούν άνοιγμα των στομάτων, όπως η κορονατίνη (βλ. **εικόνα 13.25**) και η φουσικοκκίνη που παράγεται από το μύκητα *Fusicoccum amygdali*. Η συμπεριφορά αυτή των παθογόνων σχετίζεται με την ικανότητα μετάβασης από την επιφυτική διαβίωση στον ενδοφυτικό παρασιτισμό.

Στην **εικόνα 13.20** συνοψίζεται η ακολουθία ενεργοποίησης των μηχανισμών επαγόμενης άμυνας έναντι παθογόνων.

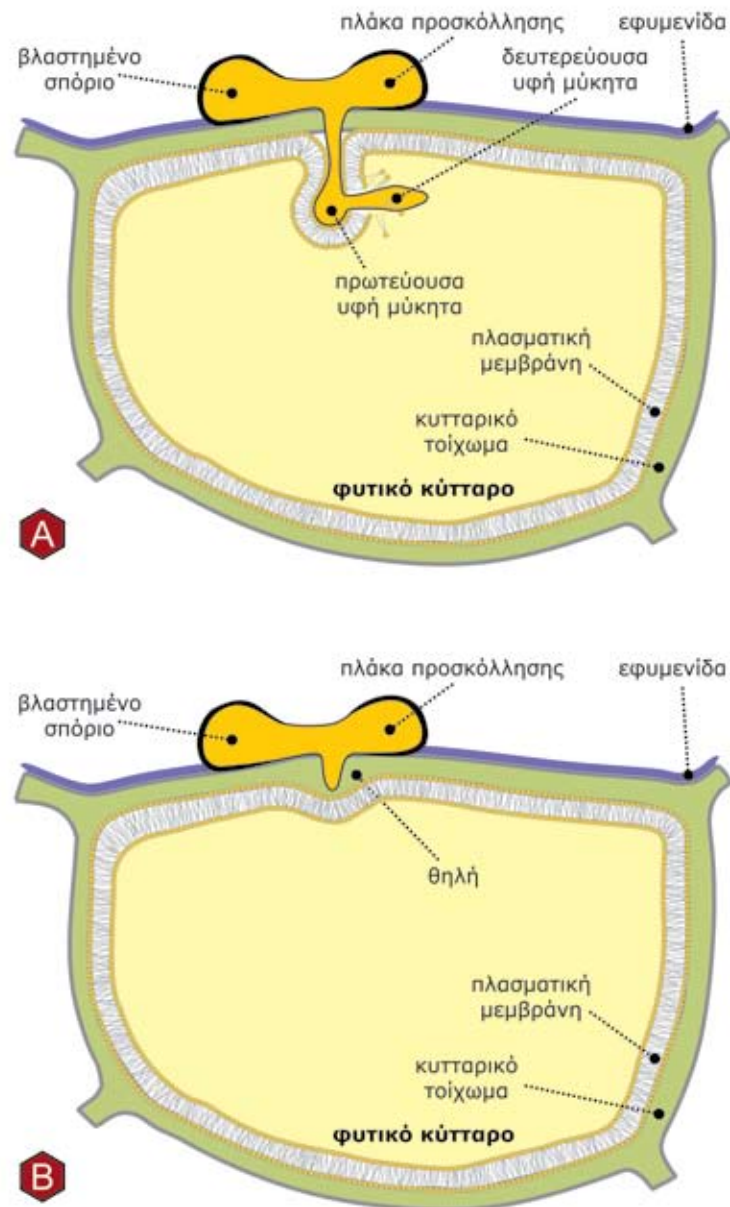
		
Άμεσες αντιδράσεις των προσβεβλημένων κυττάρων (λεπτά)	Αντιδράσεις σε τοπικό επίπεδο (λεπτά-ώρες)	Αντιδράσεις σε διασυστηματικό επίπεδο (ώρες)
<ol style="list-style-type: none"> 1. Παραγωγή ROS 2. Σύνθεση μοριών-σημάτων συναγερμού 3. Διαρροή ηλεκτρολυτών 4. Παρεμπόδιση ή ενεργοποίηση υπαρχόντων ενζυμικών μοριών 5. Επαναδιευθέτηση κυτταροσκελετού 6. Επαγωγή γονιδίων 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Συνολικός επαναπρογραμματισμός της μεταγραφής γονιδίων 2. Ρυθμίσεις σε επίπεδο δευτερογενούς μεταβολισμού 3. Προγραμματισμένος κυτταρικός θάνατος-αντίδραση υπερευαισθησίας 4. Σύνθεση PRPs 5. Κλείσιμο στομάτων 6. Ισχυροποίηση κυτταρικών τοιχωμάτων 	<p>Επαγωγή γονιδίων και σύνθεση νέων PRPs σε διασυστηματικό επίπεδο</p>

Εικόνα 13.20. Σύνοψη της αλληλουχίας των αντιδράσεων των φυτικών ιστών σε τοπικό και διασυστηματικό επίπεδο μετά από την προσβολή παθογόνου.

13.7. Η εμπειρία μιας προσβολής προκαλεί ενδυνάμωση του φυτικού οργανισμού

Η εξουδετέρωση του παθογόνου προσδίδει επίκτητη ανθεκτικότητα, που σε ορισμένες περιπτώσεις δεν περιορίζεται στην περιοχή της προσβολής, αλλά χαρακτηρίζει πλέον όλο το σώμα του φυτού, είναι δηλ. διασυστηματική (**διασυστηματική επίκτητη ανθεκτικότητα**, Systemic Acquired Resistance, SAR). Ορισμένες βιοχημικές μεταβολές οι οποίες συνδέονται με την από-

κτηση της επίκτητης διασυστηματικής ανθεκτικότητας (όπως π.χ. η σύνθεση των πρωτεϊνών PR, βλ. **ενότητα 13.6.5.2**) είναι εμφανείς στους μη προσβεβλημένους ιστούς αμέσως μετά την πρώτη προσβολή η οποία συνέβη σε άλλο σημείο του φυτού. Άλλες ωστόσο μεταβολές γίνονται εμφανείς μόνο μετά από επόμενη προσβολή ή εάν παραστεί ανάγκη άμεσης αμυντικής προστασίας.



Εικόνα 13.21. Συμβατότητα (A) και ασυμβατότητα (B) παθογόνου-ξενιστή. Κύτταρα τα οποία παρουσιάζουν το φαινόμενο της γόμωσης (B) σχηματίζουν τάχιστα θηλή και ενισχύουν τα κυτταρικά τους τοιχώματα στην περιοχή της προσβολής με τελικό αποτέλεσμα την αποτυχία πρόκλησης παθογένεσης από πλευράς παθογόνου. Schulze et al. 2005

Το φαινόμενο αυτό, γνωστό ως **γόμωση** ή **ευαισθητοποίηση** είναι μια μορφή εγκλιματισμού και έχει ως αποτέλεσμα οι απρόσβλητοι ιστοί να είναι περισσότερο «ετοιμοπόλεμοι» σε μια επόμενη προσβολή. Π.χ. η σύνθεση φυτοαλεξινών ή η ενίσχυση των κυτταρικών τοιχωμάτων συμβαίνει σε αυτούς ταχύτερα από ότι κατά την πρώτη προσβολή, οπότε εκδηλώνεται ασυμβατότητα (**εικόνα 13.21**). Η επίκτητη διασυστηματική ανθεκτικότητα

ολοκληρώνεται σε δύο στάδια. Το πρώτο στάδιο ολοκληρώνεται μέσα σε λίγες ώρες από την αρχική προσβολή και ενδεχομένως ενεργοποιείται μέσω πτητικών σημάτων (π.χ. μεθυλοσαλικυλικού) τα οποία εκλύονται από την προσβεβλημένη περιοχή, ενώ το δεύτερο απαιτεί μέρες ή εβδομάδες και ενεργοποιείται από μόρια συναγερμού τα οποία μετακινούνται μέσω του αγγειακού συστήματος. Γόμωση μπορεί να παρατηρηθεί όχι μόνο

μετά από την αλληλεπίδραση με παθογόνα, αλλά και με συμβιωτικούς μικροοργανισμούς. Στην περίπτωση αυτή αναφέρεται ο όρος **επαγόμενη διασυστηματική ανθεκτικότητα** (Induced Systemic Resistance, ISR). Το φαινόμενο της γόμωσης αποδίδεται σε τρεις κυρίως παράγοντες:

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

B. Σε τροποποιήσεις της χρωματίνης οι οποίες συμβάλλουν σε ταχύτερη μεταγραφή αμυντικών γονιδίων. Οι τροποποιήσεις αυτές ενδεχομένως αφορούν τις αλληλεπιδράσεις ιστονών–DNA έτσι ώστε τα γονίδια που πρόκειται να μεταγραφούν να είναι σε μια περισσότερο ενεργή κατάσταση.

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

13.8. Αλληλεπίδραση φυτών-παθογόνων: μια ξέφρενη κούρσα εξοπλισμών

Από εξελικτική άποψη η διαμόρφωση του ανοσοποιητικού συστήματος των φυτών εξηγείται, ικανοποιητικά μέχρι στιγμής, από το μοντέλο zigzag. Σύμφωνα με το μοντέλο αυτό η συνεξέλιξη των φυτικών οργανισμών με τα παθογόνα οδηγεί σε μια ξέφρενη «κούρσα εξοπλισμών». Η αναγνώριση ενός διεγέρτη από το ανοσοποιητικό σύστημα των φυτικών κυττάρων έχει αρνητικές επιπτώσεις στην **αρμοστικότητα** του παθογόνου που τον παράγει, κατά συνέπεια ασκείται εξελικτική πίεση για τη σύνθεση ενός άλλου διεγέρτη που δεν θα είναι αναγνωρίσιμος. Η εξελικτική πίεση ασκείται κυρίως στη σύνθεση νέων τελεστών, αφού τα μοριακά πρότυπα (PAMPs) δεν μπορούν να μεταβληθούν. Από την άλλη πλευρά, υπό το φάσμα της εξαφάνισης, ασκείται εξελικτική πίεση στο φυτικό οργανισμό για τη σύνθεση μιας νέας

πρωτεΐνης R που θα αναγνωρίσει το νέο τελεστή (**εικόνα 13.22**). Το μοντέλο αυτό ενισχύεται και από το γεγονός ότι τα παθογόνα διαθέτουν πολυάριθμα γονίδια που τα προϊόντα τους αποτελούν εν δυνάμει τελεστές. Π.χ. Το παθογόνο βακτήριο *Pseudomonas syringae* απεκκρίνει περισσότερους από 40 τελεστές, ενώ τα ευκαρυωτικά παθογόνα συνθέτουν πολύ περισσότερους.

Φαίνεται επίσης ότι οι λύσεις που έχουν δοθεί για την αντιμετώπιση των παθογόνων είναι εν μέρει κοινές στους φυτικούς και ζωικούς οργανισμούς και έχουν κοινή προέλευση. Οι ομοιότητες δεν εντοπίζονται μόνο στις πρωτεΐνες R, αλλά και στους μηχανισμούς διαβίβασης σήματος στους οποίους συμμετέχουν μιτωτικές κινάσες.

Επίκτητη διασυστηματική ανθεκτικότητα (Systemic Acquired Resistance, SAR): Η λειτουργία ή ενίσχυση των μηχανισμών επαγόμενης άμυνας σε μη προσβεβλημένους ιστούς. Προκαλείται από μια προσβολή παθογόνου και ενεργοποιείται από σήματα συναγερωμού που μεταφέρονται από την περιοχή της προσβολής.

Επαγόμενη διασυστηματική ανθεκτικότητα (Induced Systemic Resistance, ISR): Έχει τα ίδια χαρακτηριστικά, αλλά σε πιο ήπια συνήθως μορφή με εκείνα της SAR. Ενεργοποιείται μετά από προσέγγιση συμβιωτικών μικροοργανισμών.

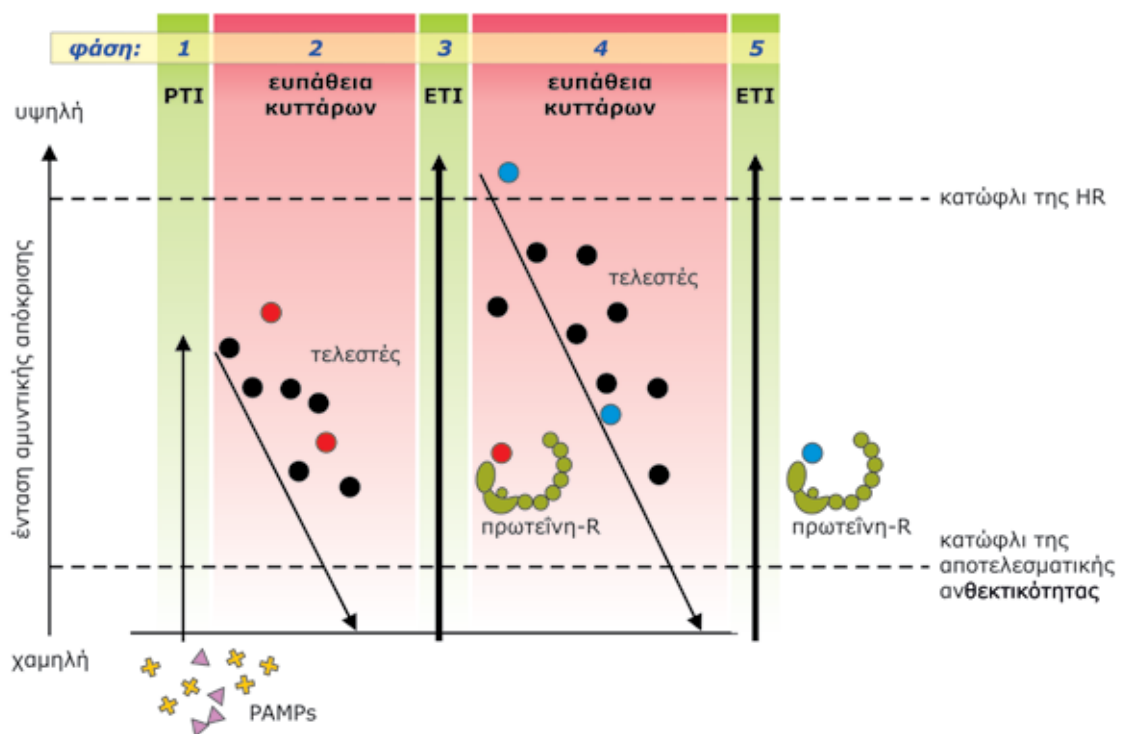
Μοντέλο zigzag: Μοντέλο που προσπαθεί να εξηγήσει τη διαμόρφωση ευπάθειας ή ανθεκτικότητας των φυτικών οργανισμών έναντι παθογόνων στη διάρκεια της εξέλιξης.

Επιφυτικοί μικροοργανισμοί: αναπτύσσονται στις επιφάνειες των φυτικών οργάνων χωρίς απαραίτητα να τα παρασιτούν.

Γόμωση ή ευαισθητοποίηση: Μηχανισμός ο οποίος δίδει τη δυνατότητα στα κύτταρα που τον διαθέτουν να αντιδρούν σε πολύ ασθενή ερεθίσματα πολύ ταχύτερα και αποτελεσματικότερα σε σύγκριση με τα κύτταρα που δεν διαθέτουν το μηχανισμό αυτό. Ουσιαστικά είναι το ορατό αποτέλεσμα της επίκτητης διασυστηματικής ανθεκτικότητας, μέσω της οποίας οι απρόσβλητοι ιστοί είναι πλέον περισσότερο «ετοιμοπόλεμοι» σε μια επόμενη προσβολή. Ο όρος αυτός χρησιμοποιείται συνήθως σε περιπτώσεις βιοτικών καταπονήσεων, ενώ στην περίπτωση αβιοτικών καταπονήσεων χρησιμοποιείται ο αντίστοιχος όρος «σκληραγωγή».

Αρμοστικότητα: Η ικανότητα προσαρμογής ενός οργανισμού σε ένα περιβάλλον. Εκτιμάται μέσω του αριθμού των απογόνων ενός γονοτύπου. Γονότυποι που παράγουν περισσότερους απογόνους χαρακτηρίζονται από υψηλότερη αρμοστικότητα. Τα προσαρμοστικά πλεονεκτήματα αυξάνουν την αρμοστικότητα.





Εικόνα 13.22. Το μοντέλο zigzag. Στη **φάση 1**, η αναγνώριση ενός διεγέρτη του μοριακού προτύπου του παθογόνου (PAMP, στο κάτω αριστερά άκρο της εικόνας) από το ανοσοποιητικό σύστημα των φυτικών κυττάρων ενεργοποιεί την άμυνα που ενεργοποιείται από τα PAMPs (PTI). Στη **φάση 2** συμβατά παθογόνα εκκρίνουν τελεστές οι οποίοι καταστέλλουν τη PTI και προκαλούν ευπάθεια στα φυτικά κύτταρα. Στη **φάση 3** ένας τελεστής (κόκκινο χρώμα) αναγνωρίζεται από μια πρωτεΐνη R (π.χ. μια πρωτεΐνη NB-LRR), ενεργοποιώντας την άμυνα που ενεργοποιείται από τελεστές (ETI), δηλ. την ενισχυμένη εκδοχή της PTI. Εάν η αμυντική αυτή αντίδραση ξεπεράσει ένα όριο μπορεί να προκαλέσει και την αντίδραση υπερευαισθησίας (HR). Στη **φάση 4** μέσω της φυσικής επιλογής ορισμένα παθογόνα χάνουν την ικανότητα σύνθεσης του συγκεκριμένου τελεστή ή αποκτούν την ικανότητα σύνθεσης ενός νέου τελεστή (μπλε), γεγονός το οποίο προκαλεί καταστολή της ETI. Από την άλλη πλευρά η φυσική επιλογή ευνοεί τη σύνθεση νέων πρωτεϊνών R και επομένως την εκ νέου έκφραση της ETI (**φάση 5**). Jones and Dangl 2006

i

Μοριακό πρότυπο του φυτοφάγου (Herbivore-Associated Molecular Pattern, HAMP): Μόρια τα οποία απεκκρίνονται ή είναι συστατικά του εντόμου τα οποία μπορεί να ανιχνευτούν από το σύστημα επιτήρησης των φυτικών κυττάρων.

Διεγέρτες που σχετίζονται με φυτοφάγα (Herbivore Associated Elicitors, HAEs): Διεγέρτες οι οποίοι ανιχνεύονται από το σύστημα επιτήρησης των φυτικών κυττάρων και διαχωρίζονται σε δύο κατηγορίες: Διεγέρτες που συμπεριλαμβάνονται στο μοριακό πρότυπο του φυτοφάγου και διεγέρτες που προέρχονται από τους τραυματισμένους φυτικούς ιστούς, αλλά έχουν τροποποιηθεί από τη δράση των φυτοφάγων.

Λιπαρά οξέα συζευγμένα με αμινοξέα (Fatty acid-Amino acid Conjugates, FACs): Τροποποιημένες μορφές λιπιδίων που περιλαμβάνονται στο σάλιο των εντόμων και λειτουργούν ως διεγέρτες. Το λιπαρό οξύ του μορίου προέρχεται από το έντομο, ενώ το αμινοξύ από τους φυτικούς ιστούς

Σελιφερίνες: Λιπαρά οξέα που περιέχουν θείο, περιλαμβάνονται στο σάλιο των εντόμων και λειτουργούν ως διεγέρτες.

Ινσεπτίνες: Τμήματα πρωτεϊνών των τραυματισμένων κυττάρων τα οποία έχουν τροποποιηθεί από το έντομο και φέρουν δισουλφιδικούς δεσμούς.

13.9. Επαγόμενη άμυνα έναντι εντόμων

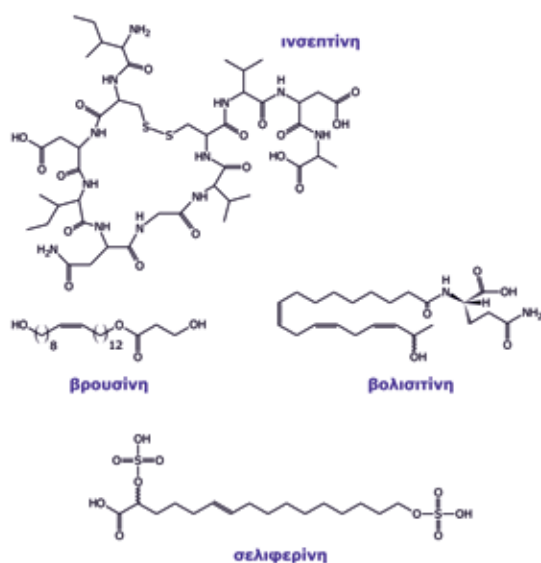
Τα φυτικά είδη της χέρσου αποτελούν πηγή τροφής για περίπου 10⁶ είδη εντόμων. Παρά το γεγονός ότι όλα τα έντομα προκαλούν μηχανικές ζημιές στους φυτικούς ιστούς, η ένταση και το είδος των ζημιών εξαρτάται από την τακτική με την οποία επιλέγει το έντομο για να καταναλώσει την τροφή του. Σε κάθε περίπτωση, τόσο τα έντομα, όσο και τα φυτά στη διάρκεια της αλληλεπίδρασής τους αποστέλλουν και δέχονται χημικά μηνύματα μέσω των οποίων καθορίζεται η πρόοδος της προσβολής (από την πλευρά του εντόμου) ή της αμυντικής αντίδρασης (από πλευράς φυτικών ιστών). Τα έντομα μέσω των κεραίων, των μερών του στόματος ή των ποδιών τους ανιχνεύουν την

καταλληλότητα των ιστών προς κατανάλωση, ενώ τα φυτά μέσω του συστήματος επιτήρησης ανιχνεύουν τον τραυματισμό των κυττάρων τους και την επαφή με το έντομο (μέσω χημικών μορίων που προέρχονται από τους σιελογόνους αδένες του εντόμου ή άλλες δραστηριότητες) και αντιδρούν κατάλληλα. Όπως και στην περίπτωση των παθογόνων, η κατάρρευση των μηχανισμών προϋπάρχουσας άμυνας ενεργοποιεί τους μηχανισμούς επαγόμενης άμυνας, σε μια ύστατη προσπάθεια αντιμετώπισης του εισβολέα. Ο επιτυχής συνδυασμός προϋπάρχουσας και επαγόμενης άμυνας έχει ως αποτέλεσμα την εκδήλωση ανθεκτικότητας σε ένα ευρύ φάσμα ειδών εντόμων.

13.9.1. Το στάδιο της αντίληψης

Όπως και στην περίπτωση των παθογόνων, το ανοσοποιητικό σύστημα των φυτών έναντι προσβολών εντόμων στηρίζεται στην ύπαρξη ενός συστήματος επιτήρησης του κάθε κυττάρου που αντιλαμβάνεται σήματα κινδύνου, ενεργοποιεί την επαγόμενη άμυνα και παράλληλα μεταδίδει την πληροφορία σε διασυστηματικό επίπεδο ώστε ο οργανισμός να είναι έτοιμος σε μελλοντική εισβολή. Το στάδιο της αντίληψης είναι εξαιρετικά κρίσιμο, διότι συνδέεται τόσο με την ταχύτητα εκδήλωσης της επαγόμενης άμυνας, όσο και με την αποφυγή άστοχης εκδήλωσής της. Π.χ. σε περίπτωση απλού μηχανικού τραυματισμού θα ήταν μάταιη σπατάλη ενέργειας η ενεργοποίηση του συνόλου των μηχανισμών επαγόμενης άμυνας έναντι προσβολών εντόμων, αφού η ενεργοποίηση ορισμένων μόνο μηχανισμών (π.χ. επώλωσης τραύματος, βλ. ενότητα 7.5) επαρκεί για την αντιμετώπιση της καταπόνησης. Αντίθετα, η προσβολή από έντομα απαιτεί εκτεταμένες μεταβολές σε μοριακό και φυσιολογικό επίπεδο ώστε να αντιμετωπιστεί όχι μόνο η μηχανική καταπόνηση, αλλά και το ίδιο το έντομο. Η διάκριση μεταξύ κατανάλωσης ιστών από έντομα και απλών μηχανικών τραυματισμών γίνεται μέσω της αντίληψης του **μοριακού προτύπου του φυτοφάγου** (Herbivore-Associated Molecular Pattern, HAMP, κατ αναλογία με το PAMP, βλ. ενότητα 13.6.3) στο οποίο συμπεριλαμβάνονται οι κατάλληλοι

διεγέρτες (**διεγέρτες που σχετίζονται με φυτοφάγα-herbivore associated elicitors, HAEs**). Οι διεγέρτες αυτοί μπορούν να διαχωριστούν σε δύο κατηγορίες. Στην πρώτη περιλαμβάνονται μόρια τα οποία προέρχονται από τα φυτοφάγα (**εικόνα 13.23**) και εντοπίζονται συνήθως στα υγρά της ωτοκίας (όπως η βρουσίνη) ή στις εκκρίσεις των σιελογόνων αδένων. Περιλαμβάνονται επίσης και ορισμένες πρωτεΐνες (οξειδάση της γλυκόζης, β-γλυκοσιδάση). Στη δεύτερη κατηγορία περιλαμβάνεται μια ποικιλία μοριακών δομών που προέρχονται από τους τραυματισμένους φυτικούς ιστούς, αλλά έχουν τροποποιηθεί από τη δράση των φυτοφάγων, όπως π.χ. τμήματα των κυτταρικών τοιχωμάτων (ολιγοσακχαρίτες και πηκτίνες). Επομένως, όπως και στην περίπτωση των παθογόνων, τα φυτικά κύτταρα μπορούν και ανιχνεύουν το μοριακό πρότυπο που σχετίζεται με ζημιές (DAMP, βλ. ενότητα 13.6.3). Ενδιαφέρον παρουσιάζουν ορισμένα μόρια που εντοπίζονται στο σάλιο των εντόμων και αποτελούν τροποποιημένες μορφές λιπιδίων (**λιπαρά οξέα ενωμένα με αμινοξέα, Fatty acid-Amino acid Conjugates, FACs**) και λιπαρά οξέα που περιέχουν θείο (**σελιφερίνες**). Χαρακτηριστικό παράδειγμα FAC αποτελεί η βολιστίνη, *N*-(17-υδροξυλινολενοϋλ)-L-γλουταμίνη. Ας σημειωθεί ότι το λιπαρό οξύ του μορίου προέρχεται από το έντομο, ενώ το αμινοξύ από τους φυτικούς ιστούς. Οι **ινσεπτίνες** αποτελούν τμή-



Εικόνα 13.23. Ορισμένοι εκπρόσωποι διεγερτών μέσω των οποίων τα φυτικά κύτταρα αντιλαμβάνονται την προσβολή εντόμων. Η βολισιπίνη ανήκει στην κατηγορία των FACs και εντοπίζεται στο σάλιο ορισμένων εντόμων. Η ινσεπτινή παράγεται από την πρωτεολυτική αποικοδόμηση της χλωροπλαστικής συνθέτασης του ATP στο έντερο των εντόμων και εντοπίζεται και αυτή στο σάλιο. Οι σελιφερίνη εντοπίζεται στις απεκρίσεις των σιελογόνων αδένων ορισμένων εντόμων, ενώ η βρουσίνη εντοπίζεται στα υγρά ωτοκίας και προκαλεί το σχηματισμό κάλου στα φυτικά όργανα που εναποθέτουν τα αυγά τους τα έντομα. Ο κάλος παρεμποδίζει την είσοδο της λάρβας στο εσωτερικό του οργάνου.

ματα πρωτεϊνών των τραυματισμένων κυττάρων (π.χ. η γ -υπομονάδα της χλωροπλαστικής συνθέτασης του ATP) τα οποία έχουν τροποποιηθεί από το έντομο και φέρουν δισουλφιδικούς δεσμούς.

Οι διεγέρτες που προαναφέρθηκαν σε πολλές περιπτώσεις λαμβάνουν μέρος μόνο σε αλληλεπιδράσεις συγκεκριμένου φυτικού είδους με συγκεκριμένο είδος εντόμου και δεν αφορούν σε γενικευμένα σήματα προσβολών. Επίσης ο τρόπος διατροφής των εντόμων φαίνεται ότι επηρεάζει και το μηχανισμό αντίληψης των σημάτων κινδύνου. Π.χ. στην περίπτωση των αφίδων, οι οποίες δεν προκαλούν εκτεταμένες μηχανικές βλάβες αλλά απομυζούν το περιεχόμενο του ηθμού μέσω του σιλήτου, φαίνεται ότι λειτουργεί ανάλογος μηχανισμός αντίληψης των παθογόνων μέσω των πρωτεϊνών R και ότι εκδηλώνεται αλληλεπίδραση του τύπου «γονίδιο προς γονίδιο» (βλ. [ενότητα 13.6.2](#)). Στις αφίδες το ρόλο των πρωτεϊνών R παίζουν και σε αυτή την περίπτωση οι **αισθητήρες NBS-LRR** (Nucleotide Binding Site-Leucine Repeat). Φαίνεται επίσης ότι τα αμυντικά γονίδια που ενεργοποιούνται σχετίζονται περισσότερο με τη διαβίβαση σήματος που δρομολογεί το σαλικυλικό και όχι το γιασμονικό οξύ (βλ. [επόμενη παράγραφο](#)).

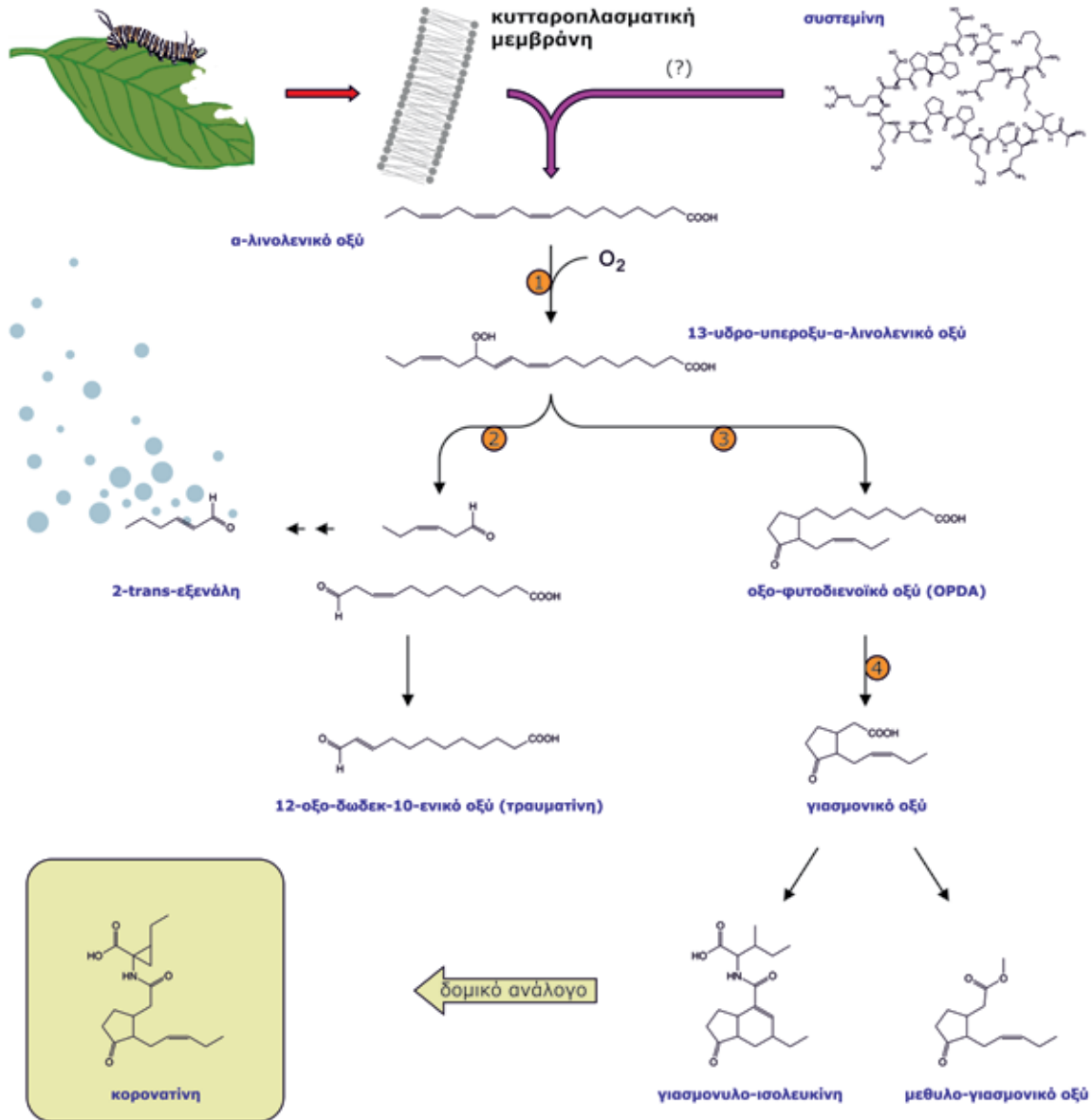
13.9.2. Το στάδιο διαβίβασης σήματος

Η αντίληψη των διεγερτών έχει ως αποτέλεσμα τη διαβίβαση σήματος προκειμένου να δρομολογηθούν οι μηχανισμοί επαγόμενης άμυνας. Στη διαβίβαση εμπλέκεται η καλμοντουλίνη, η οποία ενεργοποιείται μέσω της αύξησης στη συγκέντρωση του κυτταροπλασματικού ασβεστίου η οποία παρατηρείται σε προσβολές εντόμων. Υπάρχουν επίσης ενδείξεις ότι σε αλληλεπιδράσεις του τύπου «γονίδιο προς γονίδιο» στη διαβίβαση σήματος εμπλέκονται μιτωτικές κινάσες (MAPK). Ωστόσο έχει διαπιστωθεί ότι το ρόλο του κεντρικού σήματος διαβίβασης στην επαγόμενη άμυνα έναντι εντόμων παίζει η ορμόνη **γιασμονικό οξύ** ([εικόνα 13.24](#)). Η κατανάλωση ιστών από φυτοφάγα έντομο προκαλεί καταστροφή των μεμβρανών και απελευθέρωση λινολενικού οξέος το οποίο μετατρέπεται σε 12-οξοφυτοδιενικό οξύ

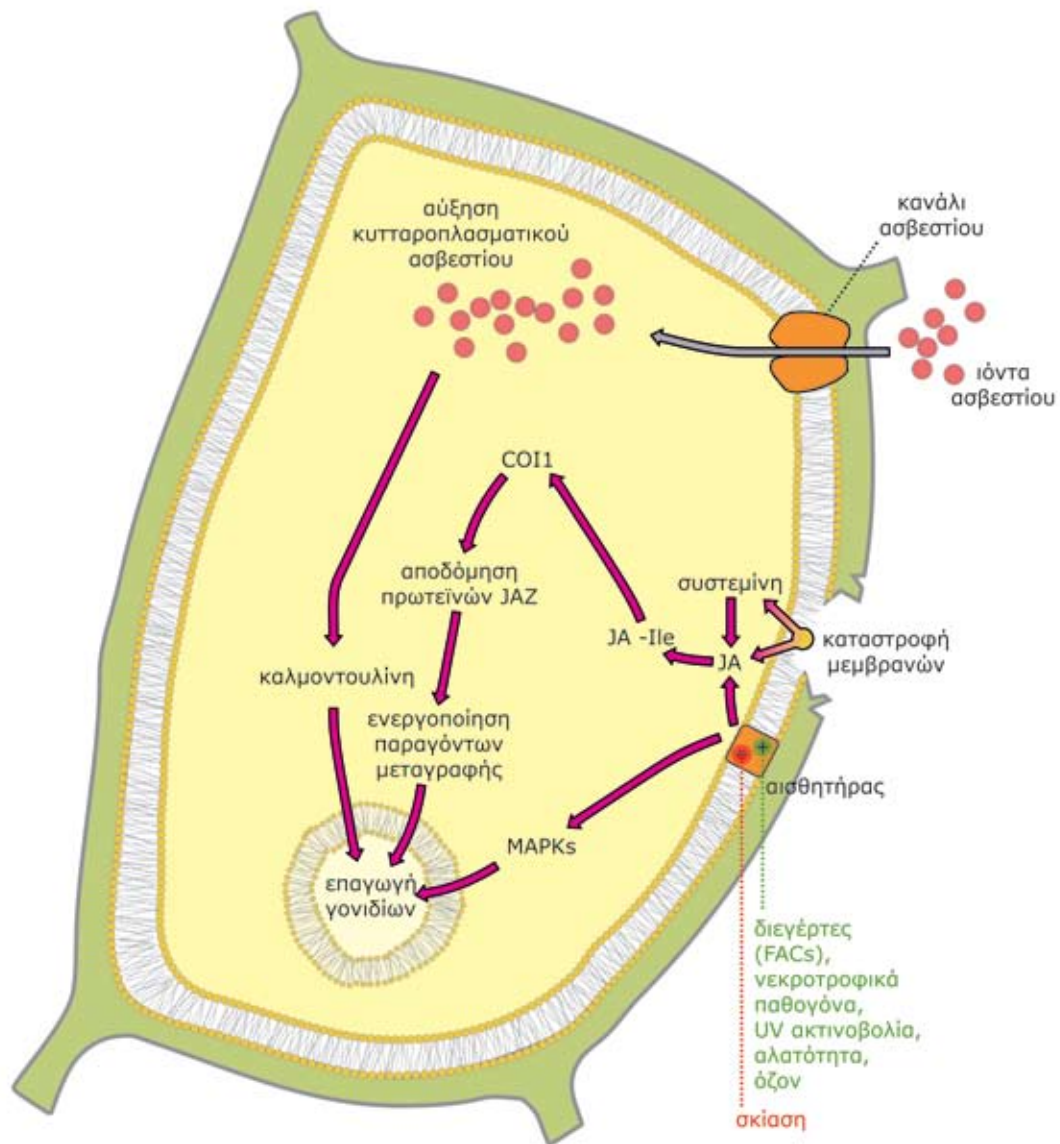
(ODPA). Το 12-ODPA μετατρέπεται με β -οξειδωση σε γιασμονικό οξύ το οποίο μπορεί να μετατραπεί σε **γιασμονούλ-ισολευκίνη** (JA-Ile), τη βιολογικά ενεργό μορφή του ([εικόνα 13.24](#)). Η πρόσδεση της μορφής αυτής στην πρωτεΐνη COI1 (Coronatine-Insensitive1) προκαλεί πρωτεολυτική αποδόμηση των πρωτεϊνών JAZ (Jasmonate ZIM Domain) από την ουμπικουΐνη. Η καταστροφή των **πρωτεϊνών JAZ** προκαλεί απελευθέρωση παραγόντων μεταγραφής (όπως του MYC2) που ενεργοποιούν γονίδια τα οποία εκφράζονται υπό την επίδραση του γιασμονικού οξέος. Φαίνεται λοιπόν ότι η ενεργοποίηση των αμυντικών γονιδίων και των μηχανισμών άμυνας δρομολογείται από την καταστροφή πρωτεϊνών που καταστέλλουν την έκφραση των γονιδίων αυτών. Σε υγιή άθικτα φύλλα τα χαμηλά επίπεδα γιασμονικού οξέος

επιτρέπουν τη συσσώρευση των πρωτεϊνών JAZ που καταστέλλουν τη μεταγραφή των γονιδίων-στόχων. Ωστόσο σε περίπτωση προσβολής η ταχεία συσσώρευση του γιασμονικού οξέος επιφέρει την αποδόμηση των πρωτεϊνών αυτών και την έκφραση των αμυντικών γονιδίων (εικόνα 13.25).

Σε ορισμένα φυτά (π.χ. τομάτα) η σύνθεση του JA διεγείρεται από τη **συστεμίνη**, μια πρωτεΐνη που παίζει τον εξειδικευμένο ρόλο του εσωτερικού διεγέρτη. Πρόκειται για ένα πολυπεπτιδίο 18 αμινοξέων το οποίο μετά από τραυματισμό των κυττάρων απελευθερώνεται από το μόριο μιας



Εικόνα 13.24. Η πορεία οξειδωτικής διάσπασης του λινολενικού οξέος σε περίπτωση τραυματισμού ή/και προσβολής από έντομα ή παθογόνα των φυτικών ιστών. Η λιποξυγενάση (1) καταλύει την προσθήκη μιας υπεροξυ ομάδας στη θέση 13 του μορίου. Παρουσία της λυάσης του υδροϋπεροξειδίου (2) το μόριο διασπάται παράγοντας εξενάλες και τραυματίνη. Οι εξενάλες που σχηματίζονται αποτελούν πτητικά συστατικά των πράσινων φύλλων (GLVs) και τοξικά προϊόντα, ενώ η τραυματίνη παίζει το ρόλο της ορμόνης η οποία προκαλεί την έναρξη σχηματισμού επουλωτικού κάλου (βλ. ενότητα 7.5). Από την άλλη πλευρά παρουσία της κυκλάσης του υδροϋπεροξειδίου (3) παράγεται το OPDA και στη συνέχεια γιασμονοϋλ-ισολευκίνη (JA-Ile). Τα δύο αυτά μόρια αποτελούν σήματα συναγερού. Μεθυλεστεροποίηση του γιασμονικού οξέος παράγει το μεθυλιωμένο πτητικό παράγωγο μεθυλο-γιασμονικό οξύ. Παρουσιάζεται επίσης η κορονατίνη, το δομικό ανάλογο της JA-Ile. Svoboda and Boland 2010 και Heil 2007 με τροποποίηση



Εικόνα 13.25. Η αντίληψη των ερεθισμάτων και η διαβίβαση σήματος ώστε να ενεργοποιηθεί η επαγόμενη άμυνα έναντι εντόμων. Η καταστροφή των μεμβρανών και/ή αντίληψη κατάλληλων ερεθισμάτων από αισθητήρες προκαλεί σύνθεση συστεμίνης και γιασμονικού οξέος (JA) το οποίο μετατρέπεται σε γιασμούλισολευκίνη (JA-Ile). Η τελευταία σηματοδοτεί την αποδόμηση των πρωτεϊνών JAZ, αποδόμηση η οποία ενεργοποιεί παράγοντες μεταγραφής με τελικό αποτέλεσμα τη μεταγραφή αμυντικών γονιδίων. Ορισμένα ερεθίσματα (FACs, νεκροτροφικά παθογόνα, UV ακτινοβολία, αλατότητα, όζον, με πράσινη γραμματοσειρά) προκαλούν τη σύνθεση JA, ενώ άλλα (σκίαση, με κόκκινη γραμματοσειρά) παρεμποδίζουν τη σύνθεσή του. Παράλληλα παρατηρείται αύξηση της συγκέντρωσης ιόντων ασβεστίου στο κυτταρόπλασμα και ενεργοποίηση της καλμοντουλίνης και των ακολουθιών διαβίβασης σήματος μέσω των μιτωτικών κινασών (MAPKs).

πρόδρομης πρωτεΐνης (προσυστεμίνη) η οποία απαρτίζεται από 200 αμινοξέα. Η απελευθέρωση της συστεμίνης συνοδεύεται και από απελευθέρωση λινολενικού οξέος από τις μεμβράνες, το οποίο με τη σειρά του μετατρέπεται ενζυμικά σε γιασμονικό οξύ.

Συνοψίζοντας, το γιασμονικό οξύ παίζει το ρόλο του κεντρικού σήματος διαβίβασης στην επαγόμενη άμυνα έναντι εντόμων, προκαλώντας την έκφραση εκατοντάδων αμυντικών γονιδίων. Τόσο η συστεμίνη, όσο και το γιασμονικό οξύ μεταφέρονται διασυστηματικά μέσω του ηθμού και ενεργοποιούν την έκφραση γονιδίων τα οποία εί-

ναι υπεύθυνα για την παραγωγή των παρεμποδιστών των πρωτεϊνών, των πτητικών σημάτων και των δευτερογενών μεταβολιτών.

Το γιασμονικό οξύ φαίνεται ότι παίζει ζωτικό ρόλο όχι μόνο στην ενεργοποίηση των μηχανισμών επαγόμενης άμυνας έναντι εντόμων, αλλά και έναντι νεκροτροφικών παθογόνων (βλ. ενότητα 13.11). Παίζει επίσης και το ρόλο του κεντρικού ρυθμιστή ο οποίος δίδει την απάντηση στο δίλλημα «ανάπτυξη ή άμυνα» (βλ. ενότητα 12.2) το οποίο τίθεται κυρίως σε συνθήκες βιοτικών ή αβιοτικών καταπονήσεων. Η ορμόνη αυτή επάγει την έκφραση γονιδίων που σχετίζονται με την άμυνα και την αναπαραγωγή και καταστέλλει την έκφραση γονιδίων που σχετίζονται με την ανάπτυξη και τη φωτοσυνθετική ικανότητα. Η σύνθεση της ορμόνης δεν επάγεται μόνο από την παρουσία εντόμων ή νεκροτροφικών παθογόνων, αλλά και από αβιοτικούς παράγοντες καταπόνησης, όπως η υψηλή ένταση ακτινοβολίας, η υπεριώδης ακτινοβολία, η αλατότητα και το όζον. Δεν είναι γνωστοί οι μηχανισμοί οι οποίοι εμπλέκονται στις αλληλεπιδράσεις αβιοτικών παραγόντων καταπόνησης και σύνθεσης γιασμονικού οξέος. Ωστόσο στην περίπτωση της υψηλής έντασης ακτινοβολίας η σύνθεση της

ορμόνης θα μπορούσε να επάγεται από τμήματα των μεμβρανών των χλωροπλαστών τα οποία παράγονται σε συνθήκες φωτοπαρεμπόδισης και καταστροφής της δομής. Επομένως στις συνθήκες αυτές καταπόνησης εκτρέπονται πόροι από την ανάπτυξη που επενδύονται πλέον στην άμυνα. Συμβαίνει όμως και το αντίθετο: Τα φυτά ελαττώνουν τον επιμερισμό των πόρων που κατευθύνονται στην άμυνα εάν αντιληφθούν τον κίνδυνο του ανταγωνισμού. Το σύνδρομο αποφυγής της σκίασης αποτελεί μια συντονισμένη προσπάθεια των φυτών να αντιμετωπίσουν τη σκίαση (που συνήθως είναι το αποτέλεσμα των υψηλότερων γειτόνων-ανταγωνιστών) μέσω της επιμήκυνσης του βλαστού. Το σύνδρομο αυτό βρίσκεται κάτω από τον έλεγχο του φυτοχρώματος. Η έκφραση του συνδρόμου προκαλεί εξασθένηση της άμυνας των φυτικών ιστών και υψηλότερη ευπάθεια σε φυτοφάγα και σχετίζεται με μείωση της ευαισθησίας των κυττάρων στο γιασμονικό (εικόνα 13.25). Υπάρχουν ενδείξεις ότι ο μηχανισμός του φυτοχρώματος αλληλεπιδρά με εκείνον του γιασμονικού και ότι στην αλληλεπίδραση αυτή εμπλέκονται και οι πρωτεΐνες DELLA οι οποίες δρουν ως παρεμποδιστές αύξησης (βλ. ενότητα 2.3.3).

13.9.3. Το στάδιο της απάντησης

Η αντίληψη της προσβολής από φυτοφάγα έντομα και η διαβίβαση του σήματος έχει ως τελικό αποτέλεσμα (απάντηση) την ενεργοποίηση μηχανισμών επαγόμενης άμυνας. Η ενεργοποίηση των αμυντικών μηχανισμών πραγματοποιείται τόσο σε τοπικό, όσο (κυρίως) και σε διασυστηματικό επίπεδο. Οι αντιδράσεις αυτές μπορεί να

έχουν είτε άμεσο (με την ανάπτυξη βιοχημικών κυρίως χαρακτήρων που αποτρέπουν επόμενη προσβολή ή περιορίζουν τη δραστηριότητα του εντόμου), είτε έμμεσο χαρακτήρα, μέσω της προσέλευσης «των εχθρών του εχθρού».

Συστεμίνη: Πολυπεπτιδίο 18 αμινοξέων το οποίο μετά από τραυματισμό των κυττάρων απελευθερώνεται από το μόριο μιας πρόδρομης πρωτεΐνης και διεγείρει τη σύνθεση του γιασμονικού οξέος.

Πρωτεΐνες NBS-LRR (Nucleotide Binding Site-Leucine Repeat): Ρυθμιστικές πρωτεΐνες οι οποίες παίρνουν μέρος στη διαβίβαση σήματος όταν τα φυτικά κύτταρα προσβάλλονται από έντομα. Όπως και στην περίπτωση των παθογόνων περιλαμβάνουν ένα τμήμα που προσδέεται σε νουκλεοτίδια (NB) και ένα τμήμα με επαναλήψεις πλούσιες σε λευκίνη (LRR).

Γιασμονικό οξύ: Ορμόνη η οποία συντίθεται ως απάντηση σε προσβολές εντόμων και είναι υπεύθυνη για την ενεργοποίηση των μηχανισμών άμυνας.

Γιασμονοϋλ-ισολευκίνη (JA-Ile): Η βιολογικά ενεργός μορφή του γιασμονικού οξέος.

Πρωτεΐνες JAZ (Jasmonate ZIM Domain): Ρυθμιστικές πρωτεΐνες οι οποίες καταστέλλουν τη δραστηριότητα παραγόντων μεταγραφής που ενεργοποιούν γονίδια τα οποία εκφράζονται υπό την επίδραση του γιασμονικού οξέος.



13.9.3.1. Αντιδράσεις άμεσου χαρακτήρα

A. De novo σύνθεση αμυντικών πρωτεϊνών και τραυματικών πρωτεϊνών (Systemic Wound Response Proteins, SWRPs). Η σύνθεση των πρωτεϊνών αυτών επάγεται από το γιασμονικό οξύ. Οι αμυντικές πρωτεΐνες είναι εξειδικευμένοι παρεμποδιστές ενζύμων φυτοφάγων οργανισμών οι οποίες δρουν σε εξαιρετικά χαμηλές συγκεντρώσεις. Η ομάδα των αμυντικών αυτών μορίων περιλαμβάνει:

1. Λεκτίνες, οι οποίες προσδένονται σε πρωτεΐνες του εντέρου και παρεμποδίζουν την πρόσληψη των θρεπτικών συστατικών της τροφής. Οι λεκτίνες επίσης παρουσιάζουν την ικανότητα να προσδένονται εκλεκτικά στη χιτίνη, το υδατανθρακικό πολυμερές που σχηματίζει τον εξωσκελετό των εντόμων και το κυτταρικό τοίχωμα ορισμένων μυκήτων.

2. Χιτινάσες, ένζυμα τα οποία υδρολύουν τη χιτίνη. Συνήθως προκαλούν ρήξη της πλούσιας σε χιτίνη περιτροφικής μεμβράνης που προστατεύει το επιθήλιο του εντέρου των εντόμων.

3. Παρεμποδιστές των πρωτεϊνών (Proteinase Inhibitors, PIs) και παρεμποδιστές των αμυλασών οι οποίοι προσδένονται εκλεκτικά και με στοιχειομετρία ένα προς ένα στα αντίστοιχα ενζυμικά μόρια και τα αδρανοποιούν. Οι πρωτεΐνες αυτές είναι φανερό ότι παρεμποδίζουν την τροφοδοσία των φυτοφάγων οργανισμών με αμινοξέα και σάκχαρα. Οι PIs παρουσιάζουν εξειδικευμένη δράση έναντι των πρωτεολυτικών ενζύμων των εντόμων, όπως της τρυψίνης και της

χυμοτρυψίνης. Με αυτόν τον τρόπο ελαττώνεται η ικανότητα πέψης και μεταβολισμού των πρωτεϊνών των φυτικών ιστών από τα έντομα, αλλοιώνεται η γεύση και η δυνατότητα πέψης, με αποτέλεσμα να αναχαιτίζεται η προσβολή.

4. Οξειδωτικά ένζυμα του τύπου της οξειδάσης των πολυφαινόλων (PolyPhenol Oxidase, PPO) και της λιποξυγενάσης. Κατά τη διάρκεια μάσησης της τροφής στο στόμα του φυτοφάγου προκαλούν την παραγωγή κινονών και λιπιδικών υπεροξειδίων, τοξικών προϊόντων (βλ. ενότητα 13.5.1).

B. Επαγωγή της σύνθεσης τοξικών ουσιών, όπως αλκαλοειδών του τύπου της νικοτίνης στο φυτό *Nicotiana glauca*, μονοτερπενίων στα κωνοφόρα και θειογλυκοσιδίων σε φυτά της οικογένειας Brassicaceae. Οι ουσίες αυτές ανιχνεύονται σε χαμηλές συγκεντρώσεις πριν από την προσβολή, αλλά συσσωρεύονται εάν το φυτό αντιληφθεί την προσβολή (εικόνα 13.26).



Λεκτίνες: Αμυντικές πρωτεΐνες οι οποίες προσδένονται σε πρωτεΐνες του εντέρου των εντόμων και παρεμποδίζουν την πρόσληψη των θρεπτικών. Επίσης προσδένονται εκλεκτικά στη χιτίνη, το υδατανθρακικό πολυμερές που σχηματίζει τον εξωσκελετό των εντόμων και το κυτταρικό τοίχωμα ορισμένων μυκήτων.

Χιτινάσες: Αμυντικές πρωτεΐνες, ένζυμα τα οποία υδρολύουν τη χιτίνη. Προκαλούν ρήξη της πλούσιας σε χιτίνη περιτροφικής μεμβράνης που προστατεύει το επιθήλιο του εντέρου των εντόμων.

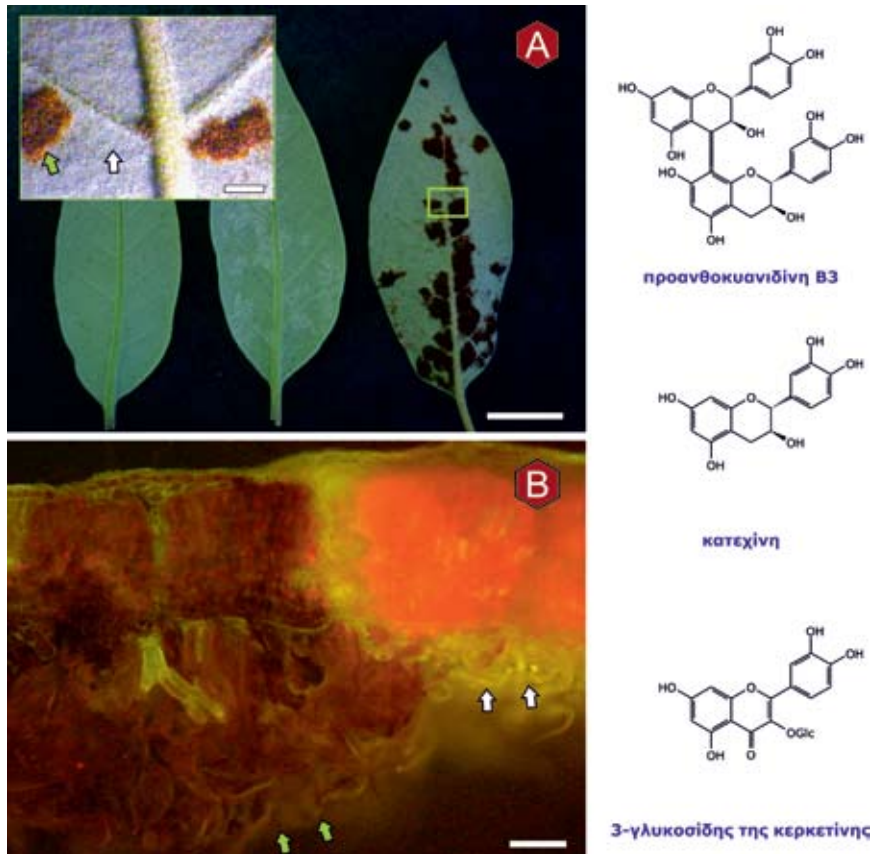
Παρεμποδιστές των πρωτεϊνών (Proteinase Inhibitors, PIs): Αμυντικές πρωτεΐνες οι οποίες προσδένονται εκλεκτικά και με στοιχειομετρία ένα προς ένα σε πρωτεολυτικά ένζυμα του πεπτικού συστήματος των εντόμων, όπως την τρυψίνη και τη χυμοτρυψίνη, και τις αδρανοποιούν.

Παρεμποδιστές των αμυλασών: Αμυντικές πρωτεΐνες οι οποίες προσδένονται εκλεκτικά σε αμυλάσες του πεπτικού συστήματος των εντόμων.

Τριτροφικές σχέσεις: Σχέσεις στις οποίες εμπλέκονται οργανισμοί οι οποίοι βρίσκονται σε τρία διαφορετικά επίπεδα της τροφικής αλυσίδας (φυτά-φυτοφάγα-αρπακτικά).

Παροχή πληροφορίας μέσω της σύνθεσης πτητικών μορίων: Η απελευθέρωση πτητικών σημάτων (μεθυλιωμένα παράγωγα του γιασμονικού και του σαλικυλικού οξέος, GLVs) στην περιοχή που προσβάλλεται από έντομα τα οποία προσελκύουν τους εχθρούς των εντόμων-εισβολέων και προκαλούν γόμωση στα γειτονικά φυτά.

Πτητικά συστατικά των πράσινων φύλλων, green leaf volatiles (GLVs): Πτητικές ενώσεις που απελευθερώνονται αμέσως μετά από τραυματισμό των φύλλων και προσδίδουν τη χαρακτηριστική οσμή των κομμένων λαχανικών.



Εικόνα 13.26. Η προσβολή νεαρών φύλλων της αριάς (*Quercus ilex*) από ακάρεα του είδους *Aceria ilicis* προκαλεί υπερτροφία των μη αδενωδών τριχών στις οποίες συσσωρεύονται προανθοκυανιδίνη B3, κατεχίνη και 3-γλυκοσιδής της κερκετίνης ως κύρια συστατικά. **A.** Άθικτο φύλλο (αριστερά), νεαρό φύλλο στο οποίο μόλις έχει αρχίσει η προσβολή (μέσο) και ώριμο φύλλο με εμφανή τα συμπτώματα της προσβολής. Στο ένθετο φαίνεται κάτω από στερεοσκόπιο το άθικτο τρίχωμα (άσπρο βέλος) και το υπερτροφικό στο οποίο συσσωρεύονται οι χρωστικές (πράσινο βέλος). **B.** Εγκάρσια τομή του φύλλου όπως εμφανίζεται στο μικροσκόπιο φθορισμού κάτω από διέγερση με μπλε φως. Στη δεξιά πλευρά της εικόνας το φύλλο είναι άθικτο (λευκά βέλη), ενώ στην αριστερή φαίνονται οι υπερτροφικές τρίχες (πράσινα βέλη). Συσσωρευση των ουσιών αυτών φαίνεται ότι συμβαίνει και στα κύτταρα του μεσοφύλλου και της επιδερμίδας. Karioti et al. 2010. *Phytochemistry* 72: 230-237

13.9.3.2. Αντιδράσεις έμμεσου χαρακτήρα

Οι αντιδράσεις αυτές έχουν ως στόχο την αξιοποίηση αμοιβαία επωφελών σχέσεων σε τριτροφικό επίπεδο (σχέσεις στις οποίες εμπλέκονται οργανισμοί οι οποίοι βρίσκονται σε τρία διαφορετικά επίπεδα της τροφικής αλυσίδας-φυτά-φυτοφάγα-αρπακτικά, βλ. επίσης ενότητα 13.4.8) για την αντιμετώπιση της εισβολής. Στην περίπτωση αυτή τα φυτά που προσβάλλονται παρέχουν είτε την πληροφορία, είτε τροφή, είτε τη στέγη σε αρπακτικά προκειμένου να απαλλαγούν από τα φυτοφάγα έντομα. Η παροχή στέγης και τροφής αφορούν σχέσεις αμοιβαιότητας οι οποίες συνή-

θως εδραιώνονται ανεξάρτητα από προσβολές και αφορούν προϋπάρχουσα άμυνα (δωμάτια, τροφωσώματα, εκτοανθικά νεκτάρια, βλ. ενότητα 13.4.8). Ωστόσο σε ορισμένες περιπτώσεις έχει παρατηρηθεί επαγωγή της απέκκρισης του νέκταρος των εκτοανθικών νεκταρίων. Η πιο ενδιαφέρουσα περίπτωση επαγωγής έμμεσων αμυντικών μηχανισμών αφορά στην **παροχή πληροφορίας μέσω της σύνθεσης πτητικών μορίων** στην περιοχή προσβολής τα οποία προσελκύουν τους εχθρούς των εντόμων-εισβολέων. Τα πτητικά σήματα του είδους αυτού, όπως

τα μεθυλιωμένα παράγωγα του γιασμονικού και του σαλικυλικού οξέος, αλλά και GLVs (βλ. **επόμενη παράγραφο**), απαρτίζουν συνήθως μίγματα τα οποία εξαπολύονται στο περιβάλλον αμέσως μετά την προσβολή. Τα πτητικά αυτά σήματα τα αντιλαμβάνονται όχι μόνο τα αρπακτικά–εχθροί των εντόμων (ως σήματα προσέλκυσης), αλλά και τα γειτονικά φυτά (ως σήματα συναγερμού), ώστε να προετοιμαστούν κατάλληλα να αντιμετωπίσουν επικείμενη προσβολή (πραγματοποιείται γόμωση). Π.χ. η παραγωγή εκτοανθικού νέκταρος σε μη προσβεβλημένα φυτά αυξάνεται, ως αντίδραση σε πτητικά μόρια τα οποία προέρχονται από φυτά τα οποία δέχονται προσβολή φυτοφάγων. Οι πτητικές αυτές ενώσεις είναι βέβαιο ότι αποτελούν εξειδικευμένα σήματα-ρυθμιστές του δευτερογενούς μεταβολισμού, φαίνεται δε ότι ο μηχανισμός αυτός είναι ευρέως διαδεδομένος στα ανώτερα φυτά.

Ορισμένες πτητικές ενώσεις απελευθερώνονται αμέσως μετά από τραυματισμό (ισομερή της εξεπάλης, της εξεπάλης ή του οξικού εξεπα-

λίου) και προσδίδουν τη χαρακτηριστική οσμή των κομμένων λαχανικών (ονομάζονται **πτητικά συστατικά των πράσινων φύλλων**, green leaf volatiles-GLVs). Ωστόσο τα μεθυλιωμένα παράγωγα του γιασμονικού και του σαλικυλικού οξέος, καθώς και άλλες πτητικές ενώσεις στις οποίες περιλαμβάνονται μονοτερπένια (λιμονένιο, οκιμένιο, λιναλούλη), σεσκιτερπένια (περγαμοντένιο, καρυοφυλλένιο, *E*-β-φαρνεσένιο) και άλλου τύπου πτητικές ενώσεις (όπως το αλλυλ-ισοθιοκυανικό, παράγωγο θεογλυκοσιδίων στο *Arabidopsis*) παράγονται συνήθως 24 ώρες μετά από την προσβολή. Ο τύπος της προσβολής καθορίζει και τη σύσταση του μίγματος των πτητικών ενώσεων που παράγονται, επομένως τα αρπακτικά είναι σε θέση να γνωρίζουν το είδος του φυτού που προσβάλλεται, αλλά και το είδος του φυτοφάγου που προκαλεί την προσβολή. Ας σημειωθεί ότι το *E*-β-φαρνεσένιο παράγεται τόσο από φυτά που προσβάλλονται από αφίδες, όσο και από τις ίδιες τις αφίδες, ως φερομόνη κινδύνου.

13.10. Ο επιμερισμός των πόρων: προϋπάρχουσα ή επαγόμενη άμυνα;

Εκ πρώτης όψεως η επαγόμενη άμυνα (τόσο έναντι παθογόνων, όσο και έναντι φυτοφάγων) παρουσιάζει ένα σημαντικό μειονέκτημα εάν συγκριθεί, ως στρατηγική, με τη θεμελιώδη. Φυτά τα οποία βασίζουν την άμυνά τους κυρίως σε επαγόμενους μηχανισμούς παραμένουν απροστάτευτα μέχρι αυτοί να ενεργοποιηθούν. Ωστόσο παρουσιάζει ένα «οικονομικό» πλεονέκτημα το οποίο πιθανό έπαιξε καθοριστικό ρόλο στη διαδικασία επιλογής και την προσαρμογή των ειδών. Σε συνθήκες στις οποίες οι πιθανότητες προσβολών

είναι περιορισμένες, ο επιμερισμός των πόρων των φυτών αυτών κατευθύνεται προς διαδικασίες ανάπτυξης, επομένως δεν επενδύονται σημαντικά ποσοστά του φωτοσυνθετικού προϊόντος στην άμυνα (για την επεξήγηση των όρων βλ. **ενότητα 14.1**). Κατά συνέπεια αποκτούν ταχύτερους ρυθμούς ανάπτυξης και ανταγωνιστικά πλεονεκτήματα. Το ρίσκο της χρονικής καθυστέρησης στην αντιμετώπιση των παθογόνων εξισορροπείται από το όφελος της εξοικονόμησης πόρων από την άμυνα όταν αυτή δεν είναι αναγκαία.

13.11. Η ευφυής ταυτοποίηση του εισβολέα: επαγόμενη άμυνα, αλλά σε ποια κατεύθυνση;

Η επαγόμενη άμυνα εμπεριέχει και έναν ακόμη κίνδυνο: Εάν δεν ταυτοποιηθεί ο εισβολέας μπορεί ο επιμερισμός των πόρων να είναι άστοχος. Για παράδειγμα, εάν επιμεριστούν πόροι στην αντι-

μετώπιση ενός ανύπαρκτου εισβολέα, μπορεί να εξασθενίσει η άμυνα έναντι του πραγματικού. Φαίνεται λοιπόν ότι τα φυτά διαθέτουν την ικανότητα να οργανώνουν την επαγόμενη άμυνα ανάλογα

με τα ιδιαίτερα χαρακτηριστικά του εισβολέα. Αυτό επιτυγχάνεται μέσω της αλληλεπίδρασης των ορμονών και των παραγόντων διαβίβασης σήματος, και κυρίως μέσω των ανταγωνιστικών σχέσεων σαλικυλικού (του κεντρικού ρυθμιστή της επαγόμενης άμυνας έναντι βιοτροφικών παθογόνων) και γιασμονικού οξύ (του κεντρικού ρυθμιστή της επαγόμενης άμυνας έναντι εντόμων και νεκροτροφικών παθογόνων). Έχει παρατηρηθεί ότι η μεταβολική ακολουθία βιοσύνθεσης του γιασμονικού οξέος παρεμποδίζεται από το σαλικυλικό οξύ, και αντίστροφα. Στην παρεμπόδιση της μεταβολικής ακολουθίας βιοσύνθεσης του γιασμονικού οξέος εμπλέκεται η πρωτεΐνη NPR1, η οποία ενεργοποιείται από το σαλικυλικό οξύ. Η ρύθμιση αυτή φαίνεται ότι τελικά παρέχει προσαρμοστικό πλεονέκτημα στη διάρκεια της εξέλιξης.

Γιατί όμως η επαγόμενη άμυνα έναντι νεκροτροφικών παθογόνων ανατίθεται στο γιασμονικό οξύ; Η συνήθης τακτική επαγόμενης άμυνας έναντι βιοτροφικών παθογόνων, όπως έχει ήδη αναφερθεί, επάγεται από το σαλικυλικό οξύ και περιλαμβάνει την αντίδραση υπερευαισθησίας και το προγραμματισμένο κυτταρικό θάνατο (βλ. ενότητα 13.6.5). Ωστόσο η τακτική νέκρωσης των ιστών από πλευράς φυτού ουσιαστικά ευνοεί την επέκταση των νεκροτροφικών παθογόνων. Το πρόβλημα αυτό αντιμετωπίζεται μέσω της εμπλοκής του γιασμονικού οξέος (αλλά και του αιθυλενίου, με το οποίο δρα συνεργιστικά) στην αντιμετώπιση των παθογόνων αυτών. Η συνεργιστική δράση αιθυλενίου-γιασμονικού οξέος ενδεχομένως προωθείται μέσω της δημιουργίας συμπλόκου μεταξύ γιασμονικού οξέος και 1-αμινοπυροπυρο-1-καρβοξυλικού οξέος (ACC, βλ. ενότητα 6.2.4), προδρόμου του αιθυλενίου. Το προϊόν (JA-ACC) έχει δομή

παραπλήσια της γιασμονοϋλ-ισολευκίνης και της κορονατίνης. Η συνεργιστική δράση αιθυλενίου-γιασμονικού οξέος προωθείται μέσω του παράγοντα μεταγραφής ERF1 ο οποίος επάγει την έκφραση αμυντικών γονιδίων έναντι νεκροτροφικών παθογόνων. Αντίθετα στην περίπτωση εισβολής εντόμων η δράση του γιασμονικού οξέος προωθείται μέσω του παράγοντα μεταγραφής MYC2. Φαίνεται ότι η ρύθμιση της άμυνας (αντιμετώπιση εντόμων ή νεκροτροφικών παθογόνων) επιτελείται μέσω της ανταγωνιστικής αλληλεπίδρασης των δύο αυτών μεταγραφικών παραγόντων.

Ένα ακόμη σημαντικό πρόβλημα που εμπεριέχει τον κίνδυνο της άστοχης εκδήλωσης της επαγόμενης άμυνας αποτελεί η προσέγγιση συμβιωτικών μικροοργανισμών. Φαίνεται ότι κατά την αρχική προσέγγιση των συμβιωτικών μικροοργανισμών εκδηλώνεται η PTI, αλλά στη συνέχεια η ETI παραμένει αδρανής. Π.χ. οξειδωτική έκρηξη συμβαίνει κατά τη διάρκεια της προσέγγισης τόσο των παθογόνων, όσο και των συμβιωτικών μικροοργανισμών. Ωστόσο το δεύτερο και εντονότερο κύμα ROS δεν παρατηρείται στη δεύτερη περίπτωση. Οι αντιδράσεις αυτές πιθανόν δικαιολογούν και το γεγονός ότι η εποίκιση των συμβιωτικών βακτηρίων προσδίδει ανθεκτικότητα έναντι προσβολών παθογόνων. Π.χ. ο σχηματισμός φυματίων στις ρίζες των ψυχανθών από ριζοβακτήρια ή η ύπαρξη μυκοριζών ενισχύει την ανθεκτικότητα έναντι προσβολών των φύλλων από παθογόνα, ένα φαινόμενο που ονομάζεται επαγόμενη διασυστηματική ανθεκτικότητα (ISR) και που παρουσιάζει κοινά χαρακτηριστικά με την επίκτητη διασυστηματική ανθεκτικότητα (SAR, βλ. ενότητα 13.7).

13.12. Οι φυτικοί ιστοί διαθέτουν μηχανισμούς προστασίας έναντι των τοξικών αμυντικών μεταβολιτών που οι ίδιοι παράγουν

Κατά κανόνα οι αμυντικές ουσίες παρουσιάζουν τοξικότητα όχι μόνο έναντι των εχθρικών, αλλά και έναντι των φιλών κυττάρων. Στην απλούστερη περίπτωση η αδρανοποίησή τους επιτελείται με τον περιορισμό τους σε κατάλληλους απομονωμένους χώρους. Τα υδατοδιαλυτά προϊόντα του δευτερογενούς μεταβολισμού,

όπως φαινολικές ενώσεις, αλκαλοειδή και άλλες αζωτούχες ενώσεις εναποτίθενται με ασφάλεια στο χυμοτόπιο. Με τον τρόπο αυτόν επιτυγχάνεται η έμμεση αδρανοποίηση των μεταβολιτών αυτών αφού δεν έρχονται σε επαφή με ζωτικά σημεία του μεταβολισμού (κυτταρόπλασμα, οργανίδια). Για ορισμένες υδρόφοβες ενώσεις απαιτείται η προ-

σθήκη ενός σακχάρου στο μόριο (η μετατροπή τους δηλ. σε γλυκοσίδια) ώστε αυτό να καταστεί υδατοδιαλυτό και να μεταφερθεί στο χυμοτόπιο. Λιπόφιλα δευτερογενή προϊόντα, όπως τερπένια και μη πολικές φαιολικές ουσίες συσσωρεύονται σε εξειδικευμένες ανατομικές δομές όπως εφυμενίδα, αδενώδεις τρίχες, ρητινοφόρους αγωγούς, κ.ά. Ορισμένες εξαιρετικά τοξικές ουσίες, όπως τα κυανογόνα γλυκοσίδια και τα θειογλυκοσίδια αποθηκεύονται με τη μορφή αδρανών προδρό-

μων ουσιών σε διαφορετικά υποκυτταρικά διαμερίσματα ή κύτταρα από τα ένζυμα που τις ενεργοποιούν. Σε άλλες περιπτώσεις ο μεταβολισμός εμφανίζεται τροποποιημένος, ώστε να αναγνωρίζει τους ημετέρους μηχανισμούς άμυνας. Π.χ. στην περίπτωση της καναβανίνης τα φυτά που τη συνθέτουν διαθέτουν μηχανισμούς πρωτεϊνοσύνθεσης ικανούς να διακρίνουν την καναβανίνη από την αργινίνη, επομένως το αμινοξύ αυτό δεν ενσωματώνεται στις πρωτεΐνες τους.

13.13. Ορισμένοι εχθροί διαθέτουν μηχανισμούς εξουδετέρωσης της άμυνας των φυτικών ιστών

Η συνεξέλιξη των φυτικών ειδών με τους εχθρούς τους οδήγησε όχι μόνο στη συνεχή αναπροσαρμογή του αμυντικού οπλοστασίου των φυτικών οργανισμών, αλλά και στην ανάπτυξη νέων μηχανισμών εξουδετέρωσής του από τους εχθρούς. Με άλλα λόγια, ένα 'ξέφρενο κυνήγι εξοπλισμών' (βλ. μοντέλο zigzag, ενότητα 13.8). Θα πρέπει βεβαίως να ληφθεί υπόψη ότι η εξουδετέρωση των αμυντικών μηχανισμών των φυτών απαιτεί ένα πρόσθετο ενεργειακό κόστος, και ως εκ τούτου έχει και ορισμένα όρια. Οι μηχανισμοί της θεμελιώδους άμυνας παρουσιάζονται ευάλωτοι για ορισμένα παθογόνα τα οποία εισχωρούν από εκτεθειμένες περιοχές τραυμάτων, μέσω των στοματικών πόρων, ή απ' ευθείας με πέψη της εφυμενίδας και των κυτταρικών τοιχωμάτων των επιδερμικών κυττάρων από εξειδικευμένα ένζυμα (κουτινάσες, κυτταρινάσες κ.ά.). Σε άλλες περιπτώσεις παθογόνοι μύκητες παραβιάζουν αμυντικά φράγματα όπως η εφυμενίδα και η επιδερμίδα σχηματίζοντας εξειδικευμένες δομές, τα απρεσσόρια, οι οποίες διευκολύνουν την απευθείας είσοδο του μυκηλίου μέσω του επιδερμικού ιστού με εφαρμογή πίεσης. Ορισμένα έντομα αποφεύγουν την τοξική δράση του περιεχομένου των γαλακτοφόρων σωλήνων κόβοντας προσεκτικά τις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες ώστε να εξέλθει ο γαλακτώδης χυμός με τη μορφή λευκών σταγόνων στην επιφάνεια του φύλλου. Στη συνέχεια το έντομο καταναλώνει το φύλλο με ασφάλεια, αποφεύγοντας τα σημεία όπου υπάρχει ο χυμός. Στην περίπτωση του γαλακτώδους χυμού των φύλλων της μουριάς που είναι πλούσιος σε αλκαλοειδή με γλυκαντικές ιδιότητες (πίνακας 13.1), η τοξικότη-

τα είναι ισχυρή σε πολλά είδη φυτοφάγων, αλλά όχι και στο μεταξοσκώληκα. Η ανθεκτικότητά του αποδίδεται στην ύπαρξη ενζύμων διάσπασης σακχάρων (όπως της β-φρουκτοφουρανοσιδάσης) που η δραστηριότητά τους δεν παρεμποδίζεται από τις υψηλές συγκεντρώσεις αλκαλοειδών. Ορισμένα φυτοφάγα αντιπαράρχονται την άμυνα που οφείλεται σε υψηλές συγκεντρώσεις ταννινών συνθέτοντας στους σιελογόνους αδένες εξειδικευμένες πρωτεΐνες πλούσιες στο αμινοξύ προλίνη (σε ποσοστό 25-45%). Οι πρωτεΐνες αυτές παρουσιάζουν υψηλή εκλεκτικότητα στη δέσμευση των ταννινών, τις οποίες εξουδετερώνουν με τη μορφή συμπλόκων. Τα ανθεκτικά επίσης στις ταννίνες έντομα εξουδετερώνουν την τοξική δράση των ταννινών στα όργανα πέψης είτε με τη διαμόρφωση υψηλού pH, είτε απεκκρίνοντας ουσίες με δράση απορροπταντικού, είτε με τη λειτουργία ισχυρών αντιοξειδωτικών μηχανισμών. Η εξουδετέρωση επίσης των παρεμποδιστών των πρωτεϊνών (PIs) σε ορισμένα έντομα πραγματοποιείται είτε με την παραγωγή πρωτεϊνών που δεν είναι ευαίσθητες στους PIs, είτε με την αδρανοποίηση των PIs.

Ο σχηματισμός της τοξικής μορφής των φωτοενεργοποιούμενων φουρανοκουμαρινών αποφεύγεται από έντομα τα οποία προκαλούν κυλινδρισμό των φύλλων ούτως ώστε να επιβιώνουν στην επιφάνεια η οποία δεν είναι εκτεθειμένη στο ηλιακό φως (και επομένως στην UV-A ακτινοβολία).

Έντομα τα οποία τρέφονται με σπέρματα τα οποία περιέχουν μη πρωτεϊνικά αμινοξέα, είτε δι-

αθέτουν το κατάλληλο ένζυμο πρωτεϊνοσύνθεσης, το οποίο διακρίνει το πρωτεϊνικό από το μη πρωτεϊνικό αμινοξύ, ώστε τελικά το τελευταίο να μην ενσωματώνεται στις πρωτεΐνες, είτε διασπών το εν δυνάμει τοξικό αμινοξύ, αξιοποιώντας τη χρησιμη αμινομάδα με τη μορφή αμμωνίας. Τόσο οι φυτικοί οργανισμοί, όσο και οι ζωικοί, διαθέτουν μηχανισμούς εξουδετέρωσης των τοξικών προϊόντων τα οποία παράγονται από τη διάσπαση των κυανογόνων γλυκοσιδίων και των θειογλυκοσιδίων.

Η προσαρμογή ορισμένων εντόμων στην ύπαρξη των αμυντικών μεταβολιτών ενός φυτικού είδους, επιτρέπει όχι μόνον την έκφραση ανθεκτικότητας έναντι της τοξικής δράσης τους, αλλά και τη χρησιμοποίηση ορισμένων εξ αυτών (π.χ. πτητικών μορίων θειογλυκοσιδίων ή τερπενίων) ως σημάτων αναγνώρισης και εξεύρεσης της τροφής τους. Υπάρχουν και περιπτώσεις όπου τα έντομα αποθηκεύουν τα τοξικά και με δυσάρεστη γεύση μόρια σε κατάλληλα όργανα, ώστε να αμύνονται αποτελεσματικά έναντι των θηρευτών τους. Χαρακτηριστικό παράδειγμα η αποθήκευση της ολεανδρίνης της πικροδάφνης από νύμφες του γένους *Danaus*. Το πτηνό *Cyanocitta sustata bromia* αποφεύγει τη θήρευση του εντόμου αυτού, αλλά και των ομοίων του σε εμφάνιση, επειδή η αποθηκευμένη ολεανδρίνη προκαλεί δυσάρεστες διαταραχές στο πεπτικό σύστημα.

Η εξουδετέρωση των ενδιάμεσων σημάτων τα οποία ενεργοποιούν αμυντικούς μηχανισμούς του φυτού, μπορεί να είναι αποφασιστικής σημασίας στρατηγική κίνηση του παθογόνου. Π.χ. η μετατροπή του σαλικυλικού οξέος σε κατεχόλη μέσω της υδροξυλάσης του σαλικυλικού οξέος. Η μεταβολική τροποποίηση επίσης του μορίου αμυντικών μεταβολιτών των φυτικών κυττάρων

αποτελεί ένα ακόμη κρίσιμο σημείο για την επιτυχία μιας επικείμενης προσβολής. Π.χ. ο μύκητας *Nectria haematococca* εξουδετερώνει τη φυτοαλεξίνη του μπιζελιού πισατίνη προξενώντας, μέσω κατάλληλου ενζύμου, απομεθυλίωση του μορίου της. Ενδιαφέρον επίσης παρουσιάζουν οι τελεστές ή ανάλογα σε δράση μόρια που παράγονται από παθογόνα ή φυτοφάγα και τροποποιούν τους αμυντικούς μηχανισμούς των φυτικών ιστών. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί η κορονατίνη (**εικόνα 13.24**) που παράγεται από το *Pseudomonas syringae* pv. tomato. Η ουσία αυτή μιμείται το γιασμονικό οξύ και προκαλεί έναρξη αμυντικών μηχανισμών έναντι εντόμων, ενώ παράλληλα παρεμποδίζεται η σύνθεση πρωτεϊνών που σχετίζονται με την παθογένεση (PRPs). Επομένως η κορονατίνη εκμεταλλεύεται την αρνητική αλληλεπίδραση των δύο αμυντικών μηχανισμών του φυτού (άμυνα έναντι εντόμων, επάγεται από το γιασμονικό οξύ-άμυνα έναντι παθογόνων, επάγεται από το σαλικυλικό οξύ) και προκαλεί λάθος συναγερμό προς όφελος του βακτηρίου. Υπάρχουν ενδείξεις ότι ανάλογα μόρια χρησιμοποιούνται και από έντομα.

Σε επίπεδο τρι-τροφικών σχέσεων παρουσιάζει επίσης ενδιαφέρον η περίπτωση ιών οι οποίοι διαδίδονται μέσω αφίδων. Όταν οι ιοί αυτοί προσβάλουν φυτικούς ιστούς τροποποιούν την έκλυση των πτητικών σημάτων που εκλύονται από τα φυτά (**βλ. ενότητα 13.9.3.2**) εις τρόπον ώστε να ελκύονται αφίδες οι οποίες θα εξασφαλίσουν τη διάδοσή τους.

Όσον αφορά στον άνθρωπο, πέραν της επιλογής κατάλληλων ποικιλιών (**βλ. ενότητα 12.2**), με το μαγείρεμα των τροφών εξουδετερώνει την ύπαρξη ανεπιθύμητων τοξικών συστατικών των φυτικών τροφών.

13.14. Ο δευτερογενής μεταβολισμός επιδέχεται πολύπλοκη ρύθμιση

Η παραγωγή και συσσώρευση δευτερογενών μεταβολιτών όπως έχει ήδη αναφερθεί ρυθμίζεται από μια σειρά παραγόντων του περιβάλλοντος. Το γεγονός αυτό είναι φυσικό επακόλουθο του ρόλου τον οποίον παίζουν οι δευτερογενείς μεταβολίτες στις αλληλεπιδράσεις των φυτών με το περιβάλλον. Η επαγωγή της σύνθεσης ορι-

σμένων τουλάχιστον δευτερογενών μεταβολιτών φαίνεται ότι αποτελεί μια γενικευμένη αντίδραση των φυτών σε κάθε είδους καταπόνηση, βιοτική ή αβιοτική ή και σε συνδυασμό τους. Η σύνθεση π.χ. ορισμένων φυτοαλεξινών του τύπου των ισοφλαβονοειδών, επάγεται όχι μόνο από διεγέρτες οι οποίοι παράγονται λόγω προσβολής από

παθογόνα, αλλά και από την ύπαρξη αυξημένων επιπέδων υπερϊώδους ακτινοβολίας.

Η συγκέντρωση κάθε δευτερογενούς μεταβολίτη σε ένα φυτικό οργανισμό είναι το αποτέλεσμα της δυναμικής ισορροπίας μεταξύ σύνθεσης, αποθήκευσης και αποδόμησης. Ο χρόνος ημιζωής των περισσότερων μορίων του είδους αυτού είναι μεταξύ 6 και 24 ωρών. Ο έλεγχος των βιοσυνθετικών οδών των δευτερογενών μεταβολιτών επιτελείται τόσο σε μεταγραφικό, όσο και μετα-μεταγραφικό επίπεδο. Τα περισσότερα δεδομένα προέρχονται από τη ρύθμιση της βιοσύνθεσης των φαινολικών ενώσεων και ιδιαίτερα από το ένζυμο-κλειδί, την αμμώνιο-λυάση της φαινυλαανίνης (PAL, βλ. ενότητα 12.3.1.1). Η δραστηριότητα του ενζύμου ρυθμίζεται μέσω ενός μεγάλου αριθμού παραγόντων, όπως οι προσβολές από παθογόνα, οι συγκεντρώσεις των ανοργάνων θρεπτικών συστατικών, τα επίπεδα των ορμονών, οι τραυματισμοί και η φωτεινή ακτινοβολία (μέσω του μηχανισμού του φυτοχρώματος). Η προσβολή από παθογόνους μύκητες π.χ. προκαλεί την επαγωγή της μεταγραφής του m-RNA το οποίο κωδικοποιεί την πρωτεΐνη της PAL, με αποτέλεσμα την επαγωγή της σύνθεσης φαινολικών ουσιών. Ορισμένοι διεγέρτες προκαλούν το ίδιο αποτέλεσμα, όπως π.χ. στην περίπτωση της σύνθεσης της φυτοαλεξίνης γλυκεολίνης (του τύπου των ισοφλαβονοειδών) σε κύτταρα σόγιας. Ένας ακόμη σημαντικός ρυθμιστικός παράγοντας της δραστηριότητας του ενζύμου *in vivo* φαίνεται

ότι είναι και η συγκέντρωση της φαινυλαανίνης, του υποστρώματος της PAL. Η συγκέντρωση του προδρόμου αυτού μορίου παραμένει συνήθως σε χαμηλά επίπεδα στα φυτικά κύτταρα και ενδεχομένως αποτελεί τον περιοριστικό παράγοντα στη βιοσύνθεσή των φαινολικών ενώσεων.

Εκτός όμως από το ένζυμο αυτό, ορισμένα ένζυμα που καταλύουν αντιδράσεις της οδού του σικιμικού οξέος (όπως η συνθετάση του DAHP, βλ. εικόνα 12.2) ρυθμίζονται από παράγοντες του περιβάλλοντος όπως η επάρκεια σε άζωτο, η φωτεινή ακτινοβολία, κλπ, αλλά και από το στάδιο ανάπτυξης του συγκεκριμένου οργάνου ή ιστού. Η ρύθμιση γίνεται τόσο σε επίπεδο γονιδίων και mRNA, δηλ. *de novo* σύνθεση των πρωτεϊνών, όσο και σε επίπεδο ενζυμικής δραστηριότητας. Ανάλογη πολύπλοκη ρύθμιση επιδέχεται και η αναγωγή του HMG-CoA, ένζυμο-κλειδί της οδού του μεβαλονικού οξέος (εικόνα 12.3). Το ένζυμο εντοπίζεται στις μεμβράνες του ενδοπλασματικού δικτύου και κωδικοποιείται από οικογένειες γονιδίων. Η έκφραση των γονιδίων αυτών παρουσιάζει εξειδίκευση σε επίπεδο ιστών αλλά και σε επίπεδο οντογενετικού σταδίου ανάπτυξης και ρυθμίζεται από παράγοντες του περιβάλλοντος (τραυματισμοί, προσβολές από παθογόνα) μέσω της δράσης ορμονών. Η δραστηριότητα του ενζύμου επιδέχεται ρύθμιση και σε μετα-μεταγραφικό επίπεδο, μέσω αλλοστερικών τροποποιητών. Το ένζυμο δραστηριοποιείται επίσης μέσω φωσφορυλίωσης από μια πρωτεϊνική κινάση.



Ανθοκυανίνες: Χρωστικές του τύπου των φλαβονοειδών με αντιοξειδωτικές ιδιότητες οι οποίες εμπλέκονται σε αμοιβαία επωφελείς σχέσεις μεταξύ φυτών και ζώων (επικονίαση, διασπορά των σπερμάτων). Περιλαμβάνουν τις ανθοκυανιδίνες και τις ανθοκυανίνες. Οι ανθοκυανίνες είναι υδατοδιαλυτές χρωστικές, γλυκοσυλιωμένα παράγωγα των ανθοκυανιδινών.

Ανθοκυανιδίνες: Το άγλυκο τμήμα των ανθοκυανινών (φλαβονοειδές). Αποτελούν τα πρόδρομα μόρια των ανθοκυανινών.

Οδηγοί νέκταρος: Κατάλληλο χρωματικό μοτίβο στα άνθη το οποίο καθοδηγεί τα έντομα στην ανεύρεση γύρης. Οι οδηγοί νέκταρος, ανάλογα με τις χρωστικές που τους δημιουργούν, είναι εμφανείς τόσο στην ορατή όσο και στην υπεριώδη περιοχή του φάσματος.

Οσμοφόρα: Αδένες που παράγουν αιθέρια έλαια και προσελκύουν τους επικονιαστές μέσω της όσφρησης.

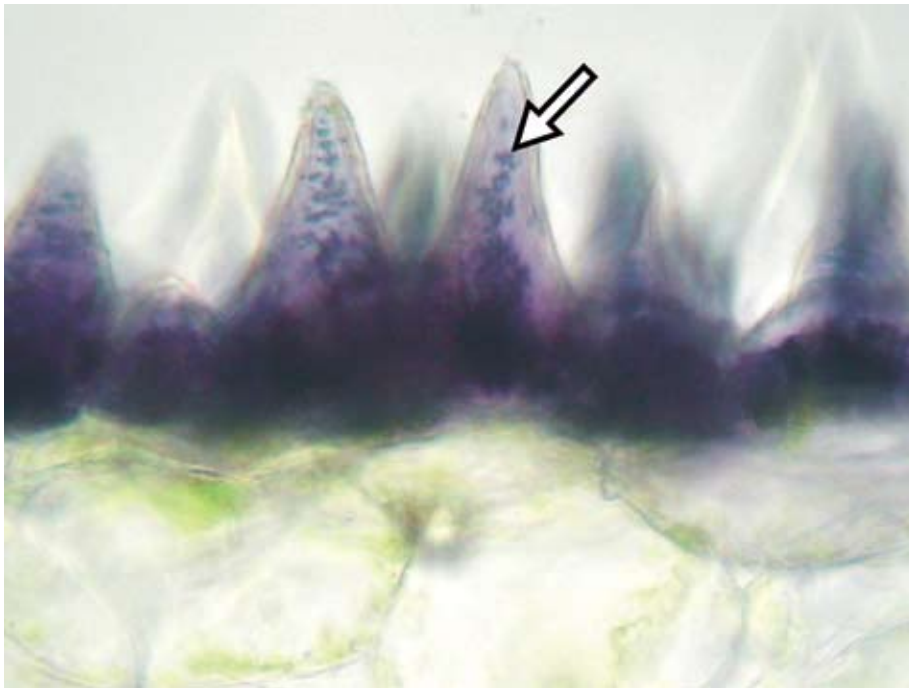
Θερμογόνος αναπνοή: Αναπνευστική δραστηριότητα μέσω της οποίας η παραγόμενη ενέργεια δεν μετατρέπεται σε ATP αλλά σε θερμότητα.

13.15. Οι δευτερογενείς μεταβολίτες συμμετέχουν και σε άλλες λειτουργίες

Οι δευτερογενείς μεταβολίτες δεν συμβάλουν μόνο στην αμυντική προστασία των φυτικών ιστών, αλλά ορισμένοι τουλάχιστον από αυτούς συμμετέχουν σε μια σειρά σημαντικές λειτουργίες.

A. Διαδραματίζουν σημαντικούς ρόλους στη διαδικασία αναπαραγωγής. Ορισμένες χρωστικές του τύπου των φλαβονοειδών (κυρίως **ανθοκυάνες**) εμπλέκονται στις αμοιβαία επωφελείς σχέσεις μεταξύ φυτών και ζώων τα οποία συμβάλλουν στη μεταφορά των γυρεόκοκκων και τη διασπορά των σπερμάτων. Οι **ανθοκυανίνες**, προσδίδουν στα άνθη και στους καρπούς τους χαρακτηριστικούς χρωματισμούς, μέσω των οποίων προσελκύνονται οι επικονιαστές ή οι καταναλωτές. Πρόκειται για γλυκοσυλιωμένα παράγωγα και ως εκ τούτου περισσότερο υδατοδιαλυτά από τα πρόδρομα φλα-

βονοειδή, τις **ανθοκυανιδίνες**. Η αυξημένη διαλυτότητά τους, επιτρέπει την αποθήκευσή τους στα χυμοτόπια συνήθως των επιδερμικών κυττάρων. Η τελική απόχρωση την οποία θα προσδώσουν οι ανθοκυανίνες στα άνθη ή τους καρπούς εξαρτάται από τη δομή και τους υποκαταστάτες του μορίου της χρωστικής, το pH του χυμοτοπίου στο οποίο αποθηκεύεται, την παρουσία ορισμένων μεταλλικών ιόντων (π.χ. σιδήρου) ή άλλων χρωστικών (π.χ. καροτενοειδών) κ.ά. Ο μπλε χρωματισμός των ανθέων του φυτού *Commelina communis* οφείλεται στην ύπαρξη της κομμελινίνης, ενός υπερμοριακού συμπλόκου ανθοκυανινών-φλαβονών-μαγνησίου σε αναλογία 6:6:4 στα χυμοτόπια των επιδερμικών κυττάρων, ενώ στα ορχεοειδή σε ανθοκυανικά χυμοτοπιακά έγκλειστα (**εικόνα 13.27**).



Εικόνα 13.27. Εγκάρσια τομή γλωσσαρίου του φυτού *Ophrys apifera*, όπως εμφανίζεται στο κοινό οπτικό μικροσκόπιο. Ο μελανός χρωματισμός του γλωσσαρίου οφείλεται σε συσσωματώματα ανθοκυανινών-πρωτεϊνών (λευκό βέλος) τα οποία εντοπίζονται στα χυμοτόπια των ιδιόμορφων επιδερμικών κυττάρων. Παρόμοια σωμάτια είναι ευρέως διαδεδομένα στα φυτά και ονομάζονται ανθοκυανικά χυμοτοπιακά έγκλειστα.

Σε ορισμένες περιπτώσεις η κατάλληλη κατανομή επί των πετάλων ορισμένων ουσιών οι οποίες απορροφούν στην υπεριώδη περιοχή του φάσματος (κυρίως φλαβονοειδών) δημιουργεί τους **οδηγούς νέκταρος**, δηλ. περιοχές τους άνθους εμφανείς μόνο στα έντομα, τα οποία παρουσιάζουν ευαίσθητη όραση στη φασματική αυτή περιοχή. Τα πέταλα κάτω από υπεριώδες φως εμφανίζονται σκοτεινότερα προς το κέντρο του άνθους δίδοντας την εντύπωση στόχου ο οποίος υποδεικνύει την ύπαρξη και τη θέση της γύρης. Οδηγοί νέκταρος υπάρχουν βεβαίως και για την ορατή περιοχή. Τα φλαβονοειδή και οι ανθοκυανίνες δεν αποτελούν τους μοναδικούς δευτερογενείς μεταβολίτες οι οποίοι παίζουν σημαντικό ρόλο στην προσέλκυση των επικονιαστών ή των ζώων τα οποία θα συμβάλλουν στη διασπορά των σπερμάτων. Η προσέλκυση πραγματοποιείται όχι μόνο μέσω της όρασης, αλλά και της όσφρησης. Στην περίπτωση αυτή παίρνουν μέρος διάφορα πτητικά μόρια, συνήθως τερπένια, τα οποία εντοπίζονται συνήθως σε ειδικούς αδένες, τα **οσμοφόρα**, με τη μορφή των αιθερίων ελαίων.

Μία ιδιόμορφη περίπτωση προσέλκυσης επικονιαστών αποτελεί η θερμογένεση στο γένος *Arum*. Κατά την ωρίμανση του άνθους και για ένα περιορισμένο χρονικό διάστημα παρατηρείται μία δραματική αύξηση στη **θερμογόνο αναπνοή** του σπάδικα δηλ. αναπνευστική δραστηριότητα μέσω της οποίας η παραγόμενη ενέργεια με τη μορφή ATP μειώνεται δραματικά, ενώ αντίστοιχα αυξάνονται οι θερμικές απώλειες. Το σαλικυλικό οξύ παίζει στην περίπτωση αυτή τον ρόλο του εξειδικευ-

μένου σήματος το οποίο προκαλεί την έναρξη της διαδικασίας. Η θερμογένεση προκαλεί σημαντική αύξηση της θερμοκρασίας του σπάδικα έως και κατά 14°C. Η αύξηση αυτή της θερμοκρασίας καθιστά πτητικές ορισμένες ουσίες (κυρίως αμίνες) οι οποίες προσδίδουν χαρακτηριστική οσμή στον σπάδικα, και ως εκ τούτου προσελκύουν έντομα επικονιαστές.

Η συμβολή των δευτερογενών μεταβολιτών στην αναπαραγωγή είναι σημαντική όχι μόνο στην προσέλκυση των επικονιαστών, αλλά και σε άλλα στάδια. Ορισμένα φλαβονοειδή χρησιμεύουν ως εξειδικευμένα σήματα τα οποία προσανατολίζουν την προβολή του γυρεόκοκκου προς τη σπερματική βλάστη.

Β. Παίζουν το ρόλο των εξειδικευμένων σημάτων στην εγκαθίδρυση των συμβιωτικών σχέσεων. Παρ' όλο που η σύνθεση φαινολικών ουσιών σχετίζεται με την άμυνα των φυτικών οργάνων, εν τούτοις σε ορισμένες περιπτώσεις ενώσεις του είδους αυτού εμπλέκονται σε αμοιβαία επωφελείς σχέσεις φυτών-μικροοργανισμών. Βακτήρια των ειδών *Bradyrhizobium* και *Rhizobium* παρουσιάζουν χημειοτακτική συμπεριφορά έναντι ορισμένων φαινολικών ενώσεων, κυρίως φλαβονοειδών, τα οποία εκκρίνονται από τις ρίζες ή τα σπέρματα ορισμένων φυτών. Στις περιπτώσεις αυτές τα φλαβονοειδή μεσολαβούν ως εξειδικευμένα σήματα για την εγκαθίδρυση των συμβιωτικών σχέσεων στα φυμάτια και ως επαγωγείς των γονιδίων *nod*. Ανάλογο ρόλο διαδραματίζουν φαινολικές ουσίες και στη συμβιωτική σχέση των μυκοριζών.

13.16. Τα παρασιτικά φυτά αποτελούν μια μορφή βιοτικής καταπόνησης

Η λέξη «φυτό» οδηγεί, μέσω συνειρμών, στη λέξη «αυτότροφος οργανισμός». Ωστόσο υπάρχουν πολυάριθμα φυτικά είδη για τα οποία ο χαρακτηρισμός «αυτότροφος οργανισμός» δεν αποδίδει την πραγματικότητα. Τα φυτά αυτά δεν διαθέτουν ικανότητα αφομοίωσης CO₂, αλλά και ικανότητα άντλησης νερού και θρεπτικών συστατικών από το εδαφικό διάλυμα σε επαρκείς ρυθμούς ώστε να υποστηρίζονται πλήρως οι ανάγκες τους σε σκελετούς άνθρακα και σε θρεπτικά συστατικά κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης. Εξαρ-

τώνται πλήρως ή μερικώς από ένα φυτό-ξενιστή από το οποίο εξασφαλίζουν τα απαραίτητα θρεπτικά συστατικά. Γι'αυτούς τους λόγους τα φυτά αυτά χαρακτηρίζονται ως **παρασιτικά**. Η ικανότητα παρασιτισμού χαρακτηρίζει περισσότερα από 4.000 φυτικά είδη τα οποία κατανέμονται σε 19 οικογένειες και 227 γένη, κυρίως των αγγειοσπέρμων. Στο σημείο αυτό θα πρέπει να τονιστεί ότι στην ομάδα των παρασιτικών φυτών δεν περιλαμβάνονται τα **επίφυτα**, η ομάδα των οποίων περιλαμβάνει φυτικούς οργανισμούς οι οποίοι

αναπτύσσονται ανεξάρτητα πάνω σε άλλα φυτά, χωρίς να εκδηλώνουν παρασιτισμό.

Τα παρασιτικά αγγειόσπερμα μπορούν να διαχωριστούν περαιτέρω σε δύο μεγάλες ομάδες: **A.** Η ομάδα των **ολοπαράσιτων** περιλαμβάνει αποκλειστικώς **υποχρεωτικά παρασιτικά φυτά (εικόνα 13.28)**. Η ολοκλήρωση του κύκλου ζωής των φυτών αυτών εξαρτάται πλήρως από το φυτό-ξενιστή. Τα φυτά αυτά δεν έχουν την ικανότητα αφομοίωσης CO₂ και αφομοίωσης αζώτου. Η συγκέντρωση χλωροφύλλης στους ιστούς τους παραμένει σε πολύ χαμηλά έως μηδενικά επίπεδα. **B.** Η ομάδα των **ημιπαράσιτων** περιλαμβάνει τόσο υποχρεωτικά παρασιτικά φυτά, όσο και **προαιρετικά παρασιτικά φυτά**. Τα ημιπαράσιτα περιέχουν χλωροφύλλη και παρουσιάζουν περιορισμένη φωτοσυνθετική ικανότητα, ωστόσο ο εφοδιασμός σε νερό και θρεπτικά συστατικά εξαρτάται πλήρως ή μερικώς από το φυτό-ξενιστή.

Τα παρασιτικά αγγειόσπερμα μπορούν επίσης να διαχωριστούν σε δύο μεγάλες ομάδες, ανάλογα με το όργανο του ξενιστή το οποίο απομυζούν (**παράσιτα ρίζας** ή **παράσιτα βλαστού**). Σύμφωνα με τα παραπάνω το *Cuscuta* sp. (**εικόνα 13.28.A**) χαρακτηρίζεται ως ολοπαράσιτο βλαστού, το *Viscum* sp. ημιπαράσιτο βλαστού, το *Orobanche* sp. ολοπαράσιτο ρίζας και το *Striga* sp. ημιπαράσιτο ρίζας.

Η ομάδα των παρασιτικών φυτών χαρακτηρίζεται από την ύπαρξη εξαιρετικής ποικιλομορφίας μορφών ζωής που περιλαμβάνουν από πόδες έως δένδρα (**εικόνα 13.28.E**). Ορισμένα παρασιτικά φυτά παρουσιάζουν υψηλή εκλεκτικότητα όσον αφορά στον ξενιστή (π.χ. το *Phoradendron scaberrimum* το οποίο παρασιτεί αποκλειστικά εις

βάρος άλλου παρασιτικού φυτού), ενώ άλλα μπορούν να παρασιτούν σε ένα ευρύ φάσμα φυτικών ειδών (π.χ. το *Viscum album* μπορεί να παρασιτεί σε πάνω από 450 είδη φυτών-ξενιστών). Μάλιστα έχει παρατηρηθεί ότι ένα παρασιτικό φυτό μπορεί να παρασιτεί ταυτόχρονα σε περισσότερους του ενός ξενιστές. Ορισμένα εξ αυτών παρουσιάζουν και οικονομικό ενδιαφέρον, όπως π.χ. το *Santalum album* (σανταλόξυλο) από το οποίο παράγονται αρωματικά έλαια, και το *Viscum album* από το οποίο παράγονται κυτοτοξίνες για φαρμακευτική χρήση στην αντιμετώπιση του καρκίνου.

Τα παρασιτικά φυτά σε επίπεδο οικοσυστήματος μπορούν να χαρακτηριστούν ως **θεμελιώδη** είδη, δηλ. είδη τα οποία επηρεάζουν κατά δυσανάλογο τρόπο το περιβάλλον τους σε σχέση με τη συμμετοχή τους στη συνολική βιομάζα. Ο παρασιτισμός έχει σοβαρές επιπτώσεις στην ανάπτυξη και στην αναπαραγωγική προσπάθεια του ξενιστή και έχει ως αποτέλεσμα την αποδυνάμωση και σε ακραίες περιπτώσεις το θάνατό του. Σε επίπεδο οικοσυστήματος τα παρασιτικά φυτά προκαλούν ανατροπή των ανταγωνιστικών σχέσεων μεταξύ των φυτικών ειδών που είναι ξενιστές και των φυτικών ειδών που δεν είναι ξενιστές. Η ανατροπή αυτή επιφέρει μεταβολές στη σύνθεση των βιοκοινωνιών, στη χλωριδική σύσταση και στη δυναμική των πληθυσμών και επηρεάζει όλα τα τροφικά επίπεδα. Το μέγεθος της επίδρασης των παρασιτικών φυτών στο οικοσύστημα εξαρτάται και από την εκλεκτικότητά τους ως προς τους ξενιστές. Π.χ. ένα και μόνο παρασιτικό άτομο *Cuscuta* μπορεί να σχηματίσει εκατοντάδες συνδέσεις με πολυάριθμα είδη ξενιστών και να καλύψει μια επιφάνεια 100 m².

Παρασιτικά φυτά: Φυτικά είδη τα οποία παρασιτούν εις βάρος άλλων φυτών-ξενιστών. Η ικανότητα αφομοίωσης CO₂, άντλησης νερού και θρεπτικών συστατικών εξαρτάται πλήρως ή μερικώς από τον ξενιστή.

Επίφυτα: Φυτικά είδη τα οποία αναπτύσσονται ανεξάρτητα πάνω σε άλλα φυτά, χωρίς να εκδηλώνουν παρασιτισμό.

Ολοπαράσιτα: Παρασιτικά φυτά των οποίων η ολοκλήρωση του κύκλου ζωής εξαρτάται πλήρως από το φυτό-ξενιστή. Τα φυτά αυτά δεν έχουν την ικανότητα αφομοίωσης CO₂ και αφομοίωσης αζώτου. Είναι υποχρεωτικά παρασιτικά φυτά.

Ημιπαράσιτα: Παρασιτικά φυτά τα οποία περιέχουν χλωροφύλλη και παρουσιάζουν περιορισμένη φωτοσυνθετική ικανότητα, ωστόσο ο εφοδιασμός σε νερό και θρεπτικά συστατικά εξαρτάται πλήρως ή μερικώς από το φυτό-ξενιστή. Μπορεί να είναι υποχρεωτικά ή προαιρετικά παρασιτικά φυτά.

Υποχρεωτικά παρασιτικά φυτά: Ολοπαράσιτα ή ημιπαράσιτα των οποίων η ολοκλήρωση του κύκλου ζωής εξαρτάται πλήρως από το φυτό-ξενιστή.

Προαιρετικά παρασιτικά φυτά: Παρασιτικά φυτά τα οποία ωστόσο μπορούν να ολοκληρώσουν το βιολογικό τους κύκλο χωρίς να παρασιτούν, με βραδύτερους όμως ρυθμούς ανάπτυξης.

Παράσιτα ρίζας: Παρασιτικά φυτά τα οποία απομυζούν τον ξενιστή μέσω της ρίζας του.

Παράσιτα βλαστού: Παρασιτικά φυτά τα οποία απομυζούν τον ξενιστή μέσω του βλαστού του.

Θεμελιώδη είδη: Είδη τα οποία επηρεάζουν κατά δυσανάλογο τρόπο το περιβάλλον τους σε σχέση με τη συμμετοχή τους στη συνολική βιομάζα.





Εικόνα 13.28. Α. Το ολοπαράσιτο βλαστού *Cuscuta* sp. το οποίο παρασιτεί φυτό *Euphorbia* sp. Β. Διείδυση μυζητήρα του ολοπαράσιτου *Cuscuta* sp. στο βλαστό φυτού-ξενιστή. Στο κάτω δεξιό μέρος της εικόνα διακρίνεται η ηθμαγγειώδης δεσμίδα του ξενιστή την οποία προσεγγίζει ο μυζητήρας. Χρώση σαφρανίνης-fast green. Ο κόκκινος χρωματισμός παράγεται από λιγνινοποιημένα κυτταρικά τοιχώματα (κυρίως των αγγείων του ξύλου του ξενιστή) και από κύτταρα με έντονη μεριστωματική δραστηριότητα (κυρίως του παρασίτου). Γ. Ταξιανθία του λύκου (*Orobancha* sp.). Δ. Η υπόγεια σύνδεση του λύκου με τον ξενιστή του (γεράνι στην περίπτωση της φωτογραφίας). Ε. Το ημιπαράσιτικό ρίζας «δένδρο των χριστουγέννων» (*Nuytsia floribunda*) στη Δυτική Αυστραλία.

13.16.1. Τα σπέρματα ορισμένων παρασίτων βλαστάνουν κάτω από ιδιόμορφες συνθήκες

Σε πολλές περιπτώσεις οι καρποί των παρασιτικών φυτών διευκολύνουν τη διασπορά των σπερμάτων μέσω πτηνών. Το σχήμα, το χρώμα και το πλούσιο περιεχόμενο προσελκύουν πτηνά τα οποία καταναλώνουν τους καρπούς αυτούς και στη συνέχεια διασπείρουν τα σπέρματα μέσω των περιπτωμάτων τους. Στην περίπτωση

των παρασιτικών του τύπου του *Viscum album* τα σπέρματα περιβάλλονται από κολλώδεις ουσίες οι οποίες προκαλούν την προσκόλληση των περιπτωμάτων των πτηνών σε κλαδιά υποψήφιων ξενιστών, επομένως οι πιθανότητες εξάπλωσης του παρασίτου αυξάνονται θεαματικά.

Τα σπέρματα των παρασιτικών φυτών έχουν συνήθως μικρό μέγεθος (επομένως διαθέτουν περιορισμένα θρεπτικά αποθέματα) και ισχυρά περιβλήματα, τα οποία παρέχουν ισχυρή προστασία και παρατεταμένη διάρκεια ζωής. Τα σπέρματα ορισμένων παρασιτικών φυτών βλαστάνουν ανεξάρτητα από την παρουσία του φυτού ξενιστή (π.χ. *Cuscuta* sp.), ωστόσο ορισμένα άλλα (π.χ. *Striga* sp., *Orobanch* sp., και *Phelipanche* sp. της οικογένειας Orobanchaceae) απαιτούν ένα χημικό ερέθισμα από τον ξενιστή για την επαγωγή της βλάστησής τους. Τα χημικά αυτά ερεθίσματα ονομάζονται **ξενογνωσίνες**. Η τελευταία περίπτωση παρουσιάζει ιδιαίτερο ενδιαφέρον, καθόσον τα χημικά αυτά ερεθίσματα εξασφαλίζουν τη γειονία ενός ξενιστή, αλλά δίδουν επίσης τη δυνατότητα καταπολέμησης των παρασιτικών φυτών. Η βλάστηση των σπερμάτων του *Striga* sp. διεγείρεται από τη στριγκόλη, ένα σεσκιτερπένιο, σε εξαιρετικά χαμηλές συγκεντρώσεις, της τάξης των 10^{-12} M. Παρόλο ότι η στριγκόλη εκκρίνεται από τις ρίζες του βαμβακιού στο εδαφικό διάλυμα, το βαμβάκι δεν αποτελεί ξενιστή του παρασίτου. Στη συνέχεια απομονώθηκαν ανάλογες ξενογνωσίνες από διαφορετικούς ξενιστές παρασιτικών φυτών, οι οποίες παρουσιάζουν παρόμοια μοριακή δομή και αναφέρονται ως **στριγκολακτόνες (εικόνα 13.29)**. Οι στριγκολακτόνες λοιπόν είναι ουσίες παρόμοιας χημικής δομής, δρουν σε εξαιρετικά χαμηλές συγκεντρώσεις και διεγείρουν τη βλάστηση σπερμάτων παρασίτων ρίζας. Η ανακάλυψη των στριγκολακτονών έθεσε αναπόφευκτα και το ερώτημα για πιο λόγο τα φυτά να εκκρίνουν από τις ρίζες τους ενώσεις οι οποίες ουσιαστικά

προωθούν τον εις βάρος τους παρασιτισμό. Η απάντηση στο ερώτημα σχετίζεται με τη δημιουργία συμβιωτικών σχέσεων. Οι στριγκολακτόνες διεγείρουν την έντονη διακλάδωση των υφών των μυκοριζών και η απέκκρισή τους αυξάνεται σε συνθήκες έλλειψης φωσφόρου ή αζώτου. Η συμβιωτική σχέση των μυκοριζών έχει πολλαπλά οφέλη για τα φυτά, δεδομένου ότι ενισχύει την αναζήτηση θρεπτικών συστατικών και νερού. Επομένως η απέκκριση των ουσιών αυτών από τα φυτά αποτελεί ένα μέσο επικοινωνίας με τους συμβιωτικούς μύκητες, το οποίο στη διάρκεια της εξέλιξης αξιοποιήθηκε από τα παρασιτικά φυτά προς όφελός τους. Ας σημειωθεί ότι η εγκαθίδρυση των συμβιωτικών σχέσεων έχει ως αποτέλεσμα τη μείωση της απέκκρισης στριγκολακτονών, και επομένως περιορίζει τον παρασιτισμό.

Τα σπέρματα ορισμένων παρασιτικών φυτών βλαστάνουν υπό την επίδραση ξενογνωσινών διαφορετικής χημικής δομής από εκείνη των στριγκολακτονών (π.χ. διυδροσοργολεόνη, σεσκιτερπενικές λακτόνες, κουμαρίνη, γιασμονικό οξύ, καθώς και ορισμένοι μεταβολίτες που παράγονται από μύκητες, όπως η φουσικοσίνη). Η διυδροσοργολεόνη (**εικόνα 13.29**) απεκκρίνεται από τις ρίζες του σόργου (*Sorghum bicolor*) και διεγείρει τη βλάστηση των σπερμάτων του *Striga*. Η ουσία αυτή επάγει τη σύνθεση αιθυλενίου, το ορμονικό δηλ. σήμα το οποίο προκαλεί τη βλάστηση των σπερμάτων. Είναι ενδιαφέρον ότι η οξειδωμένη μορφή της υδροκινόνης αυτής (**εικόνα 13.29**), η σοργολεόνη (κινόνη), αποτελεί ισχυρό παράγοντα αλληλοπάθειας, παρεμποδίζει δηλ. τη βλάστηση σπερμάτων γειτονικών ζιζανίων.

13.16.2. Ο σχηματισμός μυζητήρων αποτελεί το καθοριστικό στάδιο για την εγκαθίδρυση παρασιτικών σχέσεων

Η προσκόλληση, η διείσδυση στους ιστούς του ξενιστή και στη συνέχεια η μεταφορά νερού και θρεπτικών συστατικών από αυτούς προς το παράσιτο επιτυγχάνεται με το **μυζητήρα**, ένα

κατάλληλα διαμορφωμένο όργανο το οποίο αναπτύσσουν τα περισσότερα παρασιτικά φυτά (**εικόνα 13.28.B**). Οι ρίζες των νεαρών παρασιτικών αρτιβλάστων δεν διαθέτουν καλύπτρα, ενώ οι

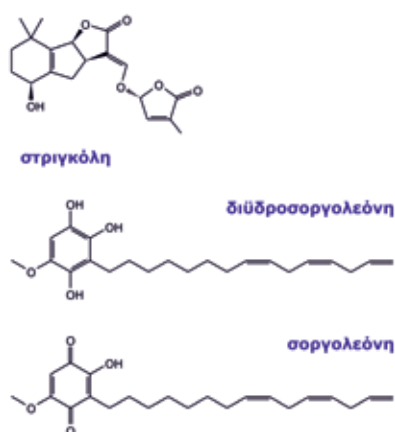
Ξενογνωσίνες: Μόρια τα οποία παράγονται από τον ξενιστή και επάγουν τη βλάστηση των σπερμάτων παρασιτικών φυτών.

Στριγκολακτόνες: Ξενογνωσίνες παρόμοιας χημικής δομής, οι οποίες δρουν σε εξαιρετικά χαμηλές συγκεντρώσεις και διεγείρουν τη βλάστηση σπερμάτων παρασίτων ρίζας, αλλά και την εγκαθίδρυση των συμβιωτικών σχέσεων των μυκοριζών.

Μυζητήρας παρασιτικών φυτών: Κατάλληλα διαμορφωμένο όργανο των αρτιβλάστων παρασιτικών φυτών το οποίο διευκολύνει την προσκόλληση, τη διείσδυση στους ιστούς του ξενιστή και στη συνέχεια τη μεταφορά νερού και θρεπτικών συστατικών προς το παράσιτο.

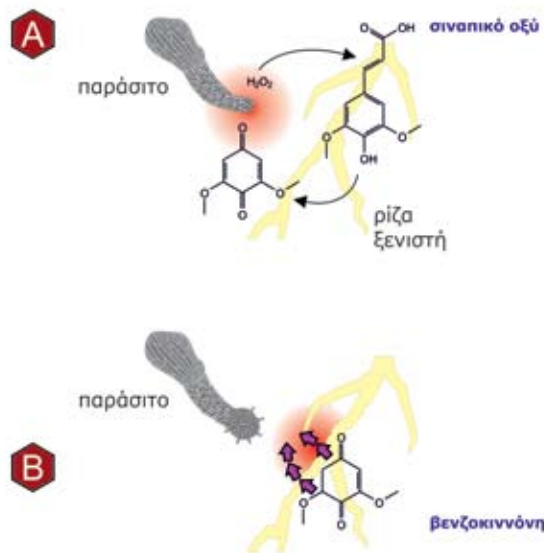


μυζητήρες σχηματίζονται στα νεαρά παρασιτικά αρτίβλαστα από ριζικά τριχίδια. Στα περισσότερα επίσης παρασιτικά είδη η ανάπτυξη του μυζητήρα επάγεται από εξειδικευμένα χημικά ερεθίσματα (ξενογνωσίνες) τα οποία εντοπίζονται συνήθως στα κυτταρικά τοιχώματα των κυττάρων του φυτού-ξενιστή. Π.χ. ο σχηματισμός του μυζητήρα του παρασιτικού *Striga asiatica* προωθείται παρουσία χαμηλών συγκεντρώσεων (10^{-5} - 10^{-7} M) 2,6-διμεθοξυ- β -βενζοκινόνης (DMBQ) η οποία απελευθερώνεται στη ριζόσφαιρα μετά από την προσέγγιση της ρίζας του νεαρού παρασιτικού αρτίβλαστου. Έχει διαπιστωθεί ότι τα επιδερμικά κύτταρα των ριζών του *S. asiatica* παράγουν υψηλές συγκεντρώσεις H_2O_2 , το οποίο διαχέεται προς τα κύτταρα της ρίζας του ξενιστή όπου και προκαλεί τη μετατροπή απλών φαινολικών ενώσεων (όπως του σιναπικού οξέος) προς βενζοκινόνες. Η μετατροπή καταλύεται από τις υπεροξειδάσες των κυττάρων του ξενιστή. Στη συνέχεια οι παραγόμενες βενζοκινόνες διαχέονται προς τη ρίζα του παρασιτικού αρτίβλαστου και παίζουν το ρόλο των ξενογνωσινών, ενεργοποιώντας άμεσα ή έμμεσα κατάλληλα γονίδια του παρασίτου (**εικόνα 13.30**). Μεταξύ αυτών συγκαταλέγονται και γονίδια τα οποία κωδικοποιούν εκτασίνες, πρωτεΐνες οι οποίες παίζουν ρόλο στη ρύθμιση της επιμήκυνσης του κυτταρικού τοιχώματος (**βλ. ενότητα 2.3.3**). Από την άλλη πλευρά, θεωρείται πιθανό ότι οι συγκεντρώσεις H_2O_2 εντός των κυττάρων του ξενιστή δεν είναι αρκετά υψηλές ώστε να ενεργοποιήσουν τους μηχανισμούς επαγόμενης άμυνας.



Εικόνα 13.29. Η χημική δομή της στριγκολακτόνης, της διϋδροσοργολεόνης και της οξειδωμένης της μορφής, διϋδροκινόνη της σοργολεόνης.

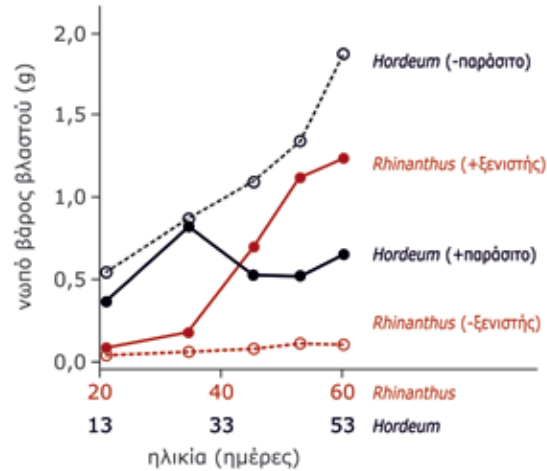
Ο σχηματισμός του μυζητήρα συνοδεύεται και από τη δραστηριότητα υδρολυτικών ενζύμων του παρασίτου τα οποία αλλοιώνουν τη δομή της επιφάνειας του ξενιστή και διευκολύνουν τη διείσδυση του μυζητήρα στο εσωτερικό του οργάνου. Στη συνέχεια κύτταρα της ηθμαγγειώδους δεσμίδας του παρασίτου έρχονται σε επαφή με τα αντίστοιχα του ξενιστή, ώστε το περιεχόμενο των ηθμοσωλήνων ή/και των αγγείων του ξύλου να οδηγείται προς το παράσιτο. Συνήθως δεν παρατηρούνται άμεσες συνδέσεις ή συμπλασματικές επαφές μεταξύ των κυττάρων του παρασίτου και εκείνων του ξενιστή. Η μεταφορά των υλικών του ξενιστή προς τον μυζητήρα φαίνεται ότι συμβαίνει μέσω των βοθρίων και είναι εν μέρει παθητική (μέσω του αποπλάστη) και εν μέρει ενεργητική. Στην τελευταία περίπτωση σημαντικό ρόλο παίζουν ενδεχομένως κύτταρα του παρασίτου τα οποία παρουσιάζουν δομή ανάλογη με αυτή των μεταφορικών κυττάρων. Οι οργανικές ενώσεις (υδατάνθρακες, αμινοξέα) τα οποία προσλαμβάνονται από τον μυζητήρα υφίστανται σημαντικές αλλαγές πριν εισέλθουν στο βλαστό του παρασίτου. Ως αποτέλεσμα, το περιεχόμενο σε οργανικά συστατικά του παρασίτου παρουσιάζει σημαντικές ποιοτικές διαφορές με εκείνο του ξενιστή.



Εικόνα 13.30. Διαγραμματική παρουσίαση του σχηματισμού μυζητήρα στο παρασιτικό *Striga asiatica*. Η παραγωγή και η δημιουργία κλιμάκωσης συγκεντρώσεων H_2O_2 από το νεαρό παρασιτικό αρτίβλαστο έχει ως αποτέλεσμα τη μετατροπή απλών φαινολικών ουσιών (όπως του σιναπικού οξέος) προς βενζοκινόνες (**A**). Οι βενζοκινόνες συμπεριφέρονται ως ξενογνωσίνες οι οποίες επάγουν τη διαδικασία σχηματισμού μυζητήρων στο παράσιτο (**B**). Keyes et al. 2001

13.16.3. Οι επιπτώσεις του παρασιτισμού στο ρυθμό ανάπτυξης του ξενιστή εξαρτώνται από τα υπάρχοντα επίπεδα αζώτου

Ορισμένα ημιπαρασιτικά φυτά, όπως ήδη αναφέρθηκε, έχουν την ικανότητα να αναπτύσσονται και απουσία του ξενιστή, ωστόσο η ανάπτυξή τους επιταχύνεται θεαματικά όταν παρασιτούν (εικόνα 13.31). Στην τελευταία περίπτωση η ανάπτυξη του ξενιστή επιβραδύνεται. Το φαινόμενο αυτό είναι έντονο εφόσον η τροφοδοσία σε άζωτο παραμένει σε χαμηλά επίπεδα. Παρουσία επαρκών επιπέδων αζώτου η ανάπτυξη του ξενιστή και η παραγωγικότητά του δεν επηρεάζονται σημαντικά. Παρουσία χαμηλών επιπέδων αζώτου η φωτοσυνθετική ταχύτητα του σόργου, ως ξενιστή του ημιπαρασίτου *Striga hermontica* μπορεί να παρουσιάσει πτώση της τάξης του 40%, ενώ παρουσία υψηλών συγκεντρώσεων αζώτου η φωτοσύνθεση δεν επηρεάζεται ή αυξάνεται, πιθανόν επειδή οι ιστοί του παρασίτου λειτουργούν ως μεταβολικοί καταναλωτές.



Εικόνα 13.31. Η καμπύλη αύξησης του κριθαριού (*Hordeum vulgare*) απουσία ή παρουσία του ημιπαρασίτου, καθώς και η καμπύλη αύξησης του ημιπαρασίτου *Rhinanthus serotinus*, το οποίο αναπτύχθηκε είτε αυτόνομα είτε παρασιτικά. Lambers et al. 1998

13.16.4. Σε πολλές περιπτώσεις η απομύζηση θρεπτικών συστατικών του ξενιστή βασίζεται στην υψηλή διαπνευστική ταχύτητα του παρασίτου

Τα περισσότερα παρασιτικά φυτά, κυρίως τα ημιπαρασίτα, χαρακτηρίζονται από υψηλό αριθμό στομάτων ανά επιφάνεια, υψηλή διαπνευστική ταχύτητα και χαμηλή αποδοτικότητα χρήσης νερού (WUE) (βλ. πίνακα 13.3). Τα χαρακτηριστικά αυτά φαίνεται ότι οφείλονται στην απευθείας σύνδεση του μυζητήρα με τα αγγεία του ξύλου του ξενιστή.

Ο μηχανισμός κινήσεων των καταφρακτικών κυττάρων των παρασιτικών φυτών δεν εμφανίζει τη χαρακτηριστική ευαισθησία ως προς το ABA, με συνέπεια τα στόματα των φυτών αυτών να κλείνουν μόνον όταν το σχετικό περιεχόμενο σε νερό των φύλλων τους πέσει σε πολύ χαμηλά επίπεδα. Η υψηλή ταχύτητα διαπνοής των παρασιτικών φυτών επιτρέπει την ευκολότερη άντληση των θρεπτικών συστατικών από τον ξενιστή. Οι ταχύτερες απώλειες νερού από τα παρασιτικά φυτά αφενός μεν μπορεί να προκαλέσουν υδατική καταπόνηση στον ξενιστή, αφετέρου προκα-

λούν σημαντική πτώση της θερμοκρασίας των φύλλων του παρασίτου. Π.χ. η θερμοκρασία των φύλλων του ημιπαρασίτου *Striga hermonthica* μπορεί να είναι μέχρι και 7°C χαμηλότερη από αυτή του αέρα. Η εφαρμογή αντιδιαπνευστικών ουσιών προκαλεί μείωση της ταχύτητας της διαπνοής και επομένως σημαντική αύξηση της θερμοκρασίας των φύλλων των παρασιτικών φυτών. Σε πολλές περιπτώσεις ο χειρισμός αυτός μπορεί να προκαλέσει ακόμη και το θάνατο του παρασιτικού φυτού.

Ορισμένα τουλάχιστον παρασιτικά είδη δεν διαθέτουν μηχανισμούς ελέγχου για την είσοδο ή/και έξοδο των ανόργανων θρεπτικών στοιχείων από και προς τους ιστούς τους. Για το λόγο αυτό ορισμένα είδη συσσωρεύουν ανόργανα ιόντα σε πολύ υψηλές συγκεντρώσεις και απαιτούνται ειδικοί μηχανισμοί για την απομάκρυνση ή/και εξουδετέρωσή τους. Στους μηχανισμούς αυτούς περιλαμβάνονται η παχυφυλλία, η καθήλωση ιόντων

νατρίου στα γηραιότερα φύλλα, η συσσώρευση συμβατών οσμωλυτών και σε ορισμένες περι-

πτώσεις η απέκκριση των πλεοναζόντων ιόντων από εξειδικευμένους αδένες.

Πίνακας 13.3. Σύγκριση ορισμένων ανατομικών και φυσιολογικών χαρακτηριστικών του υποχρεωτικού ημιπαρασιτικού ρίζας *Striga hermonthica* και του συγγενούς μη παρασιτικού είδους *Antirrhinum majus*. Lambers et al 1998

ανατομικό ή φυσιολογικό χαρακτηριστικό	<i>Striga</i>	<i>Antirrhinum</i>
αριθμός στομάτων ανά mm² φύλλου		
προσαξονική επιφάνεια	114	36
αποαξονική επιφάνεια	192	132
ταχύτητα διαπνοής, mmol m⁻² s⁻¹	8,5	5,7
περιεχόμενο σε χλωροφύλλη, g m⁻²	2,6	7,2
ταχύτητα φωτοσύνθεσης, μmol m⁻² s⁻¹	2,5	15,0
WUE, mmol CO₂ mol⁻¹ H₂O	0,3	2,9

13.16.5. Η άμυνα των φυτών έναντι των παρασιτικών φυτών παρουσιάζει κοινά χαρακτηριστικά με αυτήν έναντι παθογόνων και εντόμων.

Ορισμένα φυτά παρουσιάζουν ανθεκτικότητα έναντι προσβολών από παρασιτικά φυτά και ως εκ τούτου εμφανίζουν ασυμβατότητα η οποία οδηγεί στο θάνατο του παρασίτου. Η ανθεκτικότητα αποδίδεται τόσο σε μηχανισμούς προϋπάρχουσας, όσο και σε μηχανισμούς επαγόμενης άμυνας και μπορεί να εκδηλωθεί σε διαφορετικά στάδια του βιολογικού κύκλου του παρασιτικού φυτού:

- A.** Πριν από την πρόσδεση με τον ξενιστή,
- B.** Κατά τη διείδυση του μυζητήρα
- Γ.** Μετά από τη σύνδεση του μυζητήρα με το αγγειακό σύστημα του ξενιστή.

Στην πρώτη περίπτωση οι υποψήφιοι ξενιστές παράγουν σε χαμηλές συγκεντρώσεις τους διεγέρτες (στριγκολακτόνες ή DMBQ).

Στη δεύτερη περίπτωση πραγματοποιείται διείδυση του μυζητήρα στο φλοιώδες παρέγχυμα της ρίζας, ωστόσο δεν κατορθώνει να εξουδετερώσει το μηχανικό φράγμα της ενδοδερμίδας. Η ανθεκτικότητα σχετίζεται με την προϋπάρχουσα ή επαγόμενη εναπόθεση καλλόζης και φελλίνης, την επαναδιευθέτηση πρωτεϊνών στο κυτταρικό τοίχωμα και τη συσσώρευση φαιολικών ενώσεων. Η επαγόμενη άμυνα, όπως και στην περίπτωση των παθογόνων, στηρίζεται στην έκφραση γονιδίων ανθεκτικότητας τα οποία κωδικοποιούν πρωτεΐνες που πιθανόν αναγνωρίζουν την προσέγγιση του μυζητήρα. Σε πολλές περιπτώσεις επαγόμενης άμυνας και νέκρωσης του παρασιτικού φυτού παρατηρούνται επίσης αντιδράσεις

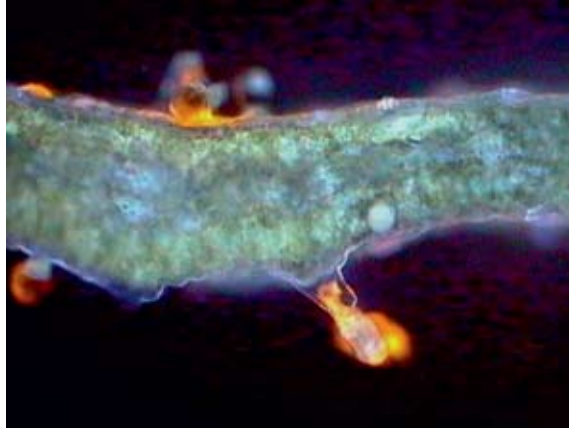
παρόμοιες με την αντίδραση υπερευαισθησίας, καθώς και εμπλοκή τόσο του σαλικυλικού, όσο και του γιασμονικού οξέος στην εκδήλωση ανθεκτικότητας.

Στην τρίτη περίπτωση η νέκρωση του παρασιτικού φυτού συμβαίνει παρά το γεγονός ότι η διείδυση του μυζητήρα και η σύνδεσή του με το αγγειακό σύστημα του ξενιστή είναι επιτυχείς. Στα αγγεία του ξενιστή συσσωρεύονται ουσίες οι οποίες τα αχρηστεύουν, συμβαίνουν δηλ. τυλώσεις (βλ. ενότητα 13.1). Έχει επίσης παρατηρηθεί νέκρωση του παρασιτικού φυτού ακόμη και όταν τα αγγεία του ξενιστή παραμένουν λειτουργικά, ωστόσο ο αμυντικός μηχανισμός παραμένει αδιευκρίνιστος.

13.17. Η αλληλοπάθεια αφορά στις χημικές αλληλεπιδράσεις μεταξύ γειτονικών φυτών

Ως **αλληλοπάθεια** ορίζεται το φαινόμενο της κάθε τύπου βιοχημικής επίδρασης συγκεκριμένων ουσιών ενός φυτού επί άλλων φυτικών οργανισμών, ζώων ή μικροοργανισμών. Η επίδραση αυτή χαρακτηρίζεται από παρεμπόδιση ή προώθηση των βιολογικών διαδικασιών του οργανισμού-στόχου όπως η βλάστηση σπερμάτων (φυτών) ή σπορίων (μυκήτων), η κυτταρική διαίρεση, κ.λπ. Η αλληλοπάθεια βασίζεται στην παραγωγή και διασπορά στο περιβάλλον δραστικών χημικών ουσιών, κατά κανόνα δευτερογενών μεταβολιτών. Δεδομένου ότι οι χημικές αυτές ουσίες επηρεάζουν τη φυσιολογία αλλά και την οικολογική εξάπλωση των γειτονικών οργανισμών, φαίνεται ότι διαδραματίζουν σημαντικό ρόλο στις σχέσεις ανταγωνισμού μεταξύ των ειδών στο φυσικό περιβάλλον.

Η αλληλοπάθεια φαίνεται ότι απευθύνεται κυρίως σε φυτικούς οργανισμούς οι οποίοι δεν έχουν ξεπεράσει το στάδιο της εγκαθίδρυσης (δηλ. σε σπέρματα ή αρτίβλαστα). Ορισμένες απλές φαινολικές ενώσεις (απλές φαινόλες, το βενζοϊκό και το κινναμικό οξύ και τα παράγωγά τους, κουμαρίνες, φλαβονοειδή, κ.λπ.), αλλά και άλλοι δευτερογενείς μεταβολίτες (π.χ. τερπένια, αλκαλοειδή) μπορεί να επηρεάζουν αρνητικά τη βλάστηση των σπερμάτων και την ανάπτυξη των νεαρών γειτονικών φυτών. Τα συστατικά αυτά μπορεί να διοχετεύονται στο έδαφος μετά από έκπλυση, ή στην ατμόσφαιρα ως πτηνικά μόρια, τα οποία τελικώς προσροφώνται στα συστατικά του εδάφους. Ορισμένα φρύγανα ή θάμνοι της μεσο-



Εικόνα 13.32. Εγκάρσια τομή φύλλου του φυτού *Dittrichia viscosa*, όπως εμφανίζεται στο μικροσκόπιο φθορισμού. Διακρίνονται αδενώδεις τρίχες η κεφαλή των οποίων φθορίζει με έντονο πορτοκαλί χρώμα λόγω της παρουσίας φαινολικών ουσιών. Το έκκριμα των τριχών, το οποίο αποτελεί ένα μίγμα φαινολικών ουσιών (κυρίως φλαβονοειδών) και τερπενίων (κυρίως σεσκιτερπενικών λακτονών), παρουσιάζει ισχυρή αλληλοπαθητική δράση. Σ. Σταυριανάκου, Διδακτορική Διατριβή

γειακής χλωρίδας, όπως το θυμάρι και η ακονιζά (*Dittrichia viscosa*) παρουσιάζουν ισχυρή αλληλοπαθητική δράση. Συγκεκριμένα το αιθέριο έλαιο του θυμαριού παρεμποδίζει τη βλάστηση σπερμάτων άλλων φυτών, ενώ το ρητινώδες έκκριμα των φύλλων του *Dittrichia* (**εικόνα 13.32**) αφενός μεν παρεμποδίζει τη βλάστηση σπερμάτων άλλων φυτών, αφετέρου είναι τοξικό έναντι φυτοπαθογόνων βακτηρίων και μυκήτων.

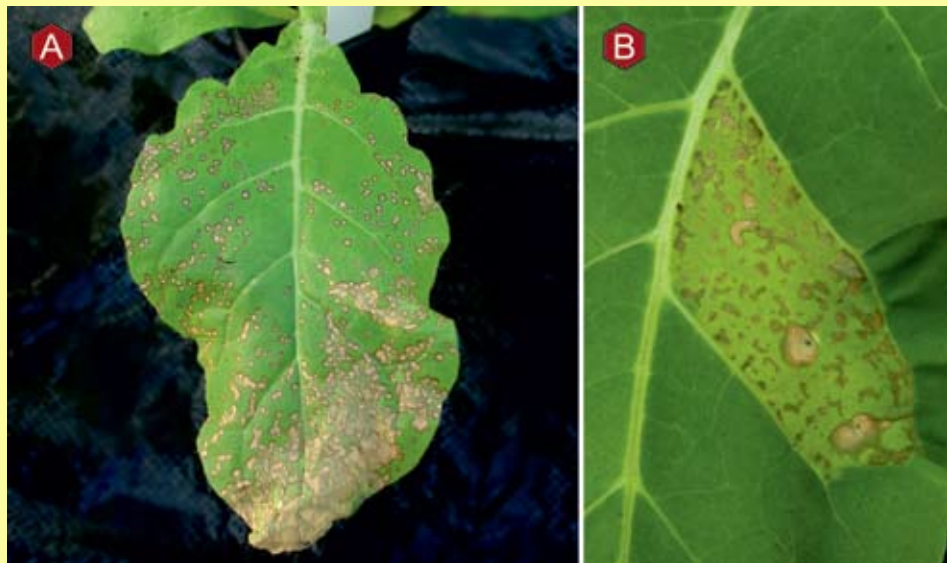
Αλληλοπάθεια: Η παραγωγή από ένα φυτικό οργανισμό και η διασπορά στο περιβάλλον δραστικών χημικών ουσιών, κατά κανόνα δευτερογενών μεταβολιτών, που έχει ως στόχο την ανάπτυξη άλλων φυτικών οργανισμών, ζώων ή μικροοργανισμών



Ένθετο 13.1. Ασυμβατότητα παθογόνου-ξενιστή και εκδήλωση αντίδρασης υπερευαισθησίας

Η εκδήλωση αντίδρασης υπερευαισθησίας μπορεί να παρατηρηθεί στο εργαστήριο με τη χρήση κατάλληλου ξενιστή και κατάλληλου παθογόνου. Π.χ. τα φυτά καπνού που διαθέτουν το γονίδιο ανθεκτικότητας N εκδηλώνουν ανθεκτικό-

τητα έναντι προσβολών από τον ιό του μωσαϊκού του καπνού (TMV). Η εφαρμογή μολυσμάτων στην επιφάνεια των φύλλων καπνού οδηγεί στην εκδήλωση αντίδρασης υπερευαισθησίας και την εμφάνιση νεκρωτικών κηλίδων (εικόνα 13.33).



Εικόνα 13.33. Μη συμβατή αλληλεπίδραση φυτών καπνού που διαθέτουν το γονίδιο ανθεκτικότητας N με τον ιό του μωσαϊκού του καπνού (TMV). Η αλληλεπίδραση οδηγεί στην εκδήλωση της Αντίδρασης Υπερευαισθησίας και την εμφάνιση νεκρωτικών κηλίδων. Το μόλυσμα εφαρμόστηκε με επίπαση στην επιφάνεια του φύλλου (A) ή με τοπική έγχυση σε τμήμα του φύλλου (B). Οι φωτογραφίες χορηγήθηκαν από τον Επίκ. Καθηγητή ΓΠΑ Δ. Τσιτσιγιάννη

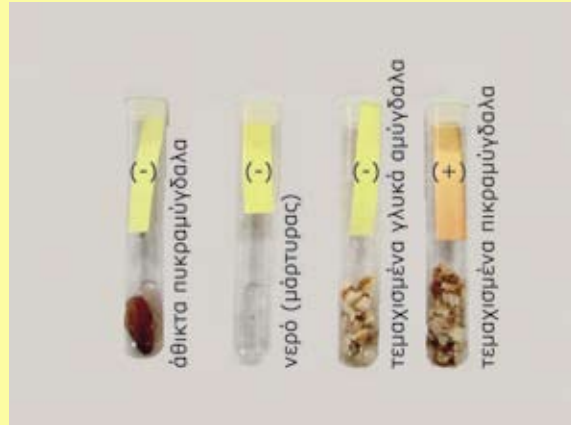
Ένθετο 13.2. Ποιοτική ανίχνευση της έκλυσης HCN από το τραυματισμένο ενδοσπέρμιο των πικραμύγδαλων

Η αμυγδαλιά (*Prunus amygdalus* - *Amygdalus communis*) κατάγεται από θερμές και ξηρές περιοχές της μέσης ανατολής (Ιράν), και εξαπλώθηκε κατά μήκος των παραλίων της Μεσογείου, στη Βόρεια Αφρική και στη Νότια Ευρώπη. Υπάρχουν δύο βασικοί τύποι αμυγδαλιάς. Ο *Amygdalus communis* var. *dulcis*, έχει ροζ άνθη και παράγει γλυκά αμύγδαλα. Ο *Amygdalus communis* var. *amara* έχει ελαφρώς μεγαλύτερα άνθη με πέταλα σχεδόν λευκά που γίνονται ροζ στη βάση τους

και παράγει πικρούς καρπούς, τα πικραμύγδαλα. Στα πικραμύδαλα και συγκεκριμένα στα παρεγχυματικά κύτταρα του εμβρύου τους εντοπίζεται το κυανογόνο γλυκοσίδιο αμυγδαλίνη, η οποία προσδίδει σε αυτά την ιδιαίτερα πικρή γεύση. Ο τραυματισμός των σπερμάτων προκαλεί ανάμειξη της αμυγδαλίνης με τα ένζυμα που καταλύουν τη διάσπασή της με τελικό αποτέλεσμα την έκλυση HCN στο οποίο οφείλεται η πικρή γεύση και το ιδιαίτερο άρωμα των πικραμυγδάλων. Επομέ-

νως ο μηχανισμός αυτός εκδηλώνεται μόνο μετά από τραυματισμό των σπερμάτων και ουσιαστικά αποτρέπει την κατανάλωσή τους από φυτοφάγα.

Το παραγόμενο HCN μπορεί να ανιχνευτεί μέσω της μεταβολής του κίτρινου χρώματος του ουδέτερου διαλύματος πικρικού οξέος (2,4,6 δι-νιτροφαινόλη), σε καστανό λόγω σχηματισμού άλατος του ισοπουρπουρικού οξέος (4,6-δινιτρο-2-αμινο-3,5-δικυανοφαινόλη) με Na ή K. Για το σκοπό αυτό ορθογώνια τεμάχια χαρτιού χρωματογραφίας (3X3cm) εμποτίζονται στο διάλυμα πικρικού οξέος. Η ένταση της χρωματικής αλλαγής εξαρτάται από την ποσότητα του παραγομένου HCN. Στην **εικόνα 13.34** παρουσιάζονται τα αποτελέσματα της ανίχνευσης HCN σε θρυμματισμένα γλυκά και πικρά αμύγδαλα καθώς και σε άθικτα πικραμύγδαλα σε σχέση με το μάρτυρα που περιέχει απιονισμένο νερό. Το HCN εκλύεται μόνο από τα τραυματισμένα πικραμύγδαλα, τα οποία περιέχουν αμυγδαλίνη.



Εικόνα 13.34. Ανίχνευση HCN σε γλυκά και πικρά αμύγδαλα. Το HCN εκλύεται μόνο από τα τραυματισμένα πικραμύγδαλα, τα οποία περιέχουν αμυγδαλίνη.

Ενότητα

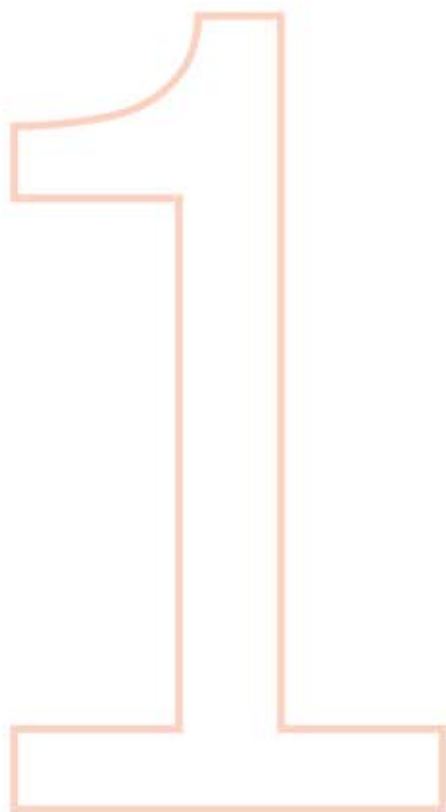
III

ΑΛΛΗΛΕΠΙΔΡΑΣΕΙΣ ΠΑΡΑΓΟΝΤΩΝ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ ΚΑΙ
ΒΙΟΤΕΧΝΟΛΟΓΙΚΕΣ ΠΡΟΣΕΓΓΙΣΕΙΣ



14

ΑΛΛΗΛΕΠΙΔΡΑΣΕΙΣ ΠΑΡΑΓΟΝΤΩΝ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ



Διερεύνηση της αλληλεπίδρασης έλλειψης αζώτου και νερού στο έδαφος σε καλλιεργούμενο φυτό (κριθάρι). Τα φυτά αναπτύσσονται σε συνδυασμούς διαφορετικών επιπέδων αζώτου και παροχής νερού κάτω από στέγαστρο. Τα πειράματα αυτού του είδους δείχνουν ότι σε συνθήκες έλλειψης αζώτου τα φυτά αδυνατούν να συνθέσουν ικανές ποσότητες προλίνης (που αποτελεί το κύριο συμβατό οσμωλύτη στο κριθάρι) και επομένως είναι ευαίσθητα στην έλλειψη νερού.

Β. Σταυρουλάκη. Αδημοσ. αποτελ. Διδ. Διατριβής.

Όπως αναφέρθηκε στα προηγούμενα κεφάλαια, οι φυτικοί οργανισμοί στο φυσικό περιβάλλον εκτίθενται συνεχώς σε έναν αριθμό αβιοτικών ή/και βιοτικών παραγόντων καταπόνησης οι οποίοι επηρεάζουν την ανάπτυξη, την παραγωγικότητα, ακόμη και την επιβίωσή τους. Στα προηγούμενα κεφάλαια εξετάστηκε η επίδραση μεμονωμένων παραγόντων σε φυσιολογικές λειτουργίες των φυτών. Ωστόσο τόσο στα φυσικά οικοσυστήματα όσο και στις καλλιέργειες σπάνια οι καταπονήσεις που δέχονται τα φυτά οφείλονται στην επίδραση ενός μόνον παράγοντα καταπόνησης.

Τα δεδομένα που υπάρχουν στη διεθνή βιβλιογραφία σχετικά με την αλληλεπίδραση παραγόντων καταπόνησης είναι περιορισμένα διότι τα πειράματα αυτού του είδους, ως πολυπαραγοντικά, απαιτούν πολύ περισσότερο χρόνο και έχουν υψηλό οικονομικό κόστος ενώ η στατιστική ανάλυση και ερμηνεία τους είναι δυσχερής. Ωστόσο η μελέτη των αλληλεπιδράσεων των παραγόντων καταπόνησης κρίνεται απολύτως αναγκαία, διότι:

A. Σε όλα τα φυσικά οικοσυστήματα, ακόμη και σε καλλιέργειες, τα φυτά υποβάλλονται καθημερινά σε περισσότερες της μιας καταπονήσεις.

B. Η ρύθμιση ζωτικών λειτουργιών όπως της φωτοσύνθεσης και κατά συνέπεια η ρύθμιση της ανάπτυξης επιτελείται μέσω αλληλεπιδράσεων περισσότερων του ενός παραγόντων καταπόνησης.

Γ. Περιορισμοί στη διάθεση ορισμένων πόρων επηρεάζουν τις αντιδράσεις των φυτών έναντι άλλων παραγόντων καταπόνησης. Με άλλα λόγια, η ανεπάρκεια ενός πόρου επιδρά δραστικά στο μέγεθος της επίδρασης ενός παράγοντα καταπόνησης αλλά και στην έκβαση της καταπόνησης.

Δ. Η ικανότητα αντιστάθμισης περισσότερων του ενός περιοριστικών παραγόντων ενός φυτικού είδους ενδεχομένως αποτελεί έναν σημαντικό ρυθμιστικό μηχανισμό στη διαδικασία της οικολογικής διαδοχής και του ανταγωνισμού μεταξύ των ειδών.

E. Οι ανθρωπογενείς παράγοντες καταπόνησης (π.χ. ρύποι) οι οποίοι ήταν άγνωστοι στην ιστορία της εξέλιξης των οργανισμών, είναι δυνατό να έχουν συνεργιστική ή ανταγωνιστική επίδραση έναντι άλλων, βιοτικών ή/και αβιοτικών, παραγόντων καταπόνησης.

14.1. Η βελτιστοποίηση στον επιμερισμό των πόρων, μέσω αντισταθμιστικής κατανομής, στοχεύει στον εναρμονισμό των λειτουργιών

Όπως ήδη αναφέρθηκε, ο περιορισμός στη διαθεσιμότητα ενός φυσικού πόρου (π.χ. οξυγόνου) αποτελεί μία από τις μορφές καταπόνησης η οποία οδηγεί αναπόφευκτα και σε πτώση της παραγωγικότητας ή έχει δραματικές επιπτώσεις στην επιβίωση ενός φυτού. Τι συμβαίνει ωστόσο εάν περιορίζεται η διαθεσιμότητα περισσότερων του ενός πόρων; Σύμφωνα με τον **νόμο του ελαχίστου του Liebig** η ανάπτυξη ενός φυτικού ορ-

γανισμού καθορίζεται από τον παράγοντα με τη χαμηλότερη διαθεσιμότητα. Επομένως η ανάπτυξη ενός φυτού ουσιαστικά περιορίζεται από έναν και μόνο παράγοντα κάθε χρονική στιγμή. Ένας δεύτερος παράγοντας καταπόνησης μπορεί να επηρεάσει την ανάπτυξη μόνον μετά την απομάκρυνση του πρώτου περιοριστικού παράγοντα. Σύμφωνα με τη **θεωρία της αντιστάθμισης**, οι φυτικοί οργανισμοί μέσω της εξέλιξης έχουν

Πόρος: Κάθε συστατικό του περιβάλλοντος, το οποίο είναι αναγκαίο για την ομαλή συντήρηση, ανάπτυξη και αναπαραγωγή ενός οργανισμού.

Βελτιστοποίηση του επιμερισμού των διαθέσιμων πόρων: η κατάσταση στην οποία κάθε αλλαγή στην κατανομή των πόρων εντός του φυτικού οργανισμού θα προκαλέσει απώλειες στο καθαρό κέρδος σε άνθρακα.

Νόμος του ελαχίστου του Liebig: Σε κάθε χρονική στιγμή η ανάπτυξη ενός φυτικού οργανισμού περιορίζεται από έναν και μόνο παράγοντα, αυτόν με τη χαμηλότερη διαθεσιμότητα.

Θεωρία της αντιστάθμισης: Σε κάθε χρονική στιγμή η ανάπτυξη ενός φυτού μπορεί να περιορίζεται από περισσότερους του ενός πόρους οι οποίοι βρίσκονται σε μη ιδανική διαθεσιμότητα στο φυσικό περιβάλλον διότι υπάρχει δυνατότητα κατάλληλου επιμερισμού και αντιστάθμισης της χρήσης τους.



αναπτύξει μηχανισμούς, με τους οποίους έχουν τη δυνατότητα κατάλληλου επιμερισμού και αντιστάθμισης της χρήσης των πόρων οι οποίοι βρίσκονται σε μη ιδανική διαθεσιμότητα στο φυσικό περιβάλλον. Η ανάπτυξη ενός φυτού μπορεί να περιορίζεται εξίσου από όλους τους περιοριστικούς παράγοντες οι οποίοι δρουν την ίδια χρονική στιγμή. Τα πειραματικά δεδομένα συνηγορούν υπέρ της δεύτερης θεωρίας, δηλ. ότι η ανάπτυξη των φυτικών οργανισμών στο φυσικό περιβάλλον δεν περιορίζεται από έναν και μόνο περιοριστικό παράγοντα. Σύμφωνα με τη θεωρία αυτή, η ικανότητα απόκτησης πόρων και ο επιμερισμός τους γίνεται κατά τρόπον ώστε οι διαθέσιμοι πόροι να μη δαπανώνται σε λειτουργίες ή δομές οι οποίες περιορίζουν την ανάπτυξη ή δεν προσδίδουν προσαρμοστικά πλεονεκτήματα στις συνθήκες αυτές. Με τον τρόπο αυτό επιτυγχάνεται **βελτιστοποίηση του επιμερισμού των διαθέσιμων πόρων**. Κάθε απόκλιση από την κατάσταση αυτή αναπόφευκτα οδηγεί σε απώλειες στο καθαρό κέρδος σε άνθρακα με σοβαρές επιπτώσεις στην ανάπτυξη. Σύμφωνα με τα παραπάνω, σε περιβάλλοντα στα οποία επικρατούν περιορισμοί στη διαθεσιμότητα των πόρων (π.χ. περιοχές με φτωχά σε θρεπτικά συστατικά εδάφη ή έλλειψη νερού) επικρατούν, μέσω εξελικτικών πιέσεων, φυτά τα οποία χαρακτηρίζονται από γενετικά κα-

θορισμένους χαμηλούς ρυθμούς ανάπτυξης. Με τον τρόπο αυτόν επιτυγχάνεται η βελτιστοποίηση στον επιμερισμό των πόρων, έτσι ώστε όλες οι λειτουργίες να εναρμονίζονται μεταξύ τους. Π.χ. ο επιμερισμός πόρων για υψηλή φωτοσυνθετική ταχύτητα θα ήταν μια άστοχη επένδυση σε συνθήκες περιορισμένης παροχής θρεπτικών συστατικών. Από την άλλη πλευρά φυτά τα οποία διαβιβούν στα περιβάλλοντα αυτά συνήθως επενδύουν μεγάλο ποσοστό των διαθέσιμων πόρων σε αμυντικές λειτουργίες, ώστε να μπορούν να αντιμετωπίσουν τις καταπονήσεις οι οποίες ασκούνται. Οι αμυντικοί μηχανισμοί οι οποίοι αναπτύσσονται με τη σειρά τους επηρεάζουν και τη συμπεριφορά των φυτών έναντι παραγόντων καταπόνησης οι οποίοι δεν συνδέονται κατ'ανάγκη μεταξύ τους. Π.χ. παρατηρείται αλληλεπίδραση μεταξύ της κατανομής πόρων σε αμυντικές δομές που σχετίζονται με την οικονομία νερού και ανθεκτικότητας έναντι παθογόνων ή/και φυτοφάγων. Οι χαμηλοί ρυθμοί ανάπτυξης και η μεγάλη διάρκεια ζωής των φύλλων προσδίδουν κατά κανόνα ανθεκτικότητα έναντι των βιοτικών αυτών παραγόντων καταπόνησης. Στο σημείο αυτό θα πρέπει να τονιστεί ότι ο δευτερογενής μεταβολισμός αποτελεί τον κύριο συντελεστή διαμόρφωσης της άμυνας και ως εκ τούτου απαιτείται σημαντικός επιμερισμός των πόρων στην κατεύθυνση αυτή.

14.2. Η έκφραση ορισμένων γονιδίων επάγεται από περισσότερους του ενός παράγοντες καταπόνησης

Η μεταγραφή των γονιδίων τα οποία εμπλέκονται στην αντιμετώπιση των καταπονήσεων ρυθμίζεται μέσω της αλληλεπίδρασης ρυθμιστικών πρωτεϊνών (παράγοντες μεταγραφής) με ειδικές ρυθμιστικές ακολουθίες των υπεύθυνων προαγωγέων. Σε πολλές περιπτώσεις παρατηρείται επαγωγή διαφορετικών γονιδίων από το ίδιο ερέθισμα η οποία ρυθμίζεται από κοινούς μηχανισμούς διαβίβασης σήματος που ενεργοποιούν τους υπεύθυνους προαγωγείς. Από την άλλη πλευρά, το ίδιο γονίδιο μπορεί να περιλαμβάνει ρυθμιστικές ακολουθίες οι οποίες ενεργοποιούνται από διαφορετικά ερεθίσματα καταπόνησης. Στα κεφάλαια που προηγήθηκαν υπάρχουν πολυάριθμες αναφορές σε γονίδια ή πρωτεΐνες που υπάγονται στην περίπτωση αυτή. Χαρακτηριστικά παραδείγματα αποτελούν το γονίδιο *RD29* του *Arabidopsis*, το οποίο κωδικοποιεί μια υδατοπο-

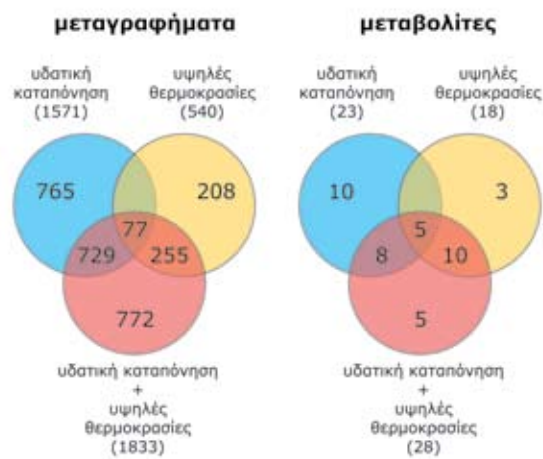
ρίνη και η οσμωτίνη. Το γονίδιο *RD29* περιλαμβάνει κατάλληλες ρυθμιστικές ακολουθίες οι οποίες ενεργοποιούνται από την οσμωτική καταπόνηση, το ψύχος, ή το ABA. Η οσμωτίνη (βλ. ενότητα 3.5) η οποία συσσωρεύεται σε συνθήκες υδατικής ή οσμωτικής καταπόνησης, συνήθως περιλαμβάνεται μεταξύ των πρωτεϊνών που σχετίζονται με την παθογένεση (PRPs). Το γεγονός δεν είναι περίεργο, αφού το γονίδιο που κωδικοποιεί την οσμωτίνη επάγεται από τουλάχιστον 10 διαφορετικά ερεθίσματα: Αλατότητα, αφυδάτωση, ψύχος, τραυματισμούς, προσβολές από ιούς και μύκητες, το αιθυλένιο, το ABA και το IAA. Φαίνεται ότι το κοινό σημείο μεταξύ των ερεθισμάτων αυτών είναι η απώλεια σπαργής του κυττάρου. Απώλεια σπαργής μπορεί να συμβεί λόγω υδατικής ή οσμωτικής καταπόνησης, αλλά επίσης και λόγω λύσης του κυττάρου κατά την προσβολή του από

παθογόνα. Υπάρχουν επίσης ενδείξεις ότι η έκφραση ενός αριθμού κοινών γονιδίων ανεξάρτητα από το είδος του παράγοντα καταπόνησης που επιδρά, συνδέεται με ορισμένες κοινές αντιδράσεις των φυτικών κυττάρων που καταπονούνται. Οι αντιδράσεις αυτές περιλαμβάνουν αποδιαφο-

ροποίηση και επαναπρογραμματισμό της μοίρας των κυττάρων αυτών. Τα κύτταρα περιέρχονται αρχικά σε κατάσταση αποδιαφοροποίησης και στη συνέχεια είτε επαναδιαφοροποιούνται, είτε εισέρχονται στη διαδικασία του προγραμματισμένου κυτταρικού θανάτου.

14.3. Η αλληλεπίδραση δύο ή περισσότερων παραγόντων καταπόνησης αποτελεί μια νέα κατάσταση καταπόνησης

Η αντίδραση ενός φυτού όταν αλληλεπιδρούν δύο ή περισσότεροι αβιοτικοί παράγοντες καταπόνησης είναι μοναδική και δεν μπορεί να προβλεφθεί με βάση την αντίδραση του φυτού έναντι του καθενός παράγοντα ξεχωριστά. Η αλληλεπίδραση παραγόντων καταπόνησης θα πρέπει να αντιμετωπίζεται ως μια νέα κατάσταση καταπόνησης η οποία απαιτεί και την κατάλληλη απάντηση. Η απάντηση περιλαμβάνει τη διασταύρωση των ερεθισμάτων που αντιλαμβάνονται διαφορετικοί αισθητήρες, τη συνεργασία διαφορετικών οδών διαβίβασης σήματος και την ενεργοποίηση πολυάριθμων αμυντικών μηχανισμών. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί ο συνδυασμός υδατικής καταπόνησης και υψηλών θερμοκρασιών, συνήθως στις φυσικές συνθήκες περιβάλλοντος. Η αλληλεπίδραση των δύο αυτών παραγόντων καταπόνησης προκαλεί καταστροφικότερα αποτελέσματα σε επίπεδο παραγωγικότητας απ' ό,τι η επικράτηση κάθε μιας καταπόνησης ξεχωριστά. Η αλληλεπίδραση αυτή επάγει την έκφραση πολυάριθμων (>770) γονιδίων τα οποία δεν εκφράζονται όταν επικρατούν συνθήκες μόνο υδατικής καταπόνησης ή μόνο υψηλών θερμοκρασιών, ενώ επικάλυψη στην έκφραση παρατηρείται σε ελάχιστα γονίδια (εικόνα 14.1). Ο εγκλιματισμός επομένως σε συνθήκες αλληλεπίδρασης παραγόντων κα-



Εικόνα 14.1. Τα μοναδικά για κάθε παράγοντα και τα κοινά μεταξύ κάθε παράγοντα καταπόνησης και του συνδυασμού και των δύο παραγόντων καταπόνησης μεταγραφικά και μεταβολικά χαρακτηριστικά φυτών *Arabidopsis* που έχουν υποστεί συνδυασμό υδατικής και θερμικής καταπόνησης. Τα διαγράμματα δείχνουν την επικάλυψη σε μεταγραφήματα και μεταβολίτες που δείχνουν μεταβολές κατά τη διάρκεια υδατικής ή θερμικής καταπόνησης ή σε συνδυασμό των δύο καταπονήσεων. Ο ολικός αριθμός μεταγραφημάτων ή μεταβολιτών για κάθε περίπτωση αναφέρεται σε παρένθεση. Mittler 2006

ταπόνησης αποτελεί μια σύνθετη διαδικασία που απαιτεί την επαγωγή πολυάριθμων γονιδίων.

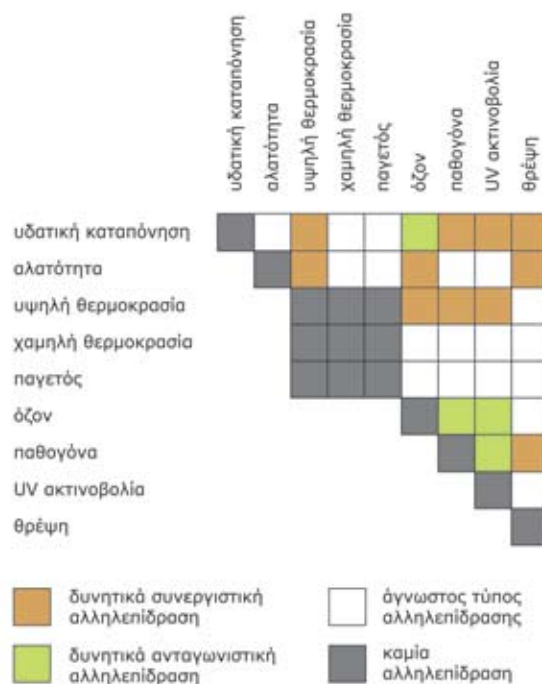
14.4. Η αλληλεπίδραση παραγόντων καταπόνησης μπορεί να είναι συνεργιστική ή ανταγωνιστική

Οι παράγοντες καταπόνησης που μπορεί να συνυπάρχουν μια δεδομένη χρονική στιγμή στο περιβάλλον μπορεί να αλληλεπιδρούν με διαφορετικούς τρόπους. Εάν η αλληλεπίδραση έχει ως αποτέλεσμα η παρουσία ενός παράγοντα να

επαυξάνει τη ζημιογόνο επίδραση ενός δεύτερου παράγοντα, ονομάζεται **συνεργιστική**. Στην **ανταγωνιστική** αλληλεπίδραση η παρουσία ενός παράγοντα καταπόνησης έχει ως αποτέλεσμα να ελαττώνει τη ζημιογόνο επίδραση ενός δεύτερου

παράγοντα. Το φαινόμενο αναφέρεται και ως **διασταυρούμενη ανθεκτικότητα**, δηλ. στην εκδήλωση ανθεκτικότητας έναντι ενός παράγοντα καταπόνησης όταν έχει προηγηθεί ο κατάλληλος εγκλιματισμός σε έναν δεύτερο παράγοντα καταπόνησης (βλ. ενότητα 1.2). Στην **εικόνα 14.2** παρουσιάζονται ορισμένες χαρακτηριστικές αλληλεπιδράσεις παραγόντων καταπόνησης και ο χαρακτηρισμός τους ανταγωνιστικών ή συνεργιστικών.

Εικόνα 14.2. Συνεργιστικές ή ανταγωνιστικές αλληλεπιδράσεις μεταξύ ορισμένων σημαντικών παραγόντων καταπόνησης. Mittler 2006



14.5. Συνεργιστική αλληλεπίδραση παραγόντων καταπόνησης: ορισμένα παραδείγματα

14.5.1. Υψηλή ένταση ακτινοβολίας-χαμηλές θερμοκρασίες

Η υψηλή ένταση ακτινοβολίας σε πολλές περιπτώσεις αποτελεί παράγοντα καταπόνησης, αφού προκαλεί φωτοπαρεμπόδιση (βλ. ενότητα 5.4.2). Η ευαισθησία των φωτοσυνθετικών ιστών έναντι της φωτοπαρεμπόδισης εξαρτάται από τη θερμοκρασία. Σε χαμηλές θερμοκρασίες η φωτοσυνθετική συσκευή είναι περισσότερο ευάλωτη έναντι της φωτοπαρεμπόδισης (εικόνα 14.3). Η συνεργιστική αυτή αλληλεπίδραση μπορεί να ερμηνευτεί με βάση τα εξής:

A. Οι φωτοχημικές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης δεν επηρεάζονται σημαντικά από την επικράτηση χαμηλών θερμοκρασιών.

B. Αντίθετα, η ταχύτητα των βιοχημικών αντιδράσεων (κύκλος Calvin στα C_3 φυτά) ελαττώνεται σημαντικά σε χαμηλές θερμοκρασίες.

Γ. Οι προστατευτικοί μηχανισμοί απόσβεσης της περίσσειας ενέργειας δεν λειτουργούν αποτελεσματικά σε χαμηλές θερμοκρασίες, οπότε εμφανίζεται έντονη οξειδωτική καταπόνηση (βλ. επίσης ενότητα 5.4.3).

Σύμφωνα με τα παραπάνω, σε χαμηλές θερμοκρασίες η παραγωγή φωτοχημικού έργου (με τη μορφή ATP και NADPH) συνεχίζεται απρόσκοπτα, εφόσον υπάρχει επαρκής ένταση ηλια-

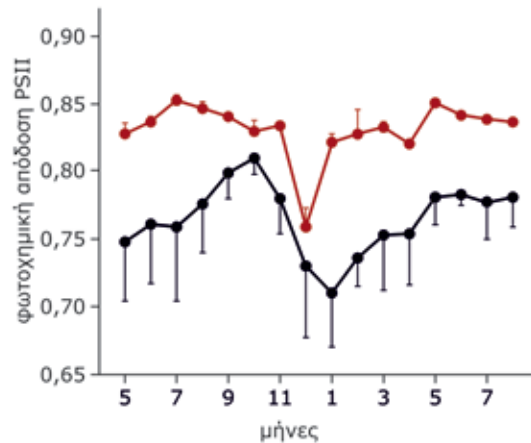


Συνεργιστική αλληλεπίδραση παραγόντων καταπόνησης: Η παρουσία ενός παράγοντα καταπόνησης επαυξάνει τη ζημιογόνο επίδραση ενός δεύτερου παράγοντα.

Ανταγωνιστική αλληλεπίδραση παραγόντων καταπόνησης: Η παρουσία ενός παράγοντα καταπόνησης ελαττώνει τη ζημιογόνο επίδραση ενός δεύτερου παράγοντα. Αναφέρεται και ως διασταυρούμενη ανθεκτικότητα.

Διασταυρούμενη ανθεκτικότητα: Η εκδήλωση ανθεκτικότητας έναντι ενός παράγοντα καταπόνησης όταν έχει προηγηθεί ο κατάλληλος εγκλιματισμός σε έναν δεύτερο παράγοντα καταπόνησης. Η αλληλεπίδραση των δύο παραγόντων καταπόνησης είναι ανταγωνιστική.

Εικόνα 14.3. Εποχιακή διακύμανση της παραμέτρου F_v/F_m σε βλαστό (μαύρη γραμμή) και σε φύλλα (κόκκινη γραμμή) ελιάς. Οι μετρήσεις έχουν ληφθεί στο πειραματικό αγρό του Γ.Π.Α. Σημαντική πτώση των τιμών της παραμέτρου παρατηρούνται στη διάρκεια των ψυχρών μηνών του Χειμώνα, πιθανότατα λόγω συνδυασμού χαμηλών θερμοκρασιών-υψηλών εντάσεων φωτεινής ακτινοβολίας. Οι τιμές παρουσιάζονται ως μέσοι όροι έξι επαναλήψεων \pm τυπικό Σφάλμα. Ε. Φιλίππου, Διδακτορική Διατριβή, αδημοσίευτα αποτελέσματα



κής ακτινοβολίας, αλλά οι ενζυμικές αντιδράσεις στις οποίες καταναλώνονται τα υποστρώματα αυτά παρεμποδίζονται. Σε δεύτερο στάδιο, τα υποστρώματα ADP και NADP⁺ των φωτοχημικών αντιδράσεων περιορίζονται σημαντικά (αφού δεν

καταναλώνονται αντίστοιχα τα ATP και NADPH) με συνέπεια την αδυναμία φωτοχημικής απόσβεσης της ενέργειας της φωτεινής ακτινοβολίας. Υπό τις συνθήκες αυτές αυξάνεται η πιθανότητα φωτοπαρεμπόδισης.

14.5.2. Υψηλές εντάσεις ηλιακής ακτινοβολίας-υδατική καταπόνηση

Αποτελεί συνδυασμό που επιφέρει τα ίδια αποτελέσματα με το προηγούμενο. Σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης η παραγωγή φωτοχημικού έργου (με τη μορφή ATP και NADPH) κάτω από υψηλές εντάσεις ηλιακής ακτινοβολίας δεν συμβαδίζει με τη δυνατότητα απόσβεσης της παραγόμενης ενέργειας μέσω του κύκλου του Cal-

vin. Τα στόματα παραμένουν κλειστά ή μισόκλειστα και επομένως η τροφοδοσία με CO₂ από την ατμόσφαιρα αποτελεί περιοριστικό παράγοντα για την ομαλή λειτουργία του κύκλου του Calvin. Επομένως και στην περίπτωση αυτή ευνοούνται φαινόμενα φωτοπαρεμπόδισης.

14.5.3. Αλατότητα-έλλειψη οξυγόνου

Ο συνδυασμός των δύο αυτών παραγόντων καταπόνησης δεν είναι σπάνιο φαινόμενο σε ορισμένες περιοχές του πλανήτη, όπως π.χ. αλίπεδα ή παραλιακές περιοχές που πλημμυρίζουν σε εποχιακή ή περιοδική βάση (βλ. εισαγωγική εικόνα κεφαλαίου 6). Παρότι δεν υπάρχουν επαρκείς πληροφορίες στο αντικείμενο αυτό, φαίνεται ότι στα περισσότερα φυτικά είδη το πλημμύρισμα των ριζών με υφάλμυρο ή αλμυρό νερό προκαλεί αύξηση των επιπέδων Na⁺ και Cl⁻ στο υπέργειο τμήμα με καταστροφικές συνέπειες. Η αύξηση των επιπέδων των ιόντων αυτών αποδίδεται στην

έλλειψη ενέργειας λόγω των υποξικών ή ανοξικών συνθηκών και επομένως στην αδυναμία ελέγχου της συγκέντρωσής τους εντός των κυττάρων σε ανεκτά όρια. Ωστόσο ορισμένα αλόφυτα είναι προσαρμοσμένα να επιβιώνουν και να αναπτύσσονται στις δυσμενείς αυτές συνθήκες περιβάλλοντος μέσω συνδυασμένων προσαρμογών που τους επιτρέπουν να αντιμετωπίζουν τόσο την αλατότητα (π.χ. σύνθεση συμβατών οσμωλυτών), όσο και την υποξία (π.χ. δημιουργία επακτών ριζών και αερεγχύματος).

14.6. Ανταγωνιστική αλληλεπίδραση παραγόντων καταπόνησης: Ορισμένα παραδείγματα

14.6.1. Υδατική καταπόνηση-χαμηλές θερμοκρασίες

Φυτά τα οποία έχουν εγκλιματιστεί σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης κατά κανόνα παρουσιάζουν ανθεκτικότητα έναντι των χαμηλών θερμοκρασιών. Αντίστοιχα, φυτά τα οποία έχουν εγκλιματιστεί σε συνθήκες χαμηλών θερμοκρασιών παρουσιάζουν ανθεκτικότητα έναντι της υδατικής καταπόνησης. Όπως ήδη έχει αναφερθεί η καταπόνηση λόγω χαμηλών θερμοκρασιών απο-

τελεί μια μορφή υδατικής καταπόνησης, και για τον λόγο αυτόν στις συνθήκες αυτές επάγεται η σύνθεση προστατευτικών ουσιών οι οποίες εκτός των άλλων λειτουργούν και ως συμβατοί οσμωλύτες. Τα μόρια αυτά αφενός μεν χαμηλώνουν το σημείο πήξης του νερού στους ιστούς, αφετέρου αυξάνουν την ανθεκτικότητα έναντι της υδατικής (ή οσμωτικής) καταπόνησης.

14.6.2. Χαμηλές εντάσεις ηλιακής ακτινοβολίας-υδατική καταπόνηση

Η εφαρμογή υδατικής καταπόνησης σε φυτά τα οποία αναπτύσσονται σε συνθήκες στις οποίες η ένταση φωτεινής ακτινοβολίας αποτελεί πε-

ριοριστικό παράγοντα, έχει λιγότερες επιπτώσεις απ'ότι σε φυτά που αναπτύσσονται στο πλήρες ηλιακό φως.

14.6.3. Μηχανικές καταπονήσεις-υδατική καταπόνηση

Η έκθεση στον άνεμο καθιστά τα φυτά ανθεκτικότερα έναντι άλλων παραγόντων καταπόνησης και κυρίως της ανεπάρκειας νερού. Το γεγονός αυτό οφείλεται στην απόκτηση περισσότερο συμπαγούς γεωμετρίας των οργάνων (π.χ. φύλλων)

αλλά και του φυτού ως σύνολο, γεγονός το οποίο περιορίζει ταυτόχρονα τις διαπνευστικές απώλειες. Επίσης, οι μηχανικές καταπονήσεις αυξάνουν τον λόγο υπόγειο/υπέργειο μέρος με προφανές πλεονέκτημα σε περίπτωση έλλειψης νερού.

14.6.4. Αλατότητα-συγκέντρωση ασβεστίου

Η ανθεκτικότητα ευαίσθητων στην αλατότητα ειδών αυξάνεται παρουσία ιόντων Ca^{++} στο υπόστρωμα ανάπτυξης. Η δράση του ασβεστίου σχετίζεται με το ρόλο του στοιχείου αυτού στην προστασία της ακεραιότητας των κυτταρικών μεμβρανών και της διατήρησης της εκλεκτικότητας στη μεταφορά ιόντων. Από την άλλη πλευρά

οι υψηλές συγκεντρώσεις Na^+ στο υπόστρωμα προκαλούν παρεμπόδιση της πρόσληψης και μεταφοράς Ca^{2+} και επομένως εάν τα φυτά αναπτύσσονται σε αλατούχα εδάφη παρουσία χαμηλών συγκεντρώσεων Ca^{2+} είναι δυνατό να εμφανιστούν συμπτώματα τροφοπενίας του στοιχείου αυτού.

14.7. Το αμυντικό δυναμικό των φυτικών ιστών έναντι βιοτικών παραγόντων καταπόνησης επηρεάζεται από το αβιοτικό περιβάλλον

Η ποιοτική και η ποσοτική σύσταση σε δευτερογενείς μεταβολίτες των φυτικών ιστών (και επομένως και το αμυντικό τους δυναμικό) επηρεάζεται από τις μεταβολές της συγκέντρωσης των θρεπτικών στοιχείων στο έδαφος, αλλά το είδος της επίδρασης εξαρτάται από το είδος του φυτού. Κατά κανόνα σε συνθήκες ανεπάρκειας θρεπτικών συστατικών στο έδαφος και κυρίως του αζώτου, παρατηρείται συσσώρευση δευτερογενών μεταβολιτών οι οποίοι δεν περιέχουν άζωτο στο μόριό τους (φαινολικών συστατικών και τερπενίων) (βλ. ενότητα 12.2). Η υδατική καταπόνηση και οι υψηλές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας επηρεάζουν επίσης θετικά τη σύνθεση δευτερογενών μεταβολιτών. Η έλλειψη νερού προκαλεί αύξηση των κυανογόνων γλυκοσιδίων, θειογλυκοζιτών, τερπενοειδών, αλκαλοειδών και συμπυκνωμένων ταννινών σε διαφορετικά φυτικά είδη. Επίσης η σύνθεση γιασμονικού οξέος υπό την επίδραση ενός αβιοτικού παράγοντα καταπόνησης (π.χ. υπεριώδους ακτινοβολίας) και η διασυστηματική μεταφορά του μπορεί να επιφέρει πρόσθετη ανθεκτικότητα έναντι προσβολών εντόμων.

Από την άλλη πλευρά η συντήρηση πολυδάπανων αμυντικών μηχανισμών έναντι παθογόνων μπορεί να αποβεί μοιραία για την επιβίωση σε αντίξοο αβιοτικό περιβάλλον. Έχει παρατηρηθεί ότι φυτά τα οποία εκφράζουν διασυστηματική ανθεκτικότητα απουσία προσβολών παθογόνων παρουσιάζουν σημαντική υστέρηση σε συνθήκες ανεπάρκειας θρεπτικών στοιχείων στο έδαφος. Η τροφοδοσία και συντήρηση του αμυντικού μεταβολισμού απαιτεί αποδόμηση πρωτεϊνών της φωτοσυνθετικής λειτουργίας και χρησιμοποίηση των αμινοξέων για τις ανάγκες σύνθεσης αμυντικών πρωτεϊνών (π.χ. σύνθεση πρωτεϊνών που σχετίζονται με την παθογένεση) και μεταβολιτών (π.χ. αλκαλοειδών). Το ποσοστό των πρωτεϊνών PRPs μπορεί να φθάσει και το 10% των συνολικών πρωτεϊνών των ιστών, το οποίο αντιπροσωπεύει σημαντικό μεταβολικό κόστος και επιμερισμό πόρων που μπορεί να αποβεί κρίσιμος σε συνθήκες ανεπάρκειας αζώτου στο έδαφος. Υπάρχουν ενδείξεις ότι σε ορισμένες περιπτώσεις σοβαρής έλλειψης αζώτου (π.χ. τροφοπενία), το άζωτο δευτερογενών μεταβολιτών μπορεί να τροφοδοτεί συνθετικές διαδικασίες του πρωτογενούς μεταβολισμού.

14.8. Η αλληλεπίδραση παραγόντων καταπόνησης και ρύπων

Τα φυτά παρουσιάζουν σημαντικές διαφορές στην ευαισθησία έναντι των διαφορετικών ρύπων. Οι διαφορές αυτές αποδίδονται τόσο σε μηχανισμούς οι οποίοι περιορίζουν την ενδοκυτταρική δόση του ρύπου, όσο και σε μηχανισμούς οι οποίοι ευθύνονται για την αποτοξίνωση του κυττάρου. Εάν π.χ. οι κλιματικές συνθήκες ευνοούν το κλείσιμο των στομάτων, η συγκέντρωση του ρύπου στο εσωτερικό του φύλλου θα παραμείνει σε χαμηλά επίπεδα, και ως εκ τούτου οι επιπτώσεις θα είναι λιγότερο έντονες απ' ότι εάν τα στόματα ήταν ανοικτά. Επομένως αναμένεται ότι οι επιπτώσεις της ατμοσφαιρικής ρύπανσης θα είναι ηπιότερες σε φυτά τα οποία διαβιούν σε περιβάλλοντα με

περιορισμένη παροχή νερού, αφού τα στόματα παρουσιάζουν χαμηλή αγωγιμότητα.

Κατά κανόνα φυτά τα οποία διαβιούν σε περιοχές επιβαρυμένες με υψηλά επίπεδα ρύπων παρουσιάζονται εξασθενημένα και ως εκ τούτου επιρρεπή σε βιοτικούς παράγοντες καταπόνησης, όπως προσβολές εντόμων ή παθογόνων. Η περίπτωση ωστόσο του όζοντος παρουσιάζει ιδιαίτερο ενδιαφέρον. Η έκθεση των φυτικών ιστών σε αυξημένα επίπεδα όζοντος έχει ως αποτέλεσμα την αύξηση της συγκέντρωσης του H_2O_2 σε αυτούς. Η αύξηση αυτή προκαλεί φυσιολογικές αντιδράσεις στους ιστούς όμοιες με αυτές που παρατηρούνται σε προσβολές από παθογόνα. Παρατηρείται πα-

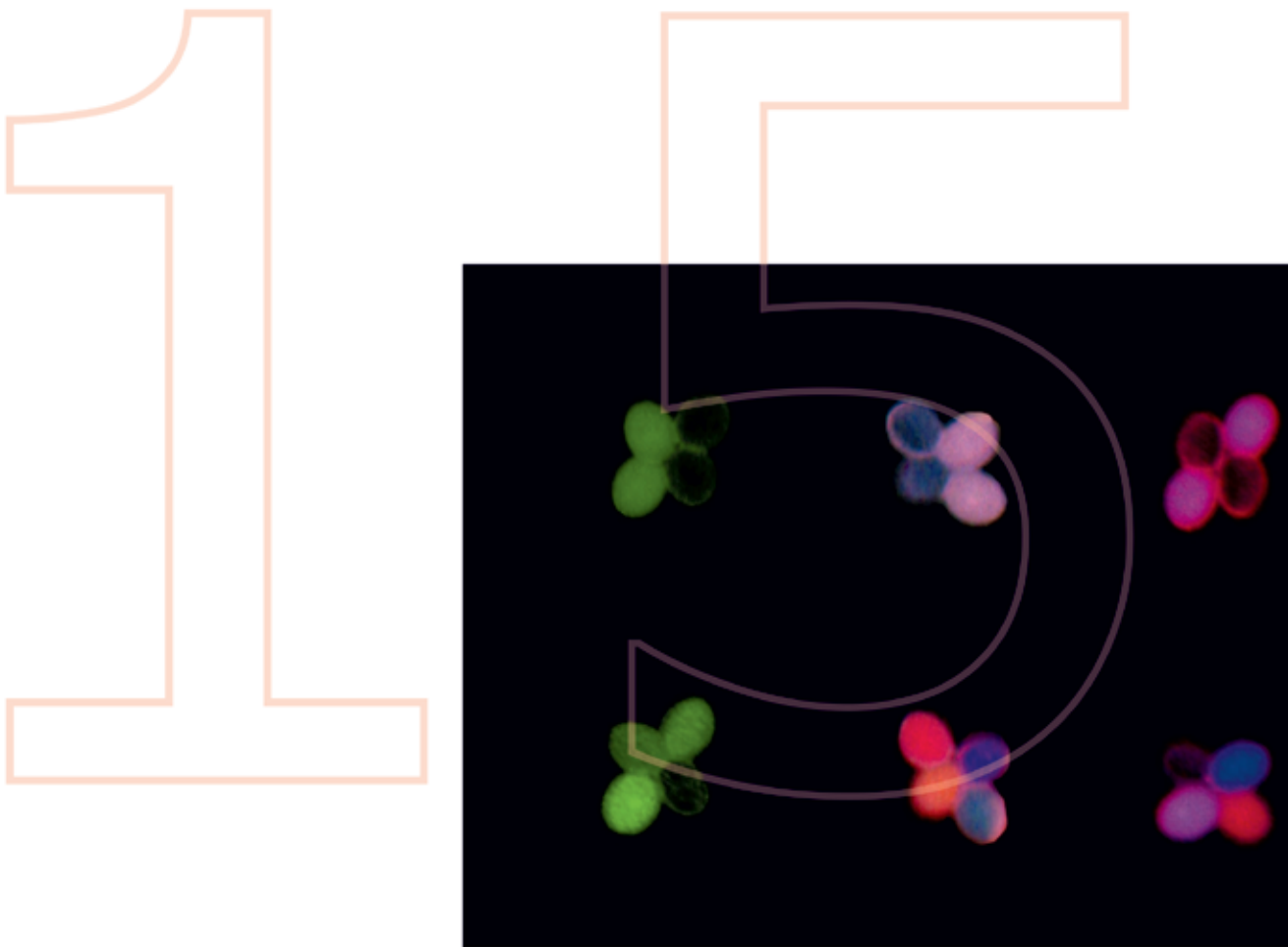
ραγωγή σαλικυλικού οξέος, το οποίο με τη σειρά του επάγει αμυντικά γονίδια και κατά συνέπεια παρατηρείται σύνθεση φυτοαλεξινών και πρωτεϊνών που σχετίζονται με την παθογένεση (PRPs) και ενίσχυση των κυτταρικών τοιχωμάτων με λιγνίνη (βλ. ενότητα 13.6.5.4). Επομένως το όζον μπορεί να προκαλέσει αύξηση της ανθεκτικότητας των φυτικών ιστών έναντι παθογόνων, μέσω της ενεργοποίησης των μηχανισμών επαγόμενης άμυνας.

Όπως ήδη έχει αναφερθεί ορισμένοι ρύποι μπορούν να διαλύονται στις σταγόνες της βροχής

ή της δρόσου και ως εκ τούτου να αλλοιώνουν τη σύσταση των ατμοσφαιρικών κατακρημνισμάτων. Σε περιοχές οι οποίες δέχονται στερεά ή/και υγρά κατακρημνίσματα τα οποία περιέχουν ρύποι, τα φυτά δέχονται εμμέσως μια μορφή λίπανσης. Το φαινόμενο αυτό μπορεί να έχει απροσδόκητες συνέπειες, κυρίως στα φυσικά οικοσυστήματα. Η έμμεση λίπανση κωνοφόρων μέσω της κατακρημνίσης ρύπων έχει ως συνέπεια την έναρξη νέας βλάστησης κατά τη διάρκεια του φθινοπώρου, η οποία ωστόσο είναι εξαιρετικά ευαίσθητη στις επερχόμενες χαμηλές θερμοκρασίες του χειμώνα.

15

ΒΙΟΤΕΧΝΟΛΟΓΙΚΕΣ ΠΡΟΣΕΓΓΙΣΕΙΣ ΚΑΙ ΕΦΑΡΜΟΓΕΣ



Ανάλυση μέσω μικροσκοπίας φθορισμού των συμβάντων μειωτικού ανασυνδυασμού κατά τη δημιουργία γυρεοκόκκων στο μετάλλαγμα *qrt1* του *Arabidopsis*. Τα χρώματα αντιστοιχούν σε διαφορετικούς συνδυασμούς φθοριζουσών πρωτεϊνών (ΦΠ) των οποίων τα γονίδια πριν την πρώτη μειωτική διαίρεση βρίσκονταν στο ίδιο χρωμόσωμα. **Επάνω**: φθορισμός από συνδυασμό δύο ΦΠ (ερυθρή και κυανή) για την ανίχνευση του μονού επιχιασμού. **Μέσον**: φθορισμός από συνδυασμό τριών ΦΠ (ερυθρή, κίτρινη και κυανή) για την ανίχνευση του διπλού επιχιασμού. **Κάτω**: φθορισμός από κίτρινη ΦΠ για την ανίχνευση της γονιδιακής μετατροπής.

Hawley RS. doi: 10.1073/pnas.0700276104 μετά χορηγίας Berchowitz L and Copenhaver GP (University of North Carolina, Chapel Hill, NC). Βλ. επίσης Francis KE, et al. 2007. PNAS 104: 3913.

15.1. Ένας από τους στόχους της βιοτεχνολογίας είναι η ανάπτυξη ανθεκτικών ποικιλιών έναντι παραγόντων καταπόνησης

15.1.1. Παρεμβάσεις στη σύνθεση πρωτεϊνών καταπόνησης

Η γνώση των μηχανισμών με τους οποίους τα φυτικά κύτταρα αντιμετωπίζουν τις καταπονήσεις, αποτελεί το αναγκαίο υπόβαθρο για την ανάπτυξη εφαρμογών στο αντικείμενο αυτό. Για την ανάπτυξη των εφαρμογών αυτών είναι επίσης απαραίτητη η συνεργασία πολλών επί μέρους κλάδων της επιστήμης, όπως της Βελτίωσης Φυτών, της Βιοχημείας, της Μοριακής Βιολογίας, της Φυτοπαθολογίας, της Φαρμακογνωσίας κ. ά. Τα τελευταία χρόνια η τεράστια ανάπτυξη που γνώρισε η Μοριακή Βιολογία επιτρέπει πλέον την τροποποίηση των χαρακτήρων των φυτών μέσω της τεχνολογίας του ανασυνδυασμένου DNA.

Όπως τονίστηκε στα προηγούμενα κεφάλαια, η ανάπτυξη των μηχανισμών άμυνας έναντι των αβιοτικών ή βιοτικών καταπονήσεων στηρίζεται σε μεγάλο βαθμό στη σύνθεση πρωτεϊνών ορισμένες από τις οποίες παίζουν σημαντικό ρόλο σε επίπεδο κυτταρικού μεταβολισμού και η σύνθεσή τους επάγεται από περισσότερους του ενός παράγοντες καταπόνησης. Ωστόσο σε άλλες περιπτώσεις η επαγωγή της σύνθεσης των νέων πρωτεϊνών σχετίζεται με την εφαρμογή ενός μόνου, εξειδικευμένου, παράγοντα καταπόνησης. Ορισμένες επίσης από τις πρωτεΐνες αυτές των οποίων η σύνθεση επάγεται σε συνθήκες καταπόνησης αποτελούν θεμελιώδεις πρωτεΐνες των οποίων τα υπεύθυνα γονίδια ρυθμίζονται θετικά υπό την επίδραση της καταπόνησης, ενώ άλλες είναι νέες πρωτεΐνες οι οποίες κάνουν την εμφάνισή τους μόνον παρουσία του/των παράγοντα/ων καταπόνησης. Συνεπώς, η αντιμετώπιση ενός παράγοντα καταπόνησης απαιτεί τη συντονισμένη συνεργασία πολλών διαφορετικών γονιδίων των οποίων η έκφραση ρυθμίζεται από διαφορετικούς εξωτερικούς παράγοντες, μέσω των κατάλληλων κάθε φορά κυτταρικών αισθητήρων. Επομένως δεν πρέπει να φαίνεται παράδοξο το γεγονός ότι η υπερέκφραση ενός συγκεκριμένου και μόνο γονιδίου δεν οδηγεί απαραίτητα και σε αυξημένη ανθεκτικότητα έναντι των παραγόντων καταπόνησης. Κατά κανόνα η δημιουργία ενός

ανθεκτικού φυτού απαιτεί τη συντονισμένη επαγωγή των κατάλληλων γονιδίων των οποίων τα προϊόντα εμπλέκονται σε διαφορετικά σημεία μιας βιοσυνθετικής οδού ή ενεργοποιούν μηχανισμούς ανθεκτικότητας οι οποίοι λειτουργούν διαδοχικά. Με βάση τα παραπάνω, ιδιαίτερο ενδιαφέρον για την αποκρυπτογράφηση των πολύπλοκων μονοπατιών αλληλεπίδρασης φυτικού οργανισμού και περιβάλλοντος σε μοριακό επίπεδο αλλά και την ανάπτυξη επιτυχημένων βιοτεχνολογικών εφαρμογών παρουσιάζει η μελέτη των μεταγραφικών παραγόντων. Οι ρυθμιστικές αυτές πρωτεΐνες συμμετέχουν στη διαβίβαση του σήματος από τους αισθητήρες των ερεθισμάτων, σηματοδοτούν αλλαγές χαρακτηριστικών παραμέτρων του φυτικού οργανισμού και ορμονικών σημάτων και συντονίζουν την έκφραση ομάδων γονιδίων των οποίων τα προϊόντα σχετίζονται με τον εγκλιματισμό έναντι αντίστοιχων παραγόντων καταπόνησης.

Πολλές από τις πρωτεΐνες των οποίων η σύνθεση επάγεται υπό συνθήκες καταπόνησης, κωδικοποιούνται από ακολουθίες οι οποίες είναι συντηρημένες σε πολύ υψηλό βαθμό μεταξύ των διαφόρων μορφών ζωής. Αυτό σημαίνει ότι ένας αριθμός γονιδίων τα οποία επάγονται κάτω από συνθήκες καταπόνησης διαθέτουν όμοιες ακολουθίες, ανεξάρτητα από ποιόν οργανισμό προέρχονται. Η ύπαρξη συντηρημένων χαρακτήρων σε γονίδια τα οποία επάγονται σε συνθήκες καταπόνησης δίνει τη δυνατότητα βελτίωσης της ανθεκτικότητας των φυτών με μεθόδους ανασυνδυασμένου DNA. Με κατάλληλους γενετικούς χειρισμούς των ρυθμιστικών στοιχείων του γονιδιώματος και μεταφορά γονιδίων μεταξύ -ακόμα και εντελώς διαφορετικών μεταξύ τους- φυτών είναι δυνατή η απόκτηση ποικιλιών με επιθυμητά χαρακτηριστικά. Επίσης, η ύπαρξη ομοιοτήτων στους γενετικούς μηχανισμούς ακόμη και μεταξύ οργανισμών οι οποίοι ανήκουν σε διαφορετικά βασίλεια, έχει επιτρέψει την επιτυχή μεταφορά γονιδίων βακτηριακών ή ζωικών συστημάτων σε φυτά. Σε πολλές

περιπτώσεις η έκφραση τέτοιου είδους γονιδίων στα φυτικά κύτταρα προσέδωσε αυξημένη ανθεκτικότητα σε αυτά. Ωστόσο σε άλλες περιπτώσεις δεν επηρέασε την ανθεκτικότητα των φυτών έναντι του παράγοντα καταπόνησης. Στο σημείο αυτό θα πρέπει να ληφθεί υπόψη ότι ο επιμερισμός των πόρων προς αμυντικές λειτουργίες, μέσω της έκφρασης ενός νέου γονιδίου, απαιτεί ποσά ενέργειας τα οποία αναγκαστικά θα εκτρέψουν ένα τμήμα φωτοσυνθετικών προϊόντων προς την κατεύθυνση αυτή, και επομένως είναι πιθανό να παρατηρηθεί και πτώση της παραγωγικότητας. Πράγματι πολλά διαγονιδιακά φυτά *Arabidopsis*

στα οποία υπερεκφράζονται γονίδια ανθεκτικότητας χαρακτηρίζονται από μειωμένη ανάπτυξη και μειωμένη παραγωγή απογόνων, διότι προφανώς η συνεχής έκφραση ανθεκτικότητας περιλαμβάνει πρόσθετο ενεργειακό κόστος. Ανάλογα ανεπιθύμητα χαρακτηριστικά μπορούν να αποφευχθούν με την κατάλληλη επιλογή των προς μεταφορά ρυθμιστικών γονιδίων από το σύνολο των διαθέσιμων γονιδίων. Μπορούν επίσης να χρησιμοποιηθούν κατάλληλοι υποκινητές (promoters) σε γονίδια άμυνας ώστε να εκφράζονται μόνο στα σημεία εισβολής του παθογόνου ή του εχθρού.

15.1.2. Ανθεκτικότητα έναντι αβιοτικών παραγόντων καταπόνησης: ορισμένα παραδείγματα

Μελέτες μεταγραφομικής και πρωτεομικής ανάλυσης και γονιδιακής έκφρασης υπό συνθήκες καταπονήσεων έχουν οδηγήσει στην ταυτοποίηση πολυάριθμων μεταγραφημάτων και πρωτεϊνών οι οποίες ταξινομούνται αδρά σε δύο ομάδες: η πρώτη ομάδα αφορά σε ρυθμιστικές πρωτεΐνες και μεταγραφικούς παράγοντες ενώ τα μέλη της δεύτερης ομάδας δρουν προστατευτικά επί των μεμβρανών, εμπλέκονται στην οσμωρύθμιση και την αντιοξειδωτική προστασία, κ.ά.

Τα τελευταία χρόνια έχουν δημιουργηθεί μια σειρά διαγονιδιακά φυτά στα οποία κατάλληλοι μεταγραφικοί παράγοντες εκφράζονται μόνιμα ή/και υπερεκφράζονται με αποτέλεσμα την εμφάνιση ανθεκτικότητας έναντι αβιοτικών παραγόντων καταπόνησης. Δεδομένου ότι τα χαρακτηριστικά ανθεκτικότητας έχουν πολυγονιδιακό υπόβαθρο, οι χειρισμοί αυτοί πλεονεκτούν διότι μια και μόνο διαγονιδιακή πρωτεΐνη μπορεί να προκαλέσει τη συντονισμένη έκφραση ενός μεγάλου αριθμού γονιδίων τα οποία σχετίζονται με συγκεκριμένους παράγοντες καταπόνησης. Για το λόγο αυτό, η έρευνα της επίδρασης αβιοτικών καταπονήσεων στο πρότυπο έκφρασης συγκεκριμένων μεταγραφικών παραγόντων έχει ιδιαίτερη σημασία. Η κατανόηση των μηχανισμών ανθεκτικότητας στο *Arabidopsis* έχει οδηγήσει σε εστιασμένες προσπάθειες γενετικής βελτίωσης σημαντικών καλλιεργούμενων φυτικών ειδών όπως το ρύζι και το σιτάρι με βάση την ακολουθία διαβίβασης σήματος CBF (C-Repeat Binding Factor). Οι CBFs, επίσης γνωστοί ως DREBs (βλ. ενότητες 2.6, 4.6.5 και 4.8.3), είναι μεταγραφικοί παράγοντες οι οποίοι

προωθούν τη διαβίβαση σήματος σε συνθήκες χαμηλών θερμοκρασιών, αφυδάτωσης και οσμωτικής καταπόνησης. Η απάντηση εγκλιματισμού ως αποτέλεσμα της ενεργοποίησης των παραγόντων CBF περιλαμβάνει μεταβολικές ακολουθίες βιοσύνθεσης συμβατών ωσμολυτών, πρωτεϊνών LEA και HSPs, ανάλογα με το είδος της καταπόνησης (βλ. ενότητες 2.6 και 4.8.3 αντίστοιχα). Η υπερέκφραση της πρωτεΐνης DREB1/CBF στο *Arabidopsis* οδήγησε στην έκφραση 40 και πλέον γονιδίων των οποίων η έκφραση επάγεται σε συνθήκες καταπόνησης, με αποτέλεσμα την απόκτηση πολλαπλής ανθεκτικότητας έναντι υδατικής καταπόνησης, υψηλής αλατότητας και παγετού. Το μονοπάτι CBF είναι ιδιαίτερα συντηρημένο μεταξύ των αγγειοσπέρμων στα οποία συμπεριλαμβάνονται και ορισμένα καλλιεργούμενα είδη όπως η τομάτα και ο αραβόσιτος, τα οποία δεν διαθέτουν ικανότητα εγκλιματισμού στις χαμηλές θερμοκρασίες. Η εισαγωγή ρυθμιστικών στοιχείων του μονοπατιού CBF ή η ρύθμιση των επιπέδων των μεταγραφικών παραγόντων CBF έχει οδηγήσει στη δημιουργία ποικιλιών σιταριού, κριθαριού, καπνού και ρυζιού οι οποίες αναπτύσσουν -κατά περίπτωση- ιδιαίτερη ανθεκτικότητα στις χαμηλές θερμοκρασίες, την ξηρασία και την αλατότητα μετά από κατάλληλο εγκλιματισμό. Επιπρόσθετα, αρκετές προσπάθειες έχουν εστιαστεί σε μεταγραφικούς παράγοντες οι οποίοι σχετίζονται με γονίδια του φωτοσυνθετικού μεταβολισμού ή της ανάπτυξης και της λειτουργίας των στομάτων. Στόχος των επεμβάσεων αυτών είναι η αποδοτικότερη χρήση του νερού (δηλ. υψηλότερες τιμές WUE) καθώς

και η αποδοτικότερη λειτουργία της φωτοσυνθετικής συσκευής υπό συνθήκες καταπόνησης μέσω υψηλότερης ευαισθησίας στο ABA ή αποτελεσματικότερων φωτοπροστατευτικών μηχανισμών. Για παράδειγμα, η μεταφορά των ρυθμιστικών γονιδίων *HDG11* (στον καπνό) και *HRD* (στο ρύζι) οδήγησαν στη δημιουργία φυτών με αυξημένη ανθεκτικότητα στην ξηρασία μέσω αλλαγών στην αρχιτεκτονική του ριζικού συστήματος, μείωσης της στοματικής πυκνότητας, σύνθεσης ABA και προλίνης, σύνθεσης μεταφορέων ιόντων και τροποποίησης της ευαισθησίας των στομάτων στο ABA. Επίσης, η υπερέκφραση των υπομονάδων NF-YA και NF-YB του τριμερούς συμπλόκου NF-Y (Nuclear Factor-Y) στο *Arabidopsis* και στον αραβόσιτο είχε ως αποτέλεσμα αυξημένη ανθεκτικό-

τητα στην ξηρασία και υψηλότερη φωτοσύνθεση και παραγωγικότητα υπό συνθήκες καταπόνησης. Στον **πίνακα 15.1** συνοψίζονται περιπτώσεις όπου η έκφραση συγκεκριμένων μεταγραφικών παραγόντων σε διαγονιδιακά φυτά είχε αντίκτυπο σε συγκεκριμένους φυσιολογικούς δείκτες και επέφερε αυξημένη ανθεκτικότητα σε συγκεκριμένους παράγοντες καταπόνησης.

Υπερέκφραση γονιδίων τα οποία κωδικοποιούν πρωτεΐνες οι οποίες παίρνουν μέρος σε μηχανισμούς εγκλιματισμού έναντι της υδατικής καταπόνησης είχε ως αποτέλεσμα τη βελτίωση της ανθεκτικότητας των διαγονιδιακών φυτών έναντι της έλλειψης νερού. Ορισμένες πρωτεΐνες LEA, στις οποίες συμπεριλαμβάνονται και οι αφυδατά-

Πίνακας 15.1. Απόκτηση ανθεκτικότητας διαγονιδιακών φυτών σε συγκεκριμένους παράγοντες καταπόνησης μέσω μόνιμης έκφρασης / υπερέκφρασης μεταγραφικών παραγόντων. Saibo et al. 2009

μεταγραφικός παράγοντας	οικογένεια μεταγραφικού παράγοντα	φυτό	καταπόνηση στόχος	επίδραση στη φωτοσύνθεση υπό καταπόνηση
NtTsi1	AP2/EREBP	καπνός	αλατότητα	περιορισμός απώλειας χλωροφύλλης
AtCBF1	AP2/EREBP	τομάτα	χαμηλή θερμοκρασία	χωρίς επίδραση στη φωτοχημική απόδοση του PSII, συσσώρευση χλωροφύλλης
AtCBF1	AP2/EREBP	ρύζι	χαμηλή θερμοκρασία	χωρίς επίδραση στη φωτοχημική απόδοση του PSII
SHN	AP2/EREBP	<i>Arabidopsis</i>	ξηρασία	μείωση πυκνότητας στομάτων
BNCBF5 και BNCBF17	AP2/EREBP	<i>Brassica napus</i>	παγετός	αύξηση αφομοίωσης CO ₂ , αύξηση φωτοχημικής απόδοσης του PSII
AtCBF3	AP2/EREBP	ρύζι	ξηρασία/ αλατότητα/ χαμηλή θερμοκρασία	αύξηση φωτοχημικής απόδοσης του PSII
CaPF1	AP2/EREBP	πέυκο	οξειδωτική καταπόνηση	περιορισμός απώλειας χλωροφύλλης
TaERF1	AP2/EREBP	καπνός	αλατότητα	συσσώρευση χλωροφύλλης
JcERF	AP2/EREBP	<i>Arabidopsis</i>	αλατότητα/ παγετός	συσσώρευση χλωροφύλλης
HvCBF4	AP2/EREBP	ρύζι	ξηρασία/ αλατότητα/ χαμηλή θερμοκρασία	αύξηση φωτοχημικής απόδοσης του PSII
NtOPBP1	AP2/EREBP	καπνός	αλατότητα	περιορισμός απώλειας χλωροφύλλης
AtHRD	AP2/EREBP	ρύζι	ξηρασία/ αλατότητα	μείωση αγωγιμότητας των στομάτων, αύξηση αφομοίωσης CO ₂ και φωτοσυνθετικής απόδοσης
GhDREB1	AP2/EREBP	καπνός	χαμηλή θερμοκρασία	αύξηση αφομοίωσης CO ₂ , αύξηση φωτοχημικής απόδοσης του PSII
AtABP9	bZIP	<i>Arabidopsis</i>	ξηρασία/ θερμική καταπόνηση	αύξηση ικανότητας αφομοίωσης CO ₂
SNAC1	NAC	ρύζι	ξηρασία/ αλατότητα	διατήρηση αφομοίωσης CO ₂ , μείωση απώλειας νερού
AtNFXL1	NF-X1	<i>Arabidopsis</i>	αλατότητα	αύξηση φωτοχημικής απόδοσης του PSII
AtNF-YB1	NF-Y (HAP)	<i>Arabidopsis</i>	ξηρασία	αύξηση δυναμικού νερού, αύξηση αφομοίωσης CO ₂
ZmNF-YB2	NF-Y (HAP)	αραβόσιτος	ξηρασία	συσσώρευση χλωροφύλλης, αύξηση αφομοίωσης CO ₂ , αύξηση αγωγιμότητας των στομάτων
GmSCOF-1	C ₂ H ₂ zinc finger	καπνός	χαμηλή θερμοκρασία	ταχύτερη ανάκαμψη επιπέδων χλωροφύλλης
OsMYB4	MYB	<i>Arabidopsis</i>	χαμηλή θερμοκρασία/παγετός	αύξηση σταθερότητας PSII, ανθεκτικότητα στη φωτοαρεμπόδιση

σες (βλ. ενότητα 2.6) παρέχουν προστασία έναντι της αφυδάτωσης του πρωτοπλάστη και σταθεροποιούν ένζυμα και κυτταρικές δομές. Τα γονίδια που κωδικοποιούν τις πρωτεΐνες αυτές έχουν αποτελέσει στόχο δημιουργίας διαγονιδιακών φυτών. Για παράδειγμα, η εισαγωγή στο σιτάρι του γονιδίου *HVA1* το οποίο κωδικοποιεί μια πρωτεΐνη της ομάδας 3 των LEA, είχε ως αποτέλεσμα τη δημιουργία φυτών με αυξημένη παραγωγικότητα και υψηλότερη WUE υπό συνθήκες υδατικής καταπόνησης.

Ανάλογοι χειρισμοί και υπερέκφραση γονιδίων τα οποία κωδικοποιούν ένζυμα-κλειδιά οδών βιοσύνθεσης προστατευτικών μορίων οδηγούν συχνά σε ανθεκτικούς φαινοτύπους. Στα παραπάνω μόρια περιλαμβάνονται συμβατοί οσμωλύτες ή μόρια που σταθεροποιούν ένζυμα και κυτταρικές δομές, όπως ολιγο- ή πολυσακχαρίτες (μαννιτόλη, ραφινόζη, σταχυόζη, τρεαλόζη, γαλακτινόλη, φρουκτάνες), και η προλίνη.

Δεδομένου ότι η οξειδωτική καταπόνηση αποτελεί σημαντική παρενέργεια μιας σειράς άλλων καταπονήσεων και η αποτελεσματικότητα του αντιοξειδωτικού μεταβολισμού τελικά καθορίζει και το τελικό αποτέλεσμα, η ενίσχυση των αντιοξειδωτικών μηχανισμών ή των μηχανισμών επιδιόρθωσης των οξειδωτικών βλαβών, θα οδηγούσε πιθανόν σε εκδήλωση ανθεκτικότητας έναντι ενός ευρέως φάσματος παραγόντων καταπόνησης. Η

εφαρμογή π.χ. εξωγενούς H_2O_2 , το οποία επάγει μια σειρά μηχανισμών αντιοξειδωτικής προστασίας (βλ. ενότητες 8.4 και 8.7) αλλά αποτελεί και ενδιάμεσο σήμα για τον εγκλιματισμό σε μια σειρά παραγόντων καταπόνησης (βλ. ενότητες 4.8.3, 7.5.3, 8.7, 13.6.5.1, 13.6.5.3, 13.6.5.4 και 14.8), προκαλεί εκδήλωση ανθεκτικότητας έναντι των ακραίων θερμοκρασιών και βιοτικών καταπονήσεων. Ωστόσο η αύξηση της συγκέντρωσης μιας αντιοξειδωτικής ουσίας ή η υπερέκφραση ενός αντιοξειδωτικού ενζύμου δεν οδηγεί αναγκαία και σε έκφραση ανθεκτικότητας. Σημαντικό ρόλο στην ολοκληρωμένη λειτουργία των αντιοξειδωτικών μηχανισμών παίζει η διαμερισματοποίηση, αλλά και ο συντονισμός μεταξύ των επί μέρους μηχανισμών.

Οι παραπάνω βιοτεχνολογικές προσεγγίσεις στη δημιουργία διαγονιδιακών φυτών αποτελούν το πρώτο βήμα στη διαδικασία δημιουργίας ποικιλιών ανθεκτικών σε καταπονήσεις. Ωστόσο, η τελική εφαρμογή τους στη γεωπονική πρακτική προϋποθέτει τη γνώση των μηχανισμών στις οποίες εμπλέκονται τα προϊόντα των γονιδίων-στόχων, αλλά και την ενδελεχή μελέτη των διαγονιδιακών φυτών σε επίπεδο αγρού, όπου αφενός μεν η εμφάνιση ενός παράγοντα καταπόνησης δεν είναι προβλέψιμη, αφετέρου η αλληλεπίδραση πολλών παραγόντων καταπόνησης είναι συχνή.

15.1.3. Ανθεκτικότητα έναντι βιοτικών παραγόντων καταπόνησης: ορισμένα παραδείγματα

Η δημιουργία καλλιεργουμένων φυτών ανθεκτικών σε παθογόνα, εχθρούς και παρασιτικά φυτά απαιτεί εκτεταμένη μελέτη των γονιδίων και των αντίστοιχων προϊόντων τους τα οποία σχετίζονται με τη λειτουργία αμυντικών μηχανισμών. Εξ'αυτών, τα γονίδια τα οποία ενεργοποιούνται μετά την προσβολή (*R*-genes) και τα οποία προσδίδουν την επίκτητη ανθεκτικότητα, παρουσιάζουν ιδιαίτερο ενδιαφέρον. Εξαιρετικό βιοτεχνολογικό ενδιαφέρον παρουσιάζει η μελέτη τόσο των γονιδίων αμολυσματικότητας παθογόνων, όσο και των γονιδίων ανθεκτικότητας των φυτών. Τα προϊόντα των γονιδίων *avr* αποτελούν ουσιαστικά διεγέρτες, οι οποίοι αναγνωρίζονται από το σύστημα επιτήρησης του ξενιστή (βλ. ενότητες 13.1 και 13.6.3). Για παράδειγμα, τα ένζυμα τα οποία κωδικοποιούνται από το γενετικό τόπο *avrD* του

βακτηρίου *Pseudomonas syringae* pv *glycinea* καταλύουν τη βιοσύνθεση συριγγολιδίων ενώ η έκφραση των γονιδίων *R* προσδίδει, κάτω από ορισμένες προϋποθέσεις, ανθεκτικότητα έναντι ενός ευρέως φάσματος παθογόνων.

Η μεταφορά γονιδίων των οποίων η έκφραση οδηγεί στη σύνθεση και συσσώρευση αμυντικών ουσιών μπορεί επίσης να οδηγήσει σε έκφραση ανθεκτικότητας. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί η μεταφορά γονιδίων τα οποία κωδικοποιούν τα ένζυμα βιοσύνθεσης του κυανογόνου γλυκοσιδίου δουρίνης από το σόργο στο *Arabidopsis*. Τα διαγονιδιακά φυτά είναι ικανά να συνθέτουν και να συσσωρεύουν το δευτερογενή αυτό μεταβολίτη σε συγκεντρώσεις ικανές ώστε να προστατεύονται από ορισμένα έντομα. Έχουν

επίσης γίνει πολυάριθμες προσπάθειες δημιουργίας διαγονιδιακών φυτών στα οποία εκφράζονται γονίδια τα οποία εμπλέκονται στη βιοσύνθεση φυτοαλεξινών, όπως της ρεσβερατρόλης.

Η ενίσχυση της άμυνας έναντι παθογόνων μπορεί να πραγματοποιηθεί και μέσω κατάλληλων ουσιών οι οποίες επάγουν αμυντικούς μηχανισμούς σε διασυστηματικό επίπεδο. Ορισμένες από τις ουσίες αυτές, όπως το BION (acibenzolar-S-methyl), μπορούν να χρησιμοποιηθούν ως εμπορικά σκευάσματα και σε συνθήκες αγρού. Η ουσία αυτή λειτουργεί όπως το σαλικυλικό οξύ ως ενδιάμεσο σήμα συναγερού, εμπλέκεται στη διαβίβαση σήματος, μεταφέρεται διασυστηματικά και έχει ως αποτέλεσμα την ενίσχυση της ανθεκτικότητας καλλιεργούμενων φυτών έναντι φυτοπαθογόνων μυκήτων, βακτηρίων και ιών. Το σκεύασμα Alliete χρησιμοποιείται επίσης ως ένα πολύ πετυχημένο μυκητοκτόνο, το οποίο επίσης επάγει την επίκτητη διασυστηματική ανθεκτικότητα.

Τα παρασιτικά φυτά αποτελούν έναν σημαντικό παράγοντα σοβαρής μείωσης της γεωργικής παραγωγής σε τροπικές περιοχές, αλλά και στην περιοχή της Μεσογείου. Τα *Cuscuta* sp. και *Orobanche* sp. σε σοβαρές περιπτώσεις μπορεί να προκαλέσουν σημαντική μείωση της παραγωγής. Το βαμβάκι μπορεί να χρησιμοποιηθεί ως «φυτο-παγίδα», αφού μέσω της στριγκόλης μπορεί να προκαλέσει τη βλάστηση των σπερμάτων του *Striga* sp. σε έναν αγρό, χωρίς να υπάρχει κίνδυνος να γίνει ξενιστής. Επομένως κατά την επόμενη καλλιεργητική περίοδο ο αγρός είναι περισσότερο «καθαρός» για την καλλιέργεια ευαίσθητων φυτών-ξενιστών (π.χ. σόργου). Γίνονται προσπάθειες να παραχθούν με χημική σύνθεση ενώσεις ανάλογης δομής και δραστηριότητας προς τη στριγγόλη με σκοπό να ελαττωθούν οι οικονομικές επιπτώσεις σε επίπεδο γεωργικής παραγωγής από παρασιτικά φυτά.

15.2. Άλλοι στόχοι της Βιοτεχνολογίας: τα φυτά ως μηχανικοί περιβάλλοντος και ως χημικοί μηχανικοί

Η εφαρμοσμένη έρευνα εστιάζεται σε δύο κυρίως περιοχές:

A. Στη χρήση φυτών-υπερσυσσωρευτών βαρέων μετάλλων.

Τα τελευταία χρόνια υπάρχει αυξημένο ενδιαφέρον στην εξεύρεση νέων ειδών υπερσυσσωρευτών βαρέων μετάλλων, αλλά και στην κατανόηση των μηχανισμών που προσδίδουν ανθεκτικότητα. Οι υπερσυσσωρευτές μπορεί εν δυνάμει να χρησιμοποιηθούν σε δύο κυρίως τεχνολογικές εφαρμογές: Στην αποκατάσταση διαταραγμένων και επιβαρυσμένων με βαρέα μέταλλα περιοχών (**φυτοαποκατάσταση**), καθώς και στην εξόρυξη επιλεγμένων μετάλλων (**φυτοεξόρυξη**). Όσον αφορά στη φυτοαποκατάσταση, ορισμένα είδη του γένους *Thlaspi* παρουσιάζουν εξαιρετικό ενδιαφέρον διότι υπερσυσσωρεύουν πλέον του ενός βαρέα μέταλλα και σε σημαντικές ποσότητες. Για παράδειγμα, το *T. caerulescens* μπορεί και συσσωρεύει Cd, Ni, Zn, και Pb, ενώ ως υπερσυσσω-

ρευτής Cd και Zn μπορεί να απομακρύνει από το έδαφος ποσότητες της τάξης των 60 kg Zn ha⁻¹ και 8.4 kg Cd ha⁻¹. Η απομάκρυνση του Pb από διαταραγμένα εδάφη παρουσιάζει δυσκολίες διότι χαρακτηρίζεται ως δυσκίνητο ιόν στο έδαφος, ωστόσο με την καλλιέργεια κατάλληλων φυτικών ειδών (π.χ. *Fagopyrum esculentum*, μπορεί να συσσωρεύει έως και 4.2 mg Pb g⁻¹ Ξ.Β. στο βλαστό) και τροποποίηση των ιδιοτήτων του εδάφους με κατάλληλες χηλικές ενώσεις (π.χ. διοξικό οξύ της μεθυλογλυκίνης, MGDA) μπορεί να επιταχυνθεί η απομάκρυνσή του. Ωστόσο, παρότι η ιδέα της χρήσης υπερσυσσωρευτών φαίνεται λαμπρή, η εφαρμογή της μέχρι στιγμής δεν δίνει θεαματικά αποτελέσματα. Έχει υπολογιστεί ότι χρειάζονται πολυάριθμες καλλιεργητικές περιόδους ή δεκάδες χρόνια προκειμένου να απομακρυνθούν σημαντικές ποσότητες βαρέων μετάλλων από διαταραγμένα εδάφη. Οι προσπάθειες επικεντρώνονται στην εξεύρεση νέων και περισσότερο αποτελε-

Φυτοαποκατάσταση: Η χρήση φυτικών ειδών-υπερσυσσωρευτών στην αποκατάσταση διαταραγμένων και επιβαρυσμένων με βαρέα μέταλλα περιοχών.

Φυτοεξόρυξη: Η χρήση φυτικών ειδών-υπερσυσσωρευτών για την εξόρυξη επιλεγμένων μετάλλων.

Φυτικά φυσικά προϊόντα: Ενώσεις (κυρίως δευτερογενείς μεταβολίτες) που παράγονται από τα φυτά και έχουν ευρεία εφαρμογή και χρήση στη φαρμακευτική, στην κοσμετολογία, στη διατροφή κ.α.



σματικών υπερσυσσωρευτών, αλλά και τη μεταφορά γονιδίων από φυτά υπερσυσσωρευτές με χαμηλή παραγωγικότητα σε βιομάζα σε φυτά με υψηλή παραγωγικότητα.

Η φυτοεξόρυξη αποτελεί μια παραλλαγή της φυτοαποκατάστασης και επικεντρώνεται σε ορισμένα φυτά υπερσυσσωρευτές με σχετικά υψηλή παραγωγικότητα βιομάζας και σε ορισμένα μέταλλα, κυρίως το Ni.

B. Στην παραγωγή δευτερογενών μεταβολιτών και υλικών φυτικής προέλευσης με ιδιαίτερα χαρακτηριστικά.

Το ενδιαφέρον για τα προϊόντα του δευτερογενούς μεταβολισμού (αναφέρονται και ως **φυτικά φυσικά προϊόντα**) δεν εξαντλείται μόνο στο πεδίο της βασικής έρευνας, αλλά επεκτείνεται κυρίως στον τομέα των βιοτεχνολογικών εφαρμογών, αφού χρησιμοποιούνται είτε ως πρώτες ύλες είτε ως συστατικά στη φαρμακευτική, την κοσμετολογία, την υφαντουργία, τη χρωματουργία, την ελαιουργία, στον τομέα των πολυμερών και αλλού. Η μελέτη των ιδιοτήτων των μορίων δευτερογενών μεταβολιτών δίδει τη ευκαιρία για την ανακάλυψη νέων φαρμάκων, αντιβιοτικών, εντομοκτόνων, ζιζανιοκτόνων, κ.ά. Για παράδειγμα, κατάλληλες τροποποιήσεις του μεταβολισμού των φαινολικών συστατικών δίδουν αφενός μεν τη δυνατότητα αύξησης της ανθεκτικότητας έναντι παθογόνων, αφετέρου δε βελτίωσης της ποιότητας του παραγόμενου ξύλου και ινών, βελτίωση της γεύσης και του αρώματος αρτυμάτων ή πρώτων υλών τροφίμων και ποτών κ.λπ. Παρεμβάσεις σε βιοσυνθετικές οδούς των συστατικών των κυτταρικών τοιχωμάτων και ιδιαίτερα της λιγνίνης είναι δυνατό να οδηγήσουν είτε σε ποικιλίες ανθεκτικότερες έναντι παθογόνων ή μηχανικών καταπονήσεων, είτε σε παραγωγή ξύλου με μειωμένη περιεκτικότητα σε λιγνίνη, με επιθυμητά χαρακτηριστικά χρώματος, σκληρότητας κ.λπ. Οι παρεμβάσεις σε μεταβολικό επίπεδο μπορεί να έχουν ως στόχους είτε τη συμπλήρωση, ενίσχυση ή/και επιλεκτική ρύθμιση επί μέρους μεταβολικών οδών, είτε την παρεμπόδιση ανταγωνιστικών οδών.

Σύνθεση και συσσώρευση δευτερογενών μεταβολιτών είναι δυνατό να πραγματοποιηθεί και *in vitro*, σε καλλιέργειες φυτικών κυττάρων ή κάλων. Αυτό συμβαίνει κάτω από κατάλληλες συνθήκες, όπως κατά τη φάση στασιμότητας της καλλιέργειας ή κατά τη διαφοροποίηση κυττάρων, ή με εφαρμογή κατάλληλου συνδυασμού ορμονών. Σύνθεση και συσσώρευση των ουσιών αυτών μπορεί επίσης να παρατηρηθεί και κάτω από τη

επίδραση ορισμένων παραγόντων καταπόνησης, όπως υδατική ή οσμωτική καταπόνηση, υψηλές εντάσεις υπεριώδους ακτινοβολίας και εφαρμογή διεγερτών. Φυτό-μοντέλο στον τομέα αυτόν αποτελεί το φαρμακευτικό *Catharanthus roseus* το οποίο παράγει βιοδραστικές ουσίες, κυρίως της ομάδας των αλκαλοειδών. Ορισμένες από αυτές, όπως η βινβλαστίνη και η βινκριστίνη αποτελούν αποτελεσματικούς αντικαρκινικούς παράγοντες. Η παραγωγή των βιοδραστικών ουσιών πραγματοποιείται μέσω καλλιέργειών κυττάρων σε βιοαντιδραστήρες, κάτω από κατάλληλες συνθήκες.

Θεωρείται βέβαιο ότι ο συνολικός αριθμός των δευτερογενών μεταβολιτών που παράγονται από την παγκόσμια χλωρίδα είναι κατά πολύ μεγαλύτερος αυτού που έχει έως σήμερα μελετηθεί και, το σπουδαιότερο, περιλαμβάνει μόρια άγνωστης χημικής δομής και λειτουργίας. Όπως γίνεται αντιληπτό, η απομόνωση και διερεύνηση τέτοιων δομών έχει τεράστιο ενδιαφέρον για επιστημονικά πεδία όπως αυτό της φαρμακογνωσίας. Λαμβάνοντας υπόψη ότι τα άγρια φυτά αποτελούν μία πολύτιμη πηγή φυσικών προϊόντων, η οποία παραμένει ακόμα σε ένα σημαντικό ποσοστό αναξιοποίητη, η εφαρμογή κρυοτεχνικών για τη διατήρηση τραπεζών γενετικού υλικού σπάνιων ή απειλούμενων ειδών αποτελεί επίσης ένα σημαντικό τομέα της βιοτεχνολογίας. Εκτός αυτών, η βιοσύνθεση ορισμένων μορίων επάγεται μόνο κάτω από συνθήκες καταπόνησης και επομένως η ανακάλυψή τους είναι δύσκολη. Το σχετικό πεδίο έρευνας είναι πολύ υποσχόμενο και για την ώρα σε πρώιμο στάδιο.

Η αξιοποίηση φυτικών φυσικών προϊόντων δεν περιορίζεται μόνο στους δευτερογενείς μεταβολίτες. Π.χ. το πράσινο μονοκύτταρο φύκος *Dunaliella salina* παρουσιάζει εξαιρετικό βιοτεχνολογικό ενδιαφέρον. Ο μικροοργανισμός αυτός επιβιώνει σε συνθήκες υψηλής αλατότητας, ακόμη και μεταξύ των κρυστάλλων αλατιού που σχηματίζονται στις αλυκές. Ως συμβατό οσμωλύτη συνθέτει γλυκερίνη, ενώ επίσης συσσωρεύει β-καροτένιο σε υψηλές συγκεντρώσεις. Και οι δύο αυτές ουσίες που παράγει απομονώνονται και αξιοποιούνται εμπορικά.

Ένθετο 15.1. Ο ρόλος της Βιοτεχνολογίας Φυτών στην επίτευξη των Αναπτυξιακών Στόχων της Χιλιετίας του Οργανισμού Ηνωμένων Εθνών

Οι Αναπτυξιακοί Στόχοι της Χιλιετίας (Millennium Development Goals, MDGs) είναι ένα σύνολο οκτώ φιλόδοξων διεθνών αναπτυξιακών στόχων με χρονικό ορίζοντα το έτος 2015 οι οποίοι συμφωνήθηκαν από 192 μέλη του Οργανισμού Ηνωμένων Εθνών και αρκετών μη-κυβερνητικών οργανώσεων το έτος 2000. Ο σκοπός των MDGs είναι η βελτίωση της υγείας, της κοινωνικοοικονο-

μικής κατάστασης και της εκπαίδευσης μέσω της καταπολέμησης της φτώχειας, της πείνας και των ασθενειών, της προστασίας του περιβάλλοντος και της βιοποικιλότητας, της αύξησης των ευκαιριών εκπαίδευσης και της αναπτυξιακής συνεργασίας σε παγκόσμιο επίπεδο (**πίνακας 15.2**).

Η τεχνολογική εξέλιξη στη δημιουργία βελτιωμένων ποικιλιών οι οποίες θα παρουσιάζουν υψη-

Πίνακας 15.2. Οι Αναπτυξιακοί Στόχοι της Χιλιετίας. Με χρώμα σημειώνονται οι στόχοι στην επίτευξη των οποίων μπορεί να συμβάλει η επιστήμη της Βιοτεχνολογίας Φυτών αλλά και συναφείς επιστήμες όπως η Φυτοπαθολογία και η Φαρμακογνωσία. Yuan et al. 2011. doi: 10.1007/s00299-010-0987-5

στόχος 1	Εξάλειψη της ακραίας ένδειας και της πείνας
1A	Μείωση στο μισό του ποσοστού των ανθρώπων με εισόδημα κάτω του \$1 την ημέρα
1B	Διασφάλιση αξιοπρεπούς απασχόλησης για όλους, γυναίκες, άντρες και νέους
1Γ	Μείωση στο μισό του ποσοστού των ανθρώπων που υποφέρουν από την πείνα
στόχος 2	Επίτευξη παγκόσμιας πρωτοβάθμιας εκπαίδευσης
2A	Να διασφαλισθεί, έως το 2015, ότι κάθε παιδί στον κόσμο, αγόρι ή κορίτσι, θα έχει τη δυνατότητα να ολοκληρώσει ένα πλήρες πρωτοβάθμιο σχολικό πρόγραμμα
στόχος 3	Πρόωθηση της ισότητας των φύλων και ενίσχυση των γυναικών
3A	Εξάλειψη της ανισότητας των φύλων στην πρωτοβάθμια και δευτεροβάθμια εκπαίδευση έως το 2005 και σε όλα τα επίπεδα έως το 2015
στόχος 4	Μείωση της παιδικής θνησιμότητας
4A	Μείωση κατά δύο τρίτα, από το 1990 έως το 2015, της κάτω των 5 ετών παιδικής θνησιμότητας
στόχος 5	Βελτίωση της υγείας των μητέρων
5A	Μείωση, κατά τρία τέταρτα, από το 1990 έως το 2015, του ποσοστού θνησιμότητας των μητέρων
5B	Επίτευξη, έως το 2015, παγκόσμια πρόσβαση στην αναπαραγωγική υγεία
στόχος 6	Καταπολέμηση του AIDS, της ελονοσίας και άλλων ασθενειών
6A	Διακοπή, έως το 2015, και έναρξη αντιστροφής της εξάπλωσης του AIDS
6B	Διασφάλιση, έως το 2010, πρόσβαση σε θεραπευτική αγωγή για το AIDS για όσους τη χρειάζονται
6Γ	Διακοπή, έως το 2015, και έναρξη αντιστροφής της εμφάνισης της ελονοσίας και άλλων σοβαρών ασθενειών
στόχος 7	Διασφάλιση της περιβαλλοντικής βιωσιμότητας
7A	Ενσωμάτωση των αρχών της βιώσιμης ανάπτυξης στις πολιτικές και τα προγράμματα των χωρών και αντιστροφή της απώλειας των περιβαλλοντικών πόρων
7B	Μείωση της απώλειας της βιοποικιλότητας, πετυχαίνοντας μέχρι το 2010, σημαντική μείωση στο ποσοστό απωλειών
7Γ	Μείωση στο μισό του ποσοστού του πληθυσμού που ζει χωρίς βιώσιμη πρόσβαση σε ασφαλές πόσιμο νερό και στοιχειώδη υγιεινή αποχέτευση
7Δ	Μέχρι το 2020 να επιτευχθεί σημαντική βελτίωση στη ζωή τουλάχιστον 100 εκατομμυρίων κατοίκων στις φτωχογειτονιές
στόχος 8	Ανάπτυξη παγκόσμιας συνεργασίας για ανάπτυξη
8A	Να αναπτυχθεί περαιτέρω ένα ανοιχτό εμπορικό και χρηματοοικονομικό σύστημα που θα λειτουργεί με βάση κανόνες, θα είναι προβλέψιμο και δεν θα κάνει διακρίσεις (περιλαμβάνει τη δεσμευση για χρηστή διακυβέρνηση, ανάπτυξη και περιορισμό της φτώχειας τόσο σε εθνικό όσο και σε διεθνές επίπεδο)
8B	Να αντιμετωπιστούν οι εξειδικευμένες ανάγκες της ομάδας των Λιγότερο Ανπτυγμένων Χωρών. Αυτό περιλαμβάνει την εξαίρεση των εξαγωγών των χωρών αυτών από δασμούς και ποσοτώσεις, την ενίσχυση της ελάφρυνσης του χρέους των υπερχρεωμένων φτωχών χωρών και την ακύρωση του επίσημου διμερούς χρέους, καθώς και την πιο γενναιοδωρή επίσημη αναπτυξιακή βοήθεια προς τις χώρες που δεσμεύονται στην προσπάθεια περιορισμού της φτώχειας
8Γ	Να αντιμετωπιστούν οι εξειδικευμένες ανάγκες των περικλειστων και των μικρών νησιωτικών αναπτυσσόμενων κρατών
8Δ	Να αντιμετωπιστεί αποτελεσματικά το πρόβλημα του χρέους των αναπτυσσόμενων χωρών με τη λήψη μέτρων, σε εθνικό και διεθνές επίπεδο, τα οποία θα διασφαλίζουν τη δυνατότητα μακροπρόθεσμης αποπληρωμής
8Ε	Σε συνεργασία με τις φαρμακευτικές εταιρείες, να παρέχεται στις αναπτυσσόμενες χώρες πρόσβαση σε οικονομικά προσιτά φάρμακα
8ΣΤ	Σε συνεργασία με τον ιδιωτικό τομέα, να γίνει δυνατή η πρόσβαση στα πλεονεκτήματα των νέων τεχνολογιών, ιδιαίτερα όσων αφορούν στις τεχνολογίες επικοινωνίας

λή απόδοση, υψηλή διατροφική αξία και ανθεκτικότητα σε αντίξοες συνθήκες μπορεί να συμβάλει ιδιαίτερα στη μείωση της πείνας και της φτώχειας σε αγροτικές περιοχές αλλά και στα αστικά κέντρα παρέχοντας φθηνότερη, υψηλής ποιότητας τροφή. Η πτώση της φυτικής παραγωγής λόγω ζιζανίων, παρασιτικών φυτών, φυτοφάγων και παθογόνων, ιδιαίτερα κάτω από τις περιβαλλοντικές συνθήκες που επικρατούν στις αναπτυσσόμενες χώρες, είναι ιδιαίτερα υψηλή. Επίσης, σημαντικές απώλειες σημειώνονται ως αποτέλεσμα δυσμενών περιβαλλοντικών συνθηκών οι οποίες περιλαμβάνουν ξηρασία, κακή ποιότητα εδάφους και εδαφική κατάκλιση (στην Ασία). Η σταθεροποίηση των επιπέδων της φυτικής παραγωγής στις περιοχές αυτές είναι προϋπόθεση για τη διαθεσιμότητα τροφής, τη διατροφική ασφάλεια και την οικονομική ευημερία.

Στην Αφρική, καλλιέργειες αραβοσίτου και σόργου συχνά μαστίζονται από είδη του γένους παρασιτικών φυτών *Striga*. Μέσω συμβατικών διασταυρώσεων δημιουργήθηκαν ποικιλίες σόργου οι οποίες αφενός δεν επάγουν σε μεγάλο βαθμό τη βλάστηση σπερμάτων του παρασιτικού φυτού και αφετέρου είναι φτωχοί ξενιστές του παρασίτου. Ανάλογες ποικιλίες επιχειρείται να δημιουργηθούν στην περίπτωση του αραβοσίτου.

Ένα καλό παράδειγμα επιτυχούς εφαρμογής βιοτεχνολογικών μεθόδων στη φυτική παραγωγή είναι η δημιουργία ανθεκτικών ποικιλιών έναντι των φυτοφάγων οι οποίες εκφράζουν γονίδια για τη βιοσύνθεση της εντομοκτόνου τοξίνης του βακτηρίου του εδάφους *Bacillus thuringiensis*. Οι ποικιλίες αυτές αναφέρονται ως ποικιλίες Bt. Διαφορετικά στελέχη του βακτηρίου παράγουν διαφορετικές τοξίνες οι οποίες από τη μια εμφανίζουν υψηλή εξειδίκευση και υψηλή αποτελεσματικότητα έναντι συγκεκριμένων ταξινομικών ομάδων φυτοφάγων εντόμων όσο και από την άλλη μεριά είναι ασφαλείς για τα θηλαστικά αλλά και τα ωφέλιμα έντομα. Στις αναπτυσσόμενες χώρες, οι ποικιλίες Bt έχουν αποδειχθεί ιδιαίτερα πετυχημένες αυξάνοντας την παραγωγικότητα των καλλιεργειών και μειώνοντας ταυτόχρονα τη χρήση εντομοκτόνων. Ταυτόχρονα δε, διατηρείται η φυσική βιοποικιλότητα.

Μια έμμεση θετική επίπτωση των ποικιλιών Bt είναι η μείωση της μετάδοσης μυκητολογικών ασθενειών των φυτών μέσω των εντόμων. Έτσι, μειώνονται τα περιστατικά μόλυνσης των φυτών με μύκητες και συσσώρευσης της παραγόμενης

τροφής με μυκοτοξίνες όπως η αφλατοξίνη, η δεοξυριβαλενόλη, η φουμονισίνη και η ζεαραλενόνη. Οι ουσίες αυτές, προϊόντα του δευτερογενούς μεταβολισμού των μυκήτων, μειώνουν τη διατροφική αξία της τροφής, εμφανίζουν καρκινογόνο δράση και δρουν ανοσοκατασταλτικά για τον ανθρώπινο οργανισμό. Είναι συνεπώς σημαντικό να κατανοηθεί πως η φτωχή διατροφή και οι ασθένειες έχουν συνεργιστικό αποτέλεσμα στην ευημερία των κατοίκων των πλέον φτωχών χωρών, ιδιαίτερα σε συνδυασμό με τη διάδοση ασθενειών όπως το AIDS. Οι ποικιλίες Bt εμφανίζουν χαμηλότερα επίπεδα μόλυνσης από μυκοτοξίνες παρέχοντας υψηλής ποιότητας τροφή σε χώρες π.χ. της υποσαχάριας Αφρικής όπου δρουν συνεργιστικά οι παραπάνω παράγοντες.

Ωστόσο, τα τελευταία χρόνια παρατηρείται αύξηση της συχνότητας των αλληλομόρφων γονιδίων των εντόμων, τα οποία προσδίδουν ανθεκτικότητα έναντι της τοξίνης που παράγουν τα διαγονιδιακά φυτά αραβοσίτου σε περιοχές της Αυστραλίας, της Κίνας, της Ισπανίας και των ΗΠΑ, όπου εφαρμόζονται επί χρόνια προγράμματα παρακολούθησης.

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ

A. Μονάδες μέτρησης της φωτεινής ακτινοβολίας

Για τη μέτρηση της έντασης της φωτεινής ακτινοβολίας χρησιμοποιούνται δύο συστήματα μονάδων. Το **φωτομετρικό σύστημα** βασίζεται στην αντίδραση και ευαισθησία του ανθρώπινου ματιού στη 'φωτεινότητα'. Τα όργανα που χρησιμοποιούνται διαθέτουν ανιχνευτές φωτισμού με παραπλήσια αντίληψη αυτής του ανθρώπινου ματιού. (Ανιχνεύουν ενέργεια ακτινοβολίας μεταξύ μηκών κύματος 380-700 nm με μέγιστη ευαισθησία στα 550 nm-πράσινο φως). Ως μονάδα μέτρησης συνήθως χρησιμοποιείται το Lux, που αντιστοιχεί σε φωτεινότητα ενός lumen ανά τετραγωνικό μέτρο ($1 \text{ Lux} = 1 \text{ lumen m}^{-2}$). Το lumen έχει οριστεί ως μια μονάδα 'φωτεινής ροής' που εκπέμπεται από μία σταθερή πηγή, γνωστή ως candela (βασική μονάδα στο διεθνές σύστημα μονάδων, SI). Μια δεύτερη μονάδα που χρησιμοποιείται στα πλαίσια του φωτομετρικού συστήματος είναι το foot-candle (1 foot-candle αντιστοιχεί σε 10.76 Lux). Σε περίπτωση που χρησιμοποιούνται μονάδες φωτομετρικού συστήματος θεωρείται απαραίτητο να αναφέρεται η πηγή φωτισμού (αφού η σύνθεση του φωτός διαφέρει για κάθε τύπο πηγής), η απόσταση μεταξύ της πηγής και του φυτού και το όργανο που χρησιμοποιήθηκε.

Είναι φανερό ότι η μονάδα 'Lux' εξυπηρετεί ικανοποιητικά μετρήσεις που σχετίζονται με τη λειτουργία της όρασης (π.χ. φωτογραφία, συστήματα τεχνητού φωτισμού), όχι όμως και με λειτουργίες των φυτών που σχετίζονται με την αντίληψη ή τη χρησιμοποίηση φωτεινής ακτινοβολίας, όπως η φωτοσύνθεση, ο φωτοτροπισμός και φωτομορφογένεση, αφού τα μέγιστα της ευαισθησίας της όρασης δε συμπίπτουν με τα μήκη κύματος που είναι δραστικά για τις λειτουργίες αυτές. Για το λόγο αυτό στη Φυσιολογία Φυτών χρησιμοποιείται το δεύτερο σύστημα, το **ραδιομετρικό** με το οποίο δε μετρείται πλέον 'φωτεινότητα', αλλά ενέργεια που προσπίπτει στη μονάδα επιφάνειας και στη μονάδα του χρόνου (ροή φωτεινής ενέργειας). Εφόσον ως μονάδα ενέργειας ακτινοβολίας χρησιμοποιηθεί το Joule (J), οι μετρήσεις δίδονται σε $\text{J m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Οι μετρήσεις μπο-

ρούν να δοθούν επίσης με διαστάσεις ισχύος ανά επιφάνεια, αφού 1 J s^{-1} αντιστοιχεί σε 1 Watt (W) . Επομένως $1 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1} = 1 \text{ W m}^{-2}$. Συνήθως τα ειδικά όργανα (ραδιόμετρα) είναι εφοδιασμένα με ειδικά φίλτρα έτσι ώστε να μετρούν σε περιοχές του φάσματος που θεωρούνται ενδιαφέρουσες (π.χ. στη Φυσιολογία Φυτών χρησιμοποιούνται ραδιόμετρα που μετρούν τη φωτοσυνθετικά ενεργή ακτινοβολία (Photosynthetically Active Radiation, PAR, 400-700nm).

Δεδομένου ότι η ενέργεια ακτινοβολίας μεταδίδεται στο χώρο και αλληλεπιδρά με την ύλη με τη μορφή φωτονίων και επίσης ότι η ενέργεια ενός φωτονίου μπορεί να απορροφηθεί από ένα και μόνο μόριο ύλης, είναι πολύ χρήσιμη η μέτρηση του αριθμού φωτονίων που προσπίπτουν στη μονάδα επιφάνειας, στη μονάδα χρόνου (πυκνότητα φωτονιακής ροής - photon flux density). Οι μετρήσεις λαμβάνονται από ειδικά ραδιόμετρα (ανιχνευτές quanta) που είναι ευαίσθητα στην περιοχή 400-700 nm (PAR) και δίδονται σε μονάδες πυκνότητας φωτονιακής ροής, μmol φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Επειδή 1 mol φωτονίων = $6.023 \cdot 10^{23}$ φωτόνια = $1 \text{ Einstein (1 Ein)}$, παλαιότερα εμφανιζόταν και η ισοδύναμη έκφραση $\mu\text{Ein m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (βλ. **πινάκες Π1 και Π2**). Θα πρέπει να σημειωθεί ότι η μετατροπή μονάδων του φωτομετρικού συστήματος σε αντίστοιχες του ραδιομετρικού είναι δύσκολη, γιατί η σχέση τους μεταβάλλεται με τη σύνθεση του φωτός που χρησιμοποιείται. Οι μετατροπές είναι δυνατές εφ' όσον χρησιμοποιείται μονοχρωματικό φως (συγκεκριμένου μήκους κύματος), π.χ. 1 Lux των 555 nm αντιστοιχεί σε $14,7 \cdot 10^{-4} \text{ W m}^{-2}$. Μια πρόχειρη εκτίμηση μπορεί να γίνει βάσει των δεδομένων ότι η ηλιακή ενέργεια που προσπίπτει στην επιφάνεια της γης σε μια ηλιόλουστη ημέρα φθάνει περίπου τα 950 W m^{-2} ή 95000 Lux , ενώ η φωτονική ροή της φωτοσυνθετικά ενεργής ακτινοβολίας (400-700 nm) υπολογίζεται σε $1800 \mu\text{mol}$ φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Πίνακας Π1. Μονάδες και σύμβολα της ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας.

μέγεθος	μονάδα	σύμβολο	αντιστοιχία
μήκος κύματος (λ)	micrometer	μm	1 μm = 10 ⁻⁴ cm = 10 ⁻⁶ m
	nanometer	nm	1 nm = 10 ⁻³ μm = 10 ⁻⁷ cm
	Angstrom	Å	1 Å = 10 ⁻⁸ cm
συχνότητα (ν)	κύκλοι ανά s	cps	1 Hz = 1 cps
	Hertz	Hz	1 MHz = 10 ⁶ cps
	Megahertz	MHz	
ενέργεια (Ε)*	ενέργεια ανά mole φωτονίων	kcal·Ein ⁻¹	1 kcal·Ein ⁻¹ = 0.034 eV·photon ⁻¹ **
	Ενέργεια ανά φωτόνιο	eV·photon ⁻¹	

*Η ενέργεια ενός φωτονίου υπολογίζεται συνήθως σε electron Volts (eV). Το 1 eV αντιστοιχεί στη μεταβολή της κινητικής ενέργειας ενός ηλεκτρονίου κατά τη μετακίνησή του μέσω μιας διαφοράς δυναμικού ενός V. Ισχύει: 1 eV = 1,062·10⁻¹² erg.

**υπολογίζεται μέσω της εξίσωσης E = h·ν (σταθερά Planck (h)= 6,62 ·10⁻³⁴ J·s ή 1,58·10⁻³⁴ cal·s ή 0,41·10⁻¹⁴ eV·s).

Πίνακας Π2. Συστήματα και μονάδες μέτρησης της έντασης της φωτεινής ακτινοβολίας.

μονάδες	συστήματα μέτρησης		
	φωτομετρικό	ραδιομετρικό	ραδιομετρικό
αντιστοιχία	A. Lux (lumen·m ⁻²)	A. J·m ⁻² ·s ⁻¹	A. μmol·m ⁻² ·s ⁻¹
	B. foot-candle (f-c)	B. W·m ⁻²	B. μEin·m ⁻² ·s ⁻¹
εκτίμηση	1 f-c = 10.76 Lux	1 J·m ⁻² ·s ⁻¹ = 1 W·m ⁻²	1 μmol·m ⁻² ·s ⁻¹ = 1 μEin·m ⁻² ·s ⁻¹
	ένταση Lumens ανά επιφάνεια (φωτεινότητα)	ενεργειακή ροή	φωτονιακή ροή

B. Συμβολισμοί και ονοματολογία παραμέτρων φθορισμομετρίας χλωροφύλλης

Το αντικείμενο αυτό της Φυσιολογίας Φυτών περιλαμβάνει μια πληθώρα παραμέτρων οι οποίες αποδίδονται συχνά με διαφορετικούς όρους και σύμβολα δημιουργώντας αρκετή σύγχυση. Στον **πίνακα Π3** συνοψίζονται οι κύριες παράμετροι της τεχνικής με την επικρατέστερη ονοματολογία και συμβολισμούς καθώς και ο τρόπος υπολογισμού τους (όπου εφαρμόζεται). Επίσης δίνονται οι συνθήκες φωτισμού κατά τη μέτρηση τις κάθε παραμέτρου καθώς και μια σύντομη περιγραφή ή/και η φυσιολογική τους σημασία. Σχετικές πληροφορίες μπορούν να βρεθούν στη βιβλιογραφία για περαιτέρω μελέτη (van Kooten and Snel, 1990, Govindjee, 1995, Maxwell and Johnson, 2000, Logan et al., 2007, Baker, 2008).

Με το σύμβολο F (και τις παραλλαγές του) συμβολίζεται η απόδοση του φθορισμού χλωροφύλλης (chlorophyll fluorescence yield) υπό διάφορες συνθήκες ανάλογα με το πειραματικό πρωτόκολλο μέτρησης. Τα τονούμενα σύμβολα αφορούν σε μετρήσεις σε δείγματα προσαρμοσμένα στο φως και διακρίνονται έτσι από τις μετρήσεις σε δείγμα προσαρμοσμένο στο σκοτάδι (μη-τονούμενα σύμβολα).

Πίνακας Π3. Ονοματολογία παραμέτρων φθορισμομετρίας χλωροφύλλης.

συμβολισμός	υπολογισμός	ονομασία	περιγραφή / φυσιολογική σημασία	συνθήκες φωτισμού κατά τη μέτρηση*
F, F', F_t'	-	απόδοση φθορισμού	η σχετική ένταση του φθορισμού όπως καταγράφεται από το όργανο μέτρησης	ΦΜ και επιπλέον οποιοδήποτε άλλο είδος ακτινοβολίας
F_s'	-	απόδοση φθορισμού σε σταθερές συνθήκες φωτισμού και φωτοσυνθετικής λειτουργίας του δείγματος	η σχετική ένταση του φθορισμού όπως καταγράφεται από το όργανο μέτρησης σε σταθερές συνθήκες φωτισμού και φωτοσυνθετικής λειτουργίας του δείγματος	ΦΜ και ΑΦ
F_o	-	ελάχιστος φθορισμός βάσης	η ελάχιστη σχετική ένταση φθορισμού σε δείγμα εγκλιματισμένο στο σκοτάδι (φωτοχημικά κέντρα PSII ανοικτά)	ΦΜ
F_m	-	απόλυτα μέγιστος φθορισμός	η μέγιστη σχετική ένταση φθορισμού σε δείγμα εγκλιματισμένο στο σκοτάδι (φωτοχημικά κέντρα PSII κλειστά)	ΦΜ και ΦΚ
F_m'	-	μέγιστος φθορισμός	η μέγιστη σχετική ένταση φθορισμού σε δείγμα εγκλιματισμένο στο φως (φωτοχημικά κέντρα PSII κλειστά)	ΦΜ, ΑΦ και ΦΚ
F_o'	-	φθορισμός βάσης	η ελάχιστη σχετική ένταση φθορισμού σε δείγμα εγκλιματισμένο στο φως (φωτοχημικά κέντρα PSII ανοικτά)	ΦΜ και καταγραφή αμέσως μετά την παύση του ΑΦ
F_v	$F_m - F_o$	μεταβλητός φθορισμός	διαφορά μεταξύ απόλυτα μέγιστου φθορισμού και ελάχιστου φθορισμού βάσης / μέγιστη απόδοση χρήσης του απορροφημένου φωτός για τη διεξαγωγή φωτοχημικών αντιδράσεων	ΦΜ και ΦΚ
ΔF	$F_m' - F_t'$	διαφορά φθορισμού μεταξύ F_m' και F_t'	φωτοχημική απόσβεση του φθορισμού από τα ανοικτά φωτοχημικά κέντρα PS II	ΦΜ, ΑΦ και ΦΚ
Φ_{PSIIo}	F_v / F_m	θεμελιώδης φωτοχημική απόδοση του PS II	απόλυτα μέγιστη απόδοση χρήσης του απορροφημένου φωτός για τη διεξαγωγή φωτοχημικών αντιδράσεων σε δείγμα εγκλιματισμένο στο σκοτάδι (φωτοχημικά κέντρα PSII ανοικτά)	ΦΜ και ΦΚ
Φ_{PSII}	$\Delta F / F_m'$	λειτουργική φωτοχημική απόδοση του PS II	λειτουργική απόδοση χρήσης του απορροφημένου φωτός για τη διεξαγωγή φωτοχημικών αντιδράσεων	ΦΜ, ΑΦ και ΦΚ
q_p	$\Delta F / (F_m' - F_o')$	συντελεστής φωτοχημικής απόσβεσης του φθορισμού	συντελεστής της λειτουργικής προς την απόλυτα μέγιστη φωτοχημική απόδοση του PS II / ποσοστό ανοικτών φωτοχημικών κέντρων PS II	ΦΜ, ΑΦ και ΦΚ
NPQ	$(F_m - F_m') / F_m'$	ρυθμός μη-φωτοχημικής απόσβεσης του φθορισμού	μη-φωτοχημική απόσβεση του φθορισμού από F_m σε F_m' / εκτίμηση του ρυθμού θερμικής απόσβεσης της ενέργειας του PS II	ΦΜ, ΑΦ και ΦΚ
q_N	$(F_m - F_m') / (F_m - F_o')$	συντελεστής μη-φωτοχημικής απόσβεσης του φθορισμού	συντελεστής της μη-φωτοχημικής απόσβεσης του φθορισμού	ΦΜ, ΑΦ και ΦΚ

* ΦΜ: φως μέτρησης, ΑΦ: ακτινικό φως, ΦΚ: φως κορεσμού.

Βασική Βιβλιογραφία

- Agrawal S. B. and Agrawal M.** (eds) 1999. Environmental Pollution and Plant Responses. Lewis Publishers. Boca Raton.
- Andrews, J. H. and Hirano, S. S.** (eds). 1991. Microbial Ecology of Leaves. Springer-Verlag. Berlin.
- Basra A. S. and Basra R. K.** (eds) 1997. Mechanisms of Environmental Stress Resistance in Plants. Harwood Academic Publishers. Amsterdam.
- Buchanan, B. B., Gruissem, W. and Jones R. L.** 2000. Biochemistry and Molecular Biology of Plants. American Society of Plant Physiologists, Rockville, ML.
- Bjorkman, O.** 1975. Environmental and biological control of photosynthesis: inaugural address, R. Morcelle (Ed.), *Environmental and Biological Control of Photosynthesis*, Dr. W. Junk, The Hague.
- Chrispeels, M. J. and Sadava, D. E.** 1994. Plants, genes and agriculture. Jones and Bartlett publ. Boston.
- Dennis, D. T., Layzell, D. B., Lefebvre, D. D. and Turpin, D. H. (eds).** 1997. Plant Metabolism. Longman. N. Y.
- Dey, P. M. and Harborne, J. B.** 1997. Plant biochemistry. Academic Press. San Diego.
- Fitter, A.H., Hay, R.K.M.** 2001. Environmental Physiology of Plants, Accademic Press, New York.
- Fritz, R. S., Simms, E. L.** (eds). 1992. Plant resistance to herbivores and pathogens. The University of Chicago Press, Shicago.
- Hall D.O. and Rao K.K.** 1999. Photosynthesis. Cambridge University Press. Cambridge.
- Hanson, A. A.** 1990. Practical Handbook of Agricultural Science. CRC Press, Inc, Boca Raton.
- Harborne, J. B.** 1989. Introduction to Ecological Biochemistry. Academic Press. London.
- Heldt, H-W.** 1997. Plant Biochemistry and Molecular Biology. Oxford University Press. Oxford.
- Hopkins W. G.** 1999. Introduction to Plant Physiology. John Wiley and Sons, N.Y.
- Howe, H. F. and Westley, L. C.** 1988. Ecological relationships of plants and animals. Oxford University Press. N.Y.
- Galston, A. W.** 1994. Life Processes of Plants. Sci. Am. Library, N. Y.
- Jones H. G.** 1994. Plants and Microclimate. Cambridge University Press. N.Y.
- Lambers H., Stuart Chapin III F. and Pons T. L.** 1998. Plant Physiological Ecology. Springer, N.Y.
- Larcher W.** 1995. Physiological Plant Ecology. Springer. Berlin.
- Manetas Y.** 2012. Alice in the land of plants. Springer
- Mann, J., Davidson, R. S., Hobbs, J. B., Banthorpe, D. V. and Harborne, J. B.** 1994. Natural products. Their chemistry and biological significance. Longman scientific and technical, Essex.
- Mohr, H. and Schopfer, P.** 1995. Plant Physiology. Springer, Berlin.
- Moore, R., Clarck, W. D. and Vodopich, D. S.** 1998. Botany (2nd ed). McGraw-Hill, Boston
- Nilsen E.T. and Orcutt D.M.** 1996. The Physiology of Plants under Stress. John Wiley and Sons. N.Y.
- Prasad, M. N. V.** (ed). 1997. Plant Ecophysiology. John Wiley and Sons, N. Y.
- Salisbury, F. B. and Ross, C. W.** 1992. Plant Physiology. Wadsworth publ. comp. Belmont.
- Smith, C. M.** 1989. Plant resistance to insects. John Wiley and Sons, N.Y.
- Taiz, L. and Zeiger, E.** 2011. Plant Physiology (ελληνική έκδοση). Utopia publishing.
- Schulze, E.-D., Beck, E., Müller-Hohenstein, K.** 2005. Plant ecology. Spektrum Akademischer Verlag, GmbH, Heidelberg.
- Μανέτας Γ.** 2010. Τι θα έλβετε η Αλική στη χώρα των φυτών. Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης. Ηράκλειο Κρήτης.

Εξειδικευμένη βιβλιογραφία

Ενότητα I

- Abogadallah, G.M.** 2010. Antioxidative defense under salt stress. Plant Signaling and Behavior, 5: 369-374
- Ainsworth EA, Ort DR.** 2010. How do we improve crop production in a warming world? plant physiology 154: 526-530.
- Baena-González, E.** 2010. Energy signaling in the regulation of gene expression during stress. Molecular Plant, 3: 300-313
- Bailey-Serres J and Voisenek LACJ.** 2008. Flooding stress: Acclimations and genetic diversity. Annual Review of Plant Biology 59: 13-39.
- Baker, N.R.** 2008. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. Annual Review of Plant Biology, 59: 89-113.

- Baker, N. R. and Bowyer, J. R.** 1994. Photoinhibition of Photosynthesis. BIOS Sci. Publ. Lim. Oxford.
- Bertin RI.** 2008. Plant phenology and distribution in relation to recent climate change. *Journal of the Torrey Botanical Society* 135: 126-146.
- Brodersen C.R., McElrone, A.J., Choat, B., Matthews, M.A. and Shackel, K.A.** 2010. The dynamics of embolism repair in xylem: In vivo visualizations using high-resolution computed tomography. *Plant Physiology*, 154:1088-1095.
- Brodrribb TJ, Field TS, Jordan GJ.** 2007. Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. *Plant Physiology* 144: 1890-1898.
- Brodrribb TJ.** 2009. Xylem hydraulic physiology: The functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Science* 177: 245-251.
- Chaves MM, Flexas J, Pinheiro C.** 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany* 103: 551-560.
- Chinnusamy V, Zhu J, Zhu J-K.** 2007. Cold stress regulation of gene expression in plants. *Trends in Plant Science* 12: 444-451.
- Colmer TD, Flowers TJ.** 2008. Flooding tolerance in halophytes. *New Phytologist* 179: 964-974.
- Demmig-Adams, B., Adams, W.W.** 1996. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 1: 21-26
- Dordas C.** 2009. Nonsymbiotic hemoglobins and stress tolerance in plants. *Plant Science* 176: 433-440.
- Coutand C.** 2010. Mechanosensing and thigmomorphogenesis, a physiological and biomechanical point of view. *Plant Science* 179: 168-182.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., Basra, S.M.A.** 2009. Plant drought stress: Effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*, 29: 185-212
- Farrant JM, Moore JP.** 2011. Programming desiccation-tolerance: from plants to seeds to resurrection plants. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 340-345.
- Fahn, A. and Cutler, D. F.** 1992. Xerophytes. Gebruder Borntraeger, Berlin.
- Flowers TJ, Colmer TD.** 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist* 179: 945-963.
- Foyer, C.H., Noctor, G.** 2009. Redox regulation in photosynthetic organisms: Signaling, acclimation, and practical implications. *Antioxidants and Redox Signaling*, 11: 861-905
- Franks PJ and Brodrribb TJ.** 2010. Stomatal control and water transport in the xylem. In: Holbrook and Zwieniecki (eds) *Vascular transport in plants*. Elsevier- Academic Press, pp 69-89.
- Galvan-Ampudia CS, Testerink C.** 2011. Salt stress signals shape the plant root. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 296-302.
- Gibson, A. C.** 1998. Photosynthetic organs of desert plants. *BioScience* 48: 911-920.
- Gould, K.S.** 2003. Free radicals, oxidative stress and antioxidants. In: *Encyclopedia of Applied Plant Sciences*. (B. Thomas, Ed.) Elsevier.
- Govindjee** 1995. Sixty-three years since Kautsky: chlorophyll a fluorescence. *Australian Journal of Plant Physiology*, 22: 131-160.
- Grichko, V. P. and Glick B. R.** 2001. Ethylene and flooding stress in plants. *Plant Physiology and Biochemistry* 39: 1-9.
- Hagel JM, Yeung EC, Facchini PJ.** 2008. Got milk? The secret life of laticifers. *Trends in Plant Science* 13: 631-639.
- Halliwell B and Gutteridge.** 1996. *Free Radicals in Biology and Medicine*. Oxford University Press. Oxford.
- Hanikenne M, Nouet C.** 2011. Metal hyperaccumulation and hypertolerance: a model for plant evolutionary genomics. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 252-259.
- Hatfield JL, Boote KJ, Kimball BA, Ziska LH, Izaurradle RC, Ort D, Thomson AM, Wolfe D.** 2011. Climate impacts on Agriculture: interactions for crop production. *Agronomy Journal* 103: 351-370.
- Hedhly A.** 2011. Sensitivity of flowering plant gametophytes to temperature fluctuations. *Environmental and Experimental Botany* 74: 9-16.
- Huang B, Xu C.** 2008. Identification and characterization of proteins associated with plant tolerance to heat stress. *Journal of Integrative Plant Biology* 50: 1230-1237.
- Igamberdiev AU and Hill RD.** 2009. Plant mitochondrial function during anaerobiosis. *Annals of Botany* 103: 259-268.
- Intergovernmental Panel on Climate Change.** 2007. Synthesis Report.
- Irfan M, Hayat S, Hayat Q, Afroz S, Ahmad A.** 2010. Physiological and biochemical changes in plants under waterlogging. *Protoplasma* 241: 3-17.
- Jansen, M. A. K., Gaba, V. and Greenberg, B. M.** 1998. Higher plants and UV-B radiation: balancing damage, repair and acclimation. *Trends Plant Sci.* 3:131-135
- Jones, A. M.** 2001. Programmed cell death in development and defence. *Plant Physiology* 125: 94-97.
- Kader Md A, Lindberg S.** 2010. Cytosolic calcium and pH signaling in plants under salinity stress. *Plant Signaling and Behavior* 5: 233-238.
- Kelly, G. J. and Lutzko, E.** 1996. Photosynthesis. Carbon metabolism: The carbon metabolism of unstressed and stressed plants. *Progr. Bot.* 58: 187-220.
- Krämer U.** 2010. Metal hyperaccumulation in plants. *Annual review of Plant Biology* 61: 517-534.
- Krause, G.H., Weis, E.** 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 42: 313-349

- Krzyszowska M.** 2011. The cell wall in plant cell response to trace metals: polysaccharide remodeling and its role in defence strategy. *Acta Physiologia Plantarum* 33: 35-51.
- Larcher W.** 2000. Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants. *Plant Biosystems* 134: 279-295
- Lata C, and Prasad M.** 2011. Role of DREBs in regulation of abiotic stress responses in plants. *Journal of Experimental Botany* 62: 4731-4748.
- Läuchli, A., James, R.A., Huang, C.X., McCully, M., Munns, R.** 2008. Cell-specific localization of Na⁺ in roots of durum wheat and possible control points for salt exclusion. *Plant, Cell and Environment*, 31: 1565-1574
- Lerner, H.R.** (ed). 1999. *Plant Responses to Environmental Stresses*. Marcel Dekker, Inc. N.Y.
- Licausi F.** 2011. Regulation of the molecular response to oxygen limitations in plants. *New Phytologist* 190: 550-555.
- Logan, B.A., Adams, W.W., Demmig-Adams, B.** 2007. Avoiding common pitfalls of chlorophyll fluorescence analysis under field conditions. *Functional Plant Biology*, 34: 853-859.
- Long SP, Ort DR.** 2010. More than taking the heat: crops and global change. *Current opinion in Plant Biology* 13: 241-248.
- Lyzenga WJ, and Stone SL.** 2011. Abiotic stress tolerance mediated by protein ubiquitination. *Journa of Experimental Botany* October 20, 1-18.
- Maestri E, Marmioli M, Visioli G, Marmioli N.** 2010. Metal tolerance and hyperaccumulation: Costs and trade-offs between traits and environment. *Environmental and Experimental Botany* 68: 1-13.
- Marschner H.** 1995. *Mineral Nutrition of Higher Plants*. Academic Press. London.
- Maxwell, K., Johnson, G.N.** 2000. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51: 659-668.
- Misra, A.N., Misra, M., and Singh R.** 2011. Nitric oxide biochemistry, mode of action and signaling in plants. *Journal of Medicinal Plants Research* 4: 2729-2739.
- Mittler R.** 2006. Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in Plant science* 11: 15-19.
- Mittler R, Vanderauwera S, Suzuki N, Miller G, Tognetti VB, Vandepoel K, Gollery M, Shulaev V, Breusegem FV.** 2011. ROS signaling: the new wave? *Trends in Plant Science* 16: 300-309.
- Monaghan P, Metcalfe NB, Torres R.** 2009. Oxidative stress as a mediator of life history trade-offs: mechanisms, measurements and interpretation. *Ecology Letters* 12: 75-92.
- Monshausen GB, Gilroy S.** 2009. Feeling green: mechanosensing in plants. *Trends in Cell Biology* 19: 228-235.
- Muller B, Pantin F, Genard M, Turc O, Freixes S, Piques M, Gibon Y.** 2011. Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *Journal of Experimental Botany* 62: 1715-1729.
- Munns, R., Tester, M.** 2008. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 651-681
- Neill, S., Bright, J., Desikan, R., Hancock, J., Harrison, J., and Wilson I.** 2008. Nitric oxide evolution and perception. *Journal of Experimental Botany* 59: 25-35.
- Nicault A, Alleaume S, Brewer S, Carrer M, Nola P, Guiot J.** 2008. Mediterranean drought fluctuation during the last 500 years based on tree-ring data. *Climate Dynamics* 31: 227-245.
- Niyogi, K.K.** 2000. Safety valves for photosynthesis. *Current Opinion in Plant Biology*, 3: 455-460
- Ort, D. R.** 2001. When there is too much light. *Plant Physiology* 125: 29-32.
- Padilla FM, Pugnaire FI.** 2007. Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology* 21: 489-495.
- Pardo, J.M.** 2010. Biotechnology of water and salinity stress tolerance. *Current Opinion in Biotechnology*, 21: 185-196
- Pfannschmidt, T., Bräutigam, K., Wagner, R., Dietzel, L., Schröter, Y., Steiner, S., Nykytenko, A.** 2009. Potential regulation of gene expression in photosynthetic cells by redox and energy state: Approaches towards better understanding. *Annals of Botany*, 103: 599-607
- Pinheiro, C., Chaves, M.M.** 2011. Photosynthesis and drought: Can we make metabolic connections from available data?. *Journal of Experimental Botany*, 62: 869-882
- Poulson, M.E., Vogelmann, T.C.** 1990. Epidermal focussing and effects upon photosynthetic light-harvesting in leaves of *Oxalis*. *Plant, Cell and Environment*, 13: 803-811.
- Pinheiro C AND Chaves MM** 2011 Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? *Journal of Experimental Botany*. 62, 869–882.
- Psaras, G.K., Constantinidis, Th., Cotsopoulos, B., Manetas, Y.** 2000. Relative abundance of nickel in the leaf epidermis of eight hyperaccumulators: Evidence that the metal is excluded from both guard cells and trichomes. *Annals of Botany*, 86: 73-78.
- Rascher, U., Liebig, M., Luetge, U.** 2000. Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field. *Plant, Cell and Environment*, 23: 1397-1405.
- Rascio N, Navari-Izzo F.** 2011. Heavy metal hyperaccumulating plants: How and why they do it? And what makes them so interesting? *Plant Science* 180: 169-181.
- Roetter R. and Van De Geijn S.C.** 1999. Climate change effects on plant growth, crop yield and livestock. *Climate Change* 43: 651-681.

- Robertson McClung C, Davis SJ.** 2010. Ambient thermometers in plants: from physiological outputs towards mechanisms of thermal sensing. *Current Biology* 20: 1086-1092.
- Ronald PC, Beutler B.** 2010. Plant and animal sensors of conserved microbial signatures. *Science* 330: 1061-1064.
- Rouhier, N., Lemaire, S.D., Jacquot, J.-P.** 2008. The role of glutathione in photosynthetic organisms: Emerging functions for glutaredoxins and glutathionylation. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 143-166
- Ruelland E, Vaultier M-N, Zachowski A, Hurry V.** 2009. Cold signaling and cold acclimation in plants. *Advances in Botanical Research* 49: 36-122
- Saibo, N.J.M., Lourenço, T., Oliveira, M.M.** 2009. Transcription factors and regulation of photosynthetic and related metabolism under environmental stresses. *Annals of Botany*, 103: 609-623
- Saidi Y, Finka A, Goloubinoff P.** 2010. Heat perception and signalling in plants: a tortuous path to thermotolerance. *New Phytologist* 190: 556-565.
- Salleo, S. and Nardini, A.** 2000. Sclerophylly: evolutionary advantage or mere epiphenomenon? *Plant Biosystems* 134: 247-259.
- Scheibe, R., Backhausen, J.E., Emmerlich, V., Holtgreffe, S.** 2005. Strategies to maintain redox homeostasis during photosynthesis under changing conditions. *Journal of Experimental Botany*, 56: 1481-1489
- Sheppard PR.** 2010. Dendroclimatology: extracting climate from trees. *Wires.wiley.com/climate change* 1, 343-352.
- Silva P, Geros H.** 2009. Regulation by salt of vacuolar H⁺-ATPase and H⁺-pyrophosphatase activities and Na⁺/H⁺ exchange. *Plant Signaling and Behavior* 4: 718-726.
- Skirycz A, Inze D.** 2010. More from less: plant growth under limited water. *Current Opinion in Biotechnology* 21: 197-203.
- Stroch, M., Spunda, V., Kurasová, I.** 2004. Non-radiative dissipation of absorbed excitation energy within photosynthetic apparatus of higher plants. *Photosynthetica*, 42: 323-337
- Takahashi, S., Murata, N.** 2008. How do environmental stresses accelerate photoinhibition? *Trends in Plant Science*, 13: 178-182
- Takahashi, S., Milward, S.E., Yamori, W., Evans, J.R., Hillier, W., Badger, M.R.** 2010. The solar action spectrum of photosystem II damage. *Plant Physiology*, doi: 10.1104/pp.110.155747
- Tardieu F, Granier C, Muller B.** 2011. Water deficit and growth. Co-ordinating processes without an orchestrator? *Current Opinion in Plant Biology* 14: 283-289.
- Thomashow, M. F.** 2001. So what's new in the field of plant cold acclimation? Lots. *Plant Physiology* 125: 89-93.
- Turkan I, Demiral T.** 2009. Recent developments in understanding salinity tolerance. *Environmental and Experimental Botany* 67: 2-9.
- Tuteja, N., Sopory, S.K.** 2008. Chemical signaling under abiotic stress environment in plants. *Plant Signaling and Behavior*, 3: 525-536
- Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J, Wardle DA.** 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology letters* 11: 1351-1363.
- Valliyodan B, Nguyen HT.** 2006. Understanding regulatory networks and engineering for enhanced drought tolerance in plants. *Current Opinion in Plant Biology* 9: 189-195.
- van Kooten, O., Snel, J.F.H.** 1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*, 25: 147-150.
- Vandelle E, Delledonne M.** 2011. Peroxynitrite formation and function in plants. *Plant Science* 181: 534-539.
- Wahid A, Gelani S, Ashraf M, Foolad MR.** 2007. Heat tolerance in plants: an overview. *Environmental and Experimental Botany* 61: 199-223.
- Walther G-R, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Benbee T.J.C., Frpmentin J-M, Guldberg O. H-G and Bairlein F.** 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389-395.
- Wilkinson S, Mills G, Illidge R, Davies WJ.** 2011. How is ozone pollution reducing our food supply? *Journal of Experimental Botany*, October 20.
- Yemets AI, Krasylenko YA, Lytvyn DI, Sheremet YA, Blume YB.** 2011. Nitric oxide signaling via cytoskeleton in plants. *Plant Science* 181: 545-554.
- Zhu, J-K.** 2001. Plant salt tolerance. *Trends in Plant Science* 6: 66-71.
- Xu Y, Zhan C, Huang B.** 2011. Heat shock proteins in association with heat tolerance in grasses. *International Journal of Proteomics* 2011, 1-11.

Ενότητα II + III

- Anderson JP, Gleason CA, Foley RC, Thrall PH, Burdon JB, Singh KB.** 2010. Plants versus pathogens: An evolutionary arms race. *Functional Plant Biology* 37: 499-512.
- Ahmad S, Gordon-Weeks R, Pickett J, Ton J.** 2010. Natural variation in priming of basal resistance: from evolutionary origin to agricultural exploitation. *Molecular Plant Pathology* 11: 817-827.
- Ballaré CL.** 2011. Jasmonate-induced defences: a tale of intelligence, collaborators and rascals. *Trends in Plant Science* 16: 249-257.
- Barbehenn, R.V. and Constabel C.P.** 2011. Tannins in plant-herbivore interactions. *Phytochemistry*, in press.

- Bennett, R. N. and Wallsgrave, R. M.** 1994. Secondary metabolites in plant defence mechanisms. *New Phytol.* 127: 617-633.
- Bonaventure G, VanDoorn, Baldwin IT.** 2011. Herbivore-associated elicitors: FAC signaling and metabolism. *Trends in Plant Science* 16: 294-299.
- Browse J.** 2009. Jasmonate passes muster: A receptor and targets for defence hormone. *Annual Review of Plant Biology* 60: 183-205.
- Bruce TJA, Pickett JA.** 2011. Perception of plant volatile blends by herbivorous insects-Finding the right mix. *Phytochemistry* 72: 1605-1611.
- Bruin, J., Sabelis, M. W. and Dicke, M.** 1995. Do plants tap SOS signals from their infested neighbours? *Trees* 10: 167-170.
- Bryant JP, Chapin FS III, Klein DR.** 1983. Carbon/Nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357-368.
- Cardoso, C., Ruyter-Spira, C., Bouwmeester H.J.** 2011. Strigolactones and root infestation by plant-parasitic *Striga*, *Orobanch* and *Phelipanche* spp. *Plant Science* 180: 414-420.
- Coley, P., Bryant, J. and Chapin III, F.** 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Conrath U.** 2011. Molecular aspects of defence priming. *Trends in Plant Science* 16: 524-531.
- Close DC, McArthur C.** 2002. Rethinking the role of many plant phenolics -protection from photodamage not herbivores? *Oikos* 99: 166-172.
- De Vos M, Jander G.** 2010. Volatile communication in plant-aphid interactions. *Current Opinion in Plant Biology* 13: 366-371.
- Dodds PN, Rathjen JP.** 2010. Plant immunity: towards an integrated view of plant-pathogen interactions. *Nature reviews* 11: 539-548
- Fahn, A.** 1988. Secretory tissues in vascular plants. *New Phytol.* 108: 229-257.
- Felton GW, Tumlinson JH.** 2008. Plant-insect dialogs: complex interactions at the plant-insect interface. *Current Opinion in Plant Biology* 11: 457-463.
- Grafi, G., Chalifa-Caspi, V., Nagar, T., Plaschkes, I., Barak, S., Ransbotyn, V.** 2011. Plant response to stress meets dedifferentiation. *Planta* 233: 433-438.
- Hagel JM, Yeung EC, Facchini PJ.** 2008. Got milk? The secret life of laticifers. *Trends in Plant Science* 13: 631-639.
- Hammerschmidt R.** 2009. Systemic acquired resistance. *Advances in Botanical research* 51: 174-222.
- Hawes, M.C., Curlango-Rivera, G., Wen, F., White, G.J., VanEtten, H.D., Xiong, Z.** 2011. Extracellular DNA: The tip of root defences? *Plant Science* 180: 741-745.
- Haukioja E, Ossipov V, Koricheva J, Honkanen T, Larsson S, Lempa K** (1998) Biosynthetic origin of carbon-based secondary compounds: cause of variable responses of woody plants to fertilization? *Chemoecology* 8:133-139.
- Heil M. and Bostock R.M.** 2002. Induced systemic resistance (ISR) against pathogens in the context of induced plant defences. *Annals Bot.* 89: 503-512.
- Heil M.** 2008. Indirect defence via tritrophic interactions. *New Phytologist* 178: 41-61.
- Heil M, Ton J.** 2008. Long-distance signaling in plant defence. *Trends in Plant Science* 13: 264-272.
- Hermes, D. A. and Mattson, W. J.** 1992. The dilemma of plants: To grow or defend. *Quart. Rev. Biol.* 67: 283-335.
- Herrmann, K. M.** 1995. The shikimate pathway as an entry to aromatic secondary metabolism. *Plant Physiol.* 107: 7-12.
- Higaki T, Kurusu T, Hasezawa S, Kuchitsu K.** 2011. Dynamic intracellular reorganization of cytoskeletons and the vacuole in defense responses and hypersensitive cell death in plants. *Journal of Plant research* 124: 315-324.
- Howe GA, Jander G.** 2008. Plant immunity to insects herbivores. *Annual Review of Plant Biology* 59: 41-66.
- Huang T, Jander G, de Vos M.** 2011. Non-protein amino acids in plant defense against insect herbivores: Representative cases and opportunities for further functional analysis. *Phytochemistry* 72: 1531-1537.
- Jones CG, Hartley SE.** 1999. A protein competition model of phenolic allocation. *Oikos* 86:27-44.
- Jones JDG, Dangl JL.** 2006. The plant immune system. *Nature* 444: 323-329.
- Kazan K, Manners JM.** 2008. Jasmonate signaling: toward an integrated view. *Plant Physiology* 146: 1459-1468.
- Kazan K, Manners JM.** 2011. The interplay between light and jasmonate signaling during defence and development. *Journal of Experimental Botany* 62: 4087-4100
- Kerstiens, G.** 1996. Signalling across the divide: a wide perspective of cuticular structure-function relationships. *Trends Plant Sci.* 1: 125-129.
- Kessler A. and Baldwin I.T.** 2002. Plant responses to insect herbivory: The emerging molecular analysis. *Annu. Rev. Plant Biol.* 53: 299-329.
- Kessler A., and Heil M.** 2011. The multiple faces of indirect defences and their agents of natural selection. *Functional Ecology* 25: 348-357.
- Keyes, W.J. Taylor J.V. Apkarian R.P. and Lynn D.G.** 2001. Dancing together. Social controls in parasitic plant development. *Plant Physiology* 127: 1508-1512.
- Kolattukudi, P. E.** 1980. Biopolyester membranes of plants: cutin and suberin. *Science* 208: 990-999.
- Konno K.** 2011. Plant latex and other exudates as plant defense systems: Roles of various defense chemicals and proteins contained therein. *Phytochemistry* 72: 1510-1530.
- Ma W.** 2011. Roles of Ca²⁺ and cyclic nucleotide gated channel in plant innate immunity. *Plant Science* 181: 342-346.
- McKey D.** 1974. Adaptive patterns in alkaloid physiology. *American Naturalist* 108: 305-320.
- Mittler, R.** 2006. Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in Plant Science* 11: 15-19.

- Nanda AK, Andrio E, marino D, Pauly N, Dunand C.** 2010. Reactive oxygen species during plant-microorganism early interactions. *Journal of Interactive Plant Biology* 52: 195-204.
- Oliver RP, Solomon PS.** 2010. New developments in pathogenicity and virulence of necrotrophs. *Current Opinion in Plant Biology* 13: 415-419.
- Press, M.C. and Phoenix, G.K.** 2005. Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist* 166: 737-751.
- Salminen J-P., and Karonen M.** 2011. Chemical ecology of tannins and other phenolics: we need a change in approach. *Functional Ecology* 25: 325-338.
- Schroeder, F.** 1998. Induced chemical defences in plants. *Angew. Chem. Int. Ed.* 37: 1213-1216.
- Segonzac C, Zipfel C.** 2011. Activation of plant pattern-recognition receptors by bacteria. *Current opinion in Microbiology* 14: 54-61.
- Shah J.** 2009. Plants under attack: systemic signals in defence. *Current Opinion in Plant Biology* 12: 459-464.
- Svoboda J, Boland W.** 2010. Plant defence elicitors: Analogues of jasmonoyl-isoleucine conjugate. *Phytochemistry* 71: 1445-1449
- Takemoto, D., Jones, D.A., Hardham, A.R.** 2003. GFP-tagging of cell components reveals the dynamics of subcellular re-organization in response to infection of *Arabidopsis* by oomycete pathogens. *The Plant Journal* 33: 775-792.
- Tena G, Boudsocq M, and Sheen J.** 2011. Protein kinase signaling networks in plant innate immunity. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 519-529.
- Wagner, G. J.** 1991. Secreting glandular trichomes: More than just hairs. *Plant Physiol.* 96: 675-679.
- Weaver, L. M. and Herrmann, K. M.** 1997. Dynamics of the shikimate pathway in plants. *Trends Plant Sci.* 2: 346- 351.
- Verhage A, van Wees SCM, Pieterse CMJ.** 2010. Plant immunity: It's the hormones talking, but what do they say? *Plant Physiology* 154: 536-540.
- Vlot AC, Dempsey D'MA, Klessig DF.** 2009. Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease. *Annual review of Phytopathology* 47: 177-206.
- Vranova, V., Rejsek, K., Skene K.R. and Formanek P.** 2011. Non-protein amino acids: plant, soil and ecosystem interactions. *Plant Soil* 342: 31-48.
- Yoder, J.I., Scholes, J.D.** 2010. Host plant resistance to parasitic weeds; recent progress and bottlenecks. *Current Opinion in Plant Biology* 13: 478-484.
- Yoneyama, K., Awad, A.A., Xie, X., Yoneyama, K., Takeuchi, Y.** 2010. Strigolactones as germination stimulants for root parasitic plants. *Plant and Cell Physiology* 51: 1095-1103.
- Zagrobelny M, Moller BL.** 2011. Cyanogenic glucosides in the biological warfare between plants and insects: The Burnet moth-Bidsfoot trefoil model system. *Phytochemistry* 72: 1585-1592.
- Zeng W, melotto M, He SY.** 2010. Plant stomata: a checkpoint of host immunity and pathogen virulence. *Current opinion in Biotechnology* 21: 599-603.
- Zhang J, Zhou J-M.** 2010. Plant immunity triggered by microbial molecular signatures. *Molecular Plant* 1-11.
- Zipfel C, and Robatzek S.** 2010. pathogen-associated molecular pattern-triggered immunity: Veni, Vidi...? *Plant Physiology* 154: 551-554.

Αγγλοελληνικό λεξιλόγιο όρων

-A-

abaxial (leaf surface), αποαξονική (κατώτερη) επιφάνεια των φύλλων
 abiotic, αβιοτικός (παράγων)
 abscission zone (layer), ζώνη αποκοπής
 absorbance, απορρόφηση
 absorptance, απορροφητικότητα
 absorption spectrum, φάσμα απορρόφησης
 acclimation, σκληραγώγηση, εγκλιματισμός
 acquired resistance, επίκτητη ανοχή (ανθεκτικότητα)
 acquired thermotolerance, επίκτητη θερμοανθεκτικότητα
 action spectrum, φάσμα δράσης
 active oxygen species, ενεργές μορφές οξυγόνου
 activity limit, όριο βιολογικής δραστηριότητας
 adaptation, προσαρμογή, αναφέρεται συνήθως σε ανθεκτικότητα η οποία καθορίζεται γενετικά και η οποία εμφανίζεται μέσω της διαδικασίας της επιλογής για ένα διάστημα αρκετών γενεών
 adaptive advantage, προσαρμοστικό πλεονέκτημα
 adaxial (leaf surface), προσαξονική (άνω) επιφάνεια των φύλλων
 adventitious roots, επακτές ρίζες
 aerenchyma, αερέγχυμα
 air pollution, ατμοσφαιρική ρύπανση
 alarm feromones, φερομόνες συναγερμού
 alfalfa, μηδική
 amplification, ενίσχυση (σήματος)
 anaerobic stress proteins, πρωτεΐνες αναερόβιας καταπόνησης
 apoxia, ανοξία
 antibody, αντίσωμα
 antigene, αντιγόνο
 antitranspirants, αντιδιαπνευστικές ουσίες
 apex, κορυφή
 apical meristem, κορυφαίο μερίστωμα
 assimilation, αφομοίωση
 avirulence, αδυναμία πρόκλησης τοξικότητας, αδυναμία πρόκλησης παθογένειας
 avoidance, αποφυγή

-B-

bifacial (leaf), ετερόπλευρο (φύλλο)
 bioactive, βιοενεργό, βιοδραστικό
 bioindicators, βιοδείκτες
 biologically effective UV radiation (UV_{BE}), βιολογικά ενεργή υπεριώδης ακτινοβολία
 biomonitors, βιοκαταγραφείς
 bioremediation, βιοαποικοδόμηση
 biotic, βιοτικός (παράγων)
 bleaching, αποχρωματισμός φύλλου λόγω καταπόνησης από υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας, αναφέρεται και ως εκχλώρωση
 boreal forest, δάσος βόρειων εύκρατων περιοχών το οποίο

συνήθως αποτελείται από φυλλοβόλα δένδρα
 bud, οφθαλμός
 bundle sheath extensions, προεκτάσεις των δεσμικών κολεών
 bundle sheath, δεσμικός κολεός
 burk, φλοιός

-C-

canopy, κόμη (δένδρου), φυλλωσιά, φύλλωμα
 carbon partitioning, κατανομή άνθρακα
 cascade, ολοκληρωμένη αλληλουχία αντιδράσεων
 cavitation, εμβολή
 cDNA (complementary DNA), συμπληρωματικό DNA
 cell sap, κυτταρικός χυμός
 cell wall, κυτταρικό τοίχωμα
 cellulose, κυτταρίνη
 chaperones (chaperonines), συνοδές πρωτεΐνες
 chilling stress, καταπόνηση χαμηλών θερμοκρασιών (συνθήκες ψύχους)
 coleoptile, κολεόπτιλο
 companion cell, συνοδό κύτταρο
 compatible solutes, συμβατοί οσμωλύτες
 compensation point, σημείο αντιστάθμισης
 compensatory allocation patterns, πρότυπα αντισταθμιστικής κατανομής
 compensatory theory, θεωρία της αντιστάθμισης
 compression wood, συμπιεσμένο ξύλο
 conducting tissue, αγωγός ιστός
 conjugation, σύζευξη
 conserved, συντηρημένες (ακολουθίες)
 constitutive defense, θεμελιώδης άμυνα
 consumer, καταναλωτής
 convergence, σύγκλιση
 cork, φελλός, φέλλωμα
 cortex, φλοιός
 Crassulacean Acid Metabolism (CAM), Μεταβολισμός τύπου *Crassulaceae*
 Critical Oxygen Pressure (COP), κρίσιμη μερική πίεση οξυγόνου
 cuticle, εφυμενίδα
 cyanogenic, κυανογόνο
 cytoplasmic acidosis, οξίνιση κυτταροπλάσματος

-D-

dedifferentiation, αποδιαφοροποίηση
 deep supercooling, βαθεία υπέρψυξη
 de-excitation, αποδιέγερση
 defensins, αμυντίνες
 degradation, αποδόμηση
 denaturation, μετουσίωση
 denitrification, απονιτροποίηση
 detoxification, αποτοξίνωση
 development, ανάπτυξη

Φυσιολογία Καταπονήσεων των Φυτών

differentiation, διαφοροποίηση
diffusion, διάχυση
dissipation, απώσβεση
domatia, δωμάτια
down regulation, αρνητική ρύθμιση (γονιδίων)
downstream, σειρά αντιδράσεων μετά από ένα συγκεκριμένο γεγονός (π.χ. σειρά αντιδράσεων μετά από την αντίληψη ενός ερεθίσματος, ή μετά από τη μεταγραφή ενός γονιδίου)

-E-

effector, μολυσματικός παράγοντας
efficiency, αποδοτικότητα
elicitor, διεγέρτης
embolism, εμβολή
emission, εκπομπή
energy balance, ενεργειακό ισοζύγιο
epicuticular waxes (materials), επιεφυμεινικοί(ά) κηροί (υλικά)
epinasty, επινασσία
epiphytes, επίφυτα
escape, διαφυγή
evapotranspiration, εξατμισοδιαπνοή
evergreen sclerophylls, αείφυλλα σκληρόφυλλα
evergreens, αείφυλλα (αιθαλή)
evolution, εξέλιξη
evolutionary fitness, αρμοστικότητα (εξελικτική)
excitation, διέγερση
exotic plants, επιγενή είδη
explant, έκφυτο
extrafloral nectaries, εκτοανθηκά νεκτάρια

-F-

F_0 , αρχικός φθορισμός
facultative parasites, προαιρετικά παράσιτα
feed back inhibition, ανάδρομη παρεμπόδιση (αναστολή), οπισθόδρομος έλεγχος
fermentation, ζύμωση
fitness, αρμοστικότητα
fixation, μονιμοποίηση (παρασκευάσματος), δέσμευση (π.χ. αζώτου, CO_2)
fluorescence (F), φθορισμός
 F_m ($F_{maximum}$), μέγιστος φθορισμός
food bodies, τροφωσώματα
free radicals, ελεύθερες ρίζες
freezing stress, καταπόνηση πολύ χαμηλών θερμοκρασιών (συνθήκες παγετού)
frequency, συχνότητα
frost plasmolysis, πλασμόλυση παγετού
frost, παγετός
fungus (i), μύκητας (ες)
 F_v ($F_{variable}$), μεταβλητός φθορισμός

-G-

gel, πηκτή
gene expression, έκφραση γονιδίου
gene, γονίδιο

genome, γονιδίωμα
germplasm, γενετικό υλικό προς αξιοποίηση στις τράπεζες συλλογής ποικιλιών ή φυτικών ειδών
glands, αδένες
glandular trichomes, glandular hairs, αδενώδεις τρίχες
glucosinolates, θειογλυκοσίδια
gradient, διαβάθμιση
grain filling, γέμισμα καρπού, η διαδικασία αύξησης των αποθεμάτων και διόγκωσης του καρπού. Αναφέρεται κυρίως στα σιτηρά
grainset, καρπόδεση
granule, κοκκίο
growth, αύξηση
guard cells, καταφρακτικά κύτταρα

-H-

habitat, ενδιαιτήμα
halophytes, αλόφυτα
hardening, σκληραγώγηση
haustorium, μυζητήρας
heart wood, εγκάρδιο ξύλο
heart wood, εγκάρδιο ξύλο
heat shock proteins, θερμοεπαγόμενες πρωτεΐνες, πρωτεΐνες θερμικού σοκ
heavy metals, βαρέα μέταλλα
hemicellulose, ημικυτταρίνη
hemiparasites, ημιπαράσιτα
herbicide, ζιζανιοκτόνο
heterolytic fission, ετερολυτική διάσπαση (δεσμού)
holoparasites, ολοπαράσιτα
homolytic fission, ομολυτική διάσπαση (δεσμού)
host, ξενιστής
hydroxyl radicals, ρίζες υδροξυλίου
hypersensitive response, αντίδραση υπερευαίσθησίας
hyphae, υφές
hygroxia, υποξία (συνθήκες ανεπαρκούς παροχής οξυγόνου)

-I-

ice-nucleation active bacteria, βακτήρια τα οποία συμπεριφέρονται ως πυρήνες κρυστάλλωσης
immunoresponse, ανοσοαντίδραση
incompatibility, ασυμβατότητα
incorporation, ενσωμάτωση, αφομοίωση
indigenous plants, αυτοφυή είδη
induced defense, επαγόμενη άμυνα
inhibition, παρεμπόδιση, αναστολή
inhibitor, παρεμποδιστής ή αναστολέας
intercellular space, μεσοκυττάριος χώρος
internode, μεσογονάτιο (διάστημα)

-K-

Keystone species, θεμελιώδη είδη (σε επίπεδο οικοσυστήματος)

-L-

lamina, έλασμα φύλλου

latex, γαλακτώδης χυμός
 laticifers, γαλακτοφόροι σωλήνες
 leaf area index (LAI), δείκτης φυλλικής επιφάνειας
 leaf blade, έλασμα φύλλου
 lenticel, φακίδιο
 lenticels, φακίδια
 lethal limit, θανατηφόρο όριο
 LHC proteins, πρωτεΐνες που σχηματίζουν σύμπλοκα με τις χρωστικές στο φωτοσυλλεκτικό μηχανισμό
 light harvesting system, φωτοσυλλεκτικός μηχανισμός
 light regime, φωτεινό καθεστώς
 load, επιβάρυνση
 lysigenous, λυσιγενής

-M-

mangroves, μανκρόβια, δένδρα τα οποία εποικίζουν εκτάσεις οι οποίες καλύπτονται από υφάλμυρο νερό
 mass flow, μαζική ροή
 mechanosensitive (or mechanosensory) calcium-selective ion channels, ιοντικοί αισθητήρες μηχανικών ερεθισμάτων (εξειδικευμένοι στη μεταφορά ιόντων ασβεστίου)
 membrane integrity, ακεραιότητα μεμβρανών
 modulation, τροποποίηση
 multiple epidermis, πολυστρωμη επιδερμίδα
 mustard oil glycosides, θειογλυκοσίδια
 mycelium, μυκήλιο
 mycorrhiza, μυκόριζα

-N-

nastic movement, κινήσεις ναστίας, ναστικές κινήσεις
 normoxia, νορμοξία (συνθήκες κανονικής παροχής οξυγόνου)
 nucleating substances, πυρήνες κρυστάλλωσης

-O-

obligate parasites, υποχρεωτικά παράσιτα
 optical properties, οπτικές ιδιότητες (φύλλων)
 osmolytes, οσμωλύτες
 osmoregulation, ωσμоруθμιση
 osmotic adjustment, οσμωτική εξισορρόπηση
 osmotic pressure, ωσμωτική πίεση
 oxidative burst, οξειδωτική έκρηξη
 oxidative phosphorylation, οξειδωτική φωσφορλίωση

-P-

P protein bodies, P πρωτεϊνοσώματα
 palisade cells, κύτταρα δρυφρακτοειδούς ή πασσαλώδους παρεγχύματος
 parasitic plants, παρασιτικά φυτά
 pathogenesis related proteins, πρωτεΐνες σχετιζόμενες με την παθογένεση
 pathway, path, μεταβολική οδός, μεταβολικό μονοπάτι
 perception, αντίληψη (ερεθίσματος)
 pest, παράσιτο
 pesticide, εντομοκτόνο
 petiole, μίσχος (φύλλου)

phloem, φλοίωμα
 photoinactivation, φωτοαποδραστικοποίηση
 photoinhibition, φωτοπαρεμπόδιση ή φωτοαναστολή
 photomorphogenesis, φωτομορφόγνεση
 photoprotection, φωτοπροστασία
 photoreceptor, φωτοδέκτης
 photoregulation, φωτορύθμιση (ενζύμων, γονιδίων)
 photorespiration, φωτοαναπνοή
 photosynthetic electron transport, φωτοσυνθετική ροή των ηλεκτρονίων
 photosynthetically Active Radiation (PAR), φωτοσυνθετικά ενεργός ακτινοβολία (400-700 nm)
 phytoalexin, φυτοαλεξίνη
 phytomining, φυτοεξόρυξη
 phytoremediation, φυτοαποκατάσταση
 pilus, εκκριτικός αγωγός (βακτηρίων)
 pits, βοθρία
 plant growth regulator, φυτορυθμιστική ουσία (φυτορμόνη)
 pollen, γυρεόκοκκος, γύρη
 pollination, επικονίαση
 pollutants, ρύποι, ρυπογόνες ουσίες
 postanoxic stress, μετα-ανοξική καταπόνηση
 primary metabolism, πρωτογενής μεταβολισμός
 priming, φαινόμενο «γόμεωσης», αναφέρεται και ως sensitization-ευαισθητοποίηση
 primordia, καταβολές
 programmed cell death, προγραμματισμένος κυτταρικός θάνατος
 promoter, προαγωγέας
 protein domain, δομική περιοχή πρωτεΐνης

-Q-

q_p , photochemical quenching, φωτοχημική απόσβεση
 q_{PN} , non photochemical quenching, μη φωτοχημική απόσβεση
 quantum sensors, ανιχνευτές quanta
 quantum yield, (φωτοσυνθετική) απόδοση ανά φωτόνιο

-R-

radiative forcing, πίεση ακτινοβολίας
 radicle, ριζίδιο
 reaction wood, ξύλο αντίδρασης
 reactive oxygen species (ROS), ενεργές μορφές οξυγόνου
 reflectance, ανακλαστικότητα
 regulation, ρύθμιση
 relative water content (RWC), σχετικό περιεχόμενο σε νερό
 repair mechanisms, επιδιορθωτικοί μηχανισμοί
 resin duct (canal), ρητινοφόρος αγωγός
 resistance, αντοχή, ανθεκτικότητα. Ο όρος στη διεθνή βιβλιογραφία χρησιμοποιείται για να δοθεί έμφαση στην ανθεκτικότητα η οποία εκφράζεται μέσω των επαγόμενων μηχανισμών άμυνας ή των μηχανισμών εγκλιματισμού. Ο όρος tolerance χρησιμοποιείται για να δοθεί έμφαση στην ανθεκτικότητα η οποία εκφράζεται μέσω των υπαρχόντων μηχανισμών άμυνας ή των μηχανισμών προσαρμογής.
 resource acquisition, απόκτηση (πρόσληψη) πόρων
 resource allocation, κατανομή, επιμερισμός πόρων

Φυσιολογία Καταπονήσεων των Φυτών

resource availability, διαθεσιμότητα πόρων
resource limitation, περιορισμός στη διαθεσιμότητα πόρων
response, αντίδραση, απόκριση
root border cells, κύτταρα περιφερειακά της καλύπτρας
root parasites, παρασιτικά φυτά της ρίζας
RubisCO, Καρβοξυλάση-οξυγενάση της διφωσφορικής ριβουλόζης

-S-

salt accumulators, συσσωρευτές άλατος
salt glands, αδένες οι οποίοι απεκκρίνουν αλάτι
salt regulators, ρυθμιστές άλατος
sap wood, σομφό ξύλο
schizogenous, σχιζογενής
secondary metabolism, δευτερογενής μεταβολισμός
secondary metabolites, δευτερογενείς μεταβολίτες
secretion, έκκριση, απέκκριση
secretory cavity, εκκριτική κοιλότητα
seedlings, σπορόφυτα, φυτάρια
sensor, αισθητήριο, δέκτης (ερεθίσματος)
shade plants, σκιάφυτα, αναφέρονται και ως σκιάφιλα φυτά
shade-avoidance syndrome, σύνδρομο αποφυγής της σκιάσης
shoot, βλαστός
sieve elements, στοιχεία του ηθμού
sieve plate, ηθμώδης πλάκα
sieve tubes, ηθμοσωλήνες
signal transduction, διαβίβαση σήματος
signal, σήμα
singlet O₂, οξυγόνο στην κατάσταση απλότητας
sink, μεταβολική καταβόθρα
source, μεταβολική πηγή
specific leaf area (SLA), ειδική φυλλική επιφάνεια
spongy cells, κύτταρα σπογγώδους παρεγχύματος
starch, άμυλο
stationary phase, φάση στασιμότητας, αναφέρεται σε καλλιέργειες μικροοργανισμών ή κυττάρων
steady state, κατάσταση δυναμικής ισορροπίας
stem parasites, παρασιτικά φυτά του βλαστού
stem, βλαστός, στέλεχος
stimulation, διέγερση
stoma, στόμα, στόμα
stomatal complex, στοματικό σύμπλοκο
stress proteins, πρωτεΐνες καταπόνησης
stress, καταπόνηση
stressors, παράγοντες καταπόνησης
subcellular, υποκυτταρικό (διαμέρισμα)
suberin, σουβερίνη, φελλίνη
suberization, αποφέλλωση
subsidiary cells, παρακαταφρακτικά (παραστοματικά κύτταρα)
substomatal cavity, υποστοματική κοιλότητα
substomatal chamber, υποστοματικός θάλαμος
subunit, υπομονάδα (πρωτεΐνης)
succulent (plant), παχύφυτο
sun plants, ηλιόφυτα, αναφέρονται και ως ηλιόφιλα φυτά
supercooling, υπέρψυξη
systemic (response), διασυστηματική (αντίδραση)

-T-

temperature compensation point, σημείο αντιστάθμισης της θερμοκρασίας
tension wood, ξύλο τάσεως
threshold, κατώφλι
tolerance, ανθεκτικότητα με την έννοια της ανοχής, ανοχή (βλ. resistance)
touch-specific genes, θιγμοεπαγόμενα γονίδια
transfer cells, μεταφορικά κύτταρα
transgenic plants, διαγονιδιακά φυτά
transition temperature, μεταβατική θερμοκρασία
transmittance, περατότητα
transpiration, διαπνοή
trichome, τρίχωμα
tritrophic interactions, τριτροφικές αλληλεπιδράσεις
turgor, σπαργή

-U-

understory, υπόροφος (δάσους)
up regulation, θετική ρύθμιση (γονιδίων)
upstream, σειρά αντιδράσεων πριν από ένα συγκεκριμένο γεγονός (π.χ. σύνθεση μιας πρωτεΐνης)
UV (ultraviolet) radiation, υπεριώδης ακτινοβολία
UVBE, βλ. Biologically effective UV radiation

-W-

water deficit, έλλειμμα νερού
water potential, δυναμικό νερού
water saving, αποφυγή μέσω οικονομίας νερού
water spending, αποφυγή μέσω κατανάλωσης νερού
water use efficiency (WUE), αποδοτικότητα χρήσης νερού
wavelength, μήκος κύματος
weeds, ζιζάνια
wound callose, 'τραυματική' καλλόζη
wound response proteins, τραυματικές πρωτεΐνες

-V-

vascular bundle, ηθμαγγειώδης δεσμίδα
vacuole, χυμοτόπιο
veins, νευρώσεις (φύλλων)
vector, φορέας (παθογόνων)
vernalization, εαρινοποίηση
vessel elements, αγγεία
vegetation shift, μετατόπιση βλάστησης
vibrational stress, μηχανική καταπόνηση λόγω δονήσεων
vitrification, υαλοποίηση (νερού, κυττάρου κ.λπ.)

-X-

xenobiotics, ουσίες ξένες προς τα φυτά
xenognosins, ξενογνωσίνες
xeromorphic, ξηρομορφικός
xerophytes, ξηρόφυτα
xylem elements, αγγεία του ξύλου
xylem tension, τάση των αγγείων του ξύλου
xylem, ξύλωμα

Συντμήσεις

ABA	<u>a</u> bscisic <u>a</u> cid	FLS2	<u>f</u> lagellin <u>s</u> ensing <u>2</u>
ABF	<u>A</u> BA- <u>b</u> inding factor	FNR	<u>f</u> erredoxin <u>N</u> ADP ⁺ reductase
ABRE	<u>A</u> BA- <u>r</u> esponsive <u>e</u> lement	FPP	<u>f</u> arnesyl pyrophosphate
ACC	1- <u>a</u> minocyclopropane-1-carboxylic- <u>a</u> cid	FR	<u>f</u> ar-red
ADP	<u>a</u> denosine <u>d</u> iphosphate	GA	<u>g</u> ibberellic <u>a</u> cid
AFP	<u>a</u> nti-freeze <u>p</u> rotein	GCMs	<u>g</u> eneral <u>c</u> irculation <u>m</u> odels
Ames/A	<u>m</u> esophyll <u>a</u> rea/leaf <u>a</u> rea (ratio)	GDB	<u>g</u> rowth- <u>d</u> ifferentiation <u>b</u> alance
AMP	<u>a</u> denosine <u>m</u> onophosphate	GFP	<u>g</u> reen fluorescent protein
AP2	<u>a</u> ctivator protein <u>2</u>	GFPP	<u>g</u> eranyl-farnesyl pyrophosphate
ARE	<u>a</u> naerobic <u>r</u> esponsive <u>e</u> lement	GGPP	<u>g</u> eranyl-geranyl pyrophosphate
AREB	<u>a</u> naerobic <u>r</u> esponsive <u>e</u> lement <u>b</u> inding protein	GLVs	<u>g</u> reen leaf volatiles
ASPs	<u>a</u> naerobic <u>s</u> tress <u>p</u> roteins	GMP	<u>g</u> uanosine <u>m</u> onophosphate
ATAF	<u>A</u> rabidopsis <u>t</u> ranscription <u>a</u> ctivation factor	GSH	<u>r</u> educed <u>g</u> lutathione
ATP	<u>a</u> denosine <u>t</u> riphosphate	GS-SG	<u>o</u> xidized <u>g</u> lutathione
BAK1	<u>B</u> CL2- <u>a</u> ntagonist/killer <u>1</u>	GST	<u>g</u> lutathione <u>t</u> ransferase
BCL2	<u>B</u> - <u>c</u> ell lymphoma <u>2</u>	HAE	<u>h</u> erbivore <u>a</u> ssociated <u>e</u> licitor
Bt	<u>B</u> acillus <u>t</u> huringiensis	HAMK	<u>h</u> eat <u>a</u> ctivated <u>m</u> itogen <u>k</u> inase
bZIP	<u>b</u> asic-leucine <u>z</u> ipper	HAMP	<u>h</u> erbivore- <u>a</u> ssociated <u>m</u> olecular <u>p</u> attern
Cad1	<u>c</u> admium resistance protein <u>1</u>	HAP	<u>h</u> eme <u>a</u> ctivator <u>p</u> rotein
CAM	<u>C</u> rassulacean <u>a</u> cid <u>m</u> etabolism	Hbs	<u>h</u> emoglobins
c(AMP/GMP)	<u>c</u> yclic-(<u>A</u> MP/ <u>G</u> MP)	HDG11	<u>h</u> omeodomain glabrous <u>11</u>
CBF	<u>C</u> RT- <u>b</u> inding factor	HKT1	<u>h</u> igh-affinity <u>K</u> ⁺ transporter <u>1</u>
CDPK	<u>c</u> alcium- <u>d</u> eendent <u>p</u> rotein <u>k</u> inase	HMA	<u>h</u> eavy- <u>m</u> etal transporting <u>A</u> TPase
Chl	<u>c</u> hlorophyll	HMG-CoA	<u>3</u> - <u>h</u> ydroxy- <u>3</u> - <u>m</u> ethyl- <u>g</u> lutaryl- <u>c</u> oenzyme <u>A</u>
CHS	<u>c</u> halcone <u>s</u> ynthase-	HR	<u>h</u> ypersensitive <u>r</u> esponse
COP	<u>c</u> ritical <u>o</u> xxygen <u>p</u> ressure	HRD	<u>h</u> ardy
COR	<u>c</u> old <u>r</u> egulated	HSE	<u>h</u> eat <u>s</u> hock <u>e</u> lement
COX	<u>c</u> ytochrome <u>c</u> <u>o</u> xidase	HSF	<u>h</u> eat <u>s</u> hock transcription factor
CRT	<u>C</u> - <u>r</u> epeat-	HSG	<u>h</u> eat <u>s</u> hock granules
CSP	<u>c</u> old <u>s</u> hock <u>p</u> rotein	HSPs	<u>h</u> eat <u>s</u> hock proteins-
CUC	<u>c</u> up-shaped <u>c</u> otyledon	IAA	<u>i</u> ndole- <u>3</u> - <u>a</u> cetic <u>a</u> cid
cyt _b f	<u>c</u> ytochrome <u>b</u> ₆ <u>f</u> complex	ICE1	<u>i</u> nducer of <u>C</u> BF <u>e</u> xpression <u>1</u>
DAHPh	3- <u>d</u> eoxy- <u>D</u> - <u>a</u> rabino- <u>h</u> eptulosonate- <u>7</u> - <u>p</u> hosphate	IPP	<u>i</u> sopentenyl pyrophosphate
DAMPs	<u>d</u> amage- <u>a</u> ssociated <u>m</u> olecular <u>p</u> atterns	IR	<u>i</u> nfrared
DMAPP	<u>d</u> imethylallyl pyrophosphate	ISR	<u>i</u> nduced <u>s</u> ystemic <u>r</u> esistance
DMBQ	2,6- <u>d</u> imethoxy- <u>p</u> - <u>b</u> enzoquinone	JA	<u>j</u> asmonic <u>a</u> cid
DRE	<u>d</u> ehydration <u>r</u> esponsive <u>e</u> lement	JA-Ile	<u>j</u> asmonate- <u>i</u> soleucine conjugate
DREB	<u>d</u> ehydration <u>r</u> esponsive <u>e</u> lement <u>b</u> inding protein	JAZ	<u>j</u> asmonate <u>Z</u> IM domain
EC _(e)	<u>e</u> lectrical <u>c</u> onductivity (of the soil <u>e</u> xtract)	LAI	<u>l</u> eaf <u>a</u> rea <u>i</u> ndex
EF-Tu	<u>e</u> longation factor <u>t</u> hermo <u>u</u> nstable	LEA	<u>l</u> ate <u>e</u> mryogenesis <u>a</u> bundant
ERF	<u>e</u> thylene <u>r</u> esponsive factor	LHC(I/II)	<u>l</u> ight <u>h</u> arvesting <u>c</u> omplex of <u>p</u> hotosystem (I/II)
EREBP	<u>e</u> thylene- <u>r</u> esponsive <u>e</u> lement <u>b</u> inding <u>p</u> rotein	LRRs	<u>l</u> eucine- <u>r</u> ich <u>r</u> epeats
ETI	<u>e</u> ffector- <u>t</u> riggered <u>i</u> mmunity <u>r</u> ace-specific resistance	LSM	<u>l</u> eaf <u>s</u> pecific <u>m</u> ass
EX(1/2)	<u>e</u> xecuter (<u>1</u> / <u>2</u>)	MAPK(K)	<u>m</u> itogen <u>a</u> ctivated protein <u>k</u> inase (<u>k</u> inase)
FAC	<u>f</u> atty acid- <u>a</u> mino acid <u>c</u> onjugate	MATE	<u>m</u> ulti- <u>a</u> ntimicrobial <u>e</u> xtrusion <u>r</u>
Fd	<u>f</u> erredoxin	metHb	<u>m</u> ultidrug <u>a</u> nd <u>t</u> oxin <u>e</u> xtrusion
		MEP	<u>m</u> ethemoglobin
		MIP	<u>2</u> - <u>C</u> - <u>m</u> ethyl- <u>D</u> - <u>e</u> rythritol <u>4</u> - <u>p</u> hosphate
		MK	<u>m</u> embrane <u>i</u> ntrinsic protein
		MPK	<u>m</u> itogen <u>k</u> inase
			<u>m</u> itogen <u>p</u> hosphate <u>k</u> inase

Φυσιολογία Καταπονήσεων των Φυτών

MscL	<u>m</u> echano <u>s</u> ensitive <u>ch</u> annels of <u>l</u> arge conductance	PRE	<u>p</u> roline <u>r</u> esponsive <u>e</u> lement
MscS	<u>m</u> echano <u>s</u> ensitive <u>ch</u> annels of <u>s</u> mall conductance	PRP	<u>p</u> athogenesis <u>r</u> elated <u>p</u> rotein
MTP	<u>m</u> etal <u>t</u> olerance <u>p</u> rotein ή <u>m</u> etal <u>t</u> ransporter <u>p</u> rotein	PRR	<u>p</u> attern <u>r</u> ecognition <u>r</u> ecceptor
MVA-PP	<u>m</u> e <u>v</u> alona <u>t</u> e-5- <u>p</u> yr <u>o</u> sphate	Pr/PET	<u>p</u> recipitation/ <u>p</u> otential <u>e</u> vapo <u>t</u> ranspiration (ratio)
MYB	<u>m</u> ye <u>l</u> ob <u>l</u> astosis oncogene	PS(I/II)	<u>p</u> hotosystem (I/II)
MYC	<u>m</u> ye <u>l</u> oc <u>y</u> tomatosis oncogene	PTI	<u>p</u> attern- <u>t</u> riggered <u>i</u> mmunity
mRNPs	<u>m</u> essenger <u>r</u> ibo <u>n</u> ucleic <u>p</u> rotein complexes	R _b	<u>b</u> oundary layer <u>r</u> esistance
(L/H)MW	(low/high) <u>m</u> olecular <u>w</u> eight	R _c	<u>c</u> uticular layer <u>r</u> esistance
NAC (domain)	συντηρημένη περιοχή των γονιδίων <u>N</u> AM, <u>A</u> TAF και <u>C</u> UC	RCP	<u>r</u> ecceptor-like <u>p</u> rotein
NAD(P)	<u>n</u> icotinamide <u>a</u> denine <u>d</u> inucleotide (phosphate)	RD29	<u>d</u> esiccation <u>r</u> esponsive <u>29</u>
NAM	<u>n</u> o <u>a</u> pical <u>m</u> eristem	RLK	<u>r</u> ecceptor-like <u>k</u> inase
NB(S)-LRR	<u>n</u> ucleotide- <u>b</u> inding site <u>l</u> eu <u>c</u> ine- <u>r</u> ich <u>r</u> epeat	ROS	<u>r</u> eactive <u>o</u> x <u>y</u> gen <u>s</u> pecies
NF-Y(A/B)	<u>n</u> uclear transcription factor <u>Y</u> (A/B)	R _s	<u>s</u> tomatal <u>r</u> esistance
NF-X1	<u>n</u> uclear transcription factor, <u>X</u> box-binding protein <u>1</u>	RubisCO	<u>r</u> ib <u>u</u> lose-1,5- <u>b</u> isphosphate <u>c</u> arboxylase <u>o</u> x <u>y</u> genase
NHX1	<u>N</u> a ^(K⁺) / <u>H</u> ⁺ <u>e</u> xchanger <u>1</u>	RWC	<u>r</u> elative <u>w</u> ater <u>c</u> ontent
NPR1	<u>n</u> onexpressor of <u>p</u> athogenesis-related genes <u>1</u>	SAH	<u>S</u> - <u>a</u> denosyl- <u>h</u> omocysteine
NR	<u>n</u> itrate <u>r</u> eductase	SAM	<u>S</u> - <u>a</u> denosyl- <u>m</u> ethionine
NSC	<u>n</u> on-selective ion <u>ch</u> annel	SAR	<u>s</u> ystemic <u>a</u> squired <u>r</u> esistance
nsHbs	<u>n</u> on-symbiotic <u>h</u> emoglobins	sHbs	<u>s</u> ymbiotic <u>h</u> emoglobins
OD	<u>o</u> ptical <u>d</u> ensity	SLA	<u>s</u> pecific <u>l</u> eaf <u>a</u> rea
OEC	<u>o</u> x <u>y</u> gen <u>e</u> volving <u>c</u> omplex	SLM	<u>s</u> pecific <u>l</u> eaf <u>m</u> ass
OPDA	12- <u>o</u> xo- <u>p</u> hytu <u>d</u> ienoic <u>a</u> cid	SOD	<u>s</u> uperoxide <u>d</u> ismutase
OsDhn1	<u>O</u> ryza <u>s</u> ativa <u>d</u> e <u>h</u> yd <u>r</u> in <u>1</u>	SOS	<u>s</u> alt <u>o</u> verly <u>s</u> ensitive
PAMPs	<u>p</u> athogen-associated <u>m</u> olecular <u>p</u> atterns	STN(7/8)	<u>s</u> tate <u>t</u> ransition (7/8)
PAN	<u>p</u> eroxy <u>a</u> cyl <u>n</u> itrate	SUB1A	<u>s</u> ubmergence <u>1A</u>
PAL	<u>p</u> henylalanine <u>a</u> mmonia-lyase	SWRPs	<u>s</u> ystemic <u>w</u> ound <u>r</u> esponse <u>p</u> roteins
PAR	<u>p</u> hotosynthetically <u>a</u> ctive <u>r</u> adiation	TCH	<u>t</u> ouch (genes)
PC	<u>p</u> lastocyanin	TDS	<u>t</u> otal <u>d</u> issolved <u>s</u> olids
PCM	<u>p</u> rotein <u>c</u> ompetition <u>m</u> odel	TIP	<u>t</u> onoplast <u>i</u> ntrinsic <u>p</u> rotein
PDSI	<u>P</u> almer <u>d</u> rought <u>s</u> everity <u>i</u> ndex	TMV	<u>t</u> obacco <u>m</u> osaic <u>v</u> irus
PEP	<u>p</u> hosphor- <u>e</u> no <u>l</u> - <u>p</u> yr <u>u</u> vic <u>a</u> cid	trHbs	<u>t</u> runcated <u>h</u> emoglobins
PFD	<u>p</u> hoton <u>f</u> lux <u>d</u> ensity	UV	<u>u</u> ltraviolet
PIP	<u>p</u> lasma membrane <u>i</u> ntrinsic <u>p</u> rotein	VAZ	<u>v</u> iolaxanthin, <u>a</u> theraxanthin και <u>z</u> eaxanthin
PIs	<u>p</u> roteinase <u>i</u> nhibitors	VOCs	<u>v</u> olatile <u>o</u> rganic <u>c</u> ompounds
PP(1/2)	<u>p</u> hloem <u>p</u> rotein (1/2)	WUE	<u>w</u> ater <u>u</u> se <u>e</u> fficiency
PPO	<u>p</u> olyphenol <u>o</u> xidase	WUEi	<u>w</u> ater <u>u</u> se <u>e</u> fficiency <u>i</u> ntrinsic
PPPP	<u>p</u> oly <u>p</u> renyl <u>p</u> yr <u>o</u> sphate	XET	<u>x</u> yloglucan <u>e</u> no <u>t</u> ransglucosylase
PQ	<u>p</u> lastoquinone	YSL	<u>y</u> ellow- <u>s</u> tripe <u>l</u> ike
		ZF-HD	<u>z</u> inc- <u>f</u> inger <u>h</u> omeo <u>d</u> omain
		ZIM	<u>Z</u> IM, <u>z</u> inc-finger protein expressed in <u>i</u> nflorescence <u>m</u> eristem
		ZIP	<u>Z</u> rt/ <u>I</u> rt-like proteins
		MB	<u>μ</u> οριακό <u>β</u> άρος
		ΞB	<u>ξ</u> ηρό <u>β</u> άρος

Συμβολισμοί και συντημήσεις παραμέτρων φθορισμομετρίας χλωροφύλλης

ETR	<u>e</u> lectron <u>t</u> ransport <u>r</u> ate	PAM	<u>p</u> ulse <u>a</u> mplitude <u>m</u> odulated
F	intensity of the chlorophyll fluorescence yield	q _E	energy-dependent fluorescence quenching component
F _o	minimal fluorescence yield at the dark-adapted state	q _i	photoinhibitory fluorescence quenching component
F _o '	minimal fluorescence yield at the light-adapted state	q _N	non-photochemical fluorescence quenching coefficient
F _m	maximal fluorescence yield at the dark-adapted state	q _P	photochemical fluorescence quenching coefficient
F _m '	maximal fluorescence yield at the light-adapted state	q _T	transition state fluorescence quenching component
F _s	steady-state level fluorescence yield	Φ _{PSII} = ΔF/F _m '	operating efficiency of PSII photochemistry
F _v	variable fluorescence yield at the dark-adapted state	Φ _{PSIIo} = F _v /F _m	maximum (intrinsic) efficiency of PSII photochemistry
NPQ	<u>n</u> on-photochemical <u>q</u> uenching		