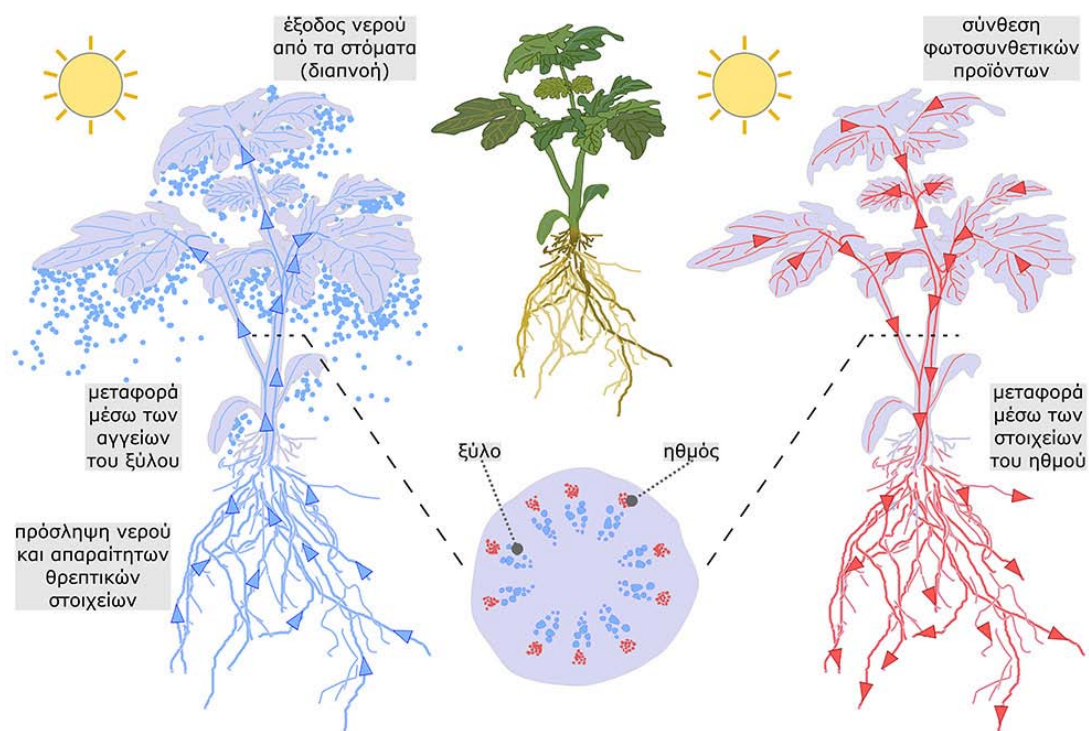


ΚΕΦΑΛΑΙΟ 6

Η μεταφορά νερού, ανόργανων θρεπτικών στοιχείων και φωτοσυνθετικών προϊόντων: Απαραίτητη προϋπόθεση για την ανάπτυξη ενός πολύπλοκου οργανισμού.

DRAFT

Η αποτελεσματικότητα των ζωτικών λειτουργιών των φυτών που έχουν ήδη αναφερθεί εξαρτάται από την αποτελεσματική μεταφορά και ανταλλαγή υλικών μεταξύ διαφορετικών ιστών και οργάνων με διακριτούς ρόλους. Η αφομοίωση του CO₂ της ατμόσφαιρας με τη φωτοσύνθεση οδηγεί αναπόφευκτα σε τεράστιες απώλειες νερού από τα φύλλα που πρέπει να αναπληρωθεί μέσω της μεταφοράς από τη ρίζα. Η μεταφορά νερού από τη ρίζα συνδυάζεται και με τη μεταφορά ανόργανων θρεπτικών στοιχείων που αντλούνται παράλληλα με το νερό από το έδαφος. Από την άλλη πλευρά τα προϊόντα της φωτοσύνθεσης θα πρέπει να μεταφερθούν από τα φύλλα προς τα υπόλοιπα ετερότροφα όργανα, όπως είναι η ρίζα και τα υπόλοιπα μη φωτοσυνθετικά ή αναπτυσσόμενα όργανα. Οι δίαυλοι μεταφοράς και ανταλλαγής υλικών στο φυτικό σώμα είναι οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες. Μέσω των αγγείων του ξύλου μεταφέρονται κυρίως νερό και ανόργανα θρεπτικά στοιχεία από τη ρίζα προς το υπέργειο τμήμα, ενώ μέσω του ηθμού μεταφέρονται τα φωτοσυνθετικά προϊόντα (εικόνα 6.1).



Εικόνα 6.1. Οι οδοί μεταφοράς συστατικών στο φυτικό σώμα. Αριστερά η ανοδική κίνηση του νερού από τη ρίζα προς τα φύλλα, από τα οποία εξατμίζεται μέσω της διαπνοής. Δεξιά η μεταφορά φωτοσυνθετικών προϊόντων από τα ανεπτυγμένα φύλλα (πηγές) προς τους αποδέκτες (στο σχήμα αποδέκτες είναι η ρίζα και τα αναπτυσσόμενα φύλλα). Η κατεύθυνση της μεταφοράς εξαρτάται από τη θέση του αποδέκτη ως προς την πηγή η οποία τον τροφοδοτεί. Στο κέντρο εγκάρσια τομή βλαστού στην οποία φαίνονται οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες. Το νερό κινείται μέσω των αγγείων του ξύλου (μπλε), ενώ τα φωτοσυνθετικά προϊόντα μέσω του ηθμού (κόκκινο).

ΕΝΟΤΗΤΑ Α: Η μεταφορά νερού από το έδαφος προς την ατμόσφαιρα μέσω του φυτού

6.1. Η είσοδος νερού στη ρίζα από το έδαφος προϋποθέτει διαφορά δυναμικού νερού

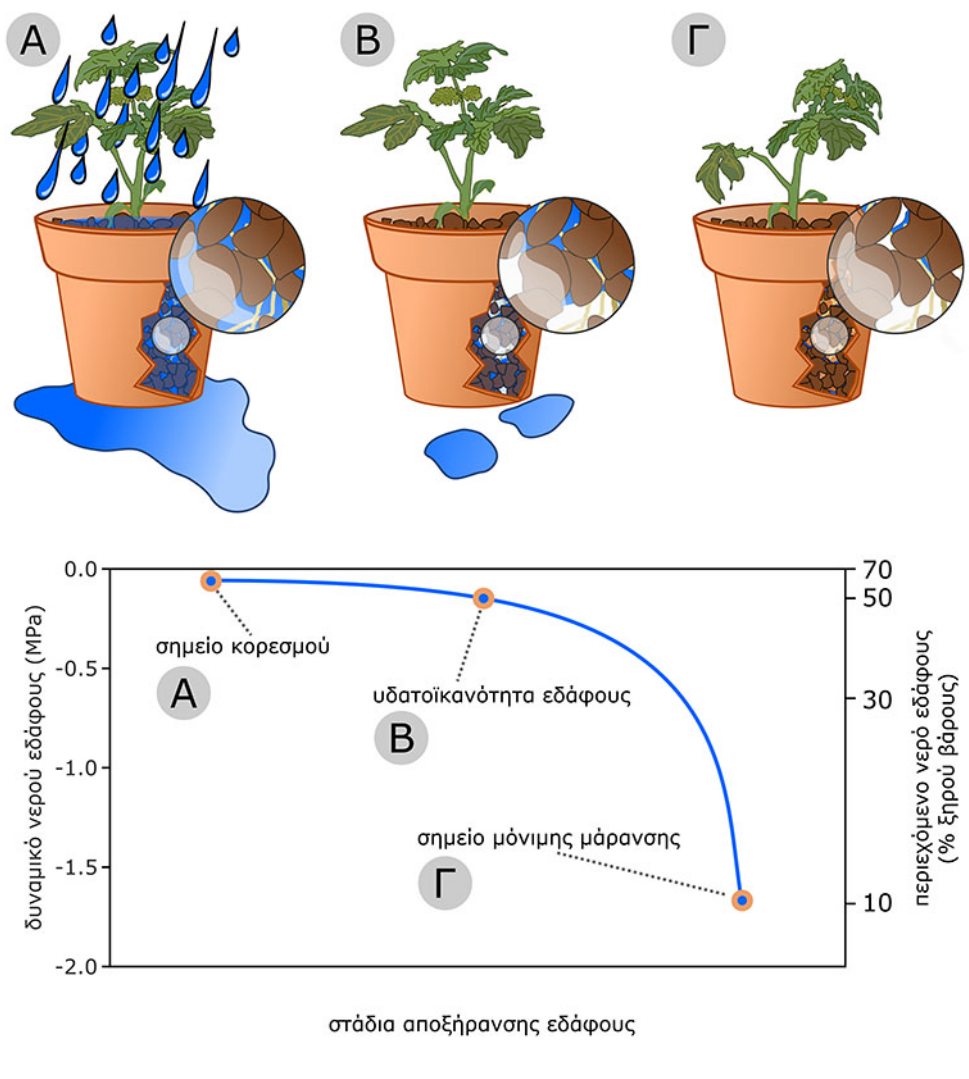
Τα φυτά λόγω της διαπνοής χάνουν μεγάλες ποσότητες νερού το οποίο αναπληρώνουν με την απορρόφησή του από το έδαφος. Το νερό εισέρχεται στο φυτό μέσω των ριζικών τριχιδίων, των επιδερμικών κυττάρων, και σε μεγαλύτερης ηλικίας ρίζες μέσω των κυττάρων της εξωδερμίδας. Ωστόσο, η απορρόφηση του νερού μέσω των ριζών που διαθέτουν εξωδερμίδα θεωρείται αμελητέα λόγω της σταδιακής αποφέλλωσης που υφίσταται, τόσο η ίδια όσο και η ενδοδερμίδα (βλ....) με τη πάροδο του χρόνου, και η οποία μειώνει την υδραυλική αγωγιμότητα του οργάνου. Άλλωστε, στις ρίζες που διαθέτουν εξωδερμίδα δεν υφίστανται παρά ελάχιστα ριζικά τριχίδια, γεγονός το οποίο, από μόνο του, περιορίζει ιδιαίτερα την ικανότητα απορρόφησης νερού. Από την άλλη μεριά, στις νεαρές ρίζες, επειδή τα ριζικά τριχίδια αυξάνουν δραματικά την ενεργή επιφάνεια απορρόφησης, ο κύριος όγκος του αντλούμενου νερού εισέρχεται μέσω αυτών. Το μικρό πάχος και το μεγάλο μήκος τους επιτρέπει επίσης την είσοδό τους σε μικρούς εδαφικούς πόρους από τους οποίους απορροφούν το νερό και τα θρεπτικά στοιχεία. Συνεπώς το μήκος της ζώνης των ριζικών τριχιδίων, ο αριθμός τους και το μήκος τους προσδιορίζουν τον όγκο του εδάφους από τον οποίο αντλείται το νερό καθώς και την αντλούμενη ποσότητα.

Ανεξάρτητα από την πύλη εισόδου (ριζικά τριχίδια, επιδερμικά κύτταρα ή κύτταρα εξωδερμίδας) η απορρόφηση νερού προϋποθέτει διαφορά δυναμικού του νερού μεταξύ του εδάφους και των κυττάρων της ρίζας. Τα επιδερμικά κύτταρα και τα ριζικά τριχίδια έχουν λεπτό και περατό στο νερό κυτταρικό τοίχωμα και οσμωτικά ενεργό χυμοτόπιο με υδατικό δυναμικό από $-0,3$ έως $-0,8$ MPa. Δεδομένου ότι το δυναμικό του νερού του εδάφους συνήθως παίρνει τιμές μεταξύ $-0,1$ και $-0,3$ MPa, το νερό κινείται από το εδαφικό διάλυμα προς τα επιδερμικά κύτταρα και τα ριζικά τριχίδια.

Σε ποιες μορφές βρίσκεται το νερό στο έδαφος;

Το έδαφος αποτελεί ένα σύνθετο σύστημα το οποίο συγκροτείται από εδαφικά σωματίδια ποικίλου μεγέθους. Η μηχανική σύσταση του εδάφους, δηλ. το είδος των εδαφικών σωματιδίων που συμμετέχουν σε αυτό, 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. Δύο κατηγορίες πόρων διακρίνονται: οι τριχοειδείς πόροι και οι πόροι μεγαλύτερης διαμέτρου. Στους πρώτους το νερό συγκρατείται μέσω τριχοειδών δυνάμεων και για το λόγο αυτό δεν απομακρύνεται από τη δύναμη της 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 ή το απομακρύνουν, 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 (**βαρυτικό νερό**) 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 (**υγροσκοπικό νερό**). 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) (εικόνα 6.2.). Αμέσως μετά την διακοπή της άρδευσης ή της βροχόπτωσης ένα σημαντικό μέρος του νερού αποστραγγίζεται λόγω της βαρύτητας προς βαθύτερα στρώματα. Μετά την αποστράγγιση οι πόροι γεμίζουν με αέρα, κατάσταση η οποία επιτρέπει την επαρκή οξυγόνωση του ριζικού συστήματος. Στην κατάσταση αυτή η υδατοπεριεκτικότητα του εδάφους αναφέρεται ως **κατάσταση εδαφοϊκανότητας** (εικόνα 6.2.). Μετρείται σε όγκο νερού (ml) ανά 100g εδάφους και είναι περίπου 15-25% για τα αμμώδη, 35-45% για τα πηλώδη και 45-55% για τα αργιλλώδη εδάφη.



Εικόνα 6.2. Η περιεκτικότητα του εδάφους σε νερό μπορεί να κυμανθεί από τον κορεσμό (Α), την κατάσταση εδαφοϊκανότητας (Β) τη σταδιακή αποξήρανση και το σημείο μόνιμης μάρανσης (Γ). Στο Α φαίνεται η απομάκρυνση του βαρυντικού νερού. Στο Γ το νερό του εδάφους δεν είναι πλέον αρκετό για την κάλυψη των αναγκών του φυτού και το τελευταίο παρουσιάζει εικόνα μάρανσης. Στα ένθετα φαίνεται η σταδιακή απομάκρυνση του νερού από τους εδαφικούς πόρους, ενώ στο σχεδιάγραμμα στο κάτω μέρος της εικόνας η σταδιακή αλλαγή στις τιμές του δυναμικού νερού και του περιεχόμενου νερού του εδάφους.

Η σταδιακή απορρόφηση νερού από τις ρίζες και η εξάτμιση του νερού από τα επιφανειακά στρώματα του εδάφους προκαλεί σταδιακή αποξήρανση και πτώση του δυναμικού του νερού του εδάφους. Περαιτέρω απώλεια νερού οδηγεί την υδατοπεριεκτικότητα του εδάφους στο σημείο **μόνιμης μάρανσης**, κατάσταση κατά την οποία τα φυτά αδυνατούν πλέον να προσλάβουν νερό. Για τα περισσότερα φυτικά είδη, το σημείο μόνιμης μάρανσης βρίσκεται μεταξύ -1,5 και -2,0 MPa.

Βαρυντικό νερό: Το νερό που γεμίζει τους εδαφικούς πόρους μεγάλης διαμέτρου. Σε καλά αποστραγγιζόμενα εδάφη κινείται γρήγορα υπό την επίδραση της βαρύτητας. Δεν θεωρείται ότι είναι το κυρίως διαθέσιμο νερό των φυτά, επειδή παραμένει στην περιοχή του ριζικού συστήματος για μικρό χρονικό διάστημα. Στην περίπτωση μη επαρκώς αποστραγγιζόμενων εδαφών εκτοπίζει τον αέρα των εδαφικών πόρων προκαλώντας συμπτώματα ανοξίας (έλλειψης οξυγόνου) στα φυτά.

Τριχοειδές νερό: Είναι το νερό των εδαφικών τριχοειδών πόρων που παραμένει σε αυτούς παρά την έλξη της βαρύτητας. Το μεγαλύτερο μέρος του είναι διαθέσιμο για άντληση από τη ρίζα.

Υγροσκοπικό νερό. Συγκρατείται με ισχυρές δυνάμεις συνάφειας από τα εδαφικά σωματίδια. Το νερό αυτό είναι δύσκολα διαθέσιμο στα φυτά.

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

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

Μαζική ροή: Η συνολική μετακίνηση υδάτινης μάζας σε μεγάλες αποστάσεις λόγω διαφοράς πίεσης.

6.2. Η ρίζα αναζητά συνεχώς περιοχές του εδάφους πλούσιες σε νερό

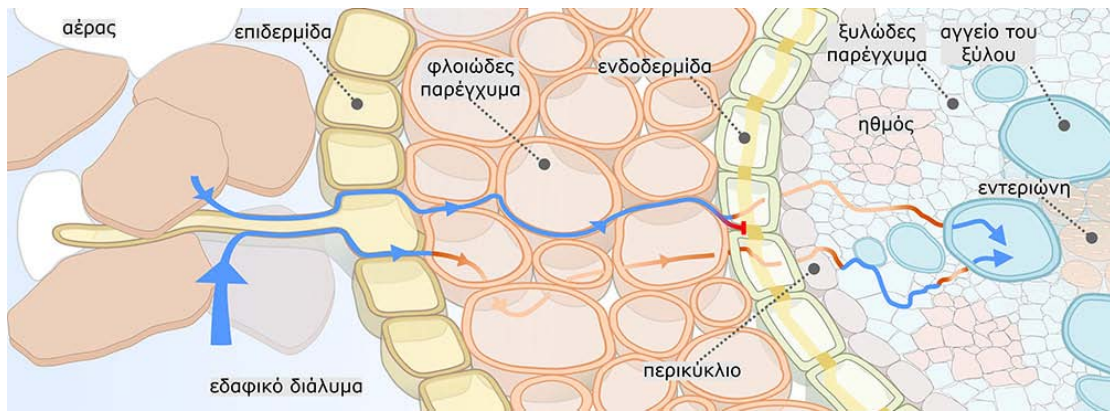
Υπό ομαλές συνθήκες τροφοδοσίας του εδάφους με νερό, η εξάτμιση του νερού μέσω της διαπνοής και η αναπλήρωσή του μέσω απορρόφησης από τις ρίζες δημιουργεί κίνηση του νερού του εδάφους προς τις ρίζες λόγω διαφοράς δυναμικού του νερού. Η κίνηση αυτή του νερού στο έδαφος θεωρείται ότι γίνεται είτε με διάχυση, είτε με **μαζική ροή**. Η διάχυση αποτελεί μια αργή διαδικασία που παίζει ρόλο στη μετακίνηση μορίων νερού σε μικρές αποστάσεις. Η μαζική ροή αφορά τη συνολική μετακίνηση μιας υδάτινης μάζας σε σχετικά μεγάλες αποστάσεις λόγω διαφοράς πίεσης **(βλ...)**. Στη περίπτωση του εδάφους η μαζική ροή νερού αφορά στην αντικατάσταση του νερού των εδαφικών πόρων που απορροφήθηκε από τη ρίζα από το νερό παρακείμενων εδαφικών πόρων.

Η περιεκτικότητα του εδάφους σε νερό σπανίως παραμένει σταθερή. Στο μεσοδιάστημα μεταξύ δύο βροχοπτώσεων ή αρδεύσεων το έδαφος σταδιακά ξηραίνεται **(εικόνα 6.2)**. Αλλά και οι ίδιες οι ρίζες των φυτών απορροφώντας νερό προκαλούν τοπική ξήρανση του εδάφους. Η σταδιακή ξήρανση του εδάφους επιφέρει ισχυρότερη προσρόφηση του νερού από τα σωματίδια του εδάφους, με αποτέλεσμα όλο και λιγότερο τριχοειδές νερό να είναι διαθέσιμο. Στις συνθήκες αυτές οι ρίζες τροποποιούν τα χαρακτηριστικά τους ώστε να αυξήσουν την απορροφητική τους ικανότητα:

1. Με την εξάπλωση σε νέες περιοχές του εδάφους όπου υπάρχει νερό, μέσω κινήσεων θετικού υδροτροπισμού **(βλ...)**. Μπορεί επίσης να αυξηθεί η ζώνη των ριζικών τριχιδίων ή να παραχθούν νέες πλάγιες ρίζες.
2. Με την ελάττωση του δυναμικού του νερού των ριζικών τριχιδίων, ώστε να είναι δυνατή η μετακίνηση του νερού από το έδαφος. Η ελάττωση του δυναμικού του νερού πραγματοποιείται μέσω οσμωρρύθμισης **(βλ...)**.

6.3. Μετά την είσοδό του στη ρίζα, το νερό θα πρέπει να κατευθυνθεί στα αγγεία του ξύλου

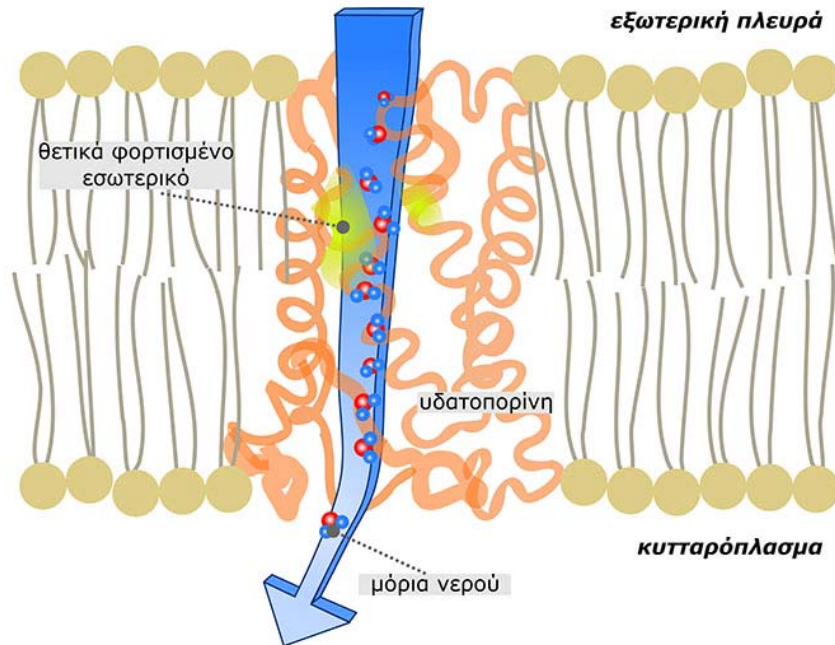
Μετά την είσοδό του στα ριζικά τριχίδια, το νερό κατευθύνεται κυρίως στα αγγεία του ξύλου, μέσω των οποίων θα μεταφερθεί στο υπέργειο τμήμα. Δεδομένου ότι τα αγγεία του ξύλου εντοπίζονται στο κεντρικό κύλινδρο, το νερό θα πρέπει να διασχίσει το φλοιώδες παρέγχυμα, την ενδοδερμίδα και το περικύκλιο ώστε να εισέλθει σε αυτά. Η κίνηση αυτή του νερού μπορεί να ακολουθήσει τρεις εναλλακτικές οδούς: την **αποπλασματική**, τη **συμπλασματική** ή τη **διαμεμβρανική οδό** **(εικόνα 6.3)**.



Εικόνα 6.3. Η κίνηση του νερού από το εδαφικό διάλυμα κατά την ακτίνα της ρίζας και μέχρι τα αγγεία του ξύλου μπορεί να γίνει αποπλασματικά (μπλε ίχνος), συμπλασματικά ή διαμεμβρανικά (πορτοκαλί ίχνος) καθώς και με συνδυασμό των παραπάνω τριών εναλλακτικών οδών. Συνεπώς η είσοδος μορίων νερού που κινούνται αποπλασματικά μπορεί να γίνει σε οποιοδήποτε κύτταρο. Ωστόσο, η αλλαγή του είδους της κίνησης από αποπλασματική σε συμπλασματική απαιτείται αναγκαστικά στη περιοχή της ενδοδερμίδας, διότι λόγω αδιαβροχοποίησης των κυτταρικών της τοιχωμάτων (κασπαρική λωρίδα, κίτρινη λωρίδα στο σχήμα) η αποπλασματική οδός διακόπτεται (κόκκινο ίχνος). Μετά την ενδοδερμίδα, το νερό μπορεί να κινηθεί επίσης μέσω των τριών εναλλακτικών οδών προς τα κύτταρα του ξυλώδους παρεγχύματος που γειτνιάζουν με λειτουργικά αγγεία ξύλου. Στα σημεία αυτά το νερό μεταφέρεται εντός των αγγείων λόγω όσμωσης (τελικό αποπλασματικό βήμα, μπλε ίχνος).

Η αποπλασματική οδός περιλαμβάνει την κίνηση του νερού μέσω του αποπλάστη, δηλ. των κυτταρικών τοιχωμάτων. Η συμπλασματική οδός περιλαμβάνει τη κίνηση του νερού μέσω του συμπλάστη, δηλ. του κυτταροπλάσματος γειτονικών κυττάρων της ρίζας και πραγματοποιείται μέσω των πλασμοδεσμάτων. Η διαμεμβρανική οδός περιλαμβάνει την κίνηση του νερού από κύτταρο σε κύτταρο μέσω της κυτταροπλασματικής μεμβράνης ή/και του τονοπλάστη. Δεδομένου ότι οι μεμβράνες των κυττάρων αποτελούν μια υδροφόβη επιφάνεια, η διέλευση των μορίων του νερού μέσω αυτών είναι δυνατή μόνο από συγκεκριμένες περιοχές. Στις περιοχές αυτές εντοπίζονται ειδικές πρωτεΐνες, οι **υδατοπορίνες (εικόνα 6.4, βλ...)**, οι οποίες αποτελούν διαύλους μεταφοράς μορίων νερού. Και οι τρεις εναλλακτικοί οδοί που αναφέρθηκαν συμβάλλουν στη μετακίνηση του νερού. Ωστόσο η επί μέρους συμβολή τους εξαρτάται από τη διαθεσιμότητα νερού και την ταχύτητα της διαπνοής: Σε φυτά που διαπνέουν έντονα η αποπλασματική οδός υπερισχύει, ενώ οι άλλες δύο εναλλακτικές οδοί υπερισχύουν όταν η ταχύτητα της διαπνοής παραμένει χαμηλή ή σταματά. Θα πρέπει στο σημείο αυτό να τονιστεί ότι κατά την αποπλασματική κίνηση, το νερό κινείται ανεμπόδιστα μεταξύ των κυττάρων του φλοιώδους παρεγχύματος έως την τελευταία στοιβάδα του φλοιού που ονομάζεται ενδοδερμίδα. Η ενδοδερμίδα αποτελεί ένα στρώμα με ιδιαίτερα χαρακτηριστικά. Όταν η ρίζα είναι πολύ νεαρή (οι ιστοί μεταφοράς είναι ακόμα αδιαφοροποίητοι) η ενδοδερμίδα είναι πλήρως περατή στο νερό και τα θρεπτικά στοιχεία. Σε ένα δεύτερο στάδιο, τα αντικλινή (τα πλαϊνά, άνω και κάτω καθώς βλέπουμε τη ρίζα σε εγκάρσια τομή, **βλ. εικόνα 6.3**) κυτταρικά τοιχώματα των κυττάρων της ενδοδερμίδας αποκτούν μια λωρίδα αυξημένης εναπόθεσης λιγνίνης η οποία ονομάζεται κασπαρική λωρίδα). Στο τελικό στάδιο διαφοροποίησης της ενδοδερμίδας, τα κυτταρικά τοιχώματα αποφελλώνονται καθ' όλη την έκτασή τους με συνέπεια την πλήρη υδραυλική τους απομόνωση. Η λιγνινοποιημένη ενδοδερμίδα αποτελεί ένα φράγμα το οποίο εξαναγκάζει το νερό να κινηθεί μέσω της συμπλασματικής και διαμεμβρανικής οδού (εικόνα 6.3) Εξαίρεση αποτελούν οι περιοχές στις οποίες εντοπίζονται τα διεξοδικά κύτταρα. Τα κύτταρα αυτά βρίσκονται σε συγκεκριμένα σημεία της ενδοδερμίδας αντί των τυπικών ενδοδερμικών κυττάρων. Είναι συνήθως μεγαλύτερα και διαθέτουν λεπτότερα και μη λιγνινοποιημένα κυτταρικά τοιχώματα με συνέπεια να επιτρέπουν την αποπλασματική κίνηση του νερού. Μέσω των διεξοδικών κυττάρων πραγματοποιείται κατ' αποκλειστικότητα η κίνηση του νερού και των θρεπτικών στοιχείων όταν η ενδοδερμίδα αποφελλωθεί. Ωστόσο η μορφή αποφέλλωσης της ενδοδερμίδας (η πλήρης αποφέλλωση δημιουργείται σε ώριμες περιοχές της ρίζας που δεν απορροφούν νερό) παραπέμπει μάλλον σε υδραυλική απομόνωση του κεντρικού κυλίνδρου παρά σε έλεγχο της κίνησης του νερού προς τον κεντρικό κύλινδρο. Συνεπώς το νερό διοχετεύεται προς τον κεντρικό κύλινδρο και στη συνέχεια οδηγείται προς τα υπέργεια όργανα χωρίς να υπάρχει δυνατότητα πλευρικών απωλειών. Η είσοδος του νερού στα αγγεία του ξύλου γίνεται λόγω διαφοράς

δυναμικού του νερού μεταξύ των αγγείων και των γειτονικών κυττάρων. Η διαφορά αυτή ενισχύεται μέσω οσμωρύθμισης, αλλά και άντλησης μέσω υδατοπορινών.



Εικόνα 6.4. Οι υδατοπορίνες είναι πρωτεΐνες που εντοπίζονται στις μεμβράνες και αποτελούν διαύλους μέσω των οποίων διευκολύνεται η κίνηση των μορίων του νερού. Η ίδια η μεμβράνη λόγω του λιπόφιλου χαρακτήρα της είναι αδιαπέραστη στα μόρια του νερού.

Αποπ्लाσμική οδός μετακίνησης νερού: Η κίνηση του νερού μέσω του αποπλάστη, δηλ. των κυτταρικών τοιχωμάτων.

Συμπλασμική οδός μετακίνησης νερού: Η κίνηση του νερού μέσω του συμπλάστη, δηλ. του κυτταροπλάσματος γειτονικών κυττάρων η οποία πραγματοποιείται μέσω των πλασμοδεσμών.

Διαμεμβρανική οδός μετακίνησης νερού: Η κίνηση του νερού από κύτταρο σε κύτταρο μέσω της κυτταροπλασματικής μεμβράνης ή/και του τονοπλάστη.

Υδατοπορίνες (σν. ακουαπορίνες): Πρωτεϊνικοί διάλυλοι που εδράζονται στις μεμβράνες και διευκολύνουν τη μετακίνηση μορίων νερού.

6.4. Η κίνηση του νερού στα αγγεία του ξύλου συμβαίνει μέσω μαζικής ροής που οφείλεται είτε σε αρνητική πίεση (τάση) που αναπτύσσεται στο υπέργειο τμήμα είτε σε θετική πίεση που αναπτύσσεται στη ρίζα

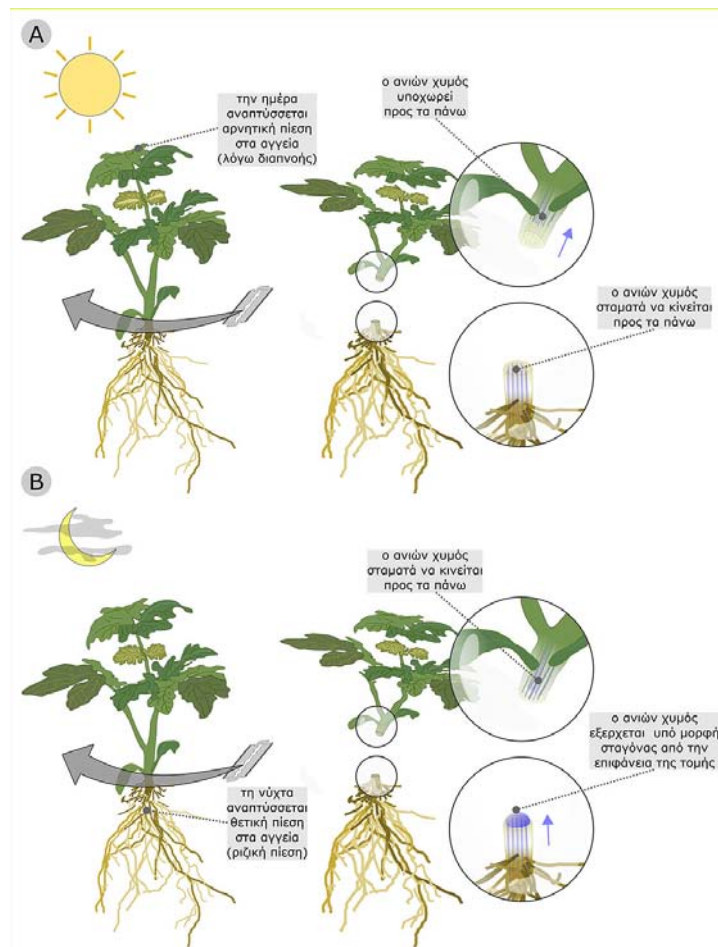
6.4.1. Όταν η διαπνοή είναι ενεργή δημιουργείται τάση μέσα στα αγγεία του ξύλου που προκαλεί μαζική ροή του νερού από τη ρίζα προς τα φύλλα

Σε συνθήκες επάρκειας νερού και ενεργού διαπνοής, η κινητήρια δύναμη ανύψωσης του νερού μέσα στα αγγεία του ξύλου είναι η εξάτμιση του νερού από τα φύλλα. Σύμφωνα με τη θεωρία **συνοχής-τάσης**, η συνεχής εξάτμιση νερού από τα φύλλα κατά τη διάρκεια της διαπνοής δημιουργεί διαφορά δυναμικού μεταξύ των κυττάρων του μεσοφύλλου και των αγγείων του ξύλου, η οποία προκαλεί την έξοδο του νερού από τα αγγεία. Η έξοδος αυτή του νερού συμβαίνει μέσω μαζικής ροής με τρόπο ανάλογο αυτού που συμβαίνει στο έδαφος και έχει ως αποτέλεσμα να δημιουργηθεί αρνητική πίεση (τάση) μέσα στα αγγεία του ξύλου (βλ. το παράδειγμα της σύριγγας στην εικόνα...). Εάν ένας βλαστός που διαπνέει έντονα κοπεύ, τότε το νερό στα αγγεία αποσύρεται σε μια απόσταση από

την επιφάνεια **κοπής (εικόνα 6.5)**. Αυτό αποτελεί ισχυρή ένδειξη ότι το νερό μέσα στα αγγεία βρίσκεται υπό τάση. Η τάση αυτή ουσιαστικά αντλεί το νερό προς τα πάνω. Εάν η στήλη του νερού είναι συνεχής μέσα στα αγγεία, τότε η τάση μεταδίδεται σε όλο το μήκος τους, έως τη ρίζα. Η ακεραιότητα της στήλης του νερού αποτελεί βασική προϋπόθεση της μαζικής ροής, διότι εάν διακοπεί η ροή θα σταματήσει. Η στήλη του νερού σε κανονικές συνθήκες παραμένει συνεχής για δύο λόγους:

1. Οι δυνάμεις συνοχής μεταξύ των μορίων του νερού καθώς και οι δυνάμεις συνάφειας μεταξύ του νερού και των κυτταρικών τοιχωμάτων των αγγείων του ξύλου είναι εξαιρετικά ισχυρές.
2. Τα λιγνινοποιημένα κυτταρικά τοιχώματα των αγγείων είναι αρκετά ισχυρά ώστε να μη συνθλιβονται προς το κέντρο του αγγείου λόγω της τάσης.

Ο μηχανισμός αυτός είναι υπεύθυνος για την ανύψωση του νερού ακόμη και στην κορυφή γιγαντιαίων δένδρων ύψους 100 m χωρίς τη δαπάνη ενέργειας από πλευράς των φυτών. Η ενέργεια που απαιτείται προέρχεται από την ηλιακή ακτινοβολία (μέσω της θέρμανσης των φύλλων), τον άνεμο (μέσω της απαγωγής των υδρατμών του οριακού στρώματος) και τη μεγάλη διαφορά υδατικού δυναμικού μεταξύ της ξηρής ατμόσφαιρας και του υγρού φύλλου. Οι τρεις αυτές δυνάμεις συνδυαστικά προκαλούν την εξάτμιση του νερού από τα φύλλα και την άντλησή του προς την ελεύθερη ατμόσφαιρα.

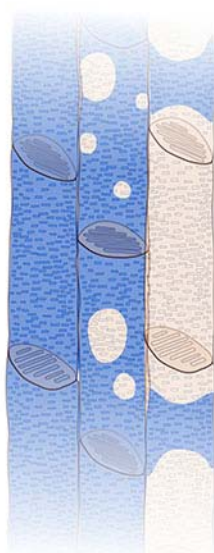


Εικόνα 6.5. **A.** Εάν λειτουργεί η διαπνοή, τότε το νερό μέσα στα αγγεία του ξύλου βρίσκεται υπό τάση (αρνητική πίεση). Εάν με ένα ξυραφάκι κοπεί ο βλαστός, τότε λόγω της αρνητικής πίεσης η στήλη του νερού στα αγγεία του ξύλου στη περιοχή της τομής αποσύρεται προς τα επάνω. **B.** Εάν λειτουργεί η ριζική πίεση τότε θα εμφανιστεί μια σταγόνα στο σημείο τομής, διότι η ρίζα αναπτύσσει θετική πίεση και ωθεί το νερό προς τα επάνω.

Παρά το γεγονός ότι η στήλη του νερού μέσα στα αγγεία είναι συνήθως συνεχής, ακραίες συνθήκες που προκαλούν έντονη διαπνοή σε συνδυασμό με έλλειψη νερού στο έδαφος, δηλαδή συνθήκες που οδηγούν στην ανάπτυξη πολύ έντονης τάσης στα αγγεία, αλλά και ορισμένοι άλλοι παράγοντες καταπόνησης, όπως ο παγετός, οι τραυματισμοί και οι προσβολές από έντομα μπορεί να προκαλέσουν τη δημιουργία φυσαλίδων αερίων (κυρίως υδρατμών με χαμηλή πίεση) μέσα στα αγγεία. Τότε η στήλη του νερού θραύεται και η ροή σταματά. Το φαινόμενο είναι γνωστό

ως **εμβολή**. Η εμβολή συμβαίνει συχνά όταν η αρνητική τάση εντός των αγγείων παίρνει ακραίες τιμές που ξεπερνούν το όριο θραύσης της στήλης του νερού. Επίσης, εάν το νερό στα αγγεία παγώσει τα διαλυμένα αέρια κατά την απόψυξη εμφανίζονται με τη μορφή φυσαλίδων. Τέλος, το ίδιο αποτέλεσμα έχουν και οι τραυματισμοί ή οι προσβολές από έντομα.

Η αποτροπή των εμβολών επιτυγχάνεται μέσω κατάλληλων δομών και μηχανισμών: Εάν σημειωθεί εμβολή το εμβολισμένο αγγείο παρακάμπτεται και η ροή του νερού συνεχίζεται μέσω των γειτονικών **(εικόνα 6.6)**.



Εικόνα 6.6. Προοδευτική επέκταση εμβολής σε αγγεία ξύλου. Από αριστερά προς τα δεξιά: Λειτουργικό αγγείο με άρρηκτη στήλη ανιόντος χυμού, αγγείο με εμφάνιση θυλάκων αέρα και αγγείο με ανεπτυγμένη εμβολή (μη λειτουργικό αγγείο).

Στα ποώδη φυτά υπάρχει δυνατότητα συρρίκνωσης των φυσαλίδων μέσω της ριζικής πίεσης **(βλ. παρακάτω)**. Φυτά τα οποία διαβιούν σε περιβάλλοντα στα οποία επικρατεί συνήθως έλλειψη νερού είναι εφοδιασμένα με στενότερα αγγεία του ξύλου. Τα στενότερα αγγεία, σε συνδυασμό με τα ανατομικά χαρακτηριστικά των βοθρίων τους, δεν είναι τόσο επιρρεπή σε εμβολές, λόγω των ισχυρότερων δυνάμεων συνάφειας μεταξύ των μορίων του νερού και του τοιχώματος, καθώς και του μικρότερου βάρους της υδάτινης στήλης. Επίσης η κατάλληλη μορφολογία (μικρότερο μέγεθος, τροποποιημένο σχήμα) και η αυξημένη πυκνότητα στομάτων στα φυτά αυτά 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. Με το κλείσιμο των στομάτων ο ρυθμός απωλειών νερού εναρμονίζεται με το ρυθμό αναπλήρωσης με παράλληλη μείωση των πολύ ακραίων τάσεων στα αγγεία. Η τροφοδοσία με νερό είναι μεν περιορισμένη, αλλά ασφαλής αφού περιορίζει την πιθανότητα εμβολών. Από την άλλη πλευρά τα πολυετή δενδρώδη είδη τα οποία μπορεί να υποστούν επεισόδια παγετού τη χειμερινή περίοδο, αντικαθιστούν το σύνολο των αγγείων τους με νέα κατά τη δευτερογενή ανάπτυξη στη διάρκεια της άνοιξης. Επίσης, μεταξύ άνοιξης και καλοκαιριού όπου ο κίνδυνος εμβολών αυξάνεται σημαντικά, παρατηρείται διαφοροποίηση όσον αφορά στο πλήθος και τη διάμετρο των αγγείων. Το καλοκαιρινά αγγεία ξύλου είναι περισσότερα και στενότερα (ασφαλέστερα) σε σύγκριση με τα ανοιξιάτικα, τα οποία είναι λιγότερα και περισσότερο ευρύπορα.

Η ταχύτητα κίνησης του νερού μέσα στα αγγεία του ξύλου δεν είναι σταθερή κατά τη διάρκεια της ημέρας αλλά ποικίλει, παρουσιάζοντας ένα μέγιστο πριν το μεσημέρι, όταν η διαπνοή είναι μέγιστη. Ωστόσο, σε πολλά φυτικά είδη του μεσογειακού οικοσυστήματος τα στόματα κλείνουν το μεσημέρι ώστε να περιοριστούν οι απώλειες νερού, επομένως η ταχύτητα κίνησης του νερού και ο κίνδυνος εμβολών στα αγγεία μειώνεται.

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

Θεωρία συνοχής- τάσης: Θεωρία σύμφωνα με την οποία η κίνηση του νερού μέσα στα αγγεία του ξύλου συμβαίνει μέσω μαζικής ροής που προκαλεί η συνεχής εξάτμιση νερού από τα φύλλα κατά τη διάρκεια της διαπνοής. Η διαπνοή δημιουργεί αρνητική πίεση (τάση) μέσα στα αγγεία του ξύλου μέσω της οποίας το νερό αναρροφάται από τη ρίζα προς τα φύλλα.

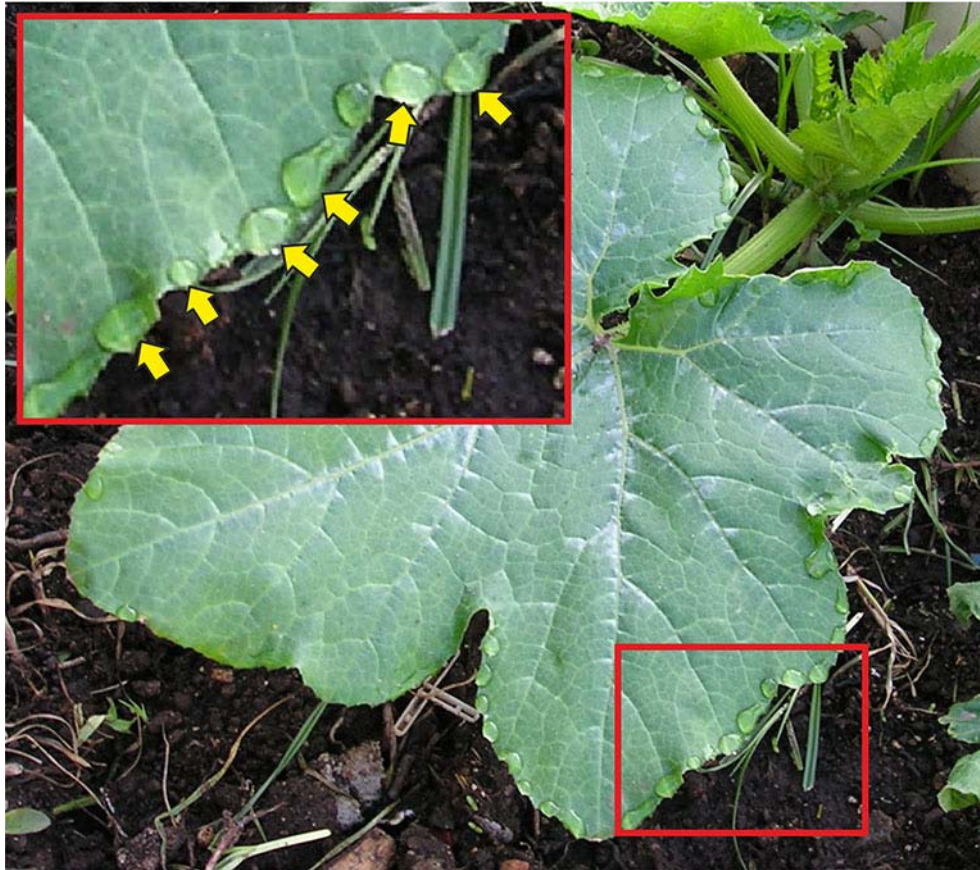
Ριζική πίεση: Ένας εναλλακτικός μηχανισμός μετακίνησης νερού που συμβαίνει σε συνθήκες μειωμένης ή μηδενικής διαπνοής. Μέσω αυτού δημιουργείται στη βάση των αγγείων θετική υδροστατική πίεση η οποία ωθεί το νερό προς τα πάνω.

Σταγονόρροια: Η εκροή σταγόνων ανιόντος χυμού από τα υδατώδη των φύλλων λόγω της ριζικής πίεσης.

6.4.2. Όταν η διαπνοή είναι ανύπαρκτη ή μειωμένη το νερό ωθείται από τη ρίζα προς τα φύλλα με τη ριζική πίεση

Η **ριζική πίεση** αποτελεί έναν εναλλακτικό μηχανισμό μετακίνησης νερού που συμβαίνει σε συνθήκες μειωμένης ή μηδενικής διαπνοής. Σε καλοποτισμένα φυτά οι συνθήκες αυτές δημιουργούνται είτε κατά τη διάρκεια της νύχτας (οπότε τα στόματα παραμένουν κλειστά στα περισσότερα φυτά, **βλ...**) είτε όταν η σχετική υγρασία της ατμόσφαιρας είναι εξαιρετικά υψηλή, όπως σε θερμοκήπια με ανεπαρκή αερισμό (οπότε η εξάτμιση του νερού από τα φύλλα είναι μειωμένη, **βλ....**). Στις συνθήκες αυτές η κίνηση του νερού στα αγγεία σταματά, ωστόσο η ενεργός πρόσληψη ιόντων από το έδαφος και η είσοδος νερού στη ρίζα συνεχίζονται απρόσκοπτα. Η συσσώρευση ιόντων στη βάση των αγγείων προκαλεί πτώση του οσμωτικού δυναμικού (**βλ...**) και είσοδο νερού σε αυτά. Επομένως εμφανίζεται στη βάση των αγγείων θετική υδροστατική πίεση η οποία ωθεί το νερό προς τα πάνω (**εικόνα 6.5**). Για την είσοδο των ιόντων από το έδαφος στα κύτταρα της ρίζας καταναλώνεται ενέργεια (**βλ...**), επομένως η ριζική πίεση απαιτεί την κατανάλωση ενέργειας. Επειδή η ενέργεια αυτή προέρχεται από την αναπνευστική δραστηριότητα των κυττάρων της ρίζας, η ριζική πίεση δεν παρατηρείται όταν οι ρίζες υποστούν χειρισμό με παρεμποδιστές της αναπνοής ή χαμηλές θερμοκρασίες.

Η ποσότητα του νερού που διακινείται μέσω της ριζικής πίεσης είναι μικρή (περίπου 1-2%) σε σχέση με αυτήν που διακινείται μέσω μαζικής ροής όταν η διαπνοή είναι έντονη. Αυτό σημαίνει ότι η ριζική πίεση από μόνη της δεν αρκεί για να καλύψει τις ανάγκες ενός δένδρου. Στις περισσότερες επίσης περιπτώσεις δεν μπορεί να ερμηνεύσει την κίνηση του νερού σε μεγάλο ύψος. Ωστόσο, ο μηχανισμός αυτός φαίνεται να είναι αποτελεσματικός στην επιδιόρθωση των εμβολών σε ποώδη είδη. Επίσης συνεχίζει να τροφοδοτεί τα υπέργεια τμήματα με θρεπτικά συστατικά σε περίπτωση διακοπής της διαπνοής ή όταν τα φύλλα δεν έχουν εκπτυχθεί. Το δάκρυ της αμπέλου που παρατηρείται το Φεβρουάριο δηλ. πριν από την έκπτυξη των φύλλων οφείλεται στη ριζική πίεση. Η ριζική πίεση είναι επίσης υπεύθυνη και για τη **σταγονόρροια**, δηλ. την εκροή σταγόνων ανιόντος χυμού (δηλ. του περιεχόμενου των αγγείων του ξύλου) από μη λειτουργικά στόματα ή **υδατοδούς** που εντοπίζονται στην περιφέρεια των φύλλων (**εικόνα 6.7**). Η σταγονόρροια π.χ. στη φράουλα ή την ελαιοκράμβη εμφανίζεται συνήθως τη νύχτα κατά τη διάρκεια της άνοιξης σε συνθήκες υψηλής ατμοσφαιρικής υγρασίας και είναι αποτέλεσμα της ριζικής πίεσης η οποία αποσκοπεί κυρίως στον εφοδιασμό του υπέργειου μέρους με ανόργανα θρεπτικά στοιχεία.



Εικόνα 6.6. Σταγονόρροια στα φύλλα κολοκυθιάς (ένθετη-βέλη). Η λειτουργία αυτή παρατηρείται τη νύχτα ή σε περιβάλλοντα με υψηλή σχετική υγρασία (π.χ. σε θερμοκήπια), όταν η διαπνοή περιορίζεται.

6.5. Η υδραυλική ανακατανομή του νερού μέσω των ριζών

Όπως έχει ήδη αναφερθεί, η συνεχής απορρόφηση νερού από μια ενεργό ρίζα μπορεί να προκαλέσει τοπική ξήρανση στο έδαφος. Αυτό συμβαίνει όταν η ταχύτητα αναπλήρωσης του νερού από το παρακείμενο έδαφος είναι μικρότερη από την ταχύτητα απορρόφησης του νερού από τη ρίζα. Σε τέτοιες περιπτώσεις είναι δυνατή η μεταφορά νερού στα ξηρότερα στρώματα του εδάφους από στρώματα με περισσότερη υγρασία μέσω των ριζών. Το φαινόμενο αυτό αναφέρεται με τον όρο **υδραυλική ανακατανομή του νερού**. Η υδραυλική ανακατανομή είναι μια παθητική διαδικασία στην οποία η κινούσα δύναμη προέρχεται από τη διαβάθμιση του δυναμικού νερού μεταξύ των στρωμάτων του εδάφους που έρχονται σε επαφή με ένα ενιαίο ριζικό σύστημα. Κατά τη διάρκεια της ημέρας η έντονη διαπνοή μπορεί να προκαλέσει τοπικές ξηράσεις σε περιοχές εδάφους λόγω της ταχύτατης μεταφοράς νερού προς τα φύλλα. Ωστόσο κατά τη διάρκεια της νύχτας, όταν τα στόματα παραμένουν κλειστά και η διαπνοή είναι πολύ χαμηλή (για όλα τα είδη εκτός από τα φυτά CAM), τείνει να αποκατασταθεί ισορροπία μεταξύ των δυναμικών νερού των ριζών και του εδάφους. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα την έξοδο νερού από τις ρίζες προς τις ξηρότερες περιοχές του εδάφους. Η υδραυλική ανακατανομή του νερού είναι ευρέως διαδεδομένη μεταξύ των φυτικών ειδών. Συμβάλλει στην ύγρανση της ριζόσφαιρας ώστε να συντηρείται η εδαφική μικροβιακή δραστηριότητα και η απορρόφηση ιόντων από το έδαφος.

Υδραυλική ανακατανομή του νερού: Μια παθητική διαδικασία μεταφοράς νερού από τις ρίζες σε ξηρότερες περιοχές εδάφους, κυρίως κατά τη διάρκεια της νύχτας.

ΕΝΟΤΗΤΑ Β: Η πρόσληψη, μεταφορά και αφομοίωση των θρεπτικών στοιχείων

6.6. Η ρίζα απορροφά θρεπτικά στοιχεία από το έδαφος που μεταφέρονται στο υπέργειο μέρος του φυτού.

Όπως αναφέρθηκε στην ενότητα Α του κεφαλαίου αυτού, η συνεχής αναπλήρωση του διαπνεόμενου νερού από το έδαφος δημιουργεί το διαπνευστικό ρεύμα. Το διαπνευστικό ρεύμα τροφοδοτεί το φυτό με τα απαραίτητα ανόργανα θρεπτικά στοιχεία τα οποία μεταφέρονται ως αραιό διάλυμα ανιόντος χυμού. Απαραίτητο θρεπτικό στοιχείο θεωρείται εκείνο που ικανοποιεί τα παρακάτω τρία κριτήρια:

1. Το φυτό δεν μπορεί να ολοκληρώσει το βιολογικό του κύκλο χωρίς το συγκεκριμένο θρεπτικό στοιχείο.
2. Το θρεπτικό στοιχείο είναι αναπόσπαστο, ουσιώδες συστατικό, ενός τουλάχιστον λειτουργικού ή δομικού συστατικού των φυτών.
3. Το θρεπτικό στοιχείο δεν είναι δυνατόν να αντικατασταθεί από άλλο.

Απαραίτητα ανόργανα θρεπτικά στοιχεία: Αναντικατάστατα θρεπτικά στοιχεία που αποτελούν αναπόσπαστα μέρη ενός ουσιώδους συστατικού των φυτικών κυττάρων και επομένως απαραίτητα για την ολοκλήρωση του βιολογικού κύκλου των φυτών.

Μακροστοιχεία: Απαραίτητα ανόργανα θρεπτικά στοιχεία των φυτών τα οποία απαιτούνται σε σχετικά μεγάλες ποσότητες.

Ιχνοστοιχεία: Απαραίτητα ανόργανα θρεπτικά στοιχεία των φυτών τα οποία απαιτούνται σε σχετικά μικρές ποσότητες.

Ωφέλιμα ανόργανα θρεπτικά στοιχεία: Στοιχεία που είναι απαραίτητα ή προωθούν την ανάπτυξη και την ευρωστία ορισμένων φυτικών ειδών, αλλά δεν απαιτούνται από το σύνολο των ειδών.

Με βάση τις ποσότητες που απαιτούνται από τα φυτά, τα απαραίτητα θρεπτικά στοιχεία καταχωρούνται σε δύο μεγάλες κατηγορίες, τα **μακροστοιχεία** και τα **ιχνοστοιχεία** (Πίνακας 6.1). Ο διαχωρισμός των απαραίτητων στοιχείων σε μακρο- και ιχνοστοιχεία δεν αφορά στην σπουδαιότητα του κάθε στοιχείου (αφού έλλειψη κάθε ενός εξ αυτών σημαίνει αδυναμία ολοκλήρωσης του βιολογικού κύκλου του φυτού), αλλά έχει καθαρά ποσοτικό χαρακτήρα. Ως μακροστοιχεία χαρακτηρίζονται: ο άνθρακας, το υδρογόνο, το οξυγόνο, το άζωτο, ο φωσφόρος, το κάλιο, το θείο, το ασβέστιο και το μαγνήσιο. Η κύρια λίπανση αφορά τα τρία βασικότερα μακροστοιχεία (άζωτο, φώσφορο και κάλιο), ενώ η λίπανση με ιχνοστοιχεία πραγματοποιείται σε πολύ χαμηλότερες δόσεις ανά στρέμμα. Τα ιχνοστοιχεία είναι ο σίδηρος, το μαγγάνιο, ο χαλκός, ο ψευδάργυρος το βόριο, το μολυβδαίνιο, το νικέλιο, και το χλώριο, ενώ προστίθενται νέα καθώς αυξάνει η καθαρότητα των χημικών που χρησιμοποιούνται για τον έλεγχο των κριτηρίων. Τα βασικά ανόργανα στοιχεία για τη δόμηση της φυτικής βιομάζας, δηλαδή ο άνθρακας, το οξυγόνο και το υδρογόνο, προέρχονται από το ατμοσφαιρικό διοξείδιο του άνθρακα, το ατμοσφαιρικό οξυγόνο και το νερό του εδάφους. Τα υπόλοιπα θρεπτικά στοιχεία προσλαμβάνονται υπό μορφή ιόντων κυρίως από το εδαφικό διάλυμα (Πίνακας 6.1). Ορισμένα επίσης στοιχεία χαρακτηρίζονται ως **ωφέλιμα**.

Πίνακας 6.1. Διαθέσιμη μορφή, συγκέντρωση στη ξηρή μάζα και φυσιολογικοί ρόλοι (συνοπτικά) των απαραίτητων θρεπτικών στοιχείων. Αναφέρονται επίσης τα πέντε σημαντικότερα ωφέλιμα στοιχεία.

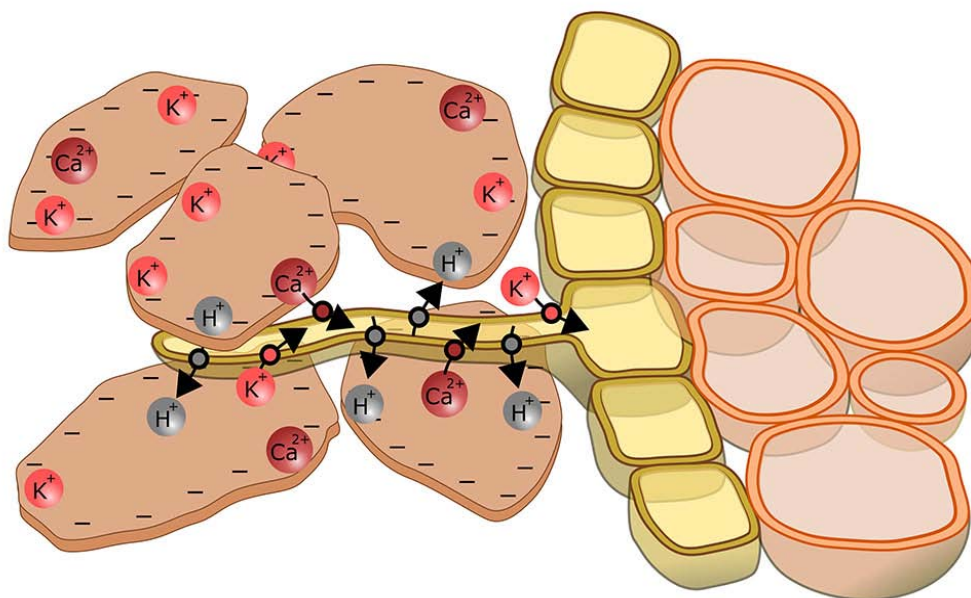
Απαραίτητο θρεπτικό στοιχείο	Μορφή με την οποία απορροφάται	Συγκέντρωση στη ξηρή μάζα (mmol Kg ⁻¹)	Φυσιολογικός ρόλος
Μακροστοιχεία			
Υδρογόνο (H)	H ₂ O	60 000	Αναπόσπαστο συστατικό οργανικών μορίων
Ανθρακας (C)	CO ₂	40 000	Αναπόσπαστο συστατικό οργανικών μορίων
Οξυγόνο (O)	O ₂ , H ₂ O, CO ₂	30 000	Αναπόσπαστο συστατικό οργανικών μορίων
Αζώτο (N)	NO ₃ ⁻ , NH ₄ ⁺ , ουρία	1 000	Συστατικό πρωτεϊνών, νουκλεϊνικών οξέων, σπινθηροπλάσματος
Κάλιο (K)	K ⁺	250	Συμπαράγοντας πολυάριθμων ενζύμων, ρυθμιστής
Ασβέστιο (Ca)	Ca ²⁺	125	Συστατικό κυτταρικών τοιχωμάτων, μεμβρανών, ενζύμων
Μαγνήσιο (Mg)	Mg ²⁺	80	Συστατικό χλωροφύλλης, συμπαράγοντας ενζύμων
Φωσφόρος (P)	H ₂ PO ₄ ⁻ , HPO ₄ ²⁻	60	Συστατικό νουκλεϊνικών οξέων, λιπιδίων, παίρνει μέρος στην ενεργειακή μεταφορά
Θείο (S)	SO ₄ ²⁻	30	Συστατικό ορισμένων αμινοξέων, συνενζύμων
Ιχνοστοιχεία			
Χλώριο (Cl)	Cl ⁻	3	Παίρνει μέρος στη φωτόλυση του νερού
Βόριο (B)	H ₃ BO ₃ , B(OH) ₄ ⁻	2	Σχετίζεται με τη διακίνηση των υδατανθράκων, της ενέργειας
Σίδηρος (Fe)	Fe ²⁺ , Fe ³⁺	2	Συστατικό κυτοχρωμάτων, σιδηροθειοπρωτεϊνών
Μαγγάνιο (Mn)	Mn ²⁺	1	Συμπαράγοντας ορισμένων ενζύμων, παίρνει μέρος στην ενεργειακή μεταφορά
Ψευδάργυρος (Zn)	Zn ²⁺	0.3	Συμπαράγοντας ενζύμων και από τις έξι κλάσεις ενζύμων
Χαλκός (Cu)	Cu ⁺ , Cu ²⁺	0.1	Συστατικό της αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων
Νικέλιο (Ni)	Ni ²⁺	0.05	Συστατικό της ουρεάσης (μεταβολισμός του αζώτου)
Μολυβδαίνιο (Mo)	MoO ₄ ²⁻	0.001	Συστατικό της νιτρογενάσης και της αναγωγάσης
Ωφέλιμα στοιχεία			
Νάτριο (Na)	Na ⁺		Πρωθεί την ανάπτυξη ορισμένων ειδών
Κοβάλτιο (Co)	Co ²⁺		Απαραίτητο για το σχηματισμό των φυματινών
Αργίλιο (Al)	Al ³⁺		Πρωθεί την ανάπτυξη ορισμένων ειδών
Σελήνιο (Se)	SeO ₄ ²⁻ (σεληνικά ιόντα)		Ενισχύει τους αμυντικούς μηχανισμούς
Πυρίτιο (Si)	H ₄ SiO ₄ (πυριτικό οξύ)		Συμβάλλει στη σταθερότητα των κυτταρικών τοιχωμάτων

Τα ωφέλιμα στοιχεία (Πίνακας 6.1), είναι απαραίτητα ή προωθούν την ανάπτυξη και την ευρωστία ορισμένων φυτικών ειδών, αλλά δεν απαιτούνται από το σύνολο των ειδών. Τα σημαντικότερα ωφέλιμα στοιχεία είναι το

αργίλιο (Al), το κοβάλτιο (Co), το νάτριο (Na) το σελήνιο (Se) και το πυρίτιο (Si). Ο ενδεχόμενος λειτουργικός ρόλος και άρα και η συγκέντρωση στην οποία απαιτούνται τα στοιχεία αυτά εξαρτώνται από το φυτικό είδος (βλ. εικόνα 6.10). Οι ευεργετικές επιδράσεις των στοιχείων που απαιτούνται σε υψηλές συγκεντρώσεις σχετίζονται με ένα δομικό ή οσμωτικό ρόλο (το πυρίτιο και το νάτριο αντίστοιχα), ενώ εκείνων που απαιτούνται σε χαμηλές συγκεντρώσεις υποδηλώνουν ενδεχομένως την εμπλοκή τους στο μεταβολισμό με τη μορφή συμπαραγόντων ενζύμων (π.χ. το κοβάλτιο).

Στο σημείο αυτό πρέπει να τονιστεί ότι εκτός από τα απαραίτητα και τα ωφέλιμα, οι ρίζες προσλαμβάνουν και μη απαραίτητα στοιχεία. Οποιοδήποτε στοιχείο του εδαφικού διαλύματος μπορεί εν δυνάμει να απορροφηθεί από τα φυτά. Π.χ. σε εδάφη που είναι πλούσια σε αργίλιο ή νάτριο τα στοιχεία αυτά εισέρχονται στο φυτικό σώμα, πολλές φορές σε υψηλές συγκεντρώσεις. Η είσοδος και συσσώρευση των στοιχείων αυτών επηρεάζει την ιοντική ισορροπία και το οσμωτικό δυναμικό των κυττάρων, αλλά και την πρόσληψη των απαραίτητων στοιχείων. Επίσης ορισμένα μη απαραίτητα στοιχεία (π.χ. βαρέα μέταλλα) είναι τοξικά ακόμη και σε πολύ μικρές συγκεντρώσεις και η πρόσληψή τους επιφέρει σοβαρές μεταβολικές δυσλειτουργίες όχι μόνο στα φυτά, αλλά και στα ζώα τα οποία τρέφονται από αυτά.

Τα θρεπτικά στοιχεία στο έδαφος βρίσκονται είτε στο εδαφικό διάλυμα σε χαμηλές συγκεντρώσεις, είτε προσροφημένα στα εδαφικά κolloειδή και στα χουμικά οξέα. Στη πρώτη περίπτωση βρίσκονται διαλυμένα είτε ως κατιόντα, είτε ως ανιόντα. Στη δεύτερη περίπτωση, λόγω των αρνητικών φορτίων των κolloειδών, προσροφώνται σε αυτά μόνο τα θρεπτικά στοιχεία που σχηματίζουν κατιόντα, π.χ. τα νιτρικά ανιόντα δεν προσροφώνται στα κolloειδή του εδάφους. Οι ρίζες απορροφούν τα θρεπτικά στοιχεία κυρίως από το εδαφικό διάλυμα και δευτερευόντως από τα εδαφικά κolloειδή. Τα εδαφικά κolloειδή αποτελούν μια δεξαμενή θρεπτικών στοιχείων η οποία βρίσκεται συνεχώς σε δυναμική ισορροπία με το εδαφικό διάλυμα (εικόνα 6.7). Υψηλή συγκέντρωση θρεπτικών στοιχείων στο εδαφικό διάλυμα, συνήθως λόγω λιπάνσεων, ευνοεί τον εμπλουτισμό και της δεξαμενής των εδαφικών κolloειδών. Εάν η συγκέντρωση των θρεπτικών στοιχείων στο εδαφικό διάλυμα μειωθεί, λ.χ. λόγω έκπλυσης ή απορρόφησής τους από τις ρίζες, το έλλειμμα σε θρεπτικά στοιχεία αναπληρώνεται μέσω της δεξαμενής των εδαφικών κolloειδών, εφόσον η δεξαμενή αυτή διαθέτει αποθέματα.



Εικόνα 6.7. Οι ρίζες προσλαμβάνουν τα ανόργανα θρεπτικά στοιχεία κυρίως από το εδαφικό διάλυμα, αλλά και από τα εδαφικά κolloειδή. Τα εδαφικά κolloειδή λόγω του αρνητικού φορτίου τους συγκρατούν κυρίως τα κατιόντα και αποτελούν τις αποθήκες θρεπτικών στοιχείων. Οι ρίζες εξάγουν πρωτόνια στο εδαφικό διάλυμα προκειμένου να δημιουργήσουν ευνοϊκές συνθήκες για τη λειτουργία των μεταφορέων. Η είσοδος των ιόντων στη ρίζα είναι κυρίως ενεργός διαδικασία (υποδεικνύεται με κύκλο πάνω στα βέλη).

Η διαθεσιμότητα των θρεπτικών στοιχείων επηρεάζεται από το pH του εδαφικού διαλύματος, την εδαφική υγρασία και τη συγκέντρωση του οξυγόνου. Το pH καθορίζει την ισορροπία μεταξύ αφομοιώσιμων και μη αφομοιώσιμων

(π.χ. διαλυτών και μη διαλυτών) μορφών των θρεπτικών στοιχείων. Η έλλειψη εδαφικής υγρασίας περιορίζει την απορρόφηση νερού από τις ρίζες και ταυτόχρονα και αυτή των ιόντων των θρεπτικών στοιχείων. Επίσης, επειδή το εδαφικό διάλυμα γίνεται πυκνότερο, αυξάνεται η ωσμωτική καταπόνηση των κυττάρων της ρίζας, με αποτέλεσμα να περιορίζεται η απορρόφηση. Αν, αντίθετα, η εδαφική υγρασία είναι υπερβολική (όπως σε εδάφη με κακή αποστράγγιση), τα φυτά υποφέρουν από έλλειψη οξυγόνου και έλλειψη μεταβολικής ενέργειας στην περιοχή της ρίζας, με αποτέλεσμα να υπάρχουν δυσχέρειες στην ενεργό απορρόφηση των ιόντων (βλ. παρακάτω).

Τί είναι το χημικό δυναμικό;

Η κίνηση των μορίων με διάχυση πραγματοποιείται πάντοτε αυθόρμητα από περιοχές με υψηλό χημικό δυναμικό προς περιοχές με χαμηλό χημικό δυναμικό. Το χημικό δυναμικό μιας ουσίας εξαρτάται από τη συγκέντρωσή της και το φορτίο του μορίου. Επομένως η κατεύθυνση της διάχυσης δεν εξαρτάται μόνο από τη διαφορά συγκεντρώσεων, αλλά και από το φορτίο του μορίου.

Παρόλο που τα θρεπτικά στοιχεία βρίσκονται διαλυμένα στο εδαφικό διάλυμα, η είσοδός τους ακολουθεί διαφορετική πορεία από αυτήν του νερού. Θα περίμενε κανείς ότι το νερό θα μπορούσε να συμπαρασύρει τα θρεπτικά στοιχεία και επομένως η είσοδός τους να είναι παθητική, δηλ. να βασίζεται στους νόμους της διάχυσης. Ωστόσο η **παθητική μεταφορά** των ιόντων των απαραίτητων στοιχείων από το εδαφικό διάλυμα προς το εσωτερικό της ρίζας στις περισσότερες περιπτώσεις δεν ευνοείται, για δύο κυρίως λόγους: **1.** Ενώ η είσοδος του νερού συμβαίνει αυθόρμητα επειδή το δυναμικό του νερού του εδάφους είναι υψηλότερο εκείνου των ιστών της ρίζας, η αυθόρμητη είσοδος των ιόντων με διάχυση δεν μπορεί να συμβεί, επειδή το χημικό δυναμικό των ιόντων στο εδαφικό διάλυμα είναι χαμηλότερο εκείνου των κυττάρων της ρίζας. Συνεπώς θα πρέπει να μεσολαβεί άντληση των ιόντων προς στο εσωτερικό της ρίζας, μηχανισμός που απαιτεί δαπάνη ενέργειας. **2.** Όπως και στην περίπτωση του νερού, στην κίνηση των θρεπτικών στοιχείων προς το εσωτερικό των κυττάρων παρεμβάλλεται η κυτταρική μεμβράνη. Ενώ η διέλευση του νερού διαμέσου της μεμβράνης είναι εξασφαλισμένη λόγω των υδατοπορινών (βλ.--), η συμπεριφορά της μεμβράνης στην κίνηση των ιόντων των θρεπτικών στοιχείων παρουσιάζει ισχυρή εκλεκτικότητα, δηλ. δεν επιτρέπει την ανεξέλεγκτη είσοδο ιόντων. Η είσοδος των ιόντων ελέγχεται από ειδικές μεμβρανικές πρωτεΐνες οι οποίες ονομάζονται **πρωτεΐνες μεταφοράς** και αναλαμβάνουν την απορρόφηση των θρεπτικών στοιχείων. Στη περίπτωση της παθητικής μεταφοράς, η ελεγχόμενη απορρόφηση των ιόντων συμβαίνει μέσω πρωτεϊνών που είναι ενσωματωμένες στην κυτταροπλασματική μεμβράνη των κυττάρων της ρίζας και ταξινομούνται σε δύο κατηγορίες, τους **διαύλους** και τους **φορείς (εικόνα 6.8)**. Οι διαύλοι ορίζουν μια δίοδο μέσω της οποίας τα ιόντα μπορούν να κινηθούν μαζικά (έως και ένα εκατομμύριο φορές ταχύτερα συγκριτικά με τους φορείς) προς το εσωτερικό του κυττάρου. Τα διαύλοι ιόντων εμφανίζουν σχετική εξειδίκευση όσον αφορά στο ιόν το οποίο μεταφέρεται, ενώ οι πύλες τους μπορούν να ανοίγουν ή να κλείνουν ως απόκριση σε ενδοκυτταρικά ή εξωκυτταρικά ερεθίσματα. Οι φορείς συνδέονται με το προς μεταφορά ιόν και εκμεταλλεύονται την ευνοϊκή διαβάθμιση χημικού δυναμικού ενός δεύτερου ιόντος μεταφέρουν το πρώτο ιόν στο εσωτερικό του κυττάρου. Η εξειδίκευση και η συμπεριφορά των φορέων είναι ανάλογη της πρόσδεσης του υποστρώματος στο ένζυμο (βλ....), μεταφέροντας σε κάθε κύκλο ένα ιόν (ή μόριο). Στη περίπτωση αυτή η μεταφορά του πρώτου ιόντος είναι μεν παθητική, αλλά έχει δαπανηθεί ενέργεια για να δημιουργηθεί η ευνοϊκή διαβάθμιση χημικού δυναμικού του δεύτερου ιόντος (βλ. παρακάτω).

Πρωτεΐνες μεταφοράς: Ειδικές μεμβρανικές πρωτεΐνες οι οποίες αναλαμβάνουν την απορρόφηση και μεταφορά των θρεπτικών στοιχείων

Διάυλοι (σν. κανάλια): Ειδικές μεμβρανικές πρωτεΐνες οι οποίες σχηματίζουν διόδους μέσω των οποίων κινούνται μαζικά τα ιόντα προς το εσωτερικό του κυττάρου

Φορείς (σν. διαπεραιωτές): Ειδικές μεμβρανικές πρωτεΐνες οι οποίες συνδέονται με το προς μεταφορά ιόν και εκμεταλλεύονται την ευνοϊκή διαβάθμιση χημικού δυναμικού ενός δεύτερου ιόντος μεταφέρουν το πρώτο ιόν στο εσωτερικό του κυττάρου.

Παθητική μεταφορά ιόντων: Μεταφορά ιόντων η οποία δεν καταναλώνει μεταβολική ενέργεια.

Ενεργός μεταφορά ιόντων: Μεταφορά ιόντων η οποία καταναλώνει μεταβολική ενέργεια.

Πρωτογενής ενεργός μεταφορά ιόντων: Η μεταφορά ενός ιόντος από αντλίες με ταυτόχρονη δαπάνη μεταβολικής ενέργειας, συνήθως με τη μορφή ATP.

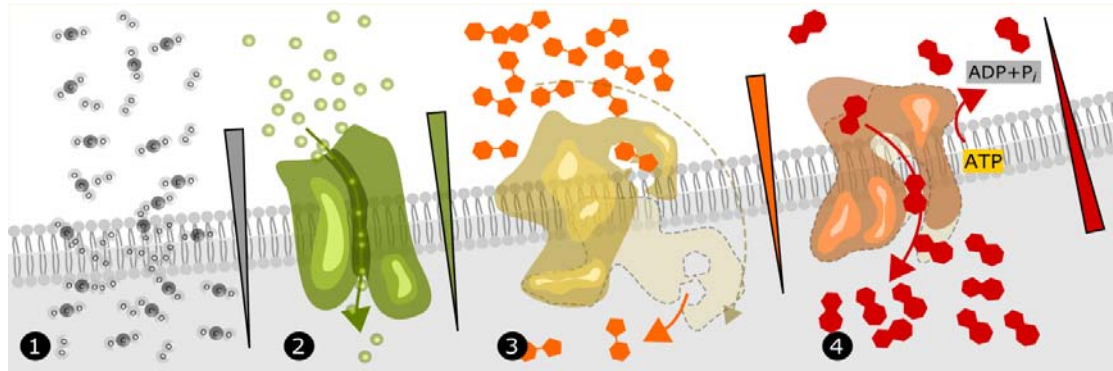
Δευτερογενής ενεργός μεταφορά: Η μεταφορά ενός ιόντος είναι συζευγμένη με τη παθητική μεταφορά ενός δεύτερου ιόντος (συνοδό ιόν) για το οποίο έχει δημιουργηθεί ευνοϊκή διαβάθμιση χημικού δυναμικού με δαπάνη ενέργειας από μια άλλη αντλία.

Αντλίες: Ειδικές μεμβρανικές πρωτεΐνες οι οποίες μεταφέρουν ιόντα από τη μια πλευρά της μεμβράνης στην άλλη αντίθετα προς τη διαβάθμιση χημικού δυναμικού με κατανάλωση μεταβολικής ενέργειας.

Συμμεταφορείς: Φορείς οι οποίοι μεταφέρουν το επιθυμητό ιόν μέσω ταυτόχρονης μεταφοράς του συνοδού ιόντος (για το οποίο ισχύει η ευνοϊκή διαβάθμιση ηλεκτροχημικού δυναμικού) κατά την ίδια κατεύθυνση.

Αντιμεταφορείς: Φορείς οι οποίοι μεταφέρουν το επιθυμητό ιόν μέσω ταυτόχρονης μεταφοράς του συνοδού ιόντος (για το οποίο ισχύει η ευνοϊκή διαβάθμιση ηλεκτροχημικού δυναμικού) κατά την αντίθετη κατεύθυνση.

Στις περισσότερες περιπτώσεις η απορρόφηση των ιόντων από το εδαφικό διάλυμα πραγματοποιείται με **ενεργό μεταφορά**, δηλ. με ταυτόχρονη δαπάνη ενέργειας. Η ενεργός μεταφορά διακρίνεται σε πρωτογενή και δευτερογενή. Η **πρωτογενής ενεργός μεταφορά** πραγματοποιείται μέσω πρωτεϊνών μεταφοράς που ονομάζονται **αντλίες**. Η μεταφορά του ιόντος από τις αντλίες γίνεται ταυτόχρονα με δαπάνη μεταβολικής ενέργειας, συνήθως με τη μορφή ATP. Τέτοιου είδους αντλίες μεταφέρουν συνήθως πρωτόνια (H^+ -ATPάσες) ή κατιόντα ασβεστίου. Κατά τη **δευτερογενή ενεργό μεταφορά** η μεταφορά του ιόντος είναι συζευγμένη με τη παθητική μεταφορά ενός δεύτερου ιόντος (συνοδό ιόν) για το οποίο έχει δημιουργηθεί προηγουμένως ευνοϊκή διαβάθμιση χημικού δυναμικού με δαπάνη ενέργειας από μια άλλη αντλία. Πρόκειται δηλ. για την περίπτωση των φορέων που προαναφέρθηκαν, κατά την οποίαν η δαπάνη ενέργειας είναι έμμεση. Συνήθως η δευτερογενής ενεργός μεταφορά πραγματοποιείται από δύο κατηγορίες φορέων, τους **συμμεταφορείς** και τους **αντιμεταφορείς**. Οι φορείς αυτοί μεταφέρουν το επιθυμητό ιόν μέσω ταυτόχρονης μεταφοράς του συνοδού ιόντος (για το οποίο ισχύει η ευνοϊκή διαβάθμιση ηλεκτροχημικού δυναμικού). Η ταυτόχρονη μεταφορά μπορεί να είναι προς την ίδια κατεύθυνση (συμμεταφορείς) ή προς την αντίθετη (αντιμεταφορείς). Η μεταφορά του συνοδού ιόντος απελευθερώνει ενέργεια η οποία αξιοποιείται για τη μεταφορά του επιθυμητού ιόντος (για το οποίο δεν υπάρχει κατ' ανάγκη ευνοϊκή διαβάθμιση χημικού δυναμικού) **(εικόνα 6.8)**. Συνεπώς η μεταφορά ιόντων μέσω της λειτουργίας των συμμεταφορέων/αντιμεταφορέων είναι μεν αυθόρμητη αλλά η διαμόρφωση της ευνοϊκής κλιμάκωσης χημικού δυναμικού για το συνοδό ιόν απαιτεί τη προηγούμενη δαπάνη μεταβολικής ενέργειας. Η ενέργεια αυτή δαπανάται συνήθως από H^+ -ATPάσες οι οποίες δημιουργούν την ευνοϊκή διαβάθμιση χημικού δυναμικού πρωτονίων ως συνοδών ιόντων. Ο **πίνακας 6.2** παρουσιάζει την ορολογία και τα βασικά χαρακτηριστικά των πρωτεϊνών μεταφοράς.



Εικόνα 6.8. Διαφορετικοί τρόποι μεταφοράς μορίων διαμέσου των πλασματικών μεμβρανών. **1.** Απλή διάχυση κατά μήκος μιας ευνοϊκής διαβάθμισης ηλεκτροχημικού δυναμικού (γκρίζα κεφαλή βέλους). Στο συγκεκριμένο παράδειγμα μόρια των αερίων οξυγόνου και διοξειδίου του άνθρακα διαπερνούν την πλασματική μεμβράνη μέσω απλής διάχυσης. Τα αέρια διαπερνούν τις πλασματικές μεμβράνες με σχετική ευκολία. **2.** Οι διάλυτοι διευκολύνουν τη μεταφορά ιόντων και μορίων διαμέσου της διάδοσης χαμηλής αντίστασης που διαθέτουν (πράσινη κεφαλή βέλους). **3.** Οι φορείς συνδέονται με το προς μεταφορά ιόν ή μόριο (πορτοκαλί χρώμα) και εκμεταλλεύονται την ευνοϊκή διαβάθμιση χημικού δυναμικού ενός δεύτερου ιόντος (δεν απεικονίζεται) μεταφέρουν το ιόν στο εσωτερικό του κυττάρου. **4.** Οι αντλίες μεταφέρουν μόρια ή ιόντα αντίθετα προς τη διαβάθμιση ηλεκτροχημικού δυναμικού (κόκκινη κεφαλή βέλους) μέσω δαπάνης ενέργειας (υπό μορφή ATP).

Πίνακας 6.2. Η ορολογία και τα βασικά χαρακτηριστικά των πρωτεϊνών μεταφοράς των φυτικών κυττάρων.

πρωτεΐνη μεταφοράς		είδος μεταφοράς	είδος μεταφοράς του πρώτου ιόντος	είδος μεταφοράς του συνοδού ιόντος	κατανάλωση μεταβολικής ενέργειας
διάυλος		παθητική			όχι
φορέας	συμμεταφορέας	δευτερογενής ενεργός	παθητική	ενεργός	ναί, έμμεση
	αντιμεταφορέας	δευτερογενής ενεργός	παθητική	ενεργός	ναί, έμμεση
αντλία		πρωτογενής ενεργός			ναί, άμεση

Μετά την είσοδό τους στα ριζικά τριχίδια, τα ιόντα κατευθύνονται κυρίως στα αγγεία του ξύλου, μέσω των οποίων θα μεταφερθούν στο υπέργειο τμήμα με τη μορφή ανιόντος χυμού. Όπως και στη περίπτωση του νερού που αναφέρθηκε προηγουμένως, τα ιόντα θα πρέπει να διασχίσουν το φλοιώδες παρεγχύμα, την ενδοδερμίδα και το περικύκλιο προκειμένου να εισέλθουν στα αγγεία του ξύλου που εντοπίζονται στο κεντρικό κύλινδρο. Η κίνηση αυτή των ιόντων ακολουθεί τις τρεις εναλλακτικές οδούς που προαναφέρθηκαν: την αποπλασμική, τη συμπλασμική ή τη διαμεμβρανική οδό. Αποπλασμικά είναι δυνατόν να κινηθούν τα ιόντα μέσω των κυτταρικών τοιχωμάτων του φλοιώδους παρεγχύματος της ρίζας, των οποίων το πορώδες είναι τέτοιο ώστε να επιτρέπει την ελεύθερη διέλευση ενυδατωμένων ιόντων. Έως την ενδοδερμίδα τα ιόντα κινούνται κυρίως μέσω της αποπλασμικής οδού, διαμέσου των κυτταρικών τοιχωμάτων του φλοιώδους παρεγχύματος. Ωστόσο στην περιοχή της ενδοδερμίδας η λιγνινοποίηση ή/και αποφέλλωση των κυτταρικών τοιχωμάτων των κυττάρων προβάλλει ισχυρή αντίσταση στη διάδο των ιόντων μέσω της αποπλασμικής οδού, οπότε τα ιόντα αναγκάζονται να διέλθουν συμπλασμικά και διαμεμβρανικά, κυρίως μέσω των περικλινών περιοχών των κυττάρων της ενδοδερμίδας και των διεξοδικών κυττάρων της **(εικόνα 6.3)**. Στη συνέχεια κινούνται συμπλασμικά ή και αποπλασμικά μέχρι τα αγγεία του ξύλου από

όπου και ακολουθούν τη μαζική ροή του νερού προς το υπέργειο μέρος των φυτών. Η αποπλασμική κίνηση των ιόντων θεωρείται μια παθητική διαδικασία στην οποία έχει σημαντική συμβολή η μαζική ροή του νερού που κατευθύνεται στα αγγεία του ξύλου και η ευνοϊκή διαβάθμιση χημικού δυναμικού των ιόντων. Από την άλλη πλευρά στη συμπλασμική και διαμεμβρανική οδό συμμετέχουν πρωτεΐνες μεταφοράς και η κίνηση των ιόντων πραγματοποιείται κυρίως με κατανάλωση μεταβολικής ενέργειας.

Στην περιοχή του ακροριζίου, όπου δεν έχει διαμορφωθεί πλήρως η ενδοδερμίδα, τα ιόντα μπορούν να ακολουθήσουν και τις τρεις εναλλακτικές διαδρομές. Ωστόσο, στην περιοχή της ρίζας στην οποία η ενδοδερμίδα έχει πλήρως σχηματιστεί τα ιόντα ακολουθούν υποχρεωτικά ορισμένη πορεία. Στο σημείο αυτό θα πρέπει να τονιστεί ότι ανεξάρτητα από την πορεία που θα ακολουθήσουν το νερό και τα ιόντα που μεταφέρει, προκειμένου να εισέλθουν στον κεντρικό κύλινδρο θα πρέπει οπωσδήποτε να περάσουν τον έλεγχο μίας τουλάχιστον μεμβράνης.

Εφαρμογή 6.1

Οι ανάγκες χορήγησης καλιούχων και φωσφορούχων λιπασμάτων κορυφώνονται στο αναπαραγωγικό στάδιο

Η απορρόφηση των θρεπτικών στοιχείων εξαρτάται από το αναπτυξιακό στάδιο των φυτών. Η έναρξη της μέγιστης απορρόφησης των θρεπτικών στοιχείων συμπίπτει συνήθως με την άνθηση και κορυφώνεται κατά την καρπόδεση. Το γεγονός αυτό επιβάλλει ισχυρές λιπάνσεις κατά το στάδιο της μέγιστης βλαστητικής αύξησης των φυτών, επειδή τα θρεπτικά στοιχεία θα πρέπει να είναι διαθέσιμα στα φυτά λίγο πριν από την άνθηση. Η μεγιστοποίηση των αναγκών σε θρεπτικά στοιχεία κατά τη διάρκεια της αναπαραγωγικής φάσης ερμηνεύει και το φαινόμενο κατά το οποίο φυτά υγιή κατά το βλαστητικό στάδιο παρουσιάζουν συμπτώματα ελλείψεων θρεπτικών στοιχείων μόλις εισέλθουν στην αναπαραγωγική φάση. Κατά την περίοδο αυτή τα φυτά, εξαιτίας των έντονων αναγκών και της ανεπαρκούς τροφοδοσίας με θρεπτικά στοιχεία από τη ρίζα, αναγκάζονται να κινητοποιήσουν τα θρεπτικά στοιχεία που υπάρχουν στο βλαστό και τα παλαιά φύλλα. Το φαινόμενο αυτό είναι σύνηθες σε ανθοκομικά φυτά με μικρό στέλεχος και μεγάλες ταξιανθίες όπως λ.χ. τα *Antirrhinum* (σκυλάκια).

6.7. Τα απαραίτητα στοιχεία παίζουν ρόλους ζωτικής σημασίας

Ο ρόλος των περισσότερων από τα απαραίτητα στοιχεία στα φυτά είναι γνωστός και είναι ο ίδιος για όλους του ζώντες οργανισμούς. Ο άνθρακας το υδρογόνο και το οξυγόνο, ως δομικοί λίθοι των υδατανθράκων και άλλων οργανικών μορίων αποτελούν το βασικό σκελετό της βιομάζας. Η συμμετοχή τους στην οργανική ουσία είναι καθολική, αλλά επειδή συνήθως βρίσκονται σε επάρκεια δεν αποτελούν περιοριστικούς παράγοντες για την ανάπτυξη των φυτών. Τα μακροστοιχεία αποτελούν συνήθως τα συστατικά μακρομορίων, συμπεριλαμβανομένων των ενζύμων, ενώ πολλά από τα ιχνοστοιχεία αποτελούν αναπόσπαστα τμήματα ενζύμων ή των προσθετικών ομάδων τους.

Τα μακροστοιχεία

6.7.1. Το άζωτο αποτελεί απαραίτητο συστατικό πρωτεϊνών, νουκλεϊνικών οξέων και συνενζύμων

Μετά τον άνθρακα, το οξυγόνο και το υδρογόνο το άζωτο είναι το τέταρτο κατά σειρά αφθονίας απαραίτητο στοιχείο. Αποτελεί ουσιώδες συστατικό των πρωτεϊνών, των νουκλεϊνικών οξέων, ορισμένων ορμονών, της χλωροφύλλης και αρκετών άλλων σημαντικών μεταβολιτών του πρωτογενούς και δευτερογενούς μεταβολισμού των φυτών.

6.7.1.α. Οι μικροοργανισμοί του εδάφους παίζουν σημαντικό ρόλο στη διαθεσιμότητα του αζώτου

Το άζωτο στο έδαφος απαντάται υπό τρεις κύριες μορφές: το οργανικό άζωτο (ενσωματωμένο στη νεκρή βιομάζα και τα υπολείμμάτα της), το αμμωνιακό άζωτο ($\text{NH}_4^+ -\text{N}$), και νιτρικό άζωτο ($\text{NO}_3^- -\text{N}$). Το νιτρικό και το αμμωνιακό άζωτο αποτελούν τις άμεσα διαθέσιμες προς απορρόφηση μορφές αζώτου. Το οργανικό άζωτο, προκειμένου να απορροφηθεί από τις ρίζες θα πρέπει να προηγηθεί η αποδόμηση της οργανικής ουσίας (συστατικά του χούμου) από τους μικροοργανισμούς του εδάφους, οι οποίοι μεταβολίζουν και ανακυκλώνουν το άζωτο. Οι μικροοργανισμοί αυτοί προκαλούν την **ανοργανοποίηση του αζώτου**, δηλ. την παραγωγή αμμωνιακού αζώτου από οργανικό άζωτο. Η ανοργανοποίηση γίνεται με ταχύτερους ρυθμούς στα τέλη της άνοιξης, το καλοκαίρι και αρχές φθινοπώρου, επειδή τα θερμά και υγρά εδάφη ευνοούν τη μικροβιακή δραστηριότητα. Ο ρυθμός με τον οποίο το οργανικό άζωτο καθίσταται διαθέσιμο στα φυτά προσδιορίζεται και από την πολυπλοκότητα και τη σταθερότητα της οργανικής ουσίας. Το αμμωνιακό άζωτο μετατρέπεται σε νιτρικό από μια εξειδικευμένη ομάδα μικροοργανισμών του εδάφους (νιτροποιητικά βακτήρια των γενών *Nitrosomonas*, *Nitrosococcus*, *Nitrobacter*, *Nitrococcus*) με μια διαδικασία η οποία ονομάζεται **νιτροποίηση**. Η θερμοκρασία του εδάφους αποτελεί τον κύριο παράγοντα που επηρεάζει το ρυθμό της νιτροποίησης. Κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού το αμμωνιακό άζωτο μετατρέπεται ταχύτατα σε νιτρικό, ενώ κατά τη διάρκεια ενός ψυχρού χειμώνα η διαδικασία της νιτροποίησης επιβραδύνεται ή σταματά.

Σε συνθήκες κατάκλισης του εδάφους με νερό δημιουργούνται συνθήκες ανοξίας (βλ...) οι οποίες ευνοούν την **απονιτροποίηση**. Η διαδικασία αυτή περιλαμβάνει τη μετατροπή του νιτρικού αζώτου σε αέριο άζωτο από εξειδικευμένους μικροοργανισμούς του εδάφους (απονιτροποιητικά βακτήρια). Το αέριο άζωτο απελευθερώνεται μέσω του εδάφους στην ατμόσφαιρα. Επομένως η κατάκλιση του εδάφους με νερό αφενός παρεμποδίζει την αερόβια αναπνοή (βλ...), αφετέρου προκαλεί απώλειες νιτρικού αζώτου στο εδαφικό περιβάλλον.

Στα οικοσυστήματα το άζωτο κατανέμεται μεταξύ της ατμόσφαιρας, του εδάφους και της βιομάζας. Παρόλο που η ατμόσφαιρα αποτελείται από περίπου 80% άζωτο, τα φυτά δεν μπορούν να το χρησιμοποιήσουν άμεσα διότι το αέριο μοριακό άζωτο (N_2) δεν αποτελεί μορφή αφομοιώσιμη για τα φυτά. Η δέσμευση του ατμοσφαιρικού αζώτου μπορεί να πραγματοποιηθεί μόνο από αζωτοδεσμευτικά βακτήρια. Για το λόγο αυτό ορισμένες οικογένειες σπερματοφύτων έχουν αναπτύξει συμβιωτικές σχέσεις με μικροοργανισμούς που εκτελούν τη λειτουργία αυτή (βλ...).

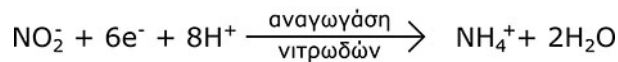
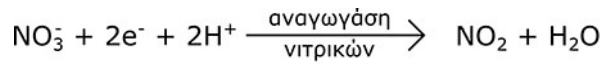
Ανοργανοποίηση του αζώτου: Διαδικασία μέσω της οποίας το οργανικό άζωτο μετατρέπεται σε αμμωνιακό από μια εξειδικευμένη ομάδα μικροοργανισμών του εδάφους.

Νιτροποίηση: Διαδικασία μέσω της οποίας το αμμωνιακό άζωτο μετατρέπεται σε νιτρικό από μια εξειδικευμένη ομάδα μικροοργανισμών του εδάφους (νιτροποιητικά βακτήρια των γενών *Nitrosomonas*, *Nitrosococcus*, *Nitrobacter*, *Nitrococcus*).

Απονιτροποίηση: Διαδικασία μέσω της οποίας το νιτρικό άζωτο μετατρέπεται σε αέριο άζωτο από εξειδικευμένους μικροοργανισμούς του εδάφους (απονιτροποιητικά βακτήρια).

6.7.1.β. Το νιτρικό άζωτο μετά την απορρόφηση του μετατρέπεται σε αμμωνιακό

Το στοιχείο απορροφάται υπό τη μορφή νιτρικών ανιόντων, αμμωνιακών κατιόντων και ουρίας. Τα νιτρικά ιόντα μετά την είσοδό τους στη ρίζα είτε ανάγονται στο όργανο αυτό είτε μεταφέρονται στο βλαστό και τα φύλλα μέσω των αγγείων του ξύλου, όπου ακολουθεί η αναγωγή τους. Το όργανο στο οποίο θα γίνει η αναγωγή εξαρτάται από το φυτικό είδος. Η διαδικασία αναγωγής των νιτρικών περιλαμβάνει δύο φάσεις: την αναγωγή των νιτρικών προς νιτρώδη και την αναγωγή των νιτρώδων προς αμμωνιακά ιόντα. Η αναγωγή των νιτρικών προς νιτρώδη επιτελείται μέσω της αναγωγάσης των νιτρικών, ενός ενζύμου που περιέχει μολυβδαίνιο και χρησιμοποιεί ως συνένζυμο το NAD(P)H. Τα παραγόμενα νιτρώδη είναι τοξικά και σπάνια παρατηρείται συσσώρευσή τους, επειδή το ένζυμο που τα μετατρέπει σε αμμωνιακά, δηλαδή η αναγωγάση των νιτρώδων, έχει αυξημένη δραστηριότητα.



Η αναγωγή των νιτρικών περιλαμβάνει στο μόριό της ως συμπαράγοντα το Mo, συνεπώς η έλλειψη Mo μειώνει το ρυθμό αναγωγής των νιτρικών με τελικό αποτέλεσμα τη συσσώρευσή τους. Η αναγωγή των νιτρικών είναι κεφαλαιώδους σημασίας για την αγροτική πρακτική επειδή αφενός μεν η λίπανση με νιτρικό άζωτο αποτελεί εφαρμογή ρουτίνας, αφετέρου συγκεντρώσεις νιτρικών στους φυτικούς ιστούς υψηλότερες των 3000 ppm προκαλούν παρενέργειες στους καταναλωτές και μεταξύ άλλων θεωρούνται ύποπτες για πρόκληση ορισμένων μορφών καρκίνου.

Εφαρμογή 6.2

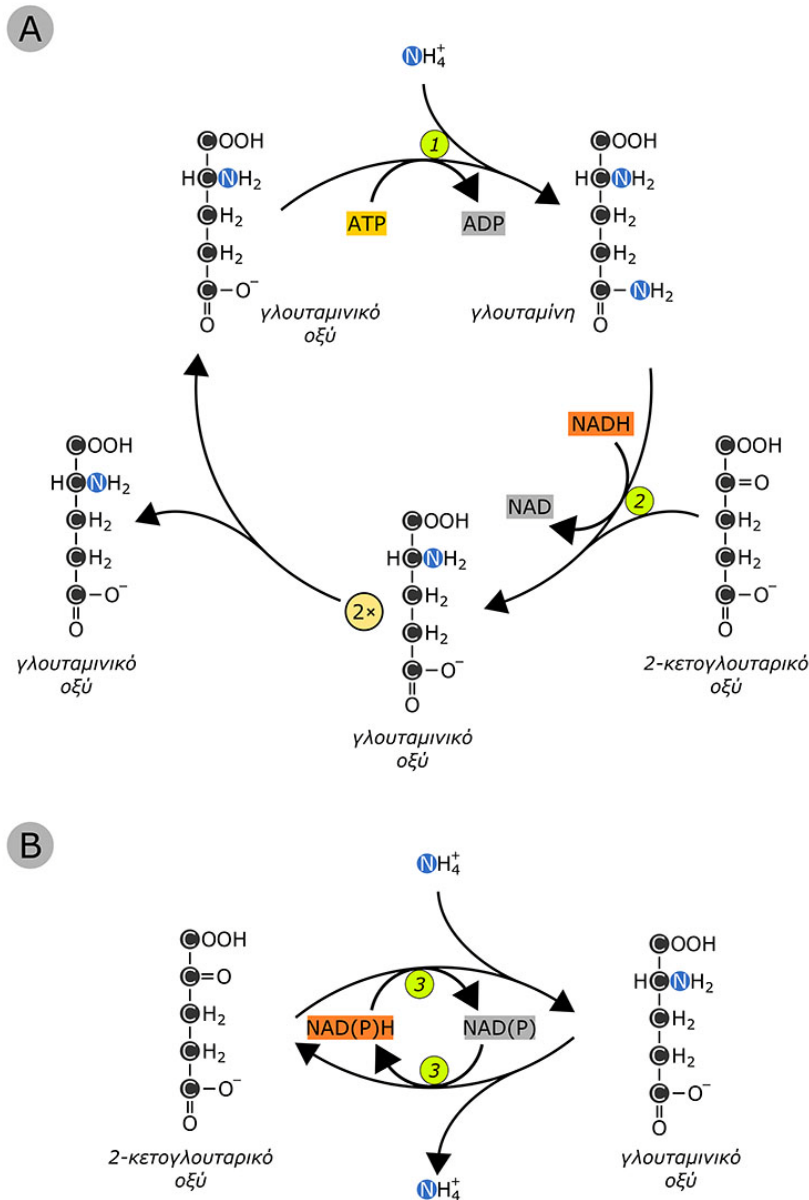
Η λίπανση με άζωτο και οι βροχοπτώσεις

Τα νιτρικά ιόντα όπως προαναφέρθηκε, προσλαμβάνονται άμεσα από τα φυτά, παρουσιάζουν όμως το μειονέκτημα ότι δεν συγκρατούνται από τα εδαφικά κολλοειδή και επομένως είναι διαθέσιμα στα φυτά μόνον εφόσον παραμένουν στο εδαφικό διάλυμα. Μετά από έντονη βροχόπτωση ή πότισμα, τα νιτρικά εκπλένονται από το έδαφος και κινούνται με το βαρυντικό νερό εκτός της περιοχής του ριζικού συστήματος. Για αυτό το λόγο απαιτείται νέα λίπανση. Αυτό αποτελεί την κύρια αιτία για την οποία αποφεύγονται οι νιτρικές λιπάνσεις σε βροχερές περιόδους και προτιμούνται οι αμμωνιακές. Τα αμμωνιακά κατιόντα, παρόλο που δεν απορροφώνται σε υψηλές συγκεντρώσεις από τα φυτά, παραμένουν για περισσότερο χρονικό διάστημα στο έδαφος επειδή συγκρατούνται από τα αρνητικά φορτισμένα εδαφικά κολλοειδή. Συνεπώς λιπάνσεις με αμμωνιακά λιπάσματα μπορούν να πραγματοποιηθούν και σε περιόδους βροχοπτώσεων, αφού τα αμμωνιακά ιόντα παραμένουν διαθέσιμα στα φυτά για αρκετό χρονικό διάστημα. Τα αμμωνιακά ιόντα παρουσιάζουν επίσης το πλεονέκτημα ότι μετατρέπονται βαθμιαία σε νιτρικά τα οποία αποδίδονται σταδιακά στο εδαφικό διάλυμα.

Η ουρία απορροφάται από τις ρίζες των φυτών και διακινείται μέσω του ξύλου. Η πρόσληψη της ουρίας επιβραδύνεται από την παρουσία νιτρικών στο έδαφος και αντιστρόφως η παρουσία νιτρικών παρεμποδίζει την πρόσληψη της ουρίας. Ενδείξεις από αγρονομική εφαρμογή της ουρίας δείχνουν ότι η λίπανση με ουρία είναι αποτελεσματική κυρίως κατά την αναπαραγωγή φάση του βιολογικού κύκλου των φυτών, προφανώς επειδή μειώνει την πρόσληψη των νιτρικών που ευνοούν τη βλαστητική φάση των φυτών.

6.7.1.γ. Τα αμμωνιακά ιόντα αφομοιώνονται σχηματίζοντας κυρίως αμινοξέα

Το σημαντικότερο μέρος του αζώτου το οποίο εντοπίζεται στα φυτικά κύτταρα βρίσκεται ενσωματωμένο σε πρωτεΐνες με τη μορφή της αμινομάδας των αμινοξέων. Ωστόσο, τα αμμωνιακά ιόντα που προκύπτουν μέσω της αναγωγής των νιτρικών ιόντων είναι τοξικά για τα φυτικά κύτταρα και επομένως χρησιμοποιούνται αμέσως στη σύνθεση αμινοξέων. Η διαδικασία αυτή ολοκληρώνεται σε δύο φάσεις. Στην πρώτη γίνεται η αφομοίωση των αμμωνιακών με την ενσωμάτωσή τους σε γλουταμινικό οξύ το οποίο μετατρέπεται σε γλουταμίνη. Στη δεύτερη φάση η μια αμινομάδα της γλουταμίνης μεταφέρεται στο 2-κετογλουταρικό οξύ. Η αντίδραση αυτή παράγει τελικά δύο μόρια γλουταμινικού οξέος (εικόνα 6.9). Επίσης η γλουταμίνη μπορεί να χρησιμοποιηθεί ως δότης αμινομάδων για την παραγωγή των υπόλοιπων αμινοξέων. Εναλλακτικά η αφομοίωση των αμμωνιακών μπορεί να γίνει με την ενσωμάτωσή τους σε 2-κετογλουταρικό οξύ το οποίο μετατρέπεται και πάλι σε γλουταμινικό οξύ (εικόνα 6.9).



Εικόνα 6.9. Α. Η κύρια οδός αφομοίωσης των αμμωνιακών ιόντων, μέσω της ενσωμάτωσής τους σε γλουταμινικό οξύ το οποίο μετατρέπεται σε γλουταμίνη. Στη συνέχεια η μια αμινομάδα της γλουταμίνης μεταφέρεται στο 2-κετογλουταρικό οξύ. Η αντίδραση αυτή παράγει τελικά δύο μόρια γλουταμινικού οξέος. **Β.** Η εναλλακτική οδός αφομοίωσης των αμμωνιακών ιόντων με την ενσωμάτωσή τους σε 2-κετογλουταρικό οξύ το οποίο μετατρέπεται σε γλουταμινικό οξύ με κατανάλωση NADPH. Η αντίδραση είναι αμφίδρομη.

6.7.2. Το κάλιο αποτελεί απαραίτητο συμπράγοντα ενζύμων και οσμωρυθμιστικό παράγοντα

Το κάλιο απορροφάται υπό τη μορφή μονοσθενών ιόντων καλίου. Παρόλο ότι το κάλιο απαιτείται σε υψηλές συγκεντρώσεις στα φυτά, ο ρόλος του δεν φαίνεται να είναι εντοπισμένος. Η επικρατούσα άποψη είναι ότι το κάλιο έχει σημαντική συμβολή στην οσμωρρύθμιση των φυτικών κυττάρων, ρόλος παρόμοιος με αυτόν του νατρίου στα ζωικά κύτταρα. Το κάλιο αποτελεί το κύριο συνοδευτικό ιόν των ανιόντων στη διαμόρφωση του οσμωτικού δυναμικού των κυττάρων και παίζει σημαντικό ρόλο στις διαδικασίες διάτασης των κυτταρικών τοιχωμάτων κατά τη διαδικασία επιμήκυνσης των κυττάρων. Ως οσμωρυθμιστής εμπλέκεται στις κινήσεις των φυτών (ναστίες) καθώς και στο άνοιγμα και κλείσιμο των στομάτων. Εμπλέκεται επίσης στη ρύθμιση του pH, εξουδετερώνοντας τα ανιόντα

οργανικών και ανόργανων οξέων. Εκτός αυτών το κάλιο αναφέρεται ως απαραίτητος συμπαράγοντας περίπου 80 ενζύμων.

6.7.3. Ο φωσφόρος αποτελεί συστατικό νουκλεϊκών οξέων, σακχάρων, πρωτεϊνών, λιπιδίων, και παίρνει μέρος στη διαχείριση της ενέργειας

Ο φωσφόρος απορροφάται με την μορφή μονόξινων και δισόξινων φωσφορικών ανιόντων. Αποτελεί συστατικό των νουκλεϊνικών οξέων δηλ. του DNA και του RNA, των φωσφορολιπιδίων των μεμβρανών, και παίζει ουσιαστικό ρόλο στη μεταφορά της ενέργειας μέσω των φωσφορυλιωμένων νουκλεοτιδίων (κυρίως UTP και ATP). Ο φωσφόρος στα ελληνικά εδάφη απαντάται κυρίως με τη μορφή φωσφορικών αλάτων του ασβεστίου και του αργιλίου, τα οποία παρουσιάζουν πολύ χαμηλή διαλυτότητα, επομένως η απορρόφηση του φωσφόρου είναι δυσχερής. Λόγω της χαμηλής διαλυτότητας των αλάτων αυτών η πρόσληψη των φωσφορικών ιόντων από τις ρίζες οδηγεί σε τοπική μείωση των συγκεντρώσεών τους σε περιοχές του εδάφους που βρίσκονται σε επαφή με τη ριζόσφαιρα. Η **ζώνη εξάντλησης**, όπως ονομάζεται, δημιουργείται επειδή ο ρυθμός πρόσληψης των φωσφορικών ιόντων από τις ρίζες είναι μικρότερος του ρυθμού με τον οποίον αναπληρώνονται. Για το λόγο αυτό τα φυτά διαθέτουν μια σειρά από στρατηγικές που αυξάνουν την ικανότητα πρόσληψης ή τη διαθεσιμότητα των φωσφορικών ιόντων στο έδαφος. Η ικανότητα πρόσληψης βελτιώνεται μέσω συμβιωτικών σχέσεων που ονομάζονται μυκόριζες (βλ....). Η διαθεσιμότητα των φωσφορικών ιόντων στο εδαφικό διάλυμα βελτιώνεται μέσω της δημιουργίας πυκνών ομάδων ριζών (πρωτεοειδείς ρίζες) που παράγουν και απεκκρίνουν στο έδαφος ανιόντα οργανικών οξέων (κυρίως των οξέων μηλικού και κιτρικού). Η απέκκριση των οργανικών οξέων προκαλεί πτώση του pH και διάβρωση των εδαφικών συστατικών με τελικό αποτέλεσμα την απελευθέρωση φωσφορικών ιόντων στο εδαφικό διάλυμα.

Ζώνη εξάντλησης: Περιοχή του εδάφους που βρίσκεται σε επαφή ή κοντά στη ριζόσφαιρα, στην οποία παρατηρείται τοπική μείωση των συγκεντρώσεων των θρεπτικών στοιχείων, κυρίως των φωσφορικών ιόντων. Οφείλεται στον έντονο ρυθμό πρόσληψης των στοιχείων από τις ρίζες, που συνδυάζεται με χαμηλό ρυθμό αναπλήρωσης από τα συστατικά του εδάφους.

6.7.4. Το μαγνήσιο αποτελεί συστατικό της χλωροφύλλης και συμπαράγοντα πολυάριθμων ενζύμων

Το μαγνήσιο απορροφάται υπό τη μορφή δισθενούς ιόντος και συμμετέχει σε πολυάριθμες ζωτικές λειτουργίες των φυτικών κυττάρων, οι οποίες περιλαμβάνουν: **1.** τη φωτοφωσφορυλίωση **2.** την φωτοσυνθετική αφομοίωση του διοξειδίου του άνθρακα **3.** την πρωτεϊνοσύνθεση **4.** τη σύνθεση της χλωροφύλλης, αφού το μαγνήσιο αποτελεί συστατικό της **5.** τη φόρτωση του ηθμού με φωτοσυνθετικά προϊόντα **6.** τη διαμερισματοποίηση και τη χρήση των προϊόντων της φωτοσύνθεσης. Στις περισσότερες περιπτώσεις, η συμμετοχή του μαγνησίου σε μεταβολικές διεργασίες βασίζεται στο ρόλο του ιόντος του μαγνησίου ως ενεργοποιητή πολυάριθμων ενζύμων, μεταξύ των οποίων περιλαμβάνονται η RubisCo και η καρβοξυλάση του φωσφοενόλπτυροσταφυλικού οξέος.

6.7.5. Το ασβέστιο αποτελεί συστατικό κυτταρικών τοιχωμάτων, μεμβρανών, συμπαράγοντα ενζύμων, και παίζει σημαντικό ρόλο στη διαβίβαση σημάτων

Το ασβέστιο απορροφάται ως δισθενές κατιόν. Αποτελεί βασικό συστατικό των κυτταρικών τοιχωμάτων και συμβάλλει στη σταθερότητά τους διότι σχηματίζει δια-δεσμούς (δεσμούς-γέφυρες μεταξύ διαφορετικών πολυμερών) μεταξύ των αλυσίδων των πηκτινών. Μέρος του βρίσκεται επίσης στον αποπλασματικό χώρο και αποτελεί εναλλάξιμο κατιόν των κυτταρικών τοιχωμάτων και της εξωτερικής πλευράς της κυτταροπλασματικής μεμβράνης σχηματίζοντας σύμπλοκα με μεμβρανικές πρωτεΐνες και φωσφολιπίδια. Σε υποκυτταρικό επίπεδο το ασβέστιο συμμετέχει στους μηχανισμούς διαβίβασης σήματος μέσω της ιδιότητάς του να ενεργοποιεί ή να παρεμποδίζει την δραστηριότητα ενζύμων και ρυθμιστικών πρωτεϊνών (βλ....). Σε ορισμένα φυτικά είδη το

ασβέστιο συσσωρεύεται σε υψηλές συγκεντρώσεις με τη μορφή αδιάλυτου οξαλικού ή ανθρακικού ασβεστίου στο χυμοτόπιο εξειδικευμένων κυττάρων.

6.7.6. Το θείο αποτελεί συστατικό ορισμένων αμινοξέων και συνενζύμων καθώς και λειτουργικό παράγοντα σε πρωτεΐνες

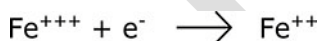
Το θείο απαιτείται από τα φυτά σε ποσότητες ανάλογες εκείνων του φωσφόρου. Το θείο βρίσκεται στο έδαφος κυρίως ως συστατικό της οργανικής ουσίας του εδάφους, αλλά απορροφάται υπό τη μορφή θειικών ιόντων (SO_4^{2-}). Μικρές ποσότητες του στοιχείου μπορεί να αφομοιωθούν κατευθείαν από τα φύλλα στη μορφή ατμοσφαιρικού διοξειδίου του θείου (SO_2). Αποτελεί συστατικό των αμινοξέων κυστεΐνη και μεθειονίνη και συνεπώς των πρωτεϊνών. Αποτελεί επίσης δομικό στοιχείο ορισμένων συνενζύμων και προσθετικών ομάδων όπως του συνενζύμου A, της φερρεδοξίνης, της βιοτίνης και της πυροφωσφορικής θειαμίνης.

Το θείο είναι απαραίτητο θρεπτικό στοιχείο και για τα φυτά και για τα ζώα. Τα φυτά είναι σε θέση να αφομοιώσουν τα θειικά ιόντα σε οργανικές ενώσεις, αλλά τα ζώα πρέπει να ενσωματώσουν στη διατροφή τους το θείο υπό τη μορφή των αμινοξέων μεθειονίνης και κυστεΐνης. Τα θειικά ιόντα απορροφώνται ενεργά από τα ριζικά τριχίδια και μεταφέρονται από κύτταρο σε κύτταρο μέσω φορέων. Στο υπέργειο μέρος μεταφέρονται μέσω του διαπνευστικού ρεύματος και στη συνέχεια αποθηκεύονται στο χυμοτόπιο ή χρησιμοποιούνται άμεσα σε βιοχημικές αντιδράσεις. Προκειμένου το θείο των θειικών ιόντων να αφομοιωθεί θα πρέπει να αναχθεί, διότι το στοιχείο στις περισσότερες περιπτώσεις ενσωματώνεται στα βιομόρια με τη μορφή σουλφυδρυλομάδας (-SH). Η διαδικασία της αναγωγής του θείου απαιτεί κατανάλωση σημαντικών ποσών ενέργειας και πραγματοποιείται κυρίως στα φύλλα. Η διαδικασία ξεκινά με την ενεργοποίηση των θειικών ιόντων και την πρόσδεσή τους στο ATP, οπότε σχηματίζεται αδενοσινοφωσφοροθειικό οξύ (APS). Στη συνέχεια με τη μεσολάβηση της αναγωγάσης του APS και της αναγωγάσης των θειωδών το θείο ενσωματώνεται στο μόριο της κυστεΐνης με τη μορφή σουλφυδρυλομάδας.

Τα ιχνοστοιχεία

6.7.7. Ο σίδηρος αποτελεί συστατικό κυτοχρωμάτων και σιδηροθειοπρωτεϊνών

Ο σίδηρος, προσλαμβάνεται από τις ρίζες ως δισθενές και δευτερευόντως ως τρισθενές ιόν. Συμμετέχει στη διαμόρφωση της δομής σιδηροθειοπρωτεϊνών και αιμοπρωτεϊνών (π.χ. κυτοχρώματα) που συμμετέχουν στις αλυσίδες μεταφοράς ηλεκτρονίων κατά τη φωτοσύνθεση και την αναπνοή. Τα ηλεκτρόνια μεταφέρονται μέσω των πρωτεϊνών αυτών κατά τη μεταβολή του σθένους του σιδήρου.



Επίσης αποτελεί συστατικό ορισμένων ενζύμων με προσθετική ομάδα την αίμη (υπεροξειδάση και καταλάση), τα οποία σχετίζονται με τη διάσπαση του υπεροξειδίου του υδρογόνου.

Η διαθεσιμότητα του σιδήρου στο εδαφικό περιβάλλον, αλλά και σε θρεπτικά διαλύματα, παρουσιάζει προβλήματα επειδή το στοιχείο αυτό σχηματίζει αδιάλυτα οξείδια όταν αντιδρά με υδροξύλια, ενώ τα άλατα του σιδήρου δεν είναι ευδιάλυτα όταν το pH του εδαφικού διαλύματος είναι υψηλότερο του 5. Από τις δύο ιοντικές μορφές του σιδήρου, ο τρισθενής είναι περισσότερο δυσδιάλυτος σε ουδέτερο pH. Προκειμένου να αντιμετωπίσουν το πρόβλημα, οι ρίζες υιοθετούν στρατηγικές αντίστοιχες αυτών που ακολουθούν στην περίπτωση του φωσφόρου. Απεκκρίνουν οργανικά οξέα (όπως το κιτρικό και το μηλικό) τα οποία **α**. Προκαλούν οξίνιση του εδάφους οπότε αυξάνεται η διαλυτότητα του Fe^{3+} και **β**. Σχηματίζουν σύμπλοκα με το στοιχείο τα οποία στη συνέχεια αποδίδουν το μεταλλικό ιόν στη ρίζα. Στα αγρωστώδη ο μηχανισμός αυτός περιλαμβάνει τη σύνθεση και απέκκριση στη ριζόσφαιρα πεπτιδίων χαμηλού μοριακού βάρους, των **φυτοσιδηροφόρων**. Σε συνθήκες καλλιέργειας το πρόβλημα της διαλυτότητας αντιμετωπίζεται με την εφαρμογή **χηλικών ενώσεων** του σιδήρου. Πρόκειται για οργανικές ενώσεις οι οποίες σχηματίζουν σύμπλοκα με τον σίδηρο, και είναι ευδιάλυτες και σταθερές σε μια ευρεία κλίμακα

μεταβολών του pH. Οι ενώσεις αυτές δεν μεταφέρονται στο εσωτερικό της ρίζας αλλά, όπως και τα φυτοσιδηροφόρα, παρέχουν μόνο το κατιόν του μετάλλου. Χηλικές ενώσεις του σιδήρου, αλλά και άλλων θρεπτικών στοιχείων, όπως του μαγγανίου και του ψευδαργύρου, διατίθενται στο εμπόριο και χρησιμοποιούνται κυρίως σε εντατικές (θερμοκηπιακές) καλλιέργειες.

Φυτοσιδηροφόρα: Πεπτίδια χαμηλού μοριακού βάρους τα οποία απεκκρίνουν τα αγρωστώδη φυτά στη ριζόσφαιρα. Τα πεπτίδια αυτά σχηματίζουν σύμπλοκα με το σίδηρο, τον οποίο αποδίδουν στο εσωτερικό των ριζικών τριχιδίων.

Χηλικές ενώσεις: Οργανικές ενώσεις οι οποίες σχηματίζουν σύμπλοκα (χηλικά σύμπλοκα) με μεταλλικά ιόντα στα οποία περιλαμβάνονται και αυτά του σιδήρου. Τα χηλικά σύμπλοκα είναι ευδιάλυτα και σταθερά σε μια ευρεία κλίμακα μεταβολών του pH.

6.7.8. Το μαγγάνιο αποτελεί συμπάραγοντα ορισμένων ενζύμων και παίρνει μέρος στη φωτόλυση του νερού

Το μαγγάνιο, απορροφάται κυρίως με τη μορφή δισθενούς κατιόντος. Εμπλέκεται στο μηχανισμό της φωτόλυσης του νερού στις φωτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης (βλ...) και συνεπώς στη μεταφορά των ηλεκτρονίων αλλά και στην παραγωγή οξυγόνου. Αποτελεί επίσης συστατικό της υπεροξειδικής δισμουτάσης, ενός ενζύμου που θεωρείται υπεύθυνο για την προστασία του φυτού από τις ενεργές μορφές οξυγόνου (βλ...). Επί πλέον, παίζει πρωταρχικό ρόλο στην ενεργοποίηση 35 περίπου ενζύμων τα οποία εμπλέκονται σε βιοχημικές αντιδράσεις όπως η σύνθεση ATP, ο κύκλος Calvin και η βιοσύνθεση χλωροφύλλης, λιπαρών οξέων, ακυλο-λιπιδίων, πρωτεϊνών και δευτερογενών μεταβολιτών (βλ...). Εμπλέκεται επίσης σε μεταβολικές διεργασίες που σχετίζονται με τη βιοσύνθεση του ινδολοξικού οξέος (IAA).

6.7.9. Ο χαλκός αποτελεί συμπάραγοντα ορισμένων ενζύμων

Ο χαλκός, απορροφάται με τη μορφή δισθενών ιόντων τα οποία μπορούν να αναχθούν σε μονοσθενή. Τα μονοσθενή είναι ασταθή. Ο χαρακτηρισμός του χαλκού ως απαραίτητου ιχνοστοιχείου βασίζεται στη συμμετοχή του δεσμευμένου σε ένζυμα χαλκού σε αντιδράσεις οξειδαναγωγής. Ως συμπάραγοντα ορισμένων ενζύμων λαμβάνει μέρος στις αντιδράσεις μεταφοράς των ηλεκτρονίων κατά τη φωτοσύνθεση και την αναπνοή. Περίπου το 50% του χαλκού εντοπίζεται στους χλωροπλάστες δεσμευμένο στη πλαστοκυανίνη, μιας μικρού μοριακού βάρους πρωτεΐνης που αποτελεί ενδιάμεσο φορέα στη φωτοσυνθετική ροή ηλεκτρονίων (βλ...). Το υπόλοιπο 50% εντοπίζεται ως συμπάραγοντα ενζύμων στα οποία περιλαμβάνονται οξειδάσες, (π.χ. η κυτοχρωμική οξειδάση που μεταφέρει τα ηλεκτρόνια της αναπνευστικής αλυσίδας στο οξυγόνο), φαινολοξειδάσες (οξειδώνουν φαινολικές ενώσεις και σχετίζονται με τη βιοσύνθεση της λιγνίνης), η οξειδάση του ασκορβικού οξέος, κ.α.

6.7.10. Ο ψευδάργυρος αποτελεί συμπάραγοντα ορισμένων ενζύμων

Ο ψευδάργυρος, προσλαμβάνεται από τα φυτά κυρίως με τη μορφή δισθενούς κατιόντος. Διαδραματίζει πολύ σημαντικό ρόλο στο μεταβολισμό των φυτών διότι επηρεάζει τη δραστηριότητα της αφυδατάσης των ανθρακικών (του ενζύμου δηλαδή που είναι υπεύθυνο για την ισορροπία ανθρακικών ιόντων - διοξειδίου του άνθρακα στα κύτταρα), σταθεροποιεί τα ριβοσώματα και εμπλέκεται στη σύνθεση των κυτοχρωμάτων. Τα ένζυμα που ενεργοποιούνται από τον ψευδάργυρο εμπλέκονται στο μεταβολισμό των υδατανθράκων, τη διατήρηση της ακεραιότητας των κυτταρικών μεμβρανών, την πρωτεϊνοσύνθεση, και τη ρύθμιση της σύνθεσης της αυξίνης. Από τον ψευδάργυρο εξαρτάται επίσης η ρύθμιση και η διατήρηση της έκφρασης των γονιδίων που απαιτούνται για την ανθεκτικότητα των φυτών έναντι καταπονήσεων. Ο ψευδάργυρος φαίνεται να επηρεάζει ακόμη την ικανότητα πρόσληψης και μεταφοράς του νερού στα φυτά μειώνοντας τις αρνητικές επιπτώσεις συντόμων περιόδων θερμικής καταπόνησης και καταπόνησης αλατότητας των φυτών. Επειδή ο ψευδάργυρος απαιτείται για τη σύνθεση της

τρυπτοφάνης η οποία είναι πρόδρομος της αυξίνης, έχει επίσης ενεργό ρόλο στη ρύθμιση των επιπέδων της φυτορμόνης αυτής.

Ο ψευδάργυρος απαιτείται για την ακεραιότητα των κυτταρικών μεμβρανών ώστε να διατηρηθεί ο προσανατολισμός των μακρομορίων και των συστημάτων μεταφοράς ιόντων. Η αλληλεπίδραση του με φωσφολιπίδια και σουλφυδρυλικές ομάδες των πρωτεϊνών των μεμβρανών συμβάλλει στη δομική ακεραιότητα των τελευταίων. Εκτός αυτών, οι μεταγραφικοί παράγοντες (βλ....) τύπου Zn-finger εμπλέκονται στην ανάπτυξη και τη λειτουργία μερών των ανθέων όπως οι ανθήρες, ο τάπητας, οι γυρεόκοκκοι και οι εκκριτικοί ιστοί του υπέρου σε πολλά είδη φυτών.

6.7.11. Το βόριο σχετίζεται με τη συγκρότηση των κυτταρικών τοιχωμάτων και των μεμβρανών

Το βόριο προσλαμβάνεται από τις ρίζες κυρίως υπό τη μορφή του αδιάστατου βορικού οξέος επειδή η συγκέντρωση των βορικών ανιόντων σε συνήθεις τιμές του εδαφικού pH είναι πάρα πολύ μικρή. Έως και το 90% του βορίου εντοπίζεται στο κυτταρικό τοίχωμα, όπου σχηματίζει δι-εστέρες βορικού οξέος με τα πηκτινικά πολυμερή συμβάλλοντας στη διατήρηση της ελαστικότητάς του. Επιπλέον, συμμετέχει πιθανώς στη σταθεροποίηση γλυκοπρωτεϊνών και γλυκολιπιδίων των πλασματικών μεμβρανών καθώς και στη συγκρότηση του κυτταροσκελετού. Τέλος, πιστεύεται ότι το βόριο εμπλέκεται στο μεταβολισμό των υδατανθράκων και των φαινολικών ενώσεων.

6.7.12. Το μολυβδαίνιο παίζει ρόλο κυρίως στην αφομοίωση του αζώτου

Το μολυβδαίνιο απορροφάται από τα φυτά με μορφή μολυβδαινικού ανιόντος που αποτελεί τη μοναδική διαθέσιμη μορφή του. Το μολυβδαίνιο εντοπίζεται σε ένα ευρύ φάσμα μεταλλοενζύμων των φυτικών κυττάρων που συμμετέχουν σε οξειδαναγωγικές αντιδράσεις, συμβάλλοντας στο σχηματισμό του ενεργού τους κέντρου. Αποτελεί αναπόσπαστο συστατικό της αναγωγάσης των νιτρικών, της οξειδάσης των θειωδών, της οξειδαναγωγάσης της ξανθίνης και άλλων ενζυμικών συστημάτων. Η αφομοίωση του Mo προϋποθέτει τη σύνδεσή του με μια πυρανοπτερίνη, σχηματίζοντας μια προσθετική ομάδα που ονομάζεται συμπαράγοντας μολυβδενίου (MoCo). Συνεπώς, ακόμη και αν το Mo είναι διαθέσιμο στα κύτταρα, παραμένει βιολογικά αδρανές έως ότου συμπλοκοποιηθεί και σχηματίσει τον MoCo.

6.7.13. Το χλώριο παίζει ρόλο κυρίως ως συνοδό ανιόν σε οσμωτικά φαινόμενα και στην ενεργοποίηση του συμπλόκου της φωτόλυσης του νερού.

Λόγω της σχετικά υψηλής διαθεσιμότητάς του στα εδάφη, το χλώριο μπορεί να συσσωρευτεί στους φυτικούς ιστούς σε επίπεδα συγκεντρώσεων μακροστοιχείων, παρά το γεγονός ότι χαρακτηρίζεται ως ιχνοστοιχείο. Οι συγκεντρώσεις στις οποίες συνήθως ανιχνεύεται είναι 10-100 φορές υψηλότερες των συγκεντρώσεων των υπόλοιπων ιχνοστοιχείων. Ωστόσο το χλώριο έχει χαρακτηριστεί ως ιχνοστοιχείο, διότι οι ποσότητες του στοιχείου που θεωρούνται αναγκαίες για την υγιή ανάπτυξη των φυτών είναι πολύ μικρές (<50-100 μM σε θρεπτικά μέσα). Στις περιπτώσεις που συσσωρεύεται σε συγκεντρώσεις ανάλογες των συγκεντρώσεων των μακροστοιχείων δεν φαίνεται να παίζει ένα σαφή βιολογικό ρόλο, εκτός αυτού του μη εξειδικευμένου οσμωλύτη. Ως απαραίτητο ιχνοστοιχείο, το χλώριο εμπλέκεται στη σταθεροποίηση του συμπλόκου φωτόλυσης του νερού του φωτοσυστήματος II (PSII) και στη ρύθμιση της δραστηριότητας ορισμένων ενζύμων όπως λ.χ. της αμυλάσης. Τα ιόντα χλωρίου παίζουν το ρόλο των συνοδών ανιόντων για ορισμένα κατιόντα όπως τα K^+ και H^+ , συμβάλλοντας στη σταθεροποίηση του ηλεκτρικού δυναμικού των κυτταρικών μεμβρανών και στη ρύθμιση της διαβάθμισης του pH. Χαρακτηριστικό παράδειγμα του ρόλου αυτού αποτελεί ο μηχανισμός ανοίγματος των στομάτων: Τα χλωριόντα εξισορροπούν τα ηλεκτρικά φορτία των ιόντων καλίου (βλ....).

6.7.14. Το νικέλιο είναι συστατικό της ουρεάσης, ενός ενζύμου που υδρολύει την ουρία.

Το νικέλιο προστέθηκε στον κατάλογο των απαραίτητων θρεπτικών στοιχείων το 1988. Είναι άφθονο στη φύση και προσλαμβάνεται με ευκολία από τις ρίζες. Το νικέλιο αποτελεί αναπόσπαστο συστατικό της ουρεάσης, του ενζύμου που καταλύει την υδρόλυση της ουρίας σε αμμωνία και διοξείδιο του άνθρακα. Για το λόγο αυτό οι απαιτήσεις των φυτών για το στοιχείο είναι εξαιρετικά χαμηλές. Έχει υπολογισθεί ότι η ποσότητα του νικελίου που είναι απαραίτητη για να ολοκληρώσει ένα φυτό το βιολογικό του κύκλο είναι περίπου 200 ng.

Τα ωφέλιμα στοιχεία

6.7.15. Το νάτριο είναι απαραίτητο σε ορισμένα είδη φυτών

Το νάτριο είναι απαραίτητο για ορισμένα είδη C₄ φυτών. Στις οικογένειες Amaranthaceae, Chenopodiaceae, και Cyperaceae, που περιλαμβάνουν C₄ φυτά (κυρίως αλόφυτα) το νάτριο απαιτείται σε επίπεδα ιχνοστοιχείων (εικόνα 6.10). Η διακρίβωση του νατρίου ως απαραίτητου θρεπτικού στοιχείου είναι εξαιρετικά δύσκολη, διότι απαντάται σε υψηλές συγκεντρώσεις σε όλα σχεδόν τα εδάφη. Στην περίπτωση έλλειψης νατρίου τα φυτά που προαναφέρθηκαν εμφανίζουν χλωρώσεις και νεκρώσεις, ή δεν μπορούν να σχηματίσουν άνθη. Συνεπώς, με βάση τα διαθέσιμα στοιχεία, το νάτριο έχειδειχθεί ότι είναι απαραίτητο για ένα πολύ περιορισμένο αριθμό φυτικών ειδών. Από την άλλη πλευρά, η εφαρμογή του νατρίου στο μέσο ανάπτυξης πολλών καλλιεργούμενων ειδών συμπεριλαμβανομένων των σπαραγγιών, του κριθαριού, του μπρόκολου, του καρότου, του βαμβακιού, της τομάτας, του σακχαρότευτλου, κ.α., έχειδειχθεί ότι προωθεί την ανάπτυξή τους. Ωστόσο σε καλλιεργούμενα C₄ είδη όπως ο αραβόσιτος, το σόργο και ζαχαροκάλαμο, το νάτριο δεν μπορεί να χαρακτηριστεί απαραίτητο, αλλά ούτε και ωφέλιμο στοιχείο.

6.7.16. Το αργίλιο προωθεί την ανάπτυξη ορισμένων φυτών

Το αργίλιο είναι το τρίτο κατά σειρά αφθονίας στοιχείο του στερεού φλοιού της γης. Αυξημένα επίπεδα αργιλίου προκαλούν συνήθως τοξικότητες, όπως η παρεμπόδιση της επιμήκυνσης και της ανάπτυξης των ριζών. Ωστόσο σε χαμηλές συγκεντρώσεις είναι ωφέλιμο για ορισμένα είδη φυτών (εικόνα 6.10). Το αργίλιο προωθεί την ανάπτυξη του *Miscanthus sinensis* και άλλων φυτικών ειδών που ευδοκιμούν σε όξινα εδάφη. Παρουσία αργιλίου τα φυτά του τσαγιού (*Camellia sinensis*), αυξάνουν τη δραστηριότητα των αντιοξειδωτικών ενζύμων, η οποία μπορεί να έχει ευεργετικές επιδράσεις στην ανάπτυξη. Επίσης το είδος *Melastoma malabathricum* συσσωρεύει αργίλιο σε υψηλές συγκεντρώσεις σε εδάφη με χαμηλή διαθεσιμότητα του στοιχείου, γεγονός που έχει ευεργετικές επιδράσεις στην ανάπτυξη της ρίζας και του βλαστού.

6.7.17. Το σελήνιο σχετίζεται με την αντιμετώπιση καταπονήσεων σε ορισμένα είδη.

Η κύρια βιοδιαθέσιμη μορφή του σεληνίου στα εδάφη είναι τα σεληνικά ιόντα, τα οποία απορροφώνται από τις ρίζες μέσω των φορέων των θειικών και αφομοιώνονται σε σεληνοκυστεΐνη ή σεληνομεθειονίνη. Παρά το γεγονός ότι το σελήνιο είναι απαραίτητο για πολλά είδη ζώων, βακτηρίων, καθώς και για το πράσινο φύκος *Chlamydomonas reinhardtii*, δεν έχει επιβεβαιωθεί ότι είναι ένα απαραίτητο στοιχείο για τα ανώτερα φυτά. Τα ευεργετικά αποτελέσματα του σεληνίου στην ανάπτυξη των φυτών αποδίδονται κυρίως στον προστατευτικό του ρόλο σε καταστάσεις καταπονήσεων και ασθενειών (εικόνα 6.10).

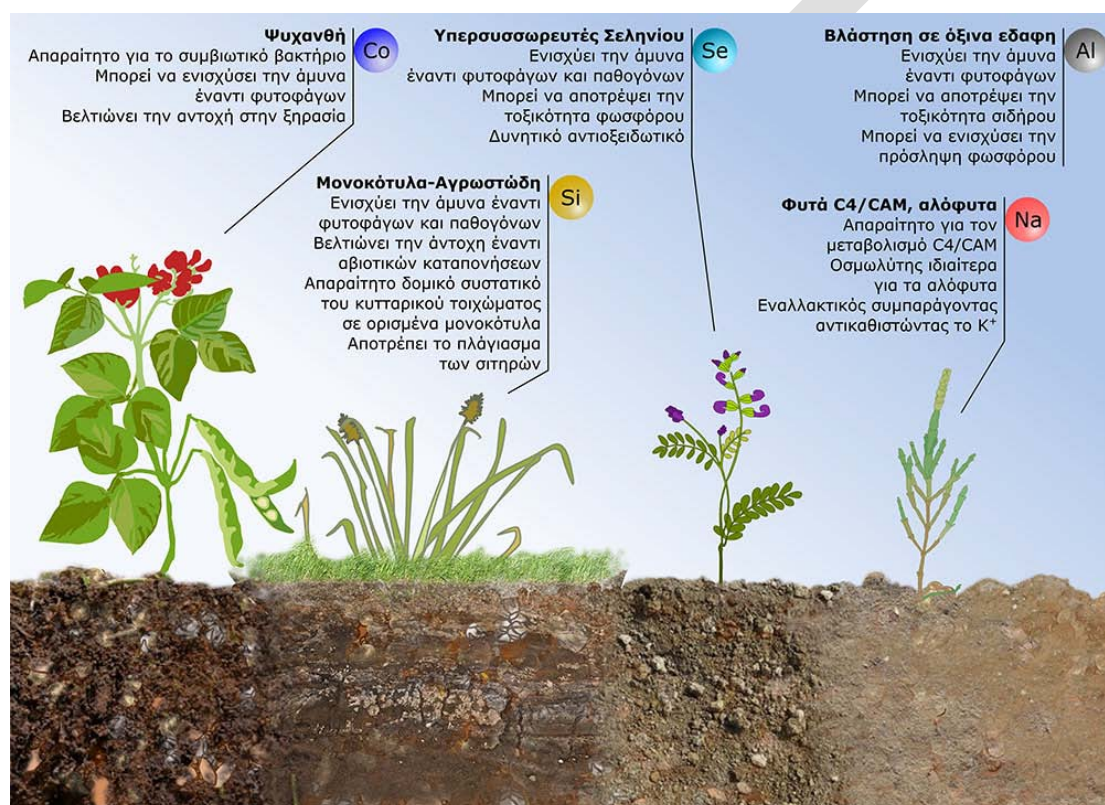
6.7.18. Το πυρίτιο ενισχύει τη σταθερότητα των κυτταρικών τοιχωμάτων ορισμένων φυτικών ειδών.

Το πυρίτιο είναι κυρίως διαθέσιμο στα φυτά ως μονοπυριτικό οξύ, Si(OH)₄. Μετά την απορρόφησή του αποτίθεται ως άμορφο ένυδρο οξείδιο του πυριτίου (SiO₂-nH₂O) σε όλα τα μέρη του φυτού, κυρίως στα κυτταρικά τοιχώματα,

όπου αλληλεπιδρά με πηκτίνες και πολυφαινόλες, και ενισχύει την ακαμψία του κυτταρικού τοιχώματος και την αντοχή του. Η συγκέντρωση του πυριτίου στα φυτά κυμαίνεται από 10-15% του ξηρού βάρους στα μονοκότυλα έως 0,5% ή λιγότερο στα ευδικότυλα. Παρά το γεγονός ότι το πυρίτιο αποτελεί ένα σημαντικό συστατικό των φυτών, δεν έχει επιβεβαιωθεί ότι είναι απαραίτητο, παρά μόνο σε μέλη της οικογένειας Equisetaceae (*Equisetum arvense*) και ορισμένων υδροφύτων της οικογένειας Poaceae (π.χ. ρύζι) (εικόνα 6.10).

6.7.19. Το κοβάλτιο είναι απαραίτητο για το σχηματισμό των φυματίων

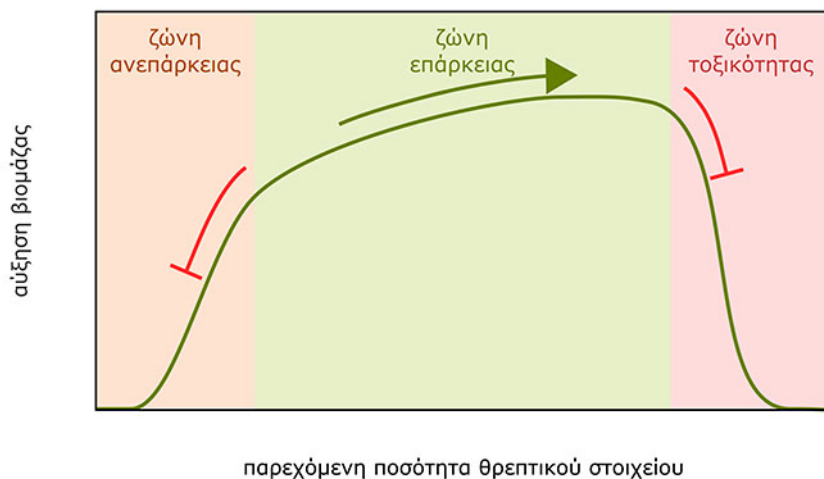
Το κοβάλτιο είναι απαραίτητο για την αύξηση των ριζόβιων, δηλαδή των αζωτοδεσμευτικών βακτηρίων που εμπλέκονται στο σχηματισμό των φυματίων στα ψυχανθή (εικόνα 6.10). Το κοβάλτιο εμπλέκεται στη βιοσύνθεση της ψυχανθαιμοσφαιρίνης, μιας πρωτεΐνης που είναι απαραίτητη για τη λειτουργία των φυματίων και επομένως τη δέσμευση του ατμοσφαιρικού αζώτου (βλ...).



Εικόνα 6.10. Οι ευεργετικές δράσεις των πέντε σημαντικότερων ωφέλιμων στοιχείων και οι οικογένειες ή λειτουργικές ομάδες φυτών τα οποία επωφελούνται.

6.8. Η έλλειψη ενός και μόνο απαραίτητου στοιχείου προκαλεί τροφопενία

Οι ανάγκες των φυτών σε θρεπτικά στοιχεία εξαρτώνται τόσο από το φυτικό είδος, όσο και από το στάδιο ανάπτυξης και μπορούν να ποσοτικοποιηθούν. Η άριστη ανάπτυξη κάθε φυτού επιτυγχάνεται σε συγκεκριμένη περιοχή συγκεντρώσεων του κάθε στοιχείου (βέλτιστα όρια). Παρέκκλιση από τα όρια αυτά, είτε λόγω ανεπάρκειας είτε λόγω υπερεπάρκειας (εικόνα 6.11), οδηγεί σε νοσηρές καταστάσεις. Στη περίπτωση της ανεπάρκειας ονομάζονται τροφопενίες, ενώ στη περίπτωση της υπερεπάρκειας τοξικότητες.



Εικόνα 6.11. Η επίδραση της διαθεσιμότητας ενός απαραίτητου θρεπτικού στοιχείου στην ανάπτυξη των φυτών (ως παραγόμενης βιομάζας). Παρουσιάζονται τα όρια ανεπάρκειας, επάρκειας και τοξικότητας. Στις περιοχές ανεπάρκειας και τοξικότητας το φυτό υφίσταται καταπόνηση. Στη ζώνη ανεπάρκειας εμφανίζονται συμπτώματα τροφопενιών και προσθήκη του θρεπτικού στοιχείου οδηγεί σε αύξηση της βιομάζας του φυτού. Στη ζώνη τοξικότητας, το φυτό όχι μόνο αδυνατεί να εκμεταλλευτεί επιπρόσθετες ποσότητες του θρεπτικού στοιχείου, αλλά παρεμποδίζεται η ανάπτυξή του.

Τα συμπτώματα που παρατηρούνται στα φυτά από την έλλειψη θρεπτικών στοιχείων ονομάζονται **τροφοπενίες**. Πρόκειται για νοσηρές, ακραίες καταστάσεις που οφείλονται σε ανεπαρκή εφοδιασμό με ένα θρεπτικό στοιχείο και έχουν ως αποτέλεσμα δραματικές μεταβολές στη δομή και λειτουργία των φυτικών ιστών και οργάνων. Επειδή κάθε ένα από τα απαραίτητα θρεπτικά στοιχεία έχει και τη δική του λειτουργική φυσιολογία (δηλ. παίζει συνήθως διαφορετικό ρόλο σε επί μέρους λειτουργίες), τα συμπτώματα των τροφопενιών υποδηλώνουν κατά κανόνα και το στοιχείο το οποίο βρίσκεται σε ανεπάρκεια και προκαλεί τα συμπτώματα (**βλέπε παράρτημα**). Π.χ. έλλειψη μαγνησίου, το οποίο αποτελεί συστατικό του μορίου της χλωροφύλλης, προκαλεί συμπτώματα διάχυτης χλώρωσης στις μεσονεύριες περιοχές των παλαιότερων φύλλων οι οποίες περιέχουν μειωμένη περιεκτικότητα σε χλωροφύλλη.

Οι ελλείψεις των θρεπτικών στοιχείων παρουσιάζουν ενδιαφέρον διότι περιορίζουν τις αποδόσεις των φυτών σύμφωνα με το **νόμο του ελαχίστου** (νόμος Liebig). Ο νόμος του ελαχίστου αναφέρει ότι οι αποδόσεις των φυτών είναι ανάλογες με την ποσότητα του θρεπτικού στοιχείου που βρίσκεται σε έλλειψη (περιοριστικός παράγοντας). Επομένως εάν παράσχουμε το θρεπτικό αυτό στοιχείο, οι αποδόσεις βελτιώνονται μέχρις ένα όριο, πέραν του οποίου ένα άλλο απαραίτητο θρεπτικό στοιχείο ή ένας άλλος παράγοντας αναδειχθεί σε περιοριστικό.

Στο **παράρτημα** του βιβλίου παρουσιάζονται φωτογραφίες των κυριότερων τροφопενιών και κλείδα για την αναγνώριση των συμπτωμάτων τους.

Νόμος του ελαχίστου (νόμος Liebig): Οι αποδόσεις των φυτών είναι ανάλογες με την ποσότητα του θρεπτικού στοιχείου που βρίσκεται σε έλλειψη (περιοριστικός παράγοντας).

Ευκίνητα στοιχεία: Απαραίτητα στοιχεία τα οποία μπορούν να επανακινητοποιηθούν σε περίπτωση έλλειψής τους.

6.9. Οι ελλείψεις απαραίτητων στοιχείων μπορεί να αντιμετωπιστούν με επανακινητοποίηση

Όταν ο εφοδιασμός των φυτών σε θρεπτικά στοιχεία είναι κατώτερος των αναγκών, παρατηρούνται ελλείψεις θρεπτικών στοιχείων. Σε αυτές τις περιπτώσεις τα φυτά έχουν αναπτύξει μηχανισμούς αντιμετώπισης της έλλειψης, μεταξύ των οποίων περιλαμβάνεται και η επανακινητοποίηση των θρεπτικών στοιχείων για τα οποία υπάρχει η δυνατότητα αυτή. Τα θρεπτικά στοιχεία αποσύρονται από όργανα ελάσσονος σημασίας (π.χ. υπερώριμα φύλλα) και κατευθύνονται προς τα πλέον ζωτικά όργανα όπως είναι οι αυξανόμενες κορυφές, τα άνθη και οι νεαροί καρποί.

Στόχος είναι πάσει θυσία να ολοκληρωθεί ο βιολογικός κύκλος του οργανισμού. Η δυνατότητα της μετακίνησης των θρεπτικών στοιχείων εξαρτάται από το βαθμό δέσμευσης και την ευκολία απεμπλοκής τους από τις θέσεις που είναι δεσμευμένα. Συνεπώς, για ορισμένα στοιχεία υπάρχει δυνατότητα εκτεταμένης επανακινητοποίησης, ενώ για άλλα ελάχιστη ή μηδενική. Στην πρώτη κατηγορία ανήκουν το άζωτο, ο φωσφόρος, το κάλιο, και το μαγνήσιο (ευκίνητα στοιχεία), ενώ στη δεύτερη το ασβέστιο, ο σίδηρος, ο χαλκός, το βόριο, ο ψευδάργυρος, και το μολυβδαίνιο. Συνέπεια της επανακινητοποίησης ενός στοιχείου είναι τα συμπτώματα της έλλειψης να εμφανίζονται στα κατώτερα (ώριμα) φύλλα ενώ στην περίπτωση μη επανακινητοποιούμενου θρεπτικού στοιχείου τα συμπτώματα εμφανίζονται στα ανώτερα (νεώτερα) φύλλα.

Εφαρμογή 6.3

Η είσοδος μη απαραίτητων στοιχείων μπορεί να προκαλέσει τροφοπενίες

Όπως προαναφέρθηκε, η ρίζα δεν απορροφά μόνο τα απαραίτητα θρεπτικά στοιχεία από το έδαφος. Επειδή η απορρόφηση των απαραίτητων θρεπτικών στοιχείων από τα φυτά παρουσιάζει έντονο ενδιαφέρον από πλευράς εφαρμογής (αφού οι συγκεντρώσεις τους άμεσα επηρεάζουν τις αποδόσεις των καλλιεργειών), το γεγονός ότι τα φυτά μέσω της ρίζας προσλαμβάνουν και μη απαραίτητα θρεπτικά στοιχεία περνά συνήθως απαρατήρητο. Εάν π.χ. ένα φυτό αναπτύσσεται σε έδαφος πλούσιο σε αργίλιο η ρίζα μπορεί να απορροφήσει σημαντικές ποσότητες από το στοιχείο αυτό, σε βάρος απαραίτητων θρεπτικών στοιχείων των οποίων η δομή και ο τρόπος πρόσληψης παρουσιάζουν ομοιότητες με εκείνες του αργιλίου. Ομοίως, στην περίπτωση καλλιεργειών σε αλατούχα εδάφη, η αυξημένη συγκέντρωση νατρίου προκαλεί μειωμένη απορρόφηση του ασβεστίου με συνέπεια την εμφάνιση τροφοπενίας παρόλο που το εδαφικό ασβέστιο είναι επαρκές.

ΕΝΟΤΗΤΑ Γ: Η μεταφορά ουσιών μέσω του ηθμού

6.10. Ο ηθμός αποτελεί τον κύριο ιστό μεταφοράς των φωτοσυνθετικών προϊόντων από τις πηγές στους αποδέκτες

Όπως αναφέρθηκε στις ενότητες Α και Β του κεφαλαίου αυτού, η αφομοίωση του CO₂ της ατμόσφαιρας στη φωτοσύνθεση οδηγεί αναπόφευκτα σε τεράστιες απώλειες νερού από τα φύλλα που πρέπει να αναπληρωθεί μέσω της μεταφοράς του από τη ρίζα. Η μεταφορά νερού από τη ρίζα συνδυάζεται και με τη μεταφορά ανόργανων θρεπτικών στοιχείων που αντλούνται μαζί με το νερό από το έδαφος. Το νερό και τα ανόργανα θρεπτικά στοιχεία μεταφέρονται από τη ρίζα προς το υπέργειο τμήμα μέσω των αγγείων του ξύλου. Από την άλλη πλευρά τα προϊόντα της φωτοσύνθεσης θα πρέπει να μεταφερθούν από τα φύλλα προς τα υπόλοιπα ετερότροφα όργανα, όπως είναι η ρίζα. Οι διάλυτοι μεταφορές και ανταλλαγής υλικών στο φυτικό σώμα, οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες, εκτός των αγγείων του ξύλου περιλαμβάνουν και έναν δεύτερο ιστό μεταφοράς, τον ηθμό. Μέσω του ηθμού μεταφέρονται τα φωτοσυνθετικά προϊόντα από τις πηγές προς τους αποδέκτες. Οι πηγές ανήκουν σε δύο κατηγορίες: α. Τα φωτοσυνθετικά όργανα (κυρίως τα φύλλα) που παράγουν και εξάγουν φωτοσυνθετικά προϊόντα και β. Τα όργανα στα οποία έχουν αποθηκευθεί τα φωτοσυνθετικά προϊόντα, τα οποία στη συνέχεια τα εξάγουν (π.χ. βλαστός, ριζώματα, κ.α.). Οι αποδέκτες είναι όργανα τα οποία δεν μπορούν να καλύψουν τις ανάγκες τους από δικούς τους πόρους, και τις οποίες αναγκαστικά καλύπτουν με εισαγωγή των φωτοσυνθετικών προϊόντων από τις πηγές (χαρακτηριστικά παραδείγματα είναι οι ρίζες, τα αναπαραγωγικά όργανα (άνθη, καρποί και σπέρματα αλλά και τα φύλλα στα αρχικά στάδια ανάπτυξής τους). Σύμφωνα με τα παραπάνω, τα αποθηκευτικά όργανα συμπεριφέρονται ως αποδέκτες όταν εισάγουν τα φωτοσυνθετικά προϊόντα και ως πηγές όταν τα εξάγουν. Αυτό προϋποθέτει την κατά περίπτωση αναστροφή της κίνησης στον ηθμό, φαινόμενο που παρατηρείται και κατά την ανάπτυξη των φύλλων, τα οποία σταδιακά μετατρέπονται από αποδέκτες σε πηγές.

Πηγές: Όργανα που εξάγουν φωτοσυνθετικά προϊόντα και ανήκουν σε δύο κατηγορίες: α. Τα φωτοσυνθετικά όργανα (κυρίως τα φύλλα) που τα παράγουν και β. τα όργανα στα οποία έχουν παροδικά αποθηκευθεί τα προϊόντα αυτά.

Αποδέκτες: Όργανα που εισάγουν φωτοσυνθετικά προϊόντα, επομένως δεν είναι αυτάρκη.

Ανατομικά ο ηθμός αποτελείται από τους ηθμοσωλήνες, τα συνοδά κύτταρα και τα κύτταρα του ηθμώδους παρεγχύματος. Οι ηθμοσωλήνες αποτελούν χαρακτηριστικό παράδειγμα κυττάρων τα οποία έχουν αποκτήσει υψηλή εξειδίκευση, διότι στερούνται πυρήνα, ενώ το κυτταρόπλασμα με ελάχιστα οργανίδια περιορίζεται περιφερειακά αφήνοντας στο κέντρο και κατά μήκος του μεγάλου τους άξονα χώρο για την ανεμπόδιση κίνηση του χυμού του ηθμού. Την έκφραση των γονιδίων που σχετίζονται με τη συντήρηση και λειτουργία των ηθμοσωλήνων έχουν αναλάβει τα συνοδά κύτταρα που βρίσκονται σε επαφή και συνδέονται με ένα πλήθος πλασμοδεσμάτων με αυτούς. Για το λόγο αυτό οι ηθμοσωλήνες και τα συνοδά κύτταρα θεωρούνται ως μία λειτουργικά ενιαία μονάδα (Εικ. 6.13). Η διάταξη των κυττάρων του ηθμού στις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες είναι τέτοια, ώστε οι ηθμοσωλήνες μεταφέρουν ουσίες παράλληλα στον άξονα του οργάνου στο οποίο ανήκουν ενώ τα κύτταρα του ηθμώδους παρεγχύματος και τα συνοδά κύτταρα συμβάλλουν στην πλευρική μεταφορά των ουσιών (εικόνα).

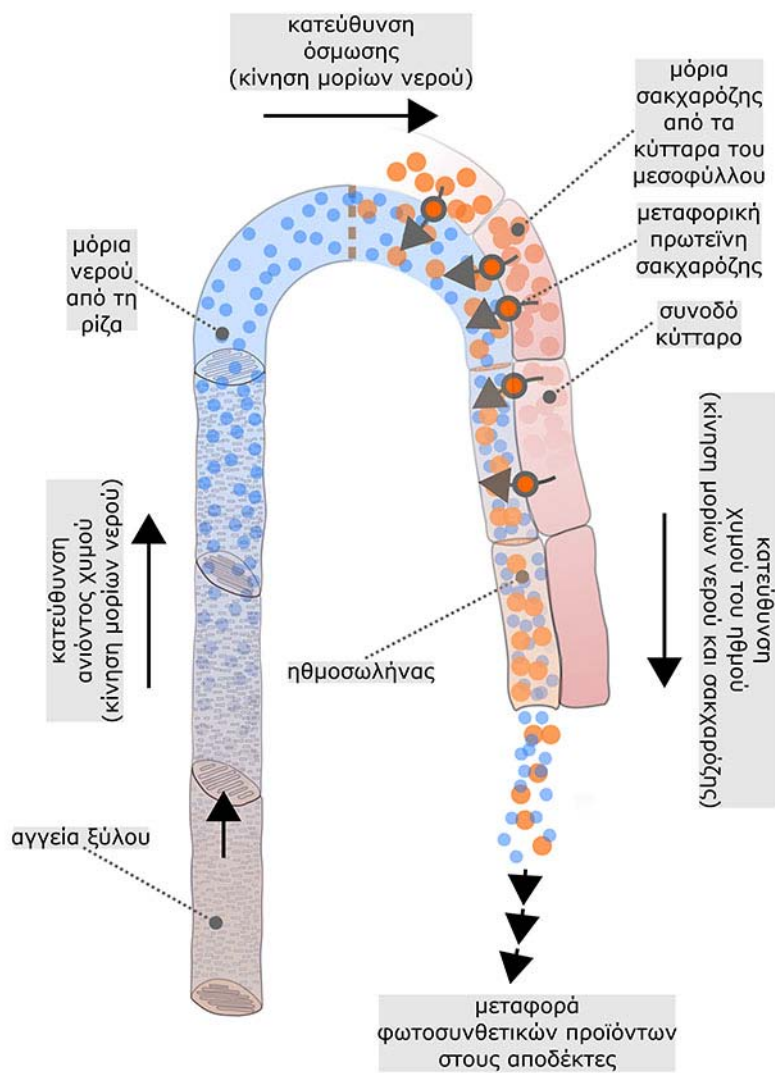
6.11. Ο χυμός του ηθμού είναι πλούσιος σε υδατάνθρακες

Τα φωτοσυνθετικά προϊόντα που μεταφέρει ο ηθμός ανήκουν σε διαφορετικές ομάδες οργανικών ενώσεων, με κυρίαρχη αυτή των υδατανθράκων που αποτελούν το κύριο συστατικό (16-25% κατά βάρος του χυμού του ηθμού). Ο κύριος υδατάνθρακας που διακινείται μέσω του ηθμού είναι η σακχαρόζη (γλυκόζη-φρουκτόζη), αλλά και άλλοι ολιγοσακχαρίτες, όπως η ραφφινόζη (σακχαρόζη-γαλακτόζη) και η σταχυόζη (ραφφινόζη-γαλακτόζη). Τα σάκχαρα αυτά μπορούν και εξυπηρετούν τις ανάγκες των αποδέκτων για δύο σημαντικούς λόγους: **1.** Πρόκειται για μη αναγωγικά σάκχαρα, δηλαδή σάκχαρα τα οποία παρουσιάζουν χημική σταθερότητα, και **2.** Οι δεσμοί μεταξύ των μονομερών (π.χ. ο δεσμός φρουκτόζης-γλυκόζης στη σακχαρόζη) είναι δεσμοί υψηλής ενέργειας ανάλογοι αυτών του ATP. Συνεπώς οι δισακχαρίτες αυτοί αποτελούν ιδανικό μέσο μεταφοράς όχι μόνο σκελετών άνθρακα για τη δημιουργία νέας βιομάζας στους αποδέκτες, αλλά και ενέργειας. Ορισμένα είδη φυτών μεταφέρουν μέσω του ηθμού και σακχαροαλκοόλες, όπως η σορβιτόλη (μηλιά, αχλαδιά) και η μαννιτόλη (ελιά). Μέσω του ηθμού μεταφέρεται και οργανικό άζωτο αλλά και ανόργανα άλατα όπως αυτά του μαγνησίου, του φωσφόρου και του καλίου. Το οργανικό άζωτο μεταφέρεται κυρίως με τη μορφή αμινοξέων (όπως η ασπαραγγίνη, η γλουταμίνη και το ασπαραγγινικό οξύ), και ουρείδων (όπως η ουρία, η κιτρουλίνη η αλλαντοΐνη και το αλλαντοϊκό οξύ). Μέσω του ηθμού διακινούνται επίσης πρωτεΐνες και φυτορμόνες.

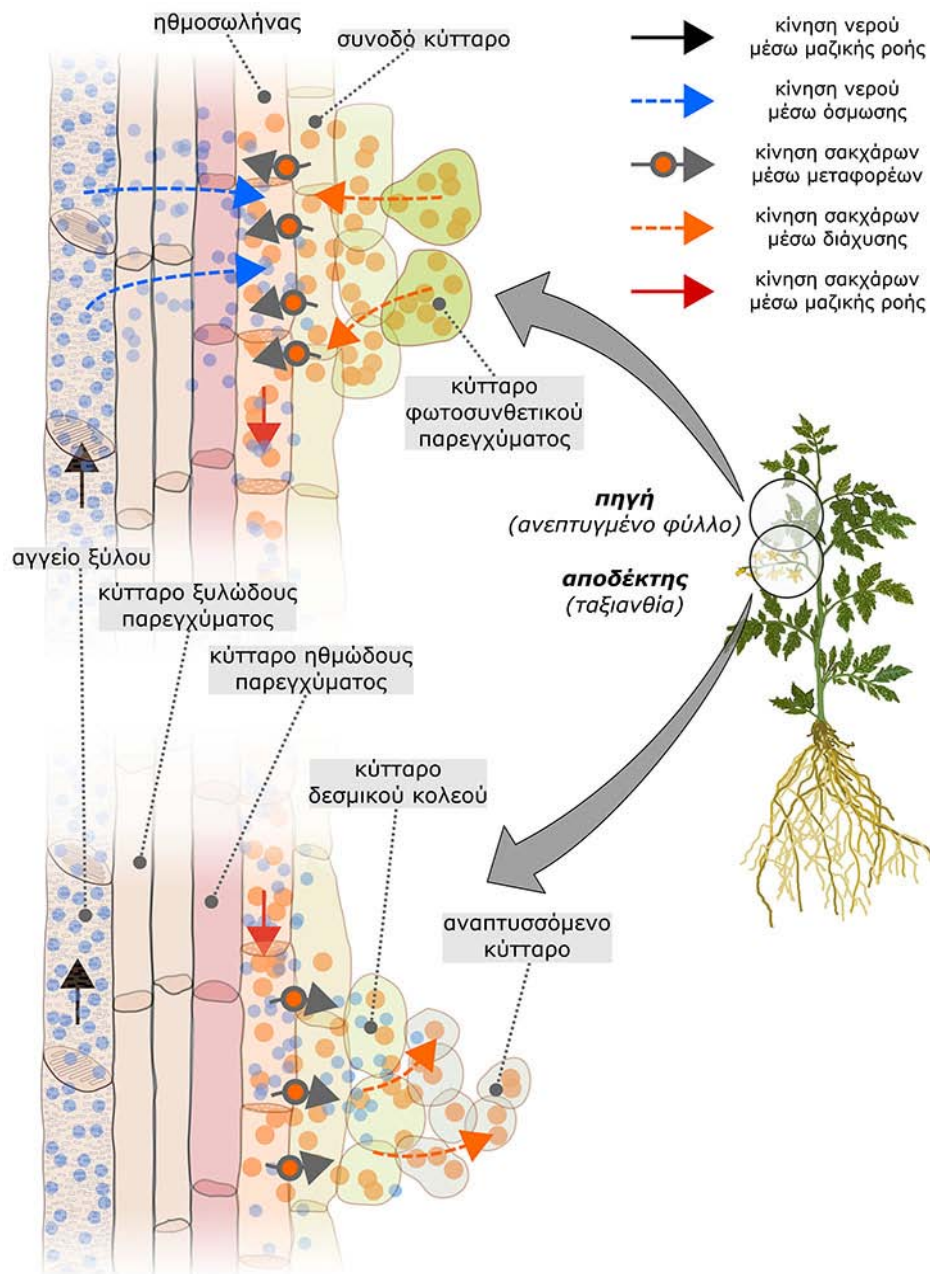
Από τα παραπάνω φαίνεται ότι το περιεχόμενο των ηθμοσωλήνων είναι ένα θρεπτικό «σιρόπι» και για το λόγο αυτό αποτελεί το διατροφικό στόχο εντόμων, κυρίως των αφίδων, οι οποίες απομυζούν τους ηθμοσωλήνες μέσω του στυλέτου τους. Ορισμένα φυτά από τη πλευρά τους θωρακίζουν τις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες περιβάλλοντας αυτές με σκληρογυματικά κύτταρα (σκληρογυματικό κολεό).

6.12. Το περιεχόμενο των ηθμοσωλήνων μεταφέρεται στους αποδέκτες μέσω μαζικής ροής

Η κίνηση του περιεχομένου του ηθμού ακολουθεί τις βασικές αρχές της μαζικής ροής, δηλ. της συνολικής μετακίνησης μιας υδάτινης μάζας σε μεγάλες αποστάσεις λόγω διαφοράς πίεσης (βλ..., βλ. επίσης ομοιότητες και διαφορές στη κίνηση του νερού στον ηθμό και στα αγγεία του ξύλου στον πίνακα 6.3). Η θεωρία πίεσης-ροής που διατυπώθηκε το 1927 από τον Münch ερμηνεύει ικανοποιητικά την κίνηση των ουσιών μέσω του ηθμού. Στη περίπτωση του οσμωμέτρου της εικόνας.... η διαφορά στο οσμωτικό δυναμικό προκάλεσε μετακίνηση μιας ποσότητας νερού από το αριστερό διαμέρισμα στο δεξί. Η μετακίνηση νερού μπορεί να είναι συνεχής εάν **α.** προστίθεται συνεχώς διαλυμένη ουσία στη θέση Α του οσμώμετρου, οπότε το οσμωτικό δυναμικό παραμένει συνεχώς χαμηλό και **β.** υπάρχει συνεχής τροφοδοσία του αριστερού διαμερίσματος με νερό (εικόνα 6.12). Ένα ανάλογο σύστημα μπορεί να μεταφέρει συστατικά σε μακρινές αποστάσεις από την πηγή (που τροφοδοτεί συνεχώς με υδατάνθρακες το σύστημα) στους αποδέκτες (που καταναλώνουν τους υδατάνθρακες) εάν υπάρχει αναπλήρωση με νερό. Με βάση το πρότυπο μεταφοράς που προαναφέρθηκε, η βασική αρχή λειτουργίας του ηθμού παρουσιάζεται στην **εικόνα 6.13.**



Εικόνα 6.12. Η προσομοίωση της λειτουργίας του ηθμού με τη λειτουργία του οσμωμέτρου της εικόνας..... Η προσθήκη σακχαρόζης (δεξιό τμήμα οσμωμέτρου) προκαλεί μαζική ροή όλου του περιεχομένου του ηθμού, υπό την προϋπόθεση ότι υπάρχει συνεχής τροφοδοσία με νερό από τα γειτονικά αγγεία του ξύλου (αριστερό τμήμα οσμωμέτρου).



Εικόνα 6.13. Η φόρτωση, η μεταφορά και η εκφόρτωση σακχαρόζης μέσω του ηθμού. Στην εικόνα παρουσιάζεται μια παραλλαγή της διαδικασίας (βλ. επίσης και εικόνα 6.12). Τα μόρια της σακχαρόζης που συντίθενται μέσω της φωτοσύνθεσης στις πηγές κινούνται έως τα συνοδά κύτταρα από όπου φορτώνονται με ενεργό μεταφορά (βλ. επίσης τη λειτουργία ενός συμμεταφορέα σακχαρόζης, εικόνα 6.14) στους ηθμοσωλήνες. Η συσσώρευση σακχαρόζης προκαλεί κίνηση νερού προς τους ηθμοσωλήνες μέσω όσμωσης. Τα γειτονικά αγγεία του ξύλου τροφοδοτούν συνεχώς το σύστημα με νερό. Λόγω αύξησης της πίεσης από την είσοδο νερού, ο χυμός του ηθμού κινείται με μαζική ροή προς τους αποδέκτες. Εκεί η εκφόρτωση των ηθμοσωλήνων γίνεται με αντίστοιχους μεταφορείς σακχαρόζης ενώ ακολουθούν και τα μόρια του νερού λόγω της αντίστροφης διαδικασίας αυτής της φόρτωσης του ηθμού. Τελικά, τα σάκχαρα κινούνται μέσω διάχυσης προς τα αναπτυσσόμενα κύτταρα.

Ένα μέρος της γλυκόζης που παράγεται στα κύτταρα του μεσόφυλλου χρησιμοποιείται από τα ίδια τα κύτταρα, ενώ το υπόλοιπο μετατρέπεται σε ένα μη-αναγωγικό σάκχαρο, τη σακχαρόζη. Η σακχαρόζη μεταφέρεται στα συνοδά κύτταρα των ηθμαγγειωδών δεσμίδων των φύλλων και στη συνέχεια προς στους ηθμοσωλήνες ενεργητικά ή παθητικά, με αποτέλεσμα την αύξηση της συγκέντρωσης της σακχαρόζης στους ηθμοσωλήνες. Οι ηθμοσωλήνες των πηγών (των φύλλων στη συγκεκριμένη περίπτωση) αντιστοιχούν με τη θέση A του οσμωμέτρου (εικόνα 6.12). Εξαιτίας της μείωσης του δυναμικού του νερού που επέρχεται με την αύξηση της συγκέντρωσης της σακχαρόζης,

εισέρχεται νερό στους ηθμοσωλήνες από τα πλησιέστερα αγγεία του ξύλου αυξάνοντας την υδροστατική πίεση των ηθμοσωλήνων. Η αύξηση της προκαλεί μετακίνηση του διαλύματος των ηθμοσωλήνων προς τους αποδέκτες. Στους αποδέκτες η σακχαρόζη εκφορτώνεται από τους ηθμοσωλήνες και μπορεί να ακολουθήσει δύο πορείες: **α.** Είτε να καταναλωθεί άμεσα **β.** Είτε να μετατραπεί σε άμυλο (μη οσμωτικά ενεργό) και να αποθηκευτεί. Και στις δύο περιπτώσεις το αποτέλεσμα είναι η ελάττωση της συγκέντρωσης της σακχαρόζης, οπότε το δυναμικό του νερού αυξάνεται με τελικό αποτέλεσμα την επιστροφή του νερού στα αγγεία του ξύλου.

Λειτουργικά ο ηθμός μπορεί να διαχωριστεί σε τρία διαδοχικά τμήματα με διαφορετικό ρόλο (εικόνα 6.13). Το πρώτο τμήμα εντοπίζεται στις πηγές και είναι επιφορτισμένο με την εισαγωγή (**φόρτωση**) των σακχάρων στους ηθμοσωλήνες (ηθμός φόρτωσης), το δεύτερο τμήμα είναι επιφορτισμένο με τη μεταφορά των ουσιών, ενώ το τρίτο τμήμα εντοπίζεται στους αποδέκτες και ευθύνεται για την εξαγωγή (**εκφόρτωση**) των ουσιών από τον ηθμό (ηθμός εκφόρτωσης). Στον ηθμό φόρτωσης, τα φωτοσυνθετικά προϊόντα φορτώνονται στο σύμπλεγμα ηθμοσωλήνων-συνοδών κυττάρων των ηθμαγγειωδών δεσμίδων των φύλλων αμέσως μετά τη βιοσύνθεσή τους στο μεσόφυλλο. Στη συνέχεια μεταφέρονται προς τα κέντρα κατανάλωσης μέσω του ηθμού μεταφοράς. Ο ηθμός μεταφοράς εντοπίζεται στις μεγάλες ηθμαγγειώδεις δεσμίδες των μίσχων, των βλαστών και των ριζών και μεταφέρει τα φωτοσυνθετικά προϊόντα όχι μόνο στους τελικούς ιστούς-αποδέκτες (π.χ. ρίζες, νεαροί καρποί κ.α.), αλλά και πλευρικά κατά μήκος της διαδρομής σε ενδιάμεσους αποδέκτες (π.χ. σε μεριστωματικά κύτταρα του βλαστού). Τέλος, στον ηθμό εκφόρτωσης γίνεται η εξαγωγή των φωτοσυνθετικών προϊόντων από το σύμπλεγμα ηθμοσωλήνα-συνοδού κυττάρου προς τα αυξανόμενα κύτταρα ή τα κύτταρα αποθήκευσης. Οι θέσεις φόρτωσης και εκφόρτωσης είναι σημαντικές τόσο για τη διατήρηση της διαφοράς του δυναμικού του νερού, όσο και στον έλεγχο της ταχύτητας μετακίνησης των ουσιών στον ηθμό. Η μετακίνηση προς τους αποδέκτες δεν οφείλεται μόνο στην φόρτωση αλλά και στην εκφόρτωση των μορίων των σακχάρων. Με άλλα λόγια, η ταχύτητα με την οποία τα σάκχαρα κινούνται προς έναν συγκεκριμένο αποδέκτη εξαρτάται μεταξύ άλλων και από το σθένος του αποδέκτη όσον αφορά στη χρήση των ουσιών αυτών.

Πίνακας 6.3. Ομοιότητες και διαφορές της λειτουργίας των αγγείων του ξύλου και των ηθμοσωλήνων

	μηχανισμός	είδος κίνησης	κινούσα δύναμη	πίεση που επικρατεί εντός του ιστού	κατάσταση κυττάρων	διάλυμα που μεταφέρεται	κατεύθυνση μεταφοράς
αγγεία ξύλου	διαπνευστικό ρεύμα	μαζική ροή	η εξάτμιση του νερού από τα φύλλα	αρνητική	νεκρά	αραιό	ανοδική
	ριζική πίεση	μαζική ροή	η συσσώρευση ιόντων που προκαλεί μείωση του δυναμικού νερού στη βάση των αγγείων	θετική	νεκρά	αραιό	ανοδική
ηθμοσωλήνες	ανάπτυξη πίεσης	μαζική ροή	η συσσώρευση σακχάρων που προκαλεί μείωση του δυναμικού νερού των ηθμοσωλήνων	θετική	ζωντανά	πυκνό	ανάλογα τη θέση αποδέκτη

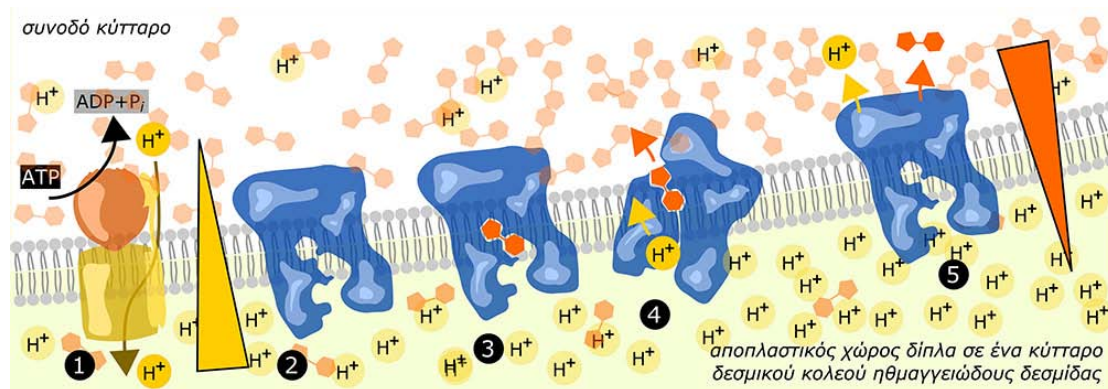
6.13. Μηχανισμοί φόρτωσης του ηθμού

Το σημείο εκκίνησης για τη μεταφορά της σακχαρόζης σε μεγάλες αποστάσεις είναι η φόρτωση του ηθμού. Η κίνηση της σακχαρόζης από τα κύτταρα του μεσόφυλλου προς τους ηθμοσωλήνες μπορεί να είναι αποπλασμική ή συμπλασμική, η δε φόρτωση του ηθμού ενεργός ή παθητική. Στην ενεργό φόρτωση, καταναλώνεται μεταβολική ενέργεια για την άντληση των φωτοσυνθετικών προϊόντων στον ηθμό αντίθετα από τη διαβάθμιση της συγκέντρωσης. Η συγκέντρωση σακχαρόζης στους ηθμοσωλήνες των φύλλων ποωδών φυτών συνήθως κυμαίνεται μεταξύ 10 και 30%, ενώ στα φωτοσυνθετικά κύτταρα είναι μόλις 0,5%. Συνεπώς η φόρτωση απαιτεί δαπάνη ενέργειας ή κατάλληλη διαβάθμιση συγκέντρωσης σακχαρόζης ή άλλο μηχανισμό.

Πιο συγκεκριμένα, στο στάδιο της φόρτωσης των ηθμοσωλήνων έχουν έως σήμερα αναγνωριστεί τρεις διαφορετικοί μηχανισμοί: η ενεργός αποπλασμική φόρτωση (συμμεταφορά σακχαρόζης-πρωτονίων), η ενεργός συμπλασμική παγίδευση και φόρτωση πολυμερών, και η παθητική συμπλασμική φόρτωση μέσω διάχυσης. Κάθε διαφορετικός μηχανισμός φόρτωσης απαιτεί έναν συγκεκριμένο τύπο συνοδών κυττάρων στο σύμπλεγμα συνοδού κυττάρου-ηθμοσωλήνα. Οι πλέον χαρακτηριστικές ενδείξεις για το είδος του μηχανισμού που ακολουθεί ένα συγκεκριμένο φυτικό είδος είναι η παρουσία ή απουσία πλασμοδεσμών μεταξύ των κυττάρων που συμμετέχουν στη φόρτωση και το είδος των σακχάρων που διακινούνται.

6.13.α. Η ενεργός αποπλαστική φόρτωση του ηθμού γίνεται με συμμεταφορά σακχαρόζης-πρωτονίων

Κατά τη διαδικασία της ενεργού αποπλαστικής φόρτωσης, η σακχαρόζη που προορίζεται για εξαγωγή εξέρχεται στον αποπλάστη των φωτοσυνθετικών κυττάρων και αντλείται προς τα συνοδά κύτταρα από ένα φορέα που είναι εξειδικευμένος για τη σακχαρόζη. Ο φορέας αυτός μεταφέρει τη σακχαρόζη μέσω ταυτόχρονης μεταφοράς πρωτονίων ως συνοδών ιόντων για τα οποία ισχύει η ευνοϊκή διαβάθμιση χημικού δυναμικού. Η ταυτόχρονη μεταφορά είναι προς την ίδια κατεύθυνση. Η μεταφορά των πρωτονίων απελευθερώνει ενέργεια η οποία αξιοποιείται για τη μεταφορά της σακχαρόζης, για την οποία δεν υπάρχει ευνοϊκή διαβάθμιση χημικού δυναμικού. Η μεταφορά αυτή είναι μεν αυθόρμητη αλλά για τη διαμόρφωση της ευνοϊκής διαβάθμισης χημικού δυναμικού των πρωτονίων έχει ήδη δαπανηθεί μεταβολική ενέργεια από κάποια αντλία πρωτονίων (H^+ -ΑΤΡάση) (εικόνα 6.14).



Εικόνα 6.14. Ο μηχανισμός συμμεταφοράς σακχαρόζης- πρωτονίων. Η συμμεταφορά σακχαρόζης (πορτοκαλί μόριο) και πρωτονίων από ένα κύτταρο δεσμικού κολεού προς ένα συνοδό κύτταρο με τη δράση ενός πρωτεϊνικού μεταφορέα που εντοπίζεται στη μεμβράνη του συνοδού κυττάρου. 1. Η διαβάθμιση ηλεκτροχημικού δυναμικού για τα πρωτόνια δημιουργείται από τη δράση μιας αντλίας πρωτονίων με δαπάνη ενέργειας (υπό μορφή ATP). 2. Ο συμμεταφορέας σακχαρόζης-πρωτονίων σε ελεύθερη μορφή. Διακρίνονται οι θέσεις δέσμησης για τα μεταφερόμενα μόρια. 3. Η αρχική δέσμηση ενός πρωτονίου τροποποιεί τη διαμόρφωση του συμμεταφορέα με αποτέλεσμα τη δυνατότητα δέσμησης σακχαρόζης. 4. Όταν και η σακχαρόζη δεσμευτεί τότε ο συμμεταφορέας υφίσταται μια ακόμα αλλαγή της δομής του η οποία έχει ως αποτέλεσμα τη μεταφορά και απελευθέρωση των μορίων στο εσωτερικό του συνοδού κυττάρου. 5. Τέλος, ο κύκλος μπορεί να επαναληφθεί καθώς η διαμόρφωση επιστρέφει πίσω σε αυτή του ελεύθερου συμμεταφορέα.

Ο μηχανισμός αυτός ονομάζεται **συμμεταφορά σακχαρόζης-πρωτονίων** και πρόκειται για τυπική περίπτωση δευτερογενούς ενεργού μεταφοράς (βλ....). Από τα συνοδά κύτταρα η σακχαρόζη μεταφέρεται με τον ίδιο μηχανισμό στους ηθμοσωλήνες (εικόνα 6.15).

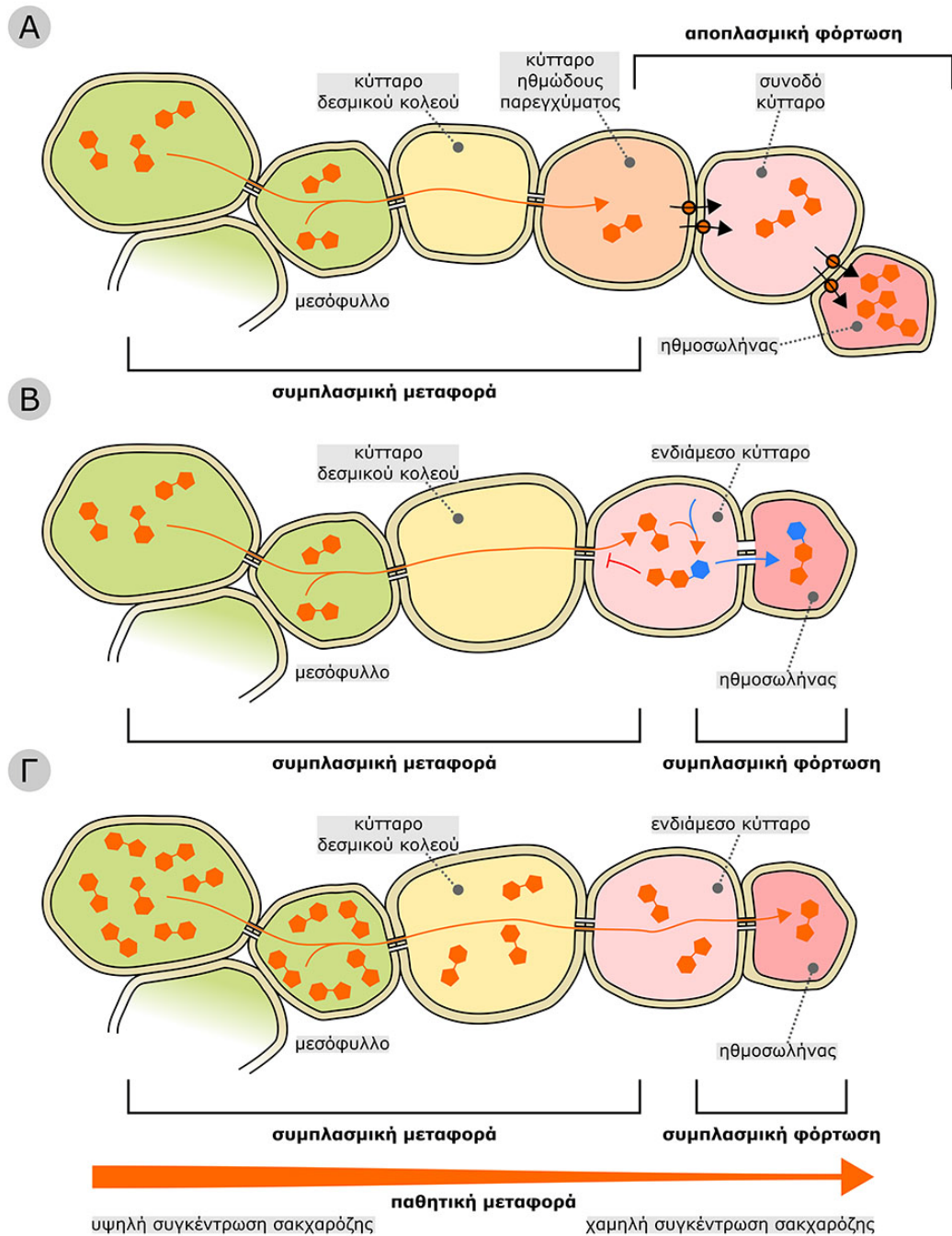
Συμμεταφορά σακχαρόζης-πρωτονίων: Η μεταφορά σακχαρόζης αντίθετα στη διαβάθμιση της συγκέντρωσής της μέσω ταυτόχρονης μεταφοράς πρωτονίων ως συνοδών ιόντων για τα οποία ισχύει η ευνοϊκή διαβάθμιση χημικού δυναμικού. Πρόκειται για δευτερογενή ενεργό μεταφορά για τη οποία είναι υπεύθυνος ένας συμμεταφορέας.

Φόρτωση ηθμού: Η είσοδος των φωτοσυνθετικών προϊόντων και η αύξηση της συγκέντρωσής τους στους ηθμοσωλήνες των πηγών.

Εκφόρτωση ηθμού: Η εξαγωγή των φωτοσυνθετικών προϊόντων από τον ηθμό προς τους αποδέκτες.

6.13.β. Ο μηχανισμός παγίδευσης πολυμερών απαντάται σε είδη που μεταφέρουν ολιγοσακχαρίτες της οικογένειας της ραφινόζης

Στην πορεία της ενεργούς συμπλαστικής παγίδευσης πολυμερών η σακχαρόζη που συντίθεται στα κύτταρα μεσόφυλλου μεταφέρεται συμπλαστικά μέσω άφθονων πλασμοδεσμάτων προς τα κύτταρα του κολεού της ηθμαγγειώδους δεσμίδας και στη συνέχεια προς εξειδικευμένα συνοδά κύτταρα, τα **ενδιάμεσα κύτταρα** (εικόνα 6.15).



Εικόνα 6.15. Οι τρεις δυνατότητες φόρτωσης του ηθμού Α. Η ενεργός αποπλασμική φόρτωση. Β. Η συμπλασμική φόρτωση μέσω παγίδευσης πολυμερών και Γ. η παθητική φόρτωση μέσω της διατήρησης υψηλών συγκεντρώσεων σακχαρόζης. Διακρίνεται η διαφορά στο μέγεθος των πλασμοδεσμάτων μεταξύ όλων των κυττάρων πριν από τα ενδιάμεσα και των πλασμοδεσμάτων μεταξύ ενδιάμεσων κυττάρων και ηθμοσωλήνων.

Στα ενδιάμεσα συνοδά κύτταρα η σακχαρόζη πολυμερίζεται προς μεγαλύτερα μόρια ολιγοσακχαριτών, όπως η ραφινόζη (γλυκόζη-φρουκτόζη-γαλακτόζη) και η σταχυόζη (γλυκόζη-φρουκτόζη-γαλακτόζη-γαλακτόζη). Ένα θεμελιώδες χαρακτηριστικό του μηχανισμού αυτού είναι ότι τα πλασμοδέσματα μεταξύ των ενδιάμεσων κυττάρων και των κυττάρων του μεσόφυλλου επιτρέπουν τη διέλευση της σακχαρόζης εντός του ενδιάμεσου κυττάρου, αλλά

δεν επιτρέπουν την επιστροφή των μεγαλύτερων μορίων, όπως της ραφινόζης και σταχυόζης, προς την αντίθετη κατεύθυνση. Ως εκ τούτου, η ραφινόζη και η σταχυόζη συσσωρεύονται σε υψηλές συγκεντρώσεις στο σύμπλοκο ηθμοσωλήνα-συνοδού κυττάρου ενώ η σακχαρόζη συνεχίζει να μεταφέρεται από τα κύτταρα του μεσόφυλλου προς τα ενδιάμεσα κύτταρα. Ο μηχανισμός αυτός καταναλώνει μεταβολική ενέργεια για να δημιουργηθεί η διαφορά συγκεντρώσεων των πολυμερισμένων σακχάρων μεταξύ ηθμού και κυττάρων του μεσόφυλλου.

6.13.γ. Η παθητική φόρτωση παρατηρείται ιδιαίτερα στα δένδρα

Η παθητική φόρτωση με διάχυση έχει αναγνωριστεί ως μια αποτελεσματική στρατηγική φόρτωσης που απαντάται με μεγαλύτερη συχνότητα σε δένδρα. Η φόρτωση του ηθμού στα είδη αυτά γίνεται παθητικά, μέσω της διατήρησης υψηλών συγκεντρώσεων σακχαρόζης, και σε ορισμένες περιπτώσεις σακχαραλκοολών, στα κύτταρα του μεσόφυλλου (εικόνα 6.15). Στηρίζεται στο γεγονός ότι τα επίπεδα σακχάρου είναι υψηλότερα στο μεσόφυλλο από ό,τι στον ηθμό και ως εκ τούτου διαχέονται παθητικά μέχρι τους ηθμοσωλήνες. Η κινητήρια δύναμη του μηχανισμού αυτού προέρχεται από τη δημιουργία ευνοϊκής διαβάθμισης συγκεντρώσεων γλυκόζης μεταξύ φωτοσυνθετικών και συνοδών κυττάρων.

6.13. δ. Η πορεία φόρτωσης του ηθμού σχετίζεται με το ρυθμό ανάπτυξης

Η παθητική φόρτωση παρουσιάζει το πλεονέκτημα της εξοικονόμησης ενέργειας, αλλά υστερεί στην ταχύτητα μεταφοράς έναντι της ενεργού φόρτωσης. Η ενεργός φόρτωση αυξάνει την απόδοση της μεταφοράς φωτοσυνθετικών προϊόντων επειδή το υψηλότερο επίπεδο των διαλυτών υδατανθράκων στους ηθμοσωλήνες μεγιστοποιεί την ποσότητα του άνθρακα και της ενέργειας που μεταφέρεται ανά μονάδα όγκου. Η πορεία αυτή είναι ιδιαίτερα διαδεδομένη στα ποώδη φυτά επειδή η ανάπτυξή τους είναι ταχεία και η παραγωγή των φύλλων συνεχής (προοδευτική παραγωγή νέων φύλλων καθ' όλη τη διάρκεια του βιολογικού κύκλου). Στα δένδρα όμως, η παραγωγή των φύλλων συμβαίνει κατά κύματα και το μεγαλύτερο μέρος των σακχάρων που χρησιμοποιούνται για τη παραγωγή της νέας βιομάζας προέρχεται από αποθηκευτικούς ιστούς (π.χ. το φλοιώδες παρέγχυμα του κορμού). Συνεπώς το πλεονέκτημα ταχύτερης μεταφοράς της ενεργού φόρτωσης δεν φαίνεται να προσδίδει και ανάλογα ανταγωνιστικά πλεονεκτήματα στα δένδρα, τα οποία ούτως η άλλως παρουσιάζουν χαμηλότερους ρυθμούς ανάπτυξης έναντι των ποωδών.

6.13.ε. Η μεταφορά μέσω του ηθμού σε υψηλόκορμα δένδρα παρουσιάζει ιδιαιτερότητες.

Κατά την κίνηση των ουσιών μέσω του ηθμού παρεμβάλλονται αντιστάσεις αντίστοιχες με αυτές που παρατηρούνται κατά την κίνηση των υγρών σε σωλήνες. Δεδομένου ότι οι ηθμοσωλήνες είναι ζωντανά κύτταρα που συνδέονται μεταξύ τους μέσω πλασμοδεσμών, το μήκος της διαδρομής μεταφοράς θα πρέπει να είναι ίσο με το ύψος του κάθε φυτού. Οι αντιστάσεις αυξάνονται αυξανόμενου του μήκους της διαδρομής, συνεπώς στα υψηλόκορμα δένδρα θα πρέπει να παίρνουν εξαιρετικά μεγάλες τιμές. Προκειμένου να είναι εφικτή η μεταφορά θα πρέπει ή να επικρατεί μια μεγάλη διαφορά πίεσης μεταξύ πηγών και αποδεκτών, ή να επικρατούν πολύ χαμηλές ταχύτητες μετακίνησης. Η θεωρία του Münch προβλέπει ότι η πίεση του ηθμού στα δένδρα θα είναι υψηλότερη από εκείνη των ποωδών ειδών. Ωστόσο τα πειραματικά δεδομένα υποστηρίζουν το αντίθετο, δηλαδή οι τιμές της πίεσης του ηθμού των δένδρων είναι χαμηλότερες εκείνων των ποωδών ειδών. Θεωρείται πιθανό ότι κατά μήκος του κορμού των δένδρων υπάρχουν σταθμοί μεταφόρτωσης στους οποίους οι κατώτεροι ηθμοσωλήνες εκφορτώνονται από τα σάκχαρα και φορτώνονται νέοι που βρίσκονται λίγο υψηλότερα αλλά επικαλύπτονται με αυτούς. Σε αυτό το σύστημα μεταφόρτωσης, οι διαλυμένες ουσίες μεταφέρονται ενεργά από τη μία μονάδα στην άλλη, παρέχοντας μια νέα ώθηση πίεσης κατά μήκος της οδού μεταφοράς.

6.14. Η εκφόρτωση του ηθμού μπορεί να συμβεί συμπλασμικά ή αποπλασμικά.

Η εκφόρτωση των σακχάρων από τους ηθμοσωλήνες προς τα κύτταρα των αποδεκτών ακολουθεί συνήθως τη συμπλασμική οδό, δηλαδή τα σάκχαρα εξάγονται μέσω των πλασμοδεσμών. Στην περίπτωση όμως των σπερμάτων, επειδή είναι συμπλασμικά απομονωμένα από το υπόλοιπο φυτό, τα σάκχαρα απελευθερώνονται στον αποπλάστη του συμπλόκου ηθμοσωλήνα-συνοδού κυττάρου, και στη συνέχεια εισέρχονται στα κύτταρα του εμβρύου με τη

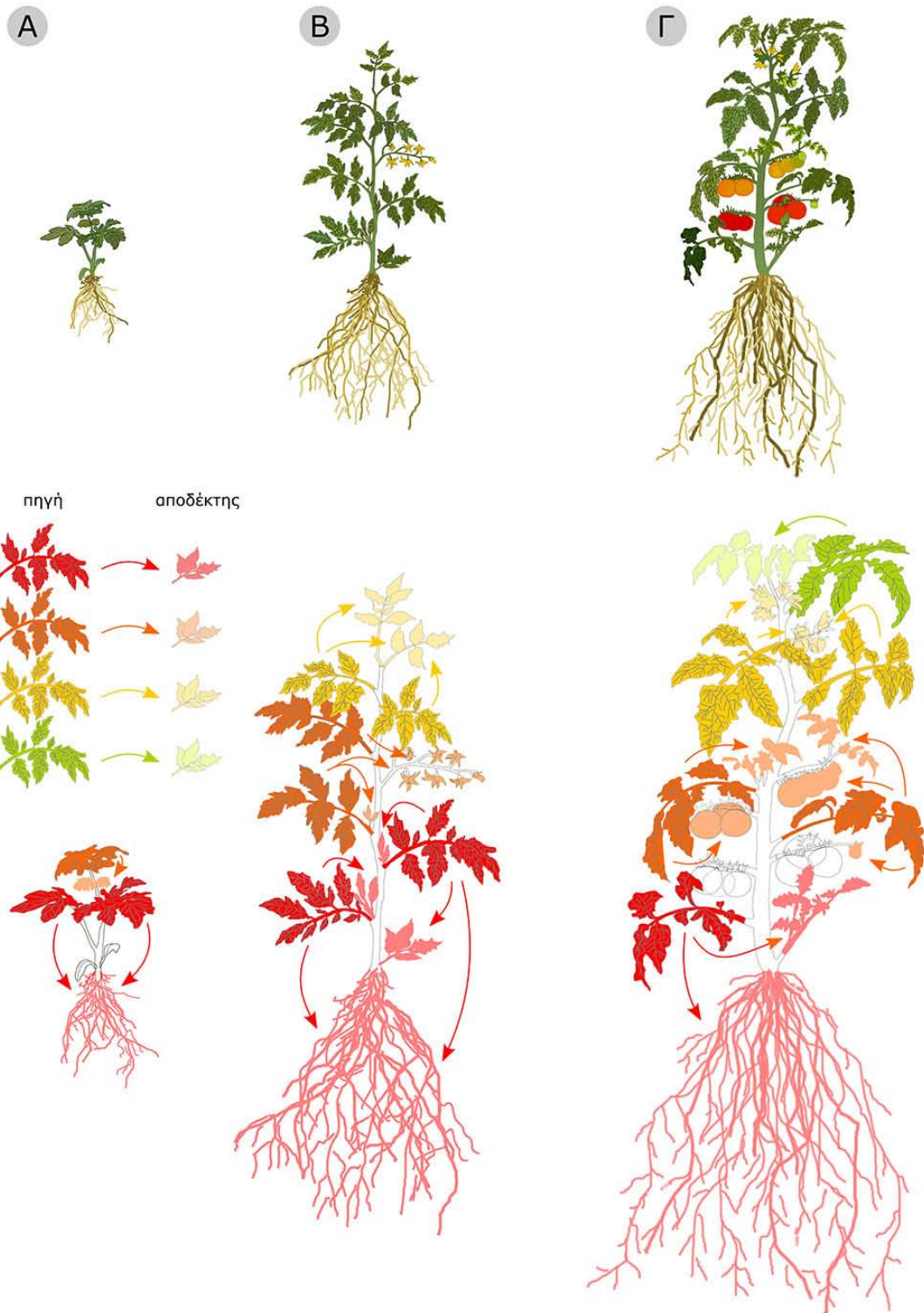
βοήθεια φορέων. Δηλαδή τα σάκχαρα σε αυτήν την περίπτωση διασχίζουν δύο μεμβράνες, πιθανόν για πληρέστερο έλεγχο.

6.15. Η διαρροή των ουσιών από τον ηθμό αντιμετωπίζεται με επανάκτηση και επαναφόρτωση

Κατά τη μεταφορά των υδατανθράκων κατά μήκος του ηθμού μπορεί να συμβούν πλευρικές απώλειες. Οι απώλειες αυτές, εάν δεν αποβλέπουν στον εφοδιασμό ενδιάμεσων αποδεκτών θα πρέπει να ανακτηθούν. Η διαρροή των υδατανθράκων γίνεται συνήθως παθητικά μέσω της αποπλασμικής οδού ενώ η επανάκτηση και η επαναφόρτωσή τους γίνεται ενεργητικά μέσω φορέων. Ο μηχανισμός διαρροής-επανάκτησης ελέγχει τη διαβάθμιση του δυναμικού του νερού μεταξύ των πηγών και των αποδεκτών και επιτρέπει μια σταθερή ροή στους ηθμοσωλήνες.

6.16. Η κατανομή των φωτοσυνθετικών προϊόντων στους αποδέκτες

Η κατανομή των φωτοσυνθετικών προϊόντων βασίζεται στον ανταγωνισμό μεταξύ των διαφορετικών αποδεκτών. Συνεπώς, το μεγάλο μέγεθος και ταχύτητα αύξησης ενός αποδέκτη αυξάνουν τις απαιτήσεις του σε σάκχαρα έναντι των υπολοίπων. Επίσης το είδος και οι απαιτήσεις των αποδεκτών μεταβάλλονται κατά τη διάρκεια του βιολογικού κύκλου των φυτών. Από την άλλη πλευρά οι πηγές (δηλ. τα φωτοσυνθετικά ενεργά φύλλα) κατανέμουν τα φωτοσυνθετικά προϊόντα ανάλογα με τις απαιτήσεις και την απόσταση από τον αποδέκτη. Δύο παραδείγματα θα αποσαφηνίσουν την παραπάνω πρόταση. Ένα αρτίβλαστο τοματιάς έχει δύο βασικούς αποδέκτες: Την αυξανόμενη κορυφή του βλαστού και την αυξανόμενη ρίζα. Τα ανώτερα ώριμα φύλλα αναλαμβάνουν την τροφοδοσία της αυξανόμενης κορυφής του βλαστού (αυξανόμενα φύλλα, μεριστώματα), ενώ τα κατώτερα φύλλα της ρίζας. Σε ένα μεγαλύτερης ηλικίας φυτό τοματιάς που έχει εισέλθει στο αναπαραγωγικό στάδιο, οι ταξιανθίες αποτελούν έναν πρόσθετο αποδέκτη με υψηλές απαιτήσεις σε σάκχαρα. Στη περίπτωση αυτή τα ανώτερα ώριμα φύλλα τροφοδοτούν κατά προτεραιότητα τις ταξιανθίες και δευτερευόντως τις αυξανόμενες κορυφές. Τα κατώτερα φύλλα εφοδιάζουν τη ρίζα ενώ τα μεσαία κατευθύνουν τα φωτοσυνθετικά προϊόντα στο βλαστό για αποθήκευση με μορφή αμύλου. Σε ένα ακόμη μεγαλύτερης ηλικίας φυτό τοματιάς που σχηματίζει πλέον καρπούς, άμεση προτεραιότητα έχουν οι αυξανόμενοι καρποί, αμέσως μετά εφοδιάζονται τα άνθη, μετά οι αυξανόμενες κορυφές και τέλος η ρίζα. Παράλληλα υδρολύεται το άμυλο του βλαστού και τα σάκχαρα μετακινούνται προς τους νεαρούς καρπούς. Και σε αυτή την περίπτωση τα κατώτερα φύλλα εφοδιάζουν τη ρίζα, τα φύλλα που είναι κοντά στους καρπούς εφοδιάζουν τους καρπούς, τα ανώτερα ώριμα φύλλα εφοδιάζουν τις αυξανόμενες κορυφές, αλλά όλες οι πηγές από κοινού δίδουν προτεραιότητα στους αυξανόμενους καρπούς (Εικόνα 6.16).



Εικόνα 6.16. Η διακίνηση των φωτοσυνθετικών προϊόντων σε τρία στάδια ανάπτυξης της τοματιάς. **A.** Κατά το βλαστητικό στάδιο οι κύριοι αποδέκτες είναι η ρίζα και τα νεαρά εκπυτσοσόμενα φύλλα και βλαστοί. **B.** Τα αναπαραγωγικά όργανα που σχηματίζονται αποτελούν πλέον τους κύριους αποδέκτες και η διανομή των φωτοσυνθετικών προϊόντων είναι περισσότερο πολύπλοκη. **Γ.** Οι ανεπτυγμένοι (κόκκινοι) καρποί δεν αποτελούν πλέον αποδέκτες.

Ως δεύτερο παράδειγμα αναφέρεται ένα φυτό πατατιάς, το οποίο σχηματίζει κονδύλους. Η τροφοδοσία των κονδύλων έχει άμεση προτεραιότητα, και ένα σημαντικό μέρος των φωτοσυνθετικών προϊόντων των φύλλων κατευθύνεται προς τους κονδύλους όπου και αποθηκεύονται με μορφή αμύλου. Οι αυξανόμενες κορυφές του

βλαστού, οι ρίζες, τα άνθη και οι καρποί αποτελούν αποδέκτες με μικρότερες απαιτήσεις. Ακόμη και τα νεώτερα ώριμα φύλλα, τα οποία βρίσκονται σε μικρή απόσταση από τους καρπούς και τα άνθη, κατευθύνουν τον κύριο όγκο των φωτοσυνθετικών τους προϊόντων προς τους κονδύλους.

Βιβλιογραφία

- Barker AV, Pilbeam DJ. (eds).2015. Handbook of Plant Nutrition, 2nd ed. CRC Press
- Barraclough PB, Leigh RA. 1984. The growth and activity of winter wheat roots in the field: the effect of sowing date and soil type on root growth of high-yielding crops. *The Journal of Agricultural Science* 103: 59-74.
- Chaumont F, Tyreman SD. 2014. Aquaporins: Highly regulated channels controlling plant water relations. *Plant Physiology* 164: 1600-1618.
- De Schepper V, De Swaef T, Bauweraerts I, Steppe K. 2013. Phloem transport: a review of mechanisms and controls *Journal of Experimental Botany* 64: 4839-4850.
- Ganie MA, Akhter F, Bhat MA, Malik AR, Junaid JM, Shah MA, Bhat AH, Bhat TA. 2013. Boron – a critical nutrient element for plant growth and productivity with reference to temperate fruits. *Current Science* 104: 76-85.
- Gilroy S. 2016. Rapid Long-Distance Electrical and Calcium Signaling in Plants. *Annual Review of Plant Biology*, in press
- Hafeez B, Khanif YM, Saleem M. 2013. Role of Zinc in Plant Nutrition- A Review. *American Journal of Experimental Agriculture* 3: 374-391.
- Hawkesford MJ, Barraclough P. 2014. Θρέψη των καλλιεργούμενων φυτών Επιμελ. Έκδοσης Δ. Μπουράνης, Ουτοπία.
- Hepler PK. 2005. Calcium: A Central Regulator of Plant Growth and Development *Plant Cell* 17: 2142–2155.
- Lynch JP, Chimungu JG, Brown KM. 2014. Root anatomical phenes associated with water acquisition from drying soil: target for crop improvement. *Journal of Experimental Botany* 65: 6155-6166
- Marschner P. (ed).2012. Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants (Third Edition) Elsevier Ltd
- Maathuis FJM. 2009. Physiological functions of mineral macronutrients. *Current Opinion in Plant Biology* 12: 250-258.
- Mendel RR, Kruse T. 2012. Cell biology of molybdenum in plants and humans. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular Cell Research* 1823: 1568–1579.
- Millaleo R, Reyes-Diaz M, Ivanov AG, Mora ML, Alberdi M. 2010. Manganese as essential and toxic element for plants: transport accumulation and resistance mechanisms *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 10: 470 – 481.
- Norton R., Mikkelsen R, Jensen T. 2013. Sulfur for Plant Nutrition *Better Crops* 97: 10-12.
- Wild A. (ed). 1998. Russell's, Soil conditions and Plant Growth 11th edition. Longman Scientific and Technical.

DRAFT