



ΓΕΩΠΟΝΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ

AGRICULTURAL UNIVERSITY OF ATHENS

Φυσιολογία Καταπονήσεων των Φυτών

Ενότητα 6:

Ανεπάρκεια Οξυγόνου (2/2), 1ΔΩ

Τμήμα: Επιστήμης Φυτικής Παραγωγής

Διδάσκοντες: Γεώργιος Καραμπουρνιώτης

Γεώργιος Λιακόπουλος



Ευρωπαϊκή Ένωση
Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο



ΥΠΟΥΡΓΕΙΟ ΠΑΙΔΕΙΑΣ & ΘΡΗΣΚΕΥΜΑΤΩΝ, ΠΟΛΙΤΙΣΜΟΥ & ΑΘΛΗΤΙΣΜΟΥ
ΕΙΔΙΚΗ ΥΠΗΡΕΣΙΑ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗΣ

Με τη συγχρηματοδότηση της Ελλάδας και της Ευρωπαϊκής Ένωσης





Μαθησιακοί Στόχοι

- Σημασία του οξυγόνου για τα φυτά, καταστάσεις οξυγόνωσης του εδάφους, επιπτώσεις της έλλειψης οξυγόνου, στρατηγικές και μηχανισμοί αντιμετώπισης.



Λέξεις Κλειδιά

- νορμοξία,
- υποξία,
- ανοξία,
- αερέγχυμα,
- φακίδια,
- πνευματοφόρα,
- πρωτεΐνες αναερόβιας καταπόνησης,
- αιμοσφαιρίνες,
- κύκλος Hb/NO,
- αναερόβια αναπνοή,
- γαλακτικό οξύ,
- αιθυλένιο,
- μετα-ανοξική καταπόνηση.



Στρατηγικές Αντιμετώπισης

- Η στρατηγική της διαφυγής
- Η στρατηγική της αποφυγής
- Η στρατηγική της ανθεκτικότητας



Η Στρατηγική της Διαφυγής

- Στην κατηγορία αυτή ανήκουν είδη φυτών τα οποία διαβιούν σε συνθήκες περιβάλλοντος όπου **σπάνια παρατηρείται κατάκλιση** ή πλημμύρα των εδαφών. Τα σπέρματα των περισσότερων από τα φυτικά είδη της κατηγορίας αυτής **δεν βλαστάνουν** σε συνθήκες ανοξίας ή υποξίας.



Η Στρατηγική της Αποφυγής

- Τα φυτά της κατηγορίας αυτής διαθέτουν την ικανότητα να εφοδιάζουν τους ιστούς τους με επαρκείς συγκεντρώσεις οξυγόνου, παρά την επικράτηση αναερόβιων συνθηκών στον περιβάλλοντα χώρο.
- Οι τροποποιήσεις αυτές μπορεί να είναι προϊόν εξελικτικής προσαρμογής ή εγκλιματισμού.
- Η στρατηγική αυτή απαιτεί κατάλληλες μορφολογικές και ανατομικές τροποποιήσεις του βλαστού, των μίσχων των φύλλων και της ρίζας ούτως ώστε να γίνεται απρόσκοπτα η τροφοδοσία των κυττάρων τους με οξυγόνο.



Αποφυγή: Οι Κατάλληλες Τροποποιήσεις 1/4

- Επιφανειακές ρίζες
- Ανάδυση φύλλων στην επιφάνεια
- Αερέγχυμα ή οδός του οξυγόνου
- Σχηματισμός αερεγχύματος
- Φράγματα στην διάχυση του οξυγόνου
- Οξυγόνωση του υποστρώματος
- Ευφυής σχεδιασμός του αερεγχύματος



Επιφανειακές Ρίζες 1/2

- Οι ρίζες των περισσότερων υδροφύτων αναπτύσσονται κοντά στην επιφάνεια του εδάφους, αποφεύγοντας τα βαθύτερα ανοξικά στρώματα.





Επιφανειακές Ρίζες 2/2

- Οι ρίζες των περισσότερων υδροφύτων αναπτύσσονται κοντά στην επιφάνεια του εδάφους, αποφεύγοντας τα βαθύτερα ανοξικά στρώματα.





Ανάδυση Φύλλων στην Επιφάνεια 1/2

- Σε ορισμένα είδη (π.χ. στο *Nymphoides peltata*) η παραμονή των νεαρών εκπτυσσόμενων φύλλων στο νερό προκαλεί συσσώρευση ενδογενούς αιθυλενίου το οποίο διεγείρει την επιμήκυνση των κυττάρων του μίσχου.
- Ως αποτέλεσμα, ο μίσχος επεκτείνεται τόσο, ώστε το φύλλο να αναδύεται στην επιφάνεια του νερού και να εκτίθεται στον αέρα.



Ανάδυση Φύλλων στην Επιφάνεια 2/2

- Σε ορισμένα είδη (π.χ. στο *Nymphoides peltata*) η παραμονή των νεαρών εκπτυσσόμενων φύλλων στο νερό προκαλεί συσσώρευση ενδογενούς αιθυλενίου το οποίο **διεγείρει την επιμήκυνση των κυττάρων του μίσχου**.
- Ως αποτέλεσμα, ο μίσχος επεκτείνεται τόσο, ώστε το φύλλο να **αναδύεται στην επιφάνεια του νερού** και να εκτίθεται στον αέρα.





Αερέγχυμα η Οδός του Οξυγόνου 1/2

- Στα περισσότερα υδρόφυτα, αλλά και στα περισσότερα φυτά που διαθέτουν την ικανότητα εγκλιματισμού σε συνθήκες κατάκλισης του εδάφους, ο βλαστός και οι ρίζες διαθέτουν ή δημιουργούν ένα δίκτυο αεραγωγών που ονομάζεται **αερέγχυμα**, οι οποίοι επικοινωνούν μεταξύ τους με επιμήκεις συνδέσεις.



Αερέγχυμα η Οδός του Οξυγόνου 2/2

- Στα περισσότερα ελόβια υδρόφυτα το αερέγχυμα σχηματίζεται στις ρίζες **ανεξάρτητα από την ύπαρξη ανοξίας ή υποξίας** στο εξωτερικό περιβάλλον.
- Ωστόσο σε ορισμένα μη υδρόφυτα (όπως π.χ. στο καλαμπόκι) ο κατάλληλος **εγκλιματισμός με την εφαρμογή αναερόβιων συνθηκών** αποτελεί το έναυσμα για τη δημιουργία του.

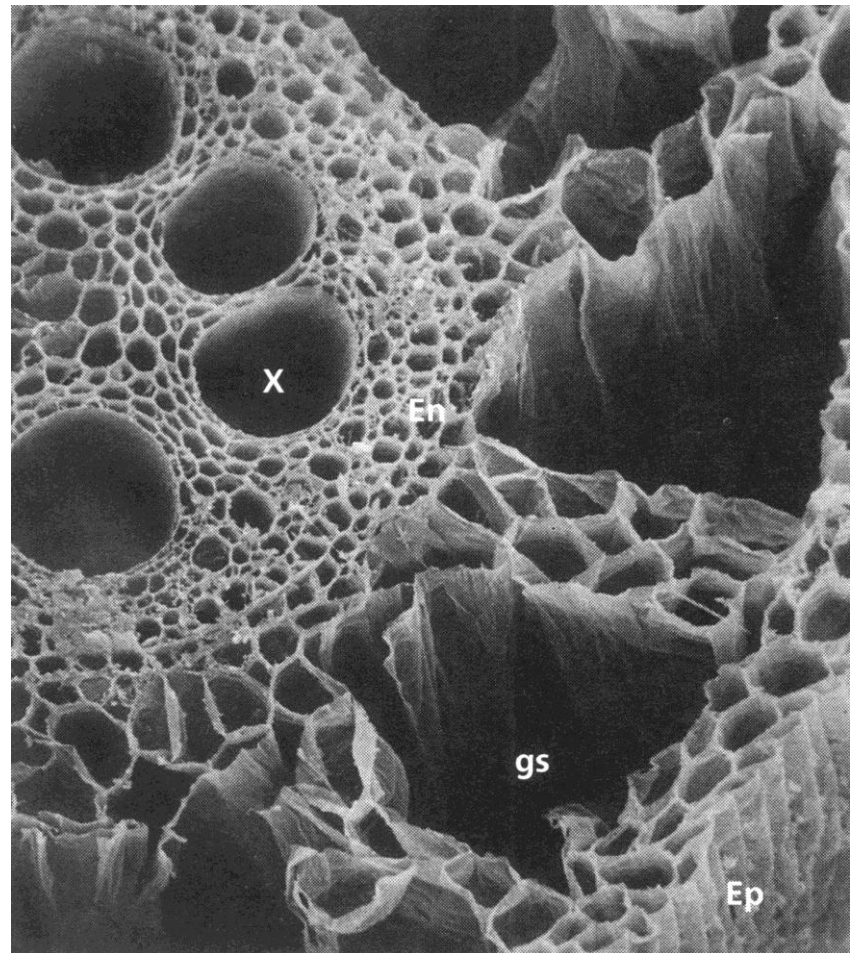
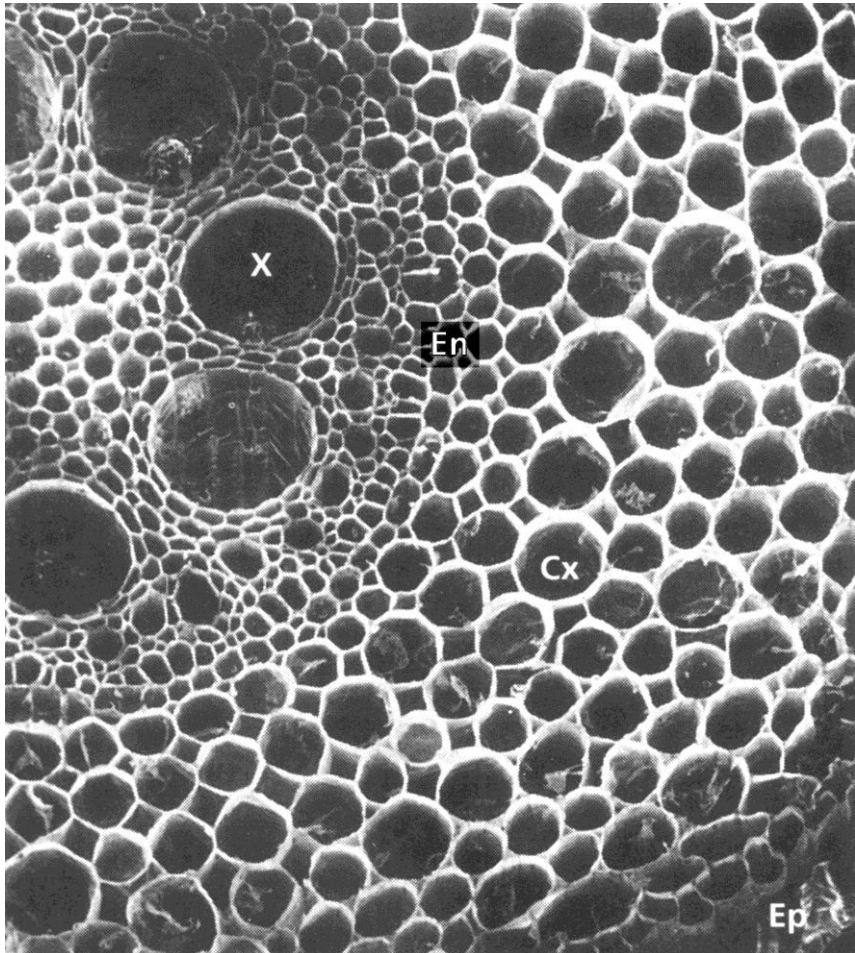


Σχηματισμός Αερεγχύματος 1/2

- Σε ανατομικό επίπεδο στο καλαμπόκι επάγεται ο σχηματισμός αερεγχύματος στη βάση του βλαστού και στις νεαρές αναπτυσσόμενες ρίζες.
- Το αιθυλένιο επάγει τη δημιουργία **σχιζογενών** και **λυσιγενών** χώρων στην περιοχή του φλοιώδους παρεγχύματος οι οποίοι θα αποτελέσουν τελικώς το δίκτυο του αερεγχύματος.
- Οι λυσιγενείς χώροι σχηματίζονται με τη νέκρωση και λύση ορισμένων μόνο κυττάρων τα οποία είναι ευαίσθητα στο αιθυλένιο.



Σχηματισμός Αερεγχύματος 2/2



- Σχηματισμός αερεγχύματος σε ρίζα καλαμποκιού.



Φράγματα στην Διάχυση του Οξυγόνου

- Στις ρίζες των τυπικών υδρόφυτων (χαρακτηριστικός εκπρόσωπος το ρύζι) το αερέγχυμα περιβάλλεται από κύτταρα στα κυτταρικά τοιχώματα των οποίων **έχουν εναποτεθεί σουβερίνη και λιγνίνη** σχηματίζοντας φράγματα τα οποία προβάλλουν **ισχυρή αντίσταση στη παθητική διάχυση του οξυγόνου** προς το εξωτερικό περιβάλλον.
- Αντίθετα οι ρίζες των μη υδροφύτων στις οποίες δημιουργείται αερέγχυμα δεν διαθέτουν τόσο ισχυρά φράγματα και επομένως **αδυνατούν να διεισδύσουν σε μεγάλα βάθη.**



Οξυγόνωση του Υπόστρώματος

- Σε ορισμένα φυτά η μεταφορά οξυγόνου μέσω του αερεγχύματος **υπερβαίνει τις ανάγκες της αναπνοής των οργάνων τους**, με αποτέλεσμα να μπορούν να **οξυγονώνουν το υπόστρωμα** στο οποίο αναπτύσσονται οι ρίζες μέσω διάχυσης του οξυγόνου προς το εξωτερικό.

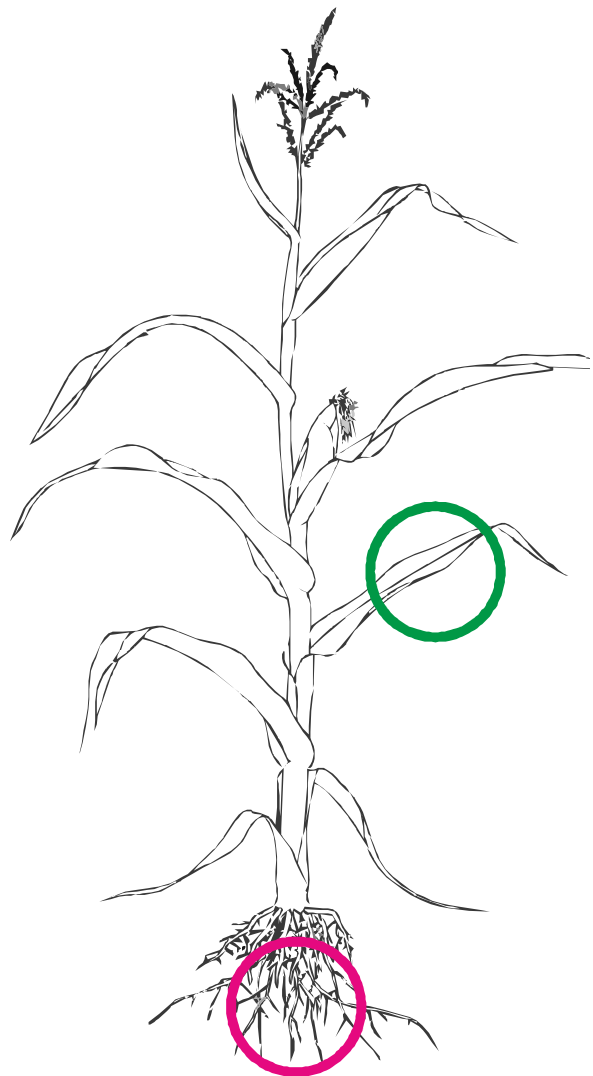


Ο Ευφυής Σχεδιασμός του Αερεγγύματος 1/2

- Η μετακίνηση του οξυγόνου στο αερέγγυμα συμβαίνει είτε μέσω διάχυσης είτε μέσω μαζικής ροής.
- Η διάχυση συμβαίνει λόγω της διαφοράς των μερικών πιέσεων O_2 που δημιουργείται κατά μήκος του αερεγγύματος.
- Η μετακίνηση μέσω μαζικής ροής προϋποθέτει μια διαφορά στην ατμοσφαιρική πίεση μεταξύ των φύλλων και των ριζών.



Ο Ευφυής Σχεδιασμός του Αερεγχύματος 2/2





Αποφυγή: Οι Κατάλληλες Τροποποιήσεις 2/4



Έξοδος πνευματοφόρων από την άμμο σε είδος μανγκρόβιου.



Αποφυγή: Οι Κατάλληλες Τροποποιήσεις 3/4



Πνευματοφόρα σε είδος μανγκρόβιου.



Αποφυγή: Οι Κατάλληλες Τροποποιήσεις 4/4

Χειρισμός	Αριθμός επακτών ριζών που σχηματίζονται
Μάρτυρας (αερόβιο περιβάλλον)	4
Μάρτυρας (αναερόβιο περιβάλλον)	43
Αυξίνη	45
Αιθυλένιο	44
Αιθυλένιο+παρεμποδιστής	8

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



Η Στρατηγική της Ανθεκτικότητας 1/7

- Τα φυτά τα οποία χαρακτηρίζονται από τη στρατηγική αυτή διαθέτουν ορισμένους τουλάχιστον ιστούς ή κύτταρα που έχουν την ικανότητα να διατηρούν **στοιχειώδη μεταβολική δραστηριότητα** ακόμη και αν βρίσκονται σε περιβάλλον **υποξίας** ή **ανοξίας** για παρατεταμένη χρονική περίοδο.
- Στην κατηγορία αυτή περιλαμβάνονται τα ριζώματα των ειδών *Schoenoplectus lacustris*, *Scirpus maritimus*, *Typha angustifolia*, το έμβρυο και το κολεόπτυλο του ρυζιού και του ζιζανίου *Echinochloa crus-galli* var. *Oryzicola*.



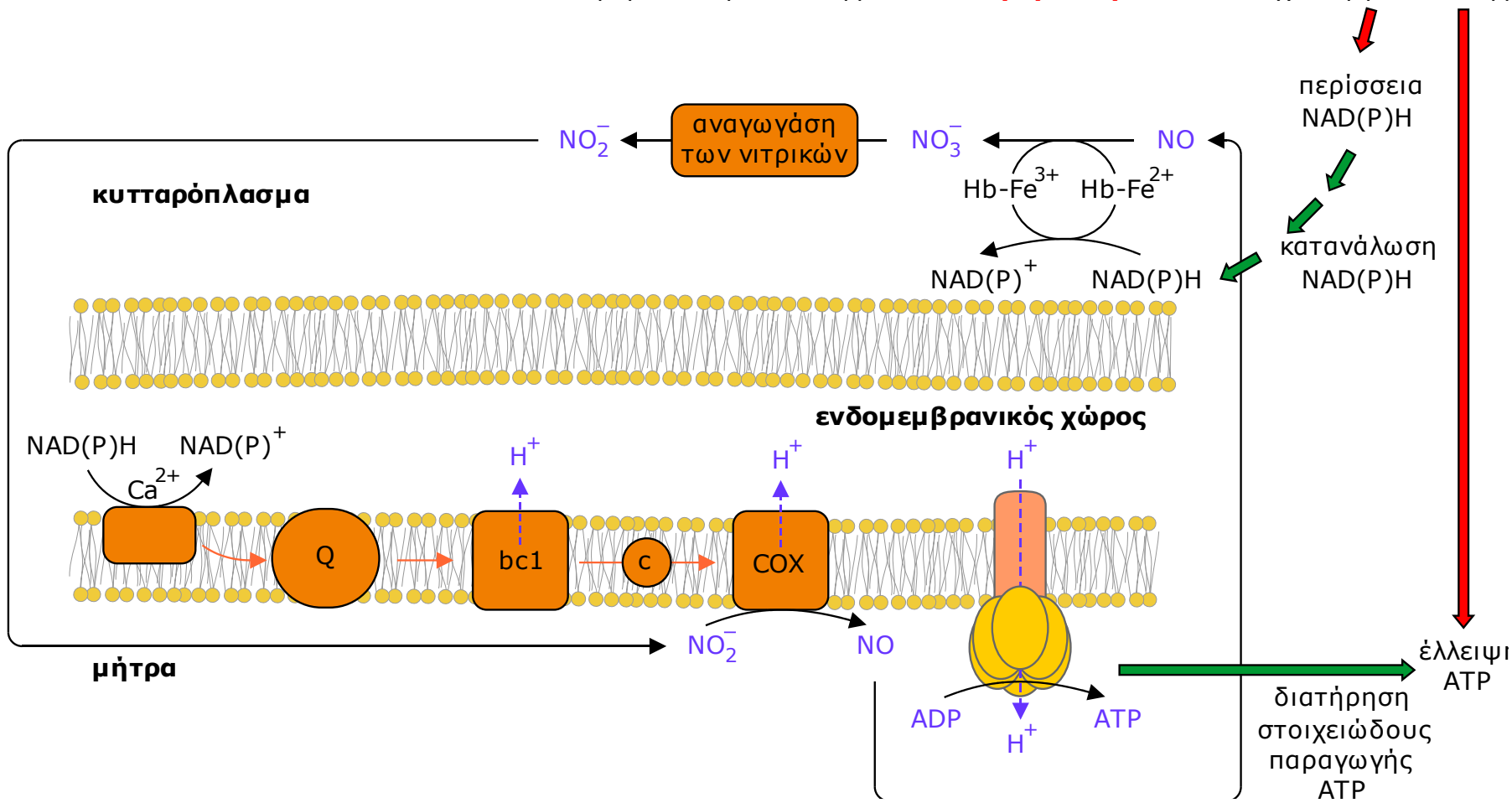
Η Στρατηγική της Ανθεκτικότητας 2/7

- Τα χαρακτηριστικά τα οποία καθορίζουν την επιβίωση στις συνθήκες αυτές φαίνεται ότι αφορούν σε **έλεγχο του κυτταροπλασματικού pH**, και συνεχή παραγωγή ATP μέσω της γλυκολυτικής οδού και της αναερόβιας ζύμωσης, σε συνδυασμό με αποθήκευση επαρκών αποθεμάτων άνθρακα και ενέργειας ώστε να καλύπτονται οι ανάγκες του ενεργοβόρου αυτού μεταβολισμού.
- Σε ορισμένα ανθεκτικά φυτά τα μιτοχόνδρια διατηρούν την ικανότητα μεταφοράς ηλεκτρονίων μέσω **εναλλακτικών οξειδασών** ή διαφορετικού τύπου κυτοχρωμάτων.



Η Στρατηγική της Ανθεκτικότητας 3/7

παρεμπόδιση αναπνοής ← **αναερόβιωση** → επιτάχυνση γλυκόλυσης





Η Στρατηγική της Ανθεκτικότητας 4/7

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



Η Στρατηγική της Ανθεκτικότητας 5/7

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



Η Στρατηγική της Ανθεκτικότητας 6/7

- Τα ριζώματα των φυτών που διαχειμάζουν σε συνθήκες ανοξίας μέσα στην ιλύ σε παρόχθιες περιοχές ελών, λιμνών κλπ, την Άνοιξη εκπτύσσουν φύλλα τα οποία **έρχονται σε επαφή με τον αέρα**. Τα φύλλα πλέον τροφοδοτούν μέσω του **αερεγχύματος** με οξυγόνο τα ριζώματα, των οποίων ο αναερόβιος μεταβολισμός μετατρέπεται σε **αερόβιο**.



Η Στρατηγική της Ανθεκτικότητας 7/7

- Η μετάβαση οργάνων ή ιστών από την κατάσταση υποξίας ή ανοξίας σε αερόβιες συνθήκες αποτελεί έναν επί πλέον παράγοντα μεταβολικής καταπόνησης (μετα-ανοξική καταπόνηση), λόγω των εξαιρετικά δραστήριων ελεύθερων ριζών οξυγόνου οι οποίες σχηματίζονται στο αερόβιο περιβάλλον.
- Ριζώματα ανθεκτικά σε ανοξικές συνθήκες διαθέτουν, εκτός των άλλων, και τους κατάλληλους βιοχημικούς μηχανισμούς εξουδετέρωσης των ελεύθερων ριζών O_2 . Το ένζυμο κλειδί στο μηχανισμό αυτόν είναι η δισμουτάση του σουπερ-οξειδικού ανιόντος, SOD. Η δραστηριότητα του ενζύμου αυτού είναι εξαιρετικά αυξημένη σε ανθεκτικά ριζώματα υπό συνθήκες ανοξίας, ούτως ώστε ο ιστός να ανταποκριθεί αποτελεσματικά στην παροχή O_2 από τα νεαρά εκπτυσσόμενα φύλλα.



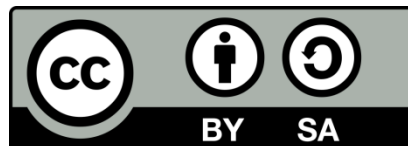
Βιβλιογραφία

- Bailey-Serres J and Voesehek LACJ. 2008. Flooding stress: Acclimations and genetic diversity. *Annual Review of Plant Biology* 59: 13-39.
- Dordas C. 2009. Nonsymbiotic hemoglobins and stress tolerance in plants. *Plant Science* 176: 433-440.
- Grichko, V. P. and Glick B. R. 2001. Ethylene and flooding stress in plants. *Plant Physiology and Biochemistry* 39: 1-9.
- Igamberdiev AU and Hill RD. 2009. Plant mitochondrial function during anaerobiosis. *Annals of Botany* 103: 259-268.
- Irfan M, Hayat S, Hayat Q, Afroz S, Ahmad A. 2010. Physiological and biochemical changes in plants under waterlogging. *Protoplasma* 241: 3-17.
- Licausi F. 2011. Regulation of the molecular response to oxygen limitations in plants. *New Phytologist* 190: 550-555.



Άδειες Χρήσης

- Το παρόν εκπαιδευτικό υλικό υπόκειται σε άδειες χρήσης Creative Commons.
- Για εκπαιδευτικό υλικό, όπως εικόνες, που υπόκειται σε άλλου τύπου άδεια χρήσης, η άδεια χρήσης αναφέρεται ρητώς.





Χρηματοδότηση

- Το παρόν εκπαιδευτικό υλικό έχει αναπτυχθεί στο πλαίσιο του εκπαιδευτικού έργου του διδάσκοντα.
- Το έργο «**Ανοικτά Ακαδημαϊκά Μαθήματα Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών**» έχει χρηματοδοτήσει μόνο την αναδιαμόρφωση του εκπαιδευτικού υλικού.
- Το έργο υλοποιείται στο πλαίσιο του Επιχειρησιακού Προγράμματος «Εκπαίδευση και Δια Βίου Μάθηση» και συγχρηματοδοτείται από την Ευρωπαϊκή Ένωση (Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο) και από εθνικούς πόρους.



Ευρωπαϊκή Ένωση
Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο



ΕΠΙΧΕΙΡΗΣΙΑΚΟ ΠΡΟΓΡΑΜΜΑ
ΕΚΠΑΙΔΕΥΣΗ ΚΑΙ ΔΙΑ ΒΙΟΥ ΜΑΘΗΣΗ
επένδυση στην κοινωνία της γνώσης
ΥΠΟΥΡΓΕΙΟ ΠΑΙΔΕΙΑΣ ΚΑΙ ΘΡΗΣΚΕΥΜΑΤΩΝ
ΕΙΔΙΚΗ ΥΠΗΡΕΣΙΑ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗΣ

Με τη συγχρηματοδότηση της Ελλάδας και της Ευρωπαϊκής Ένωσης



ΕΣΠΑ
2007-2013
πρόγραμμα για την ανάπτυξη
ΕΥΡΩΠΑΪΚΟ ΚΟΙΝΩΝΙΚΟ ΤΑΜΕΙΟ



Σημείωμα Αναφοράς

Copyright Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών 2014. Τμήμα Επιστήμης Φυτικής Παραγωγής, Γεώργιος Καραμπουρνιώτης/ Γεώργιος Λιακόπουλος. «Φυσιολογία Καταπονήσεων των Φυτών». Έκδοση: 1.0. Αθήνα 2014. Διαθέσιμο από τη δικτυακή διεύθυνση: <https://mediasrv.aua.gr/eclass/courses/OCDCS100/>



Σημείωμα Αδειοδότησης

Το παρόν υλικό διατίθεται με τους όρους της άδειας χρήσης Creative Commons Αναφορά, Παρόμοια Διανομή 4.0 [1] ή μεταγενέστερη, Διεθνής Έκδοση. Εξαιρούνται τα αυτοτελή έργα τρίτων, π.χ. φωτογραφίες, διαγράμματα κ.λ.π., τα οποία εμπεριέχονται σε αυτό και τα οποία αναφέρονται μαζί με τους όρους χρήσης τους στο «Σημείωμα Χρήσης Έργων Τρίτων».



Η άδεια αυτή ανήκει στις άδειες που ακολουθούν τις προδιαγραφές του Ορισμού Ανοικτής Γνώσης [2], είναι ανοικτό πολιτιστικό έργο [3] και για το λόγο αυτό αποτελεί ανοικτό περιεχόμενο [4].

[1] <http://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>

[2] <http://opendefinition.org/okd/ellinika/>

[3] <http://freedomdefined.org/Definition/EI>

[4] <http://opendefinition.org/buttons/>



Διατήρηση Σημειωμάτων

Οποιαδήποτε αναπαραγωγή ή διασκευή του υλικού θα πρέπει να συμπεριλαμβάνει:

- το Σημείωμα Αναφοράς
 - το Σημείωμα Αδειοδότησης
 - τη δήλωση Διατήρησης Σημειωμάτων
 - το Σημείωμα Χρήσης Έργων Τρίτων (εφόσον υπάρχει)
- μαζί με τους συνοδευόμενους υπερσυνδέσμους.