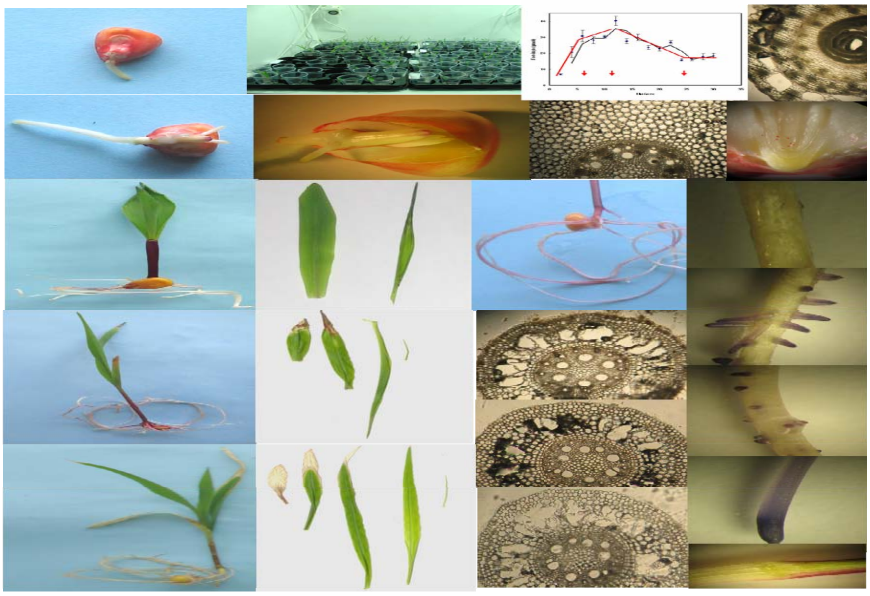
Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών
Τμήμα Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας
Τομέας Βιολογίας Φυτών
Εργαστήριο Φυσιολογίας & Μορφολογίας Φυτών

Πρόγραμμα Μεταπτυχιακών Σπουδών

«Βιοτεχνολογία & Εφαρμογές στη Γεωπονία»

Κατεύθυνση: Μοριακή Οικολογία &Ανίχνευση Γενετικά Τροποποιημένων Οργανισμών



Μελέτη της ανάπτυξης νεαρών φυτών αραβοσίτου σε στάσιμο νερό

ΔΗΜΗΤΡΙΟΣ Ι. ΚΩΣΤΑΡΑΣ

Επιβλέπων:
Μπουράνης Δημήτριος
Καθηγητής
Εργαστήριο Μορφολογίας και Φυσιολογίας Φυτών

Μεταπτυχιακή εργασία

Αθήνα 2010

Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών
Τμήμα Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας
Τομέας Βιολογίας Φυτών
Εργαστήριο Φυσιολογίας & Μορφολογίας Φυτών

Πρόγραμμα Μεταπτυχιακών Σπουδών

«Βιοτεχνολογία & Εφαρμογές στη Γεωπονία»

Κατεύθυνση: Μοριακή Οικολογία &Ανίχνευση Γενετικά Τροποποιημένων Οργανισμών

Μελέτη της ανάπτυξης νεαρών φυτών αραβοσίτου σε στάσιμο νερό

ΔΗΜΗΤΡΙΟΣ Ι. ΚΩΣΤΑΡΑΣ

Επιβλέπων:
Μπουράνης Δημήτριος
Καθηγητής
Εργαστήριο Μορφολογίας και Φυσιολογίας Φυτών

Μεταπτυχιακή εργασία

Αθήνα 2010

Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών
Τμήμα Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας
Τομέας Βιολογίας Φυτών
Εργαστήριο Φυσιολογίας & Μορφολογίας Φυτών

«Μελέτη της ανάπτυξης νεαρών φυτών αραβοσίτου σε στάσιμο νερό»

Η ανάθεση της μελέτης έγινε με απόφαση της Γενικής Συνέλευσης του Τμήματος Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας (Συνεδρία 5η/15-12-2009) κατά την οποία εγκρίθηκε το θέμα.

Τριμελής εξεταστική επιτροπή:

Δ. Μπουράνης, Καθηγητής	**(Επιβλέπων)**
Γ. Αιβαλάκης, Επικ. Καθηγητής	**(Μέλος)**
Δ. Μηλιώνη, Επικ. Καθηγήτρια	**(Μέλος)**

Μεταπτυχιακή εργασία του μεταπτυχιακού φοιτητή

Δημητρίου Ι. Κωσταρά

Περίληψη

Στην παρούσα μεταπτυχιακή εργασία μελετήθηκε η ανάπτυξη νεαρών φυτών αραβοσίτου σε στάσιμο νερό. Για την μελέτη αυτή νεαρά φυτά αραβοσίτου (*Zea mays*) αναπτύχθηκαν για 30 ημέρες σε θάλαμο στο εργαστήριο σε συνθήκες πλήρους έλλειψης θρεπτικών. Μετρήθηκαν τα διάφορα στοιχεία της βιομάζας, όπως η νωπή και η ξηρή μάζα, καθώς και η περιεκτικότητα των οργάνων σε νερό. Προσδιορίστηκαν τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων για όλα τα όργανα στο ριζικό σύστημα και στο υπέργειο τμήμα. Επίσης αναλύθηκε ιδιαίτερα το ριζικό σύστημα και μετρήθηκαν τα μήκη των οργάνων του όπως και των τμημάτων που σχετίζονται με την ύπαρξη των πλάγιων ριζών καθώς επίσης έγινε εντοπισμός του σουπεροξειδικού ανιόντος. Τέλος εντοπίστηκε αερέγχυμα του οποίου ποσοτικοποιήθηκε η κατανομή στο φλοιώδες παρέγχυμα, τόσο σε δύο τύπους ριζών όσο και στο μεσοκοτύλιο.

Κατά την ανάλυση των μετρήσεων διαπιστώθηκε ότι ο σπόρος του νεαρού φυτού μέχρι την $13^{η}$ ημέρα έχει χάσει την περισσότερη νωπή και ξηρή του μάζα, ενώ την $9^{η}$ ημέρα σημειώνει τη μέγιστη τιμή σε περιεχόμενο νερό.

Το ριζικό σύστημα γενικά εμφανίζει συνεχή αύξηση στην νωπή του μάζα και τις 30 ημέρες. Η ξηρή του μάζα αυξάνει μέχρι την $9^{η}$ ημέρα και μετά σταθεροποιείται. Η υγρασία του ριζικού αυξάνει συνεχώς, έχοντας μια κάμψη την $9^{η}$ ημέρα και φθάνοντας την μέγιστη τιμή σε περιεχόμενο νερό την $22^{η}$. Τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων του ριζικού συστήματος αυξάνουν μέχρι την $12^{η}$ ημέρα περνώντας δύο φάσεις αύξησης, μια γρήγορη μέχρι την $6^{η}$ και μια αργή μέχρι την $12^{η}$, και στην συνέχεια μειώνονται μέχρι την $26^{η}$ ημέρα. Το μήκος του αυξάνει μέχρι την $14^{η}$ ημέρα και μετά σταθεροποιείται. Το σουπεροξειδικό ανιόν εντοπίστηκε και στους τρεις τύπους ριζών στο τμήμα Α και μόνο στις εκπτυγμένες και εκπτυσσόμενες πλάγιες ρίζες. Στις εμβρυακές ρίζες μέχρι την $25^{η}$ ημέρα είχε σταματήσει οποιαδήποτε χρώση, ενώ στις βλαστογενείς υπήρχε μέχρι και την $29^{η}$. Ανάλογα εντοπίστηκε αερέγχυμα τόσο στην πρωτογενή και στις βλαστογενείς ρίζες όσο και στο μεσοκοτύλιο. Ο εντοπισμός υπήρξε στα τμήματα ELR και LR που έφεραν εκπτυσσόμενες και εκπτυγμένες πλάγιες ρίζες αντίστοιχα. Το αερέγχυμα έφθασε το 50% περίπου της επιφάνειας του φλοιώδους παρεγχύματος στο τμήμα LR της πρωτογενούς ρίζας και στο 23% στις βλαστογενείς ρίζες, ενώ στο ELR έφθασε το

39% περίπου και το 16% αντίστοιχα. Στο μεσοκοτύλιο έφθασε στο 50% της επιφάνειας του φλοιώδους παρεγχύματος.

Το υπέργειο συμπεριφέρεται διαφορετικά σε σχέση με το ριζικό όσον αφορά την νωπή μάζα. Μέχρι την $25^{η}$ ημέρα κρατά την μάζα του σταθερή και κατόπιν την μειώνει απότομα. Αντίθετα έχει την περίσσεια της ξηρής μάζας ενώ καταναλώνει νερό αντίστοιχα με τη νωπή μάζα. Τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων αυξάνουν στο υπέργειο μέχρι την $12^{η}$ ημέρα και μετά μειώνονται.

Συνολικά το φυτό αυξάνει το νωπό του βάρους μέχρι την $18^{η}$ ημέρα και μετά σταθεροποιεί την ανάπτυξη του. Μειώνει την κατανομή της ξηρής του μάζας από την $5^{η}$ ημέρα μέχρι την $13^{η}$ και αυξάνει την κατανομή της περιεκτικότητας σε νερό μέχρι την $9^{η}$ και μετά σταθεροποιεί την κατανομή. Στην ίδια κατάσταση παρατηρούνται τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων. Το φυτό αυξάνει μέχρι την $12^{η}$ ημέρα την συσσώρευση των σακχάρων και στην συνέχεια από την $22^{η}$ ημέρα και μετά η κατανομή είναι σταθερή.

Στα περισσότερα όργανα οι κρίσιμες μέρες είναι η $6^{η}$ που συνήθως σταματά η απότομη αύξηση στην κατανομή κάποιου οργάνου, η $12^{η}$ που σταματά τελείως η αύξηση και προφανώς εξαντλείται η τροφοδοσία από τον σπόρο και οι μέρες 20 με 22 που πλέον το φυτό δείχνει έντονα σημάδια φυσιολογικής γήρανσης. Παρόλα αυτά, το σίγουρο είναι ότι το φυτό παρότι καταπονείται, ακολουθεί το αναπτυξιακό πρόγραμμα του με αργοπορία, προφανώς διότι δίνει προτεραιότητα στις διαδικασίες ανακύκλωσης των υλικών για υποστήριξη των αναπτυσσομένων οργάνων.

Επιστημονική περιοχή: Φυσιολογία θρέψης φυτών
Λέξεις κλειδιά: αραβόσιτος, θρεπτική καταπόνηση, ενεργές μορφές οξυγόνου, αερέγχυμα

Study of growth of young maize plants in stagnant water

Abstract

The aim of this postgraduate research was to study the growth of young plants of maize in stagnant (deionized) water. For the purposes of this study young plants of maize (Zea mays) were developed for 30 days in a booth in the laboratory in conditions of complete lack of nutrients. The various elements of biomass were measured, including fresh and dry mass, as well as the content of the water of the plant organs. The levels of extractable sugars were determined for all the plant organs in the root system as well as in the upper part of the plant. In addition, the root system was analyzed in detail and the lengths of the root types were measured as sections that are related to lateral roots, while the presence of superoxide anion was also detected. Finally, aerenchyma was located and its distribution in the cortex was quantified, in two types of roots as well as in the mesocotyl area.

At the analysis of measurements it was realized that the seed of the young plant has lost most of its fresh and dry mass by the 13th day, while on the 9th day it has the maximum/largest value in content water.

The root system in general presents continuous increase in its fresh mass during all of the 30 days. Its dry mass increases until the 9th day and then it stabilizes. The humidity of the root system increases continuously and there is a decrease on the 9th day and it reaches the maximum value in content water during the 22nd day. The levels of extractable sugars of the root system increase until the 12th day passing two phases of increase: a rapid one until the 6th day and a slow until the 12th. They then decrease by the 26th day. The length of the root system increases until the 14th day and then stabilizes. The superoxide anion was detected in the three types of roots in section A and only in the lateral and the early lateral roots. In the embryonic roots, all pigmentation had ceased by the 25th day, whereas in the adventitious (crown) roots it remained until the 29th. Aerenchyma was detected both in the primary and the adventitious, as well as in the mesocotyl respectively. It was localized in the ELR and LR sections respectively. Aerenchyma reached 50% of the surface of the cortex in the LR section of the primary root and 23% in the adventitious roots, while in the ELR it reached 39% and 16% respectively. In the mesocotyl it reached 50% of the surface of the cortex.

The upper part of the plant behaves differently than the root system in regard to the fresh mass. Until the 25th day it keeps its mass constant and then abruptly decreases it. On the contrary it has excess of dry mass while it consumes water in accordance with the consumption of fresh mass. The levels of extractable sugars increase in the upper part of the plant until the 12th day and then decrease.

In general the plant increases its fresh weight until the 18th day and then stabilizes its growth. It decreases the distribution of dry mass from the 5th day until the 13th, it increases the distribution of content in water by the 9th and then stabilizes the distribution. The levels of extractable sugars are observed in the same condition. The plant increases the accumulation of sugars until the 12th day and then from the 22nd day and forwards the distribution is constant.

In most plant organs the critical days are the 6th when the abrupt increase in the distribution of some organ usually stops, the 12th when the increase ceases completely and as it follows the feeding by the seed is exhausted, and the days 20 to 22 when the plant shows intense marks of physiologic ageing. Nevertheless, although the plant is distressed, it follows its developmental program in a lower rate, apparently because it gives priority in the processes of recycling of materials for support of developing organs.

Scientific area: Plant nutrition physiology

Keywords: maize, nutritious distress, reactive oxygen species, aerenchyma.

Ευχαριστίες

Η εκπόνηση της παρούσας μελέτης πραγματοποιήθηκε στο Εργαστήριο Φυσιολογίας και Μορφολογίας Φυτών του Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών, υπό την άμεση επίβλεψη του Καθηγητή κ. Δ. Μπουράνη, στα πλαίσια του Προγράμματος Μεταπτυχιακών Σπουδών του Τμήματος Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας.

Η εργασία αυτή θα ήταν αδύνατο να ολοκληρωθεί αν δεν είχαν συμβάλλει άνθρωποι τους οποίους θα ήθελα να ευχαριστήσω. Έτσι, θέλω να εκφράσω την ευγνωμοσύνη μου στον Καθηγητή κ. Δ. Μπουράνη για την επιλογή του θέματος, το αμέριστο ενδιαφέρον και την πολύτιμη καθοδήγηση του. Επίσης, θέλω να ευχαριστήσω τα μέλη της συμβουλευτικής και εξεταστικής επιτροπής τον Επίκουρο Καθηγητή κ. Γ. Αιβαλάκη και την Επίκουρη Καθηγήτρια κα Δ. Μηλιώνη για τις πολύτιμες διορθώσεις που εισηγήθηκαν διαβάζοντας αυτήν την εργασία και συμβάλλοντας ουσιαστικά στη διαμόρφωση του τελικού κειμένου.

Ιδιαίτερα, θέλω να ευχαριστήσω την Λέκτορα κα Σ. Χωριανοπούλου για την καθοδήγηση και την συνεργασία της.

Ευχαριστώ θερμά τους συνάδελφους του εργαστηρίου Γιώργο Παπανικολάου και Αναστάσιο Πιτσιλαδή που αποτέλεσαν σημαντικό στήριγμα κατά την διάρκεια των πειραμάτων και μου προσέφεραν μεγάλη υποστήριξη και βοήθεια.

Τέλος, μεγάλο ευχαριστώ οφείλω στην οικογένειά μου για την αμέριστη συμπαράσταση τους στην προσπάθεια μου.

Περιεχόμενα

1. Εισαγωγή

1.1 Μορφολογία και ανατομία του αρτίβλαστου αραβοσίτου

Ο αραβόσιτος (*Zea mays* L.) ανήκει στην οικογένεια Graminae ή Poaceae (αγρωστώδη) και αποτελεί το μοναδικό είδος του γένους *Zea*. Κατάγεται από την Κεντρική Αμερική και είναι είδος μόνοικο δίκλινο, φέρει την αρσενική ταξιανθία (φόβη) στην κορυφή και την θηλυκή (σπάδικας) σε πλευρικές διακλαδώσεις, περίπου στο μέσο του βλαστού. Έχει μεγάλος ύψος με μακριά λογχοειδή φύλλα, κατ' εναλλαγή τοποθετημένα σε ισχυρό στέλεχος. Το ριζικό σύστημα είναι θυσσανώδες με λίγες διακλαδώσεις και αποκτά ξυλώδη υφή. Ο καρπός του είναι καρύοψη και μπορεί να έχει διάφορους χρωματισμούς, σχήματα και μεγέθη ανάλογα με το βιότυπο.

Ο καρπός

Ο καρπός του αραβόσιτου όπως αναφέρθηκε είναι καρύοψη, είναι δηλαδή είδος ξηρού καρπού, μονόσπερμου με πολύ λεπτό περικάρπιο που περιβάλει το σπέρμα. Αποτελείται από τέσσερα τμήματα, το περικάρπιο, το ενδοσπέρμιο, το έμβρυο και τον ποδίσκο.

Το περικάρπιο αποτελείται από κυτταρίνη και ημικυτταρίνες και έχει ρόλο να προστατεύει το σπέρμα από εχθρούς, μολύνσεις και την είσοδο του νερού (Smith 2004). Μόλις το περικάρπιο σπάσει το νερό εισέρχεται στο σπέρμα και ξεκινά η βλάστηση.

Το ενδοσπέρμιο προέρχεται από την συγχώνευση ενός από τους δύο σπερματικούς πυρήνες του γυρεόκοκκου με τους δύο πολικούς πυρήνες του εμβρυόσακκου, συνεπώς είναι τριπλοειδές. Αποτελείται από κύτταρα με λεπτά κυτταρικά τοιχώματα, τα οποία είναι γεμάτα με αμυλόκοκκους. Αποτελεί το 83% του καρπού και περιέχει υδατάνθρακες, πρωτεΐνες και μικρές ποσότητες ανόργανων αλάτων και ελαίων. Χωρίζεται με βάση την υφή του σε υαλώδες και αλευρώδες ενδοσπέρμιο. Ο τρόπος που κατανέμονται τα δύο αυτά είδη στον καρπό επηρεάζει το σχήμα και την σκληρότητά του. Οι εξωτερικές στρώσεις κυττάρων του ενδοσπερμίου διαθέτουν παχιά κυτταρικά τοιχώματα και συγκροτούν ένα διαφοροποιημένο ιστό που ονομάζεται αλευρώνη. Η αλευρώνη περιέχει μεγάλες πρωτεϊνικές δομές, τα πρωτεϊνικά σώματα, τα οποία περικλείονται σε μεμβράνες (Salisbury and Ross, 1991). Το ενδοσπέρμιο είναι η βασική πηγή ενέργειας και τροφοδοσίας του αρτίβλαστου, καθώς είναι εξοπλισμένο με όλα τα απαραίτητα υλικά για την διαδικασία της βλάστησης, μέχρι το νεαρό φυτό να γίνει αυτότροφο.

Το έμβρυο είναι μια μικρογραφία του φυτού και φέρει τις καταβολές των πρώτων οργάνων του. Είναι το αποτέλεσμα της ένωσης του δεύτερου σπερματικού πυρήνα του γυρεόκοκκου με το ωοκύτταρο. Αποτελείται από τον εμβρυακό άξονα και το ασπίδιο. Στον εμβρυακό άξονα διακρίνουμε το πτερίδιο, το μεσοκοτύλιο και το ριζίδιο. Το πτερίδιο φέρει το σημείο αύξησης και τις διαφοροποιημένες καταβολές των πρώτων πέντε φύλλων του φυτού. Καλύπτεται από το κολεόπτιλο, έναν προστατευτικό ιστό που λόγω του ατρακτοειδούς σχήματος βοηθάει στην ανάδυση του φυταρίου από το έδαφος. Το μεσοκοτύλιο είναι το όργανο που στηρίζει το φυτό και συνδέει το ριζικό με το υπέργειο μέρος. Επίσης φέρει τις καταβολές των δευτερογενών εμβρυακών ριζών και συμβάλει ουσιαστικά με την επιμήκυνση του στην ανάδυση του φυταρίου. Το ριζίδιο θα εξελιχθεί στην πρωτογενή εμβρυακή ρίζα και καλύπτεται από την κολεόρριζα, που έχει και αυτή προστατευτικό χαρακτήρα. Το ασπίδιο ή κοτύλη διαθέτει εξειδικευμένα κύτταρα που υδρολύουν το άμυλο του ενδοσπερμίου και μεταφέρουν τα προϊόντα στον εμβρυακό άξονα. Το έμβρυο στο σύνολό του έχει μεγάλη περιεκτικότητα σε έλαια και πρωτεΐνες καθώς και το μεγαλύτερο ποσοστό των ανόργανων θρεπτικών του καρπού.

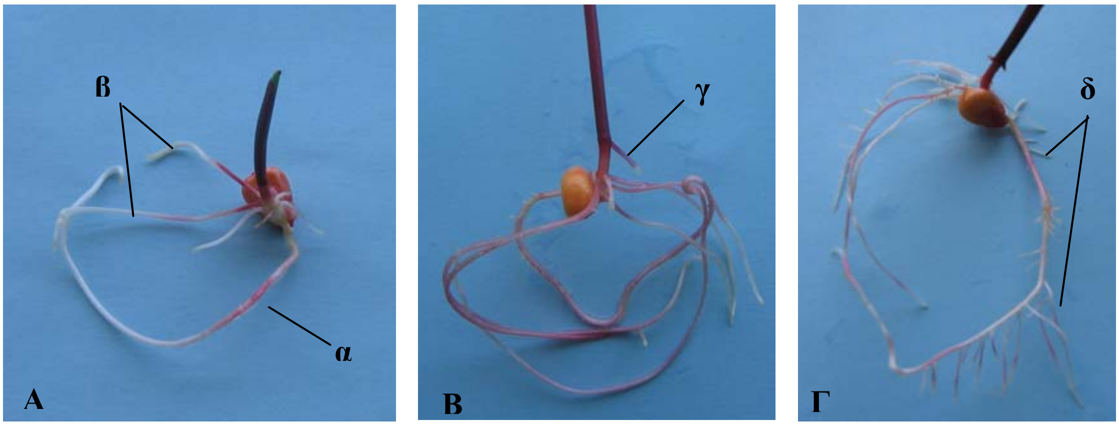
Τέλος ο ποδίσκος είναι το όργανο με το οποίο στηρίζεται ο καρπός πάνω στον σπάδικα και μεταφέρει υλικά από το μητρικό φυτό κατά το γέμισμα του καρπού.

Το ριζικό σύστημα

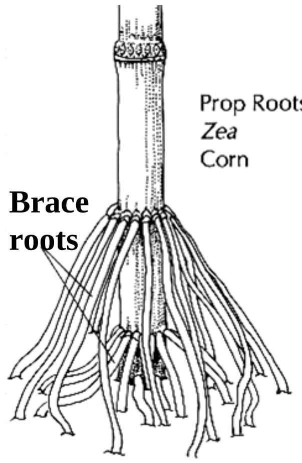
Στο ριζικό σύστημα του αραβοσίτου, σε διαφορετικά στάδια ανάπτυξης, διακρίνεται η διαδοχική έκφυση τεσσάρων κύριων τύπων ριζών (Εικόνα 1.1.1). Αρχικά, παρατηρείται ένα εμβρυακό ριζικό σύστημα αποτελούμενο από μία πρωτογενή ρίζα (primary root) και έναν ποικίλο αριθμό δευτερογενών ριζών (seminal roots) και στη συνέχεια, ένα μετά-εμβρυακό ριζικό σύστημα αποτελούμενο από νεοσχηματιζόμενες ρίζες (shoot-borne ή adventitious roots). Οι νεοσχηματιζόμενες ρίζες που εκφύονται από διαδοχικούς κόμβους που βρίσκονται κάτω από την επιφάνεια του εδάφους ονομάζονται βλαστογενείς ρίζες (crown roots), ενώ οι αντίστοιχες ρίζες που εκφύονται από διαδοχικούς κόμβους που βρίσκονται πάνω από την επιφάνεια του εδάφους ονομάζονται εναέριες ρίζες (brace roots). Πλάγιες ρίζες (lateral roots) οι οποίες εκφύονται από όλους τους κύριους τύπους ριζών ανήκουν, επίσης, στο μετά-εμβρυακό ριζικό σύστημα (Hochholdinger et al. 2004).

Σε αντίθεση με τις πρωτογενείς εμβρυακές ρίζες των περισσότερων αγγειοσπέρμων οι οποίες σχηματίζονται από το εξωτερικό στρώμα κυττάρων του εμβρύου, η πρωτογενής εμβρυακή ρίζα του αραβοσίτου (Εικόνα 1.1.1Α) σχηματίζεται βαθιά μέσα στο έμβρυο αυτού (ενδογενετικά) και γίνεται ορατή σαν μία ευδιάκριτη περιοχή 10-15 ημέρες μετά την επικονίαση (ριζίδιο). Ομοίως σχηματίζονται οι πρωτογενείς ρίζες σε όλη την οικογένεια Gramineae. Το αποτέλεσμα αυτού του τρόπου σχηματισμού είναι ότι το ακρορρίζιο (root tip), συμπεριλαμβανομένης της καλύπτρας της ρίζας (root cap), πρέπει να διεισδύσει και να διαρρήξει άλλους ιστούς πριν γίνει ορατό. Ο ιστός ο οποίος καταστρέφεται κατά τη διάρκεια εμφάνισης της πρωτογενούς ρίζας ονομάζεται κολεόρριζα (Hochholdinger et al. 2004).

Οι δευτερογενείς εμβρυακές ρίζες (Εικόνα 1.1.1Α) οι οποίες εμφανίζονται από το ασπίδιο (τμήμα του εμβρύου που περιβάλλει τον εμβρυακό άξονα) σχηματίζονται, επίσης, ενδογενετικά και γίνονται ορατές μέσα στο έμβρυο μεταξύ 22ης και 40ης ημέρας μετά την επικονίαση. Οι ρίζες αυτές δεν περιβάλλονται από κολεόρριζα, γιατί το ασπίδιο είναι ήδη διαφοροποιημένο όταν εμφανίζονται και μπορεί εύκολα να διαπεραστεί. Ο αριθμός των δευτερογενών ριζών ανά σποριόφυτο ποικίλλει από 0 έως 13 και είναι ισχυρά εξαρτώμενος από το γενετικό υπόβαθρο του σποριόφυτου (Hochholdinger et al. 2004).



Εικόνα 1.1.1. Οι τύποι των ριζών του αραβοσίτου: α) πρωτογενής εμβρυακή ρίζα, β) δευτερογενείς εμβρυακές ρίζες, γ) βλαστογενενείς ρίζες, δ) πλάγιες ρίζες



Εικόνα 1.1.2. Οι εναέριες ρίζες του αραβοσίτου (Glim-Lacy et. al 2006,Botany Illustrated 2nd Edition, Springer)

Οι πρωτογενείς και δευτερογενείς εμβρυακές ρίζες μπορούν να αντέξουν και να παραμείνουν λειτουργικές καθ' όλη τη διάρκεια ζωής του φυτού του αραβοσίτου (McCully and Canny 1985). Ωστόσο, έχει παρατηρηθεί και το αντίθετο, να πεθαίνουν μετά το σχηματισμό του νέου ριζικού συστήματος (βλαστογενείς και εναέριες ρίζες) (Hochholdinger et al. 2004). Το ότι η πρωτογενής εμβρυακή ρίζα και οι πλάγιες ρίζες αυτής είναι επαρκείς από μόνες τους για το σχηματισμό ενός γόνιμου, ώριμου φυτού αποδείχθηκε από σειρά που εκφράζει το υπολειπόμενο γονίδιο rtcs (Hetz et al. 1996), το οποίο είναι υπεύθυνο για το σχηματισμό μόνο μίας πρωτογενούς ρίζας με πλάγιες ρίζες, αλλά όχι δευτερογενών ή μετά-εμβρυακών ριζών.

Κατά τη διάρκεια των πρώτων δύο εβδομάδων ανάπτυξης, οι πρωτογενείς και δευτερογενείς εμβρυακές ρίζες αποτελούν το κύριο μέρος του ριζώματος των σποριόφυτων. Αργότερα, οι μετά-εμβρυακές ρίζες γίνονται κυρίαρχες και σχηματίζουν τον κύριο σκελετό του ριζικού συστήματος του αραβοσίτου. Η ανάπτυξη των πρώτων μετά-εμβρυακών ριζών χαρακτηρίζεται από δύο τύπους ριζών: α) τις πλάγιες ρίζες οι οποίες εκφύονται από τις πρωτογενείς και δευτερογενείς εμβρυακές ρίζες περίπου 6-7 ημέρες μετά το σχηματισμό αυτών των κύριων ριζών και β) τις νεοσχηματιζόμενες βλαστογενείς ρίζες (shoot-borne crown roots) οι οποίες σχηματίζονται στον κόμβο του κολεόπτιλου περίπου 10-14 ημέρες μετά τη βλάστηση.

Οι πλάγιες ρίζες (Εικόνα 1.1.1Γ) έχουν μεγάλη επιρροή στην αρχιτεκτονική της ρίζας (Lynch 1995) και είναι υπεύθυνες για την πρόσληψη του μεγαλύτερου μέρους του νερού και των θρεπτικών στοιχείων για το φυτό του αραβοσίτου

(McCully and Canny 1988, Varney and Canny 1993, Wang et al. 1991) λόγω της ικανότητας διακλάδωσής τους, η οποία οδηγεί σε πλάγιες ρίζες της 2ης, 3ης και μεγαλύτερης τάξεως. Αυτές οι ρίζες, οι οποίες μερικές φορές αναφέρονται ως ρίζες διακλάδωσης (branch roots), διαφέρουν από τις κύριες ρίζες του αραβοσίτου στο ότι είναι συνήθως πολύ κοντές (Varney et al. 1991), αντιδρούν περισσότερο στην ξηρασία λόγω εξάτμισης (Wang et al. 1991), χάνουν το μερίστωμά τους και περιορίζεται η αποτελεσματικότητά τους πολύ σύντομα (Varney and McCully 1991). Τέλος, έχουν τέτοια ανατομική κατασκευή στο μεγαλύτερο από το μήκος τους ώστε να έχουν τον κυρίαρχο ρόλο στην πρόσληψη νερού (Wang et al. 1995). Οι πλάγιες ρίζες εμφανίζονται στη ζώνη διαφοροποίησης των ήδη σχηματισμένων ριζών, μετά την αποδιαφοροποίηση των ήδη διαφοροποιημένων κυττάρων του περικυκλίου. Αυτό είναι ακόμα υπό συζήτηση στον αραβόσιτο, αλλά σίγουρα στο σχηματισμό πλάγιας ρίζας εμπλέκονται, εκτός από τα κύτταρα του περικυκλίου, και τα κύτταρα της ενδοδερμίδας δίνοντας τη νεοσχηματιζόμενη επιδερμίδα. Μία πρόβλεψη του ποια κύτταρα του περικυκλίου θα διαιρεθούν είναι δύσκολη (Hochholdinger et al. 2004).

Οι καταβολές των βλαστογενών ριζών (Εικόνα 1.1.1Β) σχηματίζονται απέναντι από παράλληλες αγγειακές δεσμίδες (Martin and Harris 1976). Το ριζικό σύστημα του αραβοσίτου αναπτύσσει 70 τέτοιες ρίζες κατά τη διάρκεια του βιολογικού του κύκλου, οι οποίες οργανώνονται κατά μέσο όρο σε 6 δακτυλίους των κάτω από την επιφάνεια του εδάφους ριζών και 2-3 δακτυλίους των πάνω από την επιφάνεια του εδάφους εναέριων ριζών (Hoppe et al. 1986). Ο σχηματισμός των δακτυλίων αυτών ξεκινά περίπου 3-4 εβδομάδες μετά τη βλάστηση, σε συνεχόμενους κόμβους, ξεκινώντας από το δεύτερο. Η μέση διάμετρος και ο αριθμός ανά δακτύλιο των βλαστογενών ριζών αυξάνει στους υψηλότερους κόμβους (Hoppe et al. 1986). Επειδή τα πρώτα τέσσερα υπόγεια μεσογονάτια είναι μικρού μήκους, οι αντίστοιχοι κόμβοι είναι τοποθετημένοι πολύ κοντά μεταξύ τους σχηματίζοντας ένα πυκνό ρίζωμα (Hoppe et al. 1986). Οι ρίζες στους χαμηλότερους κόμβους αναπτύσσονται αρχικά οριζόντια και στη συνέχεια, σύμφωνα με τη βαρύτητα (κάθετη πορεία), ενώ στους υψηλότερους κόμβους αναπτύσσονται αμέσως προς τα κάτω. Οι βλαστογενείς ρίζες σχηματίζουν το κύριο μέρος του ενήλικου ριζώματος δίνοντας στηρικτική αντοχή στα φυτά. Επίσης, είναι υπεύθυνες για το μεγαλύτερο μέρος της απορρόφησης νερού και θρεπτικών μέσω των πλάγιων ριζών τους (McCully and Canny 1988).

Τέλος, οι εναέριες ρίζες (Εικόνα 1.1.2) που εμφανίζονται πάνω από το έδαφος αργότερα κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης του φυτού σχηματίζονται, επίσης, ενδογενετικά. Από αυτές δε διεισδύουν όλες μέσα στο έδαφος και μόνον όσες καταλήγουν σε αυτό σχηματίζουν πλάγιες ρίζες. Έτσι, παρέχουν επιπρόσθετη στήριξη, καθώς και πρόσληψη νερού και θρεπτικών στοιχείων μέσω των πλάγιων ριζών τους (Hochholdinger et al. 2004).

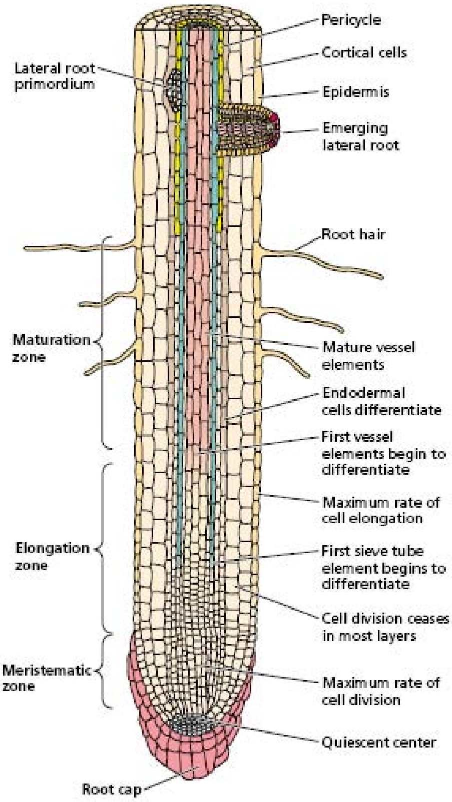
Επιπλέον των ριζών οι οποίες καθορίζονται από το ενδογενές αναπτυξιακό πρόγραμμα, ο αραβόσιτος μπορεί να αναπτύξει άλλες ρίζες οι οποίες σχηματίζονται κάτω από ασυνήθιστες συνθήκες, όπως τραυματισμός, εφαρμογή ορμονών ή άλλης εξωγενούς διέγερσης, σε μη χαρακτηριστικά μέρη του φυτού, όπως στο μεσοκοτύλιο. Στον αραβόσιτο αυτές οι ρίζες συνήθως αναφέρονται ως τυχαίες (συμπτωματικές) ρίζες (Hochholdinger et al. 2004).

Ανατομικά οι ρίζες του αραβοσίτου χωρίζονται σε τέσσερις ζώνες ανάπτυξης. Στην εικόνα 1.1.3 παρουσιάζεται επιμήκης τομή ρίζας του αραβόσιτου όπου διακρίνονται κατά μήκος οι τέσσερις ζώνες ανάπτυξης: η καλύπτρα, η μεριστωματική περιοχή, η ζώνη επιμήκυνσης και η ζώνη ωρίμανσης της ρίζας (Taiz and Zeiger, 2006).

Ξεκινώντας από το κάτω άκρο της ρίζας διακρίνεται η καλύπτρα, ένας κωνικός σχηματισμός που σκοπό έχει να προστατεύει τη μεριστωματική περιοχή κατά τη διείσδυση της ρίζας στο έδαφος. Επίσης στην καλύπτρα της ρίζας εδράζεται ο μηχανισμός αντίληψης της βαρύτητας. Η καλύπτρα εκκρίνει οργανικές ενώσεις που σχετίζονται με τη δημιουργία κατάλληλης ριζόσφαιρας αλλά και την πρόσληψη ιόντων από το έδαφος.

Πάνω από την καλύπτρα βρίσκεται η μεριστωματική περιοχή, μια στρώση αδιαφοροποίητων κυττάρων τα οποία διαιρούνται με γρήγορο ρυθμό για να παράγουν νέους ιστούς. Η μεριστωματική περιοχή εκτός από το κορυφαίο μερίστωμα περιλαμβάνει το καλυπτρογόνο, το πρωτόδερμα, το προκάμβιο και το θεμελιώδες μερίστωμα που θα δώσουν εξειδικευμένα κύτταρα των ιστών της νέας ρίζας.

Η αμέσως επόμενη περιοχή είναι η ζώνη επιμήκυνσης στην οποία τα νέα κύτταρα αυξάνουν γρήγορα σε όγκο και παίρνουν το τελικό τους σχήμα. Στην περιοχή αυτή ξεκινάει η διαφοροποίηση των κυττάρων του ηθμού και του φλοιώδους παρεγχύματος.

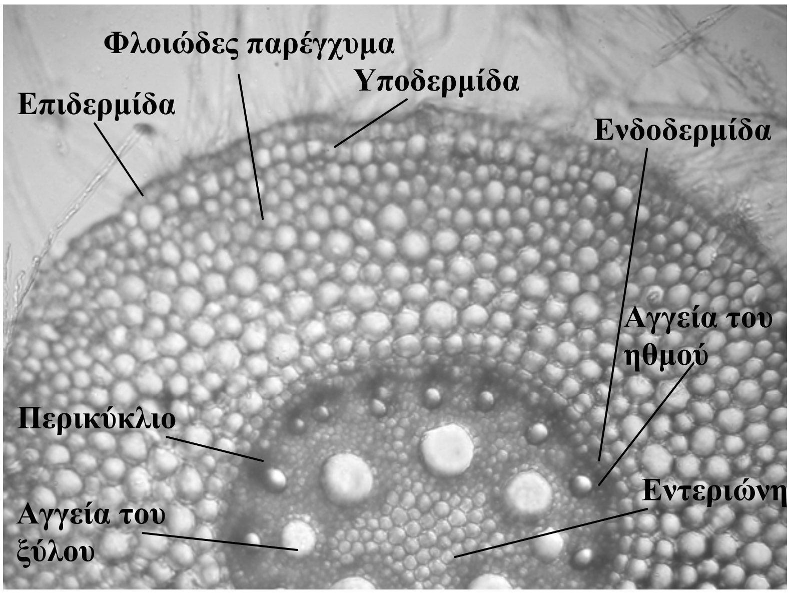


Εικόνα 1.1.3. Οι ζώνες ανάπτυξης της ρίζας (Taiz and Zeiger, Plant Physiology, 2006)

Η ζώνη επιμήκυνσης είναι αυτή που ευθύνεται για την κάμψη της ρίζας. Αντιδρά δηλαδή στα ερεθίσματα που δέχεται η καλύπτρα και αλλάζει την κατεύθυνση της αυξανόμενης ρίζας.

Τέλος υπάρχει η ζώνη ωρίμανσης ή διαφοροποίησης όπου τα κύτταρα του ξύλου και της ενδοδερμίδας διαφοροποιούνται και καθίσταται λειτουργικοί οι αγωγοί ιστοί της ρίζας. Επίσης στη ζώνη αυτή έχουμε δημιουργία ριζικών τριχιδίων, που προεκβάλουν από τα κύτταρα της επιδερμίδας, αυξάνοντας σημαντικά την επιφάνεια απορρόφησης.

Στην εικόνα 1.1.4 φαίνεται η αρχιτεκτονική της ρίζας σε εγκάρσια τομή.



Εικόνα 1.1.4. Η αρχιτεκτονική της ρίζας του αραβοσίτου σε εγκάρσια τομή

Όλοι οι τύποι ριζών του αραβοσίτου παρουσιάζουν κοινή αρχιτεκτονική. Από την περιφέρεια προς το κέντρο συναντάμε την επιδερμίδα, το φλοιώδες παρέγχυμα και τον κεντρικό κύλινδρο.

Η επιδερμίδα ή ριζοδερμίδα (epidermis) αποτελείται από μια στοιβάδα κυττάρων στενά συνδεδεμένων μεταξύ τους. Τα κύτταρα αυτά είναι λεπτότοιχα και καλύπτονται από υποτυπώδη εφυμενίδα. Όπως αναφέρθηκε τα επιδερμικά κύτταρα προεκβάλουν προς το εδαφικό περιβάλλον σχηματίζοντας τα ριζικά τριχίδια. Αυτή η κατασκευή φαίνεται πως έχει μεγάλη συμβολή στην απορρόφηση νερού και ιόντων αλλά και στην προστασία των νεαρών ιστών από την αφυδάτωση και τους ξενοβιοτικούς παράγοντες. Τα ριζικά τριχίδια είναι βραχύβια και ανανεώνονται από τους νέους ιστούς της αυξανόμενης ρίζας (Scott et al, 1963; Fahn, 1982; Freeling and Walbot, 1994; Moore et al 1998).

Το φλοιώδες παρέγχυμα (cortex) είναι το τμήμα της ρίζας που παρεμβάλλεται μεταξύ της επιδερμίδας και του κεντρικού κυλίνδρου. Μέσω του φλοιώδους παρεγχύματος πραγματοποιείται η αποπλασμική και συμπλασμική κίνηση νερού και ουσιών από την επιδερμίδα προς τον κεντρικό κύλινδρο. Εκτός από την διακίνηση το φλοιώδες παρέγχυμα έχει και αποταμιευτικό χαρακτήρα. Τέλος τα κύτταρα που βρίσκονται κοντά στην επιδερμίδα λιγνινοποιούνται, παρέχοντας έτσι προστασία στη ρίζα με το σκληρεγχυματικό ιστό που συγκροτούν (Freeling and Walbot, 1994).

Η εσωτερική στρώση κυττάρων του φλοιώδους παρεγχύματος ονομάζεται ενδοδερμίδα (endodermis). Αποτελείται από κύτταρα όπου στα τοιχώματά τους, τα οποία εφάπτονται του κυλίνδρου, έχει εναποτεθεί λιγνίνη και σουβερίνη. Έτσι περιμετρικά δημιουργείται η λωρίδα Caspari, η οποία μονώνει τον κεντρικό κύλινδρο, αποτρέποντας την κίνηση του νερού από τον κύλινδρο προς το φλοιώδες παρέγχυμα.

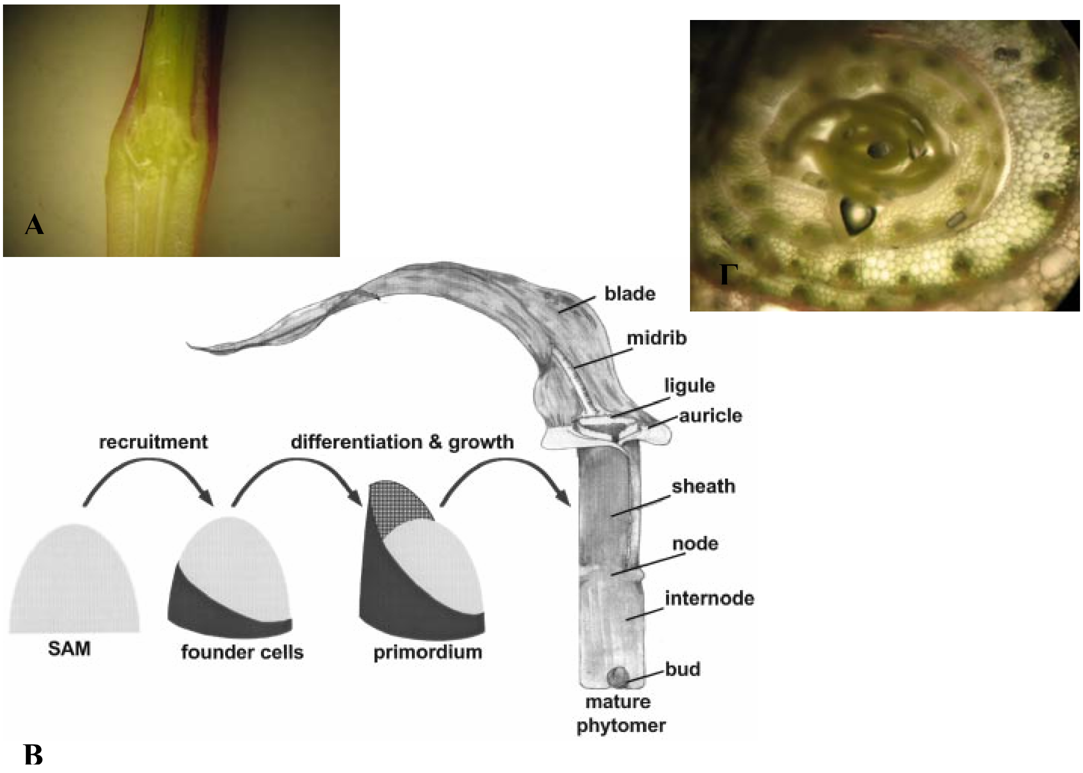
Εσωτερικά της ενδοδερμίδας εφάπτεται μια στοιβάδα κυττάρων που αποτελούν το περικύκλιο (pericycle). Τα κύτταρα του περικυκλίου των νεαρών ριζών είναι λεπτότοιχα, παρεγχυματικής δομής και προέρχονται από το κορυφαίο μερίστωμα. Το περικύκλιο διατηρεί τη μεριστωματική του ικανότητα για μεγάλο χρονικό διάστημα, γεγονός που συνδέεται με το σχηματισμό πλάγιων ριζών (Fahn, 1982; Moore et al., 1998).

Μετά το περικύκλιο εντοπίζεται το αγωγό σύστημα, το οποίο περιλαμβάνει τα στοιχεία του ηθμώδους (phloem) και ξυλώδους (xylem) αγγειακού συστήματος. Στο κέντρο της ρίζας υπάρχουν παρεγχυματικά κύτταρα που συγκροτούν την εντεριώνη.

Το υπέργειο τμήμα

Το υπέργειο τμήμα του αραβοσίτου αποτελείται από επαναλαμβανόμενα δομικά τμήματα τα οποία ονομάζονται φυτομερή (Εικόνα 1.1.5). Το κάθε φυτομερές αποτελείται από το φύλλο, τον κόμβο έκφυσης με την καταβολή του οφθαλμού και το μεσογονάτιο διάστημα (Sharman, 1942; Galinat, 1959). Κάθε νέο φυτομερές εκφύεται μέσα από το φυτομερές που έχει εκπτυχθεί νωρίτερα (Morisson et al, 1994; Scanlon, 2003).

Στα πρώτα στάδια της ανάπτυξης ο βλαστός αποτελείται ουσιαστικά από τους κόμβους και το κορυφαίο μερίστωμα. Το σημείο αύξησης του νεαρού φυτού βρίσκεται κοντά ή κάτω από την επιφάνεια του εδάφους. Οι κόμβοι διαφοροποιούνται με γρήγορο ρυθμό αλλά τα μεσογονάτια διαστήματα δεν επιμηκύνονται πριν ολοκληρωθεί ο σχηματισμός όλων των οργάνων του υπέργειου. Έτσι ο βλαστός μένει βραχύς με κωνικό σχήμα και καλύπτεται από τους κολεούς των φύλλων. Το κορυφαίο μερίστωμα είναι επιφορτισμένο με την δημιουργία νέων οργάνων του υπέργειου. Όταν ολοκληρωθεί η διαδικασία του σχηματισμού των φύλλων το κορυφαίο μερίστωμα μεταπίπτει σε αναπαραγωγική καταβολή η οποία θα εξελιχθεί σε φόβη.



Εικόνα 1.1.5. Βλαστός και ακραίο μερίστωμα σε επιμήκη τομή (Α) καθώς και η πορεία ανάπτυξης ενός φυτομερούς από το ΑΜΒ (Β) και εγκάρσια τομή του βλαστού (Γ).Διακρίνεται το ΑΜΒ και οι θέσεις των φύλλων.

Τα φύλλα του αραβόσιτου εκφύονται κατ’ εναλλαγή από το βλαστό. Αποτελείται από τον κολεό που βρίσκεται στην βάση του φύλλου και από το έλασμα που βρίσκεται στο άκρο του και χωρίζονται μεταξύ τους από το όριο που δημιουργεί το ωτίο με την γλωσσίδα (Scanlon et al, 2000). Δημιουργείται κατά μήκος τριών αξόνων συμμετρίας, α) του παραξονικού-απαξονικού (adaxial-abaxial), β) του ακραίο-βασικού (proximodistal) και γ) του μέσο-περιφερειακού (mediolateral) (Alexander et al, 2005) και η δημιουργία του απαιτεί 250 θεμελιώδη κύτταρα που στρατολογούνται δεξιά και αριστερά του ΑΜΒ (Poethig, 1984). Το έλασμα του φύλλου είναι λογχοειδές, στενό και επίμηκες με παράλληλη νεύρωση. Κατά την ανάπτυξη του ξετυλίγεται σταδιακά μέσα από το προηγούμενο φύλλο. Το εμβρυακό φύλλο είναι πιο βραχύ από τα επόμενα κανονικά φύλλα.

1.2 Πρόγραμμα κατανομής της βιομάζας στα φυτικά όργανα

Η αύξηση ενός φυτού είναι μια διεργασία, αποτέλεσμα των διαδικασιών της φωτοσύνθεσης, αναπνοής, διακίνησης υλικών σε μεγάλες αποστάσεις, υδατικών σχέσεων και ανόργανης θρέψης του φυτού. Μπορεί να αναφέρεται σε αύξηση της ξηρής μάζας, του όγκου, του μήκους και της επιφάνειας, και περιλαμβάνει τη διαίρεση, επιμήκυνση και διαφοροποίηση των κυττάρων χωρίς όλα αυτά να είναι απαραίτητο να συμβαίνουν ταυτόχρονα.

Η αύξηση ενός φυτού εξαρτάται από το γενετικό υπόβαθρο του συγκεκριμένου φυτού και από το περιβάλλον ανάπτυξής του (Coleman et al. 1994). Έτσι, διαφορετικά είδη φυτών που αναπτύσσονται στο ίδιο περιβάλλον διαφέρουν στην πορεία αύξησής τους και ομοίως διαφέρουν φυτά του ίδιου φυτικού είδους την ίδια αναπτυξιακά χρονική στιγμή σε διαφορετικό περιβάλλον. Στην έννοια του περιβάλλοντος περιλαμβάνονται αβιοτικοί παράγοντες όπως κλιματικές και εδαφικές συνθήκες, καθώς και βιοτικοί παράγοντες όπως η σύνθεση του οικοσυστήματος σε φυτικά είδη και ο ανταγωνισμός μεταξύ τους.

Η σημασία της αύξησης των φυτών ως σύνολο ή ως συγκεκριμένο όργανο στην παραγωγικότητα και αποδοτικότητα μιας καλλιέργειας αποτέλεσε έναυσμα για τη μελέτη και κατανόηση της διαδικασίας αυτής σε σχέση με τους παράγοντες που την καθορίζουν. Τέτοιες μελέτες, ωστόσο, παρουσιάζουν μεγάλες δυσκολίες αφού υπεισέρχονται πολλές φυσιολογικές παράμετροι, κάποιες από τις οποίες είναι δύσκολα μετρήσιμες. Συνήθως, η αύξηση αναλύεται σε αύξηση της μάζας ολόκληρου του φυτού και σε αύξηση της μάζας στα διάφορα όργανα αυτού σύμφωνα με ένα πρόγραμμα κατανομής μάζας. Έτσι, περιγράφεται με όρους όπως ο λόγος βλαστού/ρίζας και ο ρυθμός αύξησης (relative growth rate) που είναι η αύξηση μάζας του φυτού ανά μονάδα μάζας που ήδη υπάρχει, μάζα του κάθε οργάνου (ρίζα, φύλλα, βλαστός), φυλλική επιφάνεια, μήκος ρίζας. Οι πρώτοι θεωρούνται πιο απλοποιημένοι τρόποι μέτρησης, ενώ οι τελευταίοι (φυλλική επιφάνεια, μήκος ρίζας) ίσως είναι καταλληλότεροι, επειδή αντικατοπτρίζουν με μεγαλύτερη ακρίβεια την περιοχή απορρόφησης σε βλαστό και ρίζα (Reynolds and D’Antonio 1996). Γενικά, διάφορες παράμετροι μπορεί να εμπεριέχονται στη μελέτη της κατανομής της μάζας του φυτού ανάλογα με την προοπτική υπό την οποία αυτή εξετάζεται.

Αναφέρθηκε ήδη ότι η κατανομή της μάζας στα διάφορα όργανα ενός φυτού γίνεται σύμφωνα με κάποιο πρόγραμμα αφού υπάρχουν ταυτόχρονα διάφορες ανταγωνιστικές διεργασίες (βλαστητική ανάπτυξη, αναπαραγωγική ανάπτυξη, άμυνα, αποθήκευση). Αυτό έχει ως αποτέλεσμα το πρόγραμμα κατανομής να ποικίλλει προσωρινά, να έχει πλαστικότητα και να ελέγχεται από ένα πολύπλοκο σύστημα από ανταγωνιστές «παραγωγούς» και «καταναλωτές» (Reynolds and Chen 1996). Γι’ αυτό, εισήχθη ο όρος «λειτουργική ισορροπία» (Brouwer 1962). Δηλαδή, βλαστός και ρίζα σε ένα φυτό δρουν εξαρτώμενοι ο ένας από τον άλλο, ο βλαστός προσφέροντας φωτοσυνθετικά προϊόντα και η ρίζα προσφέροντας νερό και θρεπτικά στοιχεία.

Κατ' επέκταση, η αύξηση του ριζικού συστήματος περιορίζεται από το επίπεδο εφοδιασμού με άνθρακα από τα φύλλα, ενώ η αύξηση των φύλλων περιορίζεται από τον εφοδιασμό με νερό ή θρεπτικά από τη ρίζα. Αυτό κυρίως αφορά τον εφοδιασμό σε άζωτο για τον καθορισμό της έκτασης της ανάπτυξης στο υπέργειο και το υπόγειο τμήμα. Ο βλαστός έχει τον πρώτο λόγο στους παραγόμενους υδατάνθρακες, ενώ η ρίζα στα θρεπτικά (άζωτο) και το νερό. Γι' αυτό, όταν μειώνεται η παροχή υδατανθράκων, τότε ο βλαστός κατακρατεί μέρος των προϊόντων αφομοίωσης μεγαλύτερο από αυτό της ρίζας με αποτέλεσμα να αυξάνεται ο λόγος βλαστός/ρίζα. Το αντίθετο αποτέλεσμα προκύπτει, όταν η παροχή νερού ή θρεπτικών στοιχείων μειώνεται (Brouwer 1962).

Ο Thornley (1972) ανέπτυξε περαιτέρω την παραπάνω θεωρία υιοθετώντας την αρχή ότι οι παράμετροι που καθορίζουν το λόγο βλαστός/ρίζα είναι η παροχή σε άνθρακα (C) και άζωτο (N) από το βλαστό και τη ρίζα αντίστοιχα, η μεταφορά αυτών μεταξύ βλαστού και ρίζας και η συνεργασία τους στη δομή του φυτού. Επιπλέον, υποστήριξε ότι η μεταφορά C και N εξαρτάται αποκλειστικά από τη διαφορά περιεκτικότητας μεταξύ υπέργειου και ριζικού τμήματος και την αντίσταση κατά την ροή αυτών προς μία κατεύθυνση. Ωστόσο, μια αδυναμία αυτής της θεωρίας είναι ότι, παρ' όλες τις αποδείξεις για τη μετακίνηση C από το βλαστό στη ρίζα κατευθυνόμενη από τη διαφορά συγκέντρωσης υποστρωμάτων C, η μεταφορά N από τη ρίζα στο βλαστό υπάγεται πρωτίστως στους κανόνες της μαζικής ροής μέσω του ξύλου (Dewar 1993, Pate 1980). Επίσης, έχει παρατηρηθεί σημαντική ανακύκλωση μεταξύ ριζικού και υπέργειου τμήματος τόσο σε θρεπτικά στοιχεία (N, K, S), όσο και σε υδατάνθρακες (Cooper and Clarkson 1989, Jeschke et al. 1985, Lambers et al. 1982, Simpson et al. 1982). Πρόκειται ουσιαστικά για ένα απλοποιημένο μοντέλο κατανομής της μάζας το οποίο, ωστόσο, εξηγεί πολλά από αυτά που έχουν παρατηρηθεί σε πειραματισμούς (Wilson 1988).

Ο Dewar (1993) εξέλιξε το παραπάνω μοντέλο θεωρώντας ότι ένα κλάσμα του αζώτου που προσλαμβάνει η ρίζα μεταφέρεται μέσω του ξύλου και του ρεύματος της διαπνοής σε ολόκληρο τον βλαστό. Το υπόλοιπο μεταφέρεται κατευθείαν στον ηθμό της ρίζας, ενώ πίσω σε αυτήν επιστρέφει και ένα μέρος από αυτό του βλαστού μέσω ηθμού με ρυθμό που καθορίζεται από τη διαφορά βλαστού-ρίζας σε υποστρώματα C και σύμφωνα με το μηχανισμό Münch. Ο ρυθμός ανάπτυξης υπέργειου και ριζικού τμήματος θεωρείται λειτουργία του τοπικού υδατικού δυναμικού και της συγκέντρωσης μεταβολιτών C και N. Το μέρος του προσλαμβανομένου N που κατανέμεται στο βλαστό σχετίζεται άμεσα με το κλάσμα της βιομάζας του φυτού που υπάρχει στο βλαστό. Τέλος, θεωρείται ότι, εφόσον το κλάσμα προσλαμβανομένου N που μετακινείται προς τον βλαστό μέσω ξύλου είναι μικρότερο ή ίσο με το κλάσμα του βλαστού, τότε ο μηχανισμός Münch που διέπει τη μετακίνηση μέσω ηθμού θα εξασφαλίζει πάντα την ύπαρξη μιας υψηλότερης περιεκτικότητας μεταβολιτών N στη ρίζα από ότι στο βλαστό, σε αντίθεση με τη διαφορά περιεκτικότητας μεταβολιτών C. Η αδυναμία αυτής της θεωρίας είναι ότι δεν εξηγεί τη μείωση του λόγου βλαστός/ρίζα υπό συνθήκες μειωμένης παροχής νιτρικών σε είδη που έχουν το βλαστό ως κύριο τόπο αφομοίωσης νιτρικών (Andrews et al. 2006). Συγκεκριμένα, υπό συνθήκες τροφοδοσίας με νιτρικά, η ρίζα είναι ο κύριος τόπος εισροής νιτρικών, αλλά ο τόπος αφομοίωσης αυτών και παραγωγής αμινοξέων που είναι η πηγή αζώτου προς χρήση για την ανάπτυξη είναι ο βλαστός για πολλά ανώτερα φυτά (Andrews 1986).

Ακόμα πιο πρόσφατα, οι έρευνες στράφηκαν προς την επιβεβαίωση ύπαρξης θετικής συσχέτισης μεταξύ του λόγου βλαστός/ρίζα και της περιεκτικότητας σε διαλυτή πρωτεΐνη του βλαστού, υπό διάφορες περιβαλλοντικές συνθήκες. Για παράδειγμα, κάτω από διαφορετικές συνθήκες παροχής θρεπτικών και για τα είδη μπιζέλι, φασόλι και σιτάρι (Andrews et al. 1999) εξετάστηκαν οι σχέσεις μεταξύ λόγου βλαστός/ρίζα, συνολικής ξηρής μάζας φυτού, περιεκτικότητας N σε βλαστό και ολόκληρο φυτό και περιεκτικότητας διαλυτής πρωτεΐνης φύλλων. Η επίδραση της ανεπάρκειας σε κάποιο θρεπτικό στο λόγο βλαστός/ρίζα φάνηκε να εξαρτάται από το συγκεκριμένο φυτικό είδος, το συγκεκριμένο θρεπτικό στοιχείο και το σχεδιασμό του πειράματος. Γενικότερα, όμως, η σχέση μεταξύ λόγου βλαστός/ρίζα και περιεκτικότητας διαλυτής πρωτεΐνης φύλλων ήταν πιο δυνατή από ότι μεταξύ λόγου και περιεκτικότητας N φύλλου ή βλαστού ή φυτού. Η αντίστοιχη θεωρία που αναπτύχθηκε υποστηρίζει ότι η περιεκτικότητα πρωτεΐνης του βλαστού έχει ιδιαίτερη σπουδαιότητα στο πρόγραμμα κατανομής της βιομάζας, καθώς αυτή αντανακλά τη διαθεσιμότητα υποστρωματικού N και ενζύμων για την ανάπτυξη (Andrews et al. 1999, 2001).

Αναλυτικότερα, η πρόσληψη N, η αφομοίωση αυτού και η πρωτεϊνοσύνθεση είναι διαδικασίες που απαιτούν ενέργεια και επομένως, η αύξηση της περιεκτικότητας οργανικού N αντανακλά μια αύξηση της συμμετοχής ενέργειας και C για την αξιοποίηση του N. Η αύξηση της περιεκτικότητας οργανικού N είναι πιθανόν να οφείλεται σε αύξηση μιας ποικιλίας αζωτούχων μακρομορίων, αλλά κυρίως αμινοξέων, διαλυτών πρωτεϊνών και αδιάλυτων μεμβρανικών πρωτεϊνών με τη σχετική αναλογία μεταξύ τους να εξαρτάται από τις περιβαλλοντικές συνθήκες (Andrews et al. 1999, Millard 1988). Από την άλλη πλευρά, το άζωτο ως συστατικό της χλωροφύλλης και φωτοσυνθετικών ενζύμων επηρεάζει σημαντικά την παραγωγή ενέργειας και υδατανθράκων (Lawlor 2002). Αν αυξημένη αξιοποίηση N οδηγεί σε αυξημένη διαθεσιμότητα προϊόντων φωτοσύνθεσης για ανάπτυξη, η μάζα του υπέργειου τμήματος θα αυξάνει σε σχέση με τη μάζα του υπόγειου εξαιτίας της εγγύτητας του πρώτου με την πηγή C και το αυξημένο οργανικό N. Η παραγωγικότητα αζώτου (κέρδος σε C ανά μονάδα N ανά μονάδα χρόνου) μειώνεται με την αύξηση της περιεκτικότητας οργανικού N. Αν η τελευταία αυξηθεί, αλλά τα προϊόντα φωτοσύνθεσης που διατίθενται για ανάπτυξη αλλάξουν λίγο ή μειωθούν, ο λόγος βλαστός/ρίζα θα αυξηθεί και πάλι, γιατί ο βλαστός θα ευνοηθεί για τους ίδιους λόγους όπως παραπάνω. Η θεωρία αυτή είναι ανεξάρτητη από τη μορφή παροχής N και τον τόπο αφομοίωσής του. Τέλος, παρά τις ομοιότητες με τις προαναφερθείσες θεωρίες, διαφέρει στο ότι δε βασίζεται σε διαφορά περιεκτικότητας N μεταξύ βλαστού και ρίζας. Αντίθετα, το άζωτο, όπως και οι άλλοι περιβαλλοντικοί παράγοντες, επηρεάζουν το λόγο βλαστός/ρίζα πρωτίστως με την επίδραση που έχουν στην περιεκτικότητα πρωτεϊνών στα φύλλα (Andrews et al. 2006).

1.2.1 Μοντελοποίηση του προγράμματος κατανομής βιομάζας

Βασισμένοι σε κάποια από τις παραπάνω θεωρίες και κυρίως στην αρχή ισορροπίας της απορρόφησης των θρεπτικών και αφομοίωσης C, πολλοί ερευνητές προσπαθούν να περιγράψουν το πρόγραμμα κατανομής της βιομάζας μεταξύ βλαστού και ρίζας των φυτών με τη βοήθεια μαθηματικών εξισώσεων και μοντέλων. Σε αυτά τα μοντέλα θεωρείται ότι 1) προγράμματα κατανομής της βιομάζας καθορίζουν την αύξηση με βάση το υλικό τροφοδοσίας και 2) προσαρμογές στην κατανομή βιομάζας μπορούν να συμβούν οποτεδήποτε κατά τη διάρκεια της βλαστητικής φάσης του φυτού (McConnaughay and Coleman 1998). Ο τρόπος ανάπτυξης των μοντέλων ανάλογα με τον ερευνητή βασίζεται σε δύο διαφορετικές οπτικές: της αριστοποίησης (optimization) και του συντονισμού (coordination).

Σύμφωνα με την οπτική της αριστοποίησης, το φυτό κατανέμει τη βιομάζα του στα διάφορα όργανα έτσι ώστε να μεγιστοποιείται μία παράμετρος από αυτές που περιγράφουν την αύξηση. Συνήθως, η παράμετρος αυτή είναι ο ρυθμός αύξησης (relative growth rate) (Ågren and Franklin 2003, Hillbert 1990, Johnson and Thornley 1987, Osone and Tateno 2005). Από τα μοντέλα αυτά προκύπτει σχετικά μικρότερη κατανομή στο ριζικό σύστημα, καθώς αυξάνει η διαθεσιμότητα των θρεπτικών στοιχείων, γιατί η αύξηση αυτή σημαίνει ότι απαιτείται λιγότερη προσπάθεια για την απόκτηση των στοιχείων. Το αντίθετο συμβαίνει σε περίπτωση περιορισμού των διαθέσιμων θρεπτικών.

Τα μοντέλα αριστοποίησης, γενικά, δίνουν ικανοποιητικά αποτελέσματα ως προς την ποιοτική προσέγγιση των φαινομένων που περιγράφουν. Ωστόσο, έχουν ορισμένους σοβαρούς περιορισμούς (Reynolds and Chen 1996). Καταρχήν, βασίζονται απαραιτήτως σε καθορισμένες χρονικές περιόδους με συγκεκριμένη στρατηγική παρουσίασης των περιβαλλοντικών μεταβλητών κατά τη χρονική αυτή περίοδο. Στις περισσότερες περιπτώσεις, υπεισέρχονται σε σημαντικές απλοποιήσεις επειδή είναι δύσκολη η ανεξάρτητη εκτίμηση όλων των απαραίτητων παραμέτρων και, αν κάποια παράμετρος αλλάξει κατά την καθορισμένη χρονική περίοδο, πρέπει το πρόβλημα να αντιμετωπιστεί ξανά από την αρχή. Δηλαδή, οι περιβαλλοντικές συνθήκες καθορίζονται πλήρως από την αρχή και για όλη την υπό μελέτη περίοδο, οπότε και το φυτό θα πρέπει να έχει τη δυνατότητα να προβλέπει τις συνθήκες που θα βιώσει για το καθορισμένο χρονικό διάστημα εξαρχής ώστε να μπορεί να κατανέμει τη βιομάζα κάθε στιγμή με σκοπό τη μεγιστοποίηση του ρυθμού αύξησης. Αυτό, φυσικά, δεν ανταποκρίνεται στην πραγματικότητα.

Εναλλακτικά, μπορεί να χρησιμοποιηθεί η οπτική του συντονισμού ως μία πιο πρακτική προσέγγιση (Reynolds and Chen 1996). Σύμφωνα με αυτήν, το φυτό μπορεί να ανταποκριθεί στις μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές συνθήκες διορθώνοντας την ανισορροπία μεταξύ C και N που προκύπτει. Και στην περίπτωση αυτών των μοντέλων προκύπτει σχετικά μικρότερη κατανομή στο ριζικό σύστημα, καθώς αυξάνει η διαθεσιμότητα των θρεπτικών στοιχείων ή μειώνεται η παροχή C, όπως όταν το φυτό κλαδευτεί.

Η εικόνα που δίνουν ποσοτικά τα μοντέλα που προκύπτουν με την εφαρμογή της αρχής του συντονισμού είναι παρόμοια με αντίστοιχα μοντέλα αριστοποίησης.

Ωστόσο, τα πρώτα είναι δυνατόν να ξεκινούν απλοποιημένα με μία βασική δομή-σκελετό, αλλά να καταλήγουν πιο πολύπλοκα με τη διεύρυνση και προσθήκη κάποιων παραμέτρων. Επίσης, περιγράφουν την κατανομή της βιομάζας σε ένα φυτό ακόμα και υπό μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές συνθήκες δίνοντας έτσι πληροφορίες και σχετικά με τη ταχύτητα απόκρισης του φυτού σε μία διαταραχή της ισορροπίας του (Reynolds and Chen 1996).

1.3 Πλαστικότητα στο πρόγραμμα κατανομής της βιομάζας στα φυτά

Πολλά από τα μοντέλα όπως αναφέρθηκαν παραπάνω υποθέτουν ότι αλλαγές στην κατανομή της βιομάζας μεταξύ φύλλων, αποθηκευτικών οργάνων, υποστηρικτικών δομών και ρίζας οδηγούν τις αλλαγές της αύξησης του φυτού ως απόκριση στη διακύμανση των επιπέδων των υλικών τροφοδοσίας. Για παράδειγμα, τα μοντέλα αριστοποίησης προβλέπουν ότι τα φυτά ανταποκρίνονται στη μεταβολή των θρεπτικών με κατανομή της βιομάζας ώστε να αριστοποιεί το υλικό που εισήλθε, οπότε προσαρμόζεται η αύξηση στο δεδομένο περιβάλλον (McConnaughay and Coleman 1998). Το σίγουρο είναι ότι πολλά φαινοτυπικά χαρακτηριστικά του φυτού αλλάζουν κατά τη διάρκεια της αύξησης και ανάπτυξης αυτού ως αποτέλεσμα οντογενετικών διαδικασιών. Έτσι, τόσο η συνολική βιομάζα των διαφορετικών φυτικών τμημάτων (φύλλα, μίσχοι, ρίζες), όσο και η ποσοστιαία κατανομή αυτής μεταξύ των τμημάτων σπανίως παραμένουν σταθερές για μεγάλη χρονική περίοδο (Coleman et al. 1994).

Επιπλέον, υπάρχουν πολλές ενδείξεις ότι τα φυτά πράγματι αποκρίνονται σε συγκεκριμένες περιβαλλοντικές πηγές, ιδιαίτερα στη διαθεσιμότητα των θρεπτικών, με αλλαγές στην κατανομή και την αύξηση. Ωστόσο, δεν είναι ξεκάθαρο αν οι αλλαγές στην κατανομή οδηγούν σε αλλαγές στην αύξηση ή αν η πλαστικότητα της αύξησης σε συνδυασμό με το γεγονός ότι η κατανομή της βιομάζας μεταξύ των οργάνων αλλάζει ως αποτέλεσμα του αυξανόμενου φυτικού μεγέθους, οδηγεί σε πλαστικότητα τα προγράμματα κατανομής της βιομάζας (Coleman and McConnaughay 1995, McConnaughay and Coleman 1998). Έχει αναφερθεί ότι (Gedroc et al. 1996) αυξημένη διαθεσιμότητα θρεπτικών μπορεί να οδηγήσει σε αύξηση του φυτού και αντιθέτως μειωμένη διαθεσιμότητα σε μειωμένη αύξηση, χωρίς να υπάρχει αντίστοιχη προσαρμογή στην κατανομή βιομάζας μεταξύ βλαστού και ρίζας. Δηλαδή, η αύξηση μπορεί να αλλάξει σημαντικά χωρίς συνακόλουθη αλλαγή στο πρόγραμμα κατανομής βιομάζας.

Μελέτες υπονοούν ότι φυτά νεαρής ηλικίας ίσως παρουσιάζουν μεγαλύτερη πλαστικότητα στο πρόγραμμα κατανομής της βιομάζας από ότι φυτά μεγαλύτερης ηλικίας, οπότε και τα πρώτα μπορούν να ανταπεξέλθουν σε μία μεταβολή του περιβάλλοντος με αλλαγή του προγράμματος. Πειραματισμός σε ετήσια φυτικά είδη νεαρού αναπτυξιακού σταδίου με αλλαγή της διαθεσιμότητας των υλικών τροφοδοσίας κατά τη διάρκεια του πειράματος έδειξε ότι δεν υπήρξε μεγάλη πλαστικότητα στην κατανομή μεταξύ βλαστού και ρίζας, αλλά οι αλλαγές στην αύξηση ήταν εμφανείς (McConnaughay and Coleman 1998). Ίσως τα ετήσια φυτικά είδη να είναι λιγότερο ικανά να διατηρήσουν μια ευλυγισία στο πρόγραμμα κατανομής βιομάζας ως απόκριση σε αλλαγές του περιβάλλοντος μετά από μια περίοδο ανάπτυξης εξαιτίας του ανταγωνισμού αύξησης και αναπαραγωγικών διαδικασιών.

Επιπροσθέτως, σε μία άλλη προσέγγιση της υπόθεσης για δυνατότητα πλαστικότητας στην κατανομή βιομάζας μεταξύ βλαστού και ρίζας ως απόκριση του φυτού στη διαθεσιμότητα N προέκυψε ότι αυτή δεν ισχύει σε πολλές περιπτώσεις (Reynolds and D’Antonio 1996). Συγκεκριμένα, δε βρέθηκαν διαφορές στην εμφάνιση πλαστικότητας μεταξύ διαφορετικών ειδών όπως θάμνοι και δένδρα συγκρινόμενα με πόες, καθώς και φυτικών ειδών διαφορετικού βιολογικού κύκλου όπως ετήσια συγκρινόμενα με πολυετή. Επίσης, φυτικά είδη προσαρμοσμένα σε διαφορετικής γονιμότητας εδάφη φάνηκε να μην παρουσιάζουν σημαντική ευλυγισία στο πρόγραμμα κατανομής βιομάζας. Είδη προσαρμοσμένα σε φτωχά σε θρεπτικά εδάφη σε περίπτωση αύξησης της διαθεσιμότητας θρεπτικών είναι πιθανότερο να επενδύουν σε πλαστικότητα της φυσιολογίας τους ώστε να κάνουν δυνατή τη βελτίωση της πρόσληψης των αυξημένων θρεπτικών, παρά σε μεγάλες αλλαγές βιομάζας.

Από τα παραπάνω γίνεται εμφανές ότι η μέτρηση της βιομάζας βλαστού και ρίζας και οι αλλαγές στην κατανομή αυτής δεν είναι ενδεικτική της απόκρισης ενός φυτού σε μεταβολές του περιβάλλοντός του. Ή τουλάχιστον δεν αρκεί από μόνη της. Ωστόσο, άλλα χαρακτηριστικά του φυτού εμφανίζουν μεγαλύτερη πλαστικότητα στην ανάπτυξή τους κάτω από μεταβαλλόμενες συνθήκες και επομένως, μπορούν να μετρηθούν και να χρησιμοποιηθούν για την περιγραφή της αλλαγής στην αύξηση του φυτού.

Ειδικότερα, στο υπέργειο τμήμα του φυτού η φυλλική επιφάνεια αποτελεί ένα χαρακτηριστικό το οποίο θα μπορούσε να χρησιμοποιηθεί για να περιγραφούν αλλαγές σε αυτό λόγω αλλαγών στο περιβάλλον. Είναι διαπιστωμένο ότι φυτά ανθεκτικά στη βόσκηση έχουν την ικανότητα να μετατοπίζουν την κατανομή βιομάζας από τη ρίζα στο βλαστό ώστε όσο το δυνατόν γρηγορότερα να αποκαθίσταται η φωτοσυνθετικά ενεργή επιφάνεια (Wilson 1988). Επίσης, στη μελέτη που αναφέρθηκε παραπάνω με ετήσια φυτικά είδη υπό συνθήκες μεταβολής της διαθεσιμότητας των θρεπτικών κατά την ανάπτυξή τους οι αλλαγές που προέκυψαν στην αύξηση των φυτών περιελάμβαναν και αύξηση του ποσοστού της συνολικής βιομάζας που συμμετείχε στην ανάπτυξη της φυλλικής επιφάνειας, χωρίς πλαστικότητα στην κατανομή μεταξύ βλαστού και ρίζας (McConnaughay and Coleman 1998).

Από την άλλη πλευρά, υπάρχει ένας μεγάλος αριθμός αρχιτεκτονικών και μορφολογικών αλλαγών που έχουν παρατηρηθεί στο ριζικό σύστημα ως απόκριση σε μεταβολή των επιπέδων των θρεπτικών στοιχείων. Οι αλλαγές αυτές είναι δυνατόν να συμβούν χωρίς παράλληλη αλλαγή στην κατανομή της βιομάζας της ρίζας στο σύνολό της. Συγκεκριμένα, επένδυση στο τμήμα απορρόφησης του ριζικού συστήματος έναντι του υπόλοιπου συστήματος, ειδικό μήκος ρίζας (μήκος ανά g μάζας ρίζας), μοτίβα διακλάδωσης της ρίζας και πυκνότητα αυτής έχουν βρεθεί να εμφανίζουν πλαστικότητα σε ανομοιομορφίες του περιβάλλοντος θρέψης. Τέλος, αλλαγές στην πυκνότητα και/ή τη λειτουργικότητα μεμβρανικών μεταφορέων είναι ένα ακόμα χαρακτηριστικό της ρίζας που μπορεί να σχετίζεται με την απόκριση σε μεταβολή στη διαθεσιμότητα των υλικών τροφοδοσίας (Reynolds and D’Antonio 1996).

Επομένως, υπάρχουν διαφοροποιήσεις ανάμεσα στα μοτίβα κατανομής μεταξύ των οργάνων και εντός ενός οργάνου ως απόκριση σε διαφορετικές συνθήκες θρέψης. Η κατανομή μάζας εντός ενός οργάνου φανερώνει τον τρόπο με τον οποίο η βιομάζα είναι τακτοποιημένη εντός του συγκεκριμένου οργάνου και μπορεί να ποικίλλει σημαντικά. Για παράδειγμα, η ειδική φυλλική επιφάνεια (επιφάνεια ανά μονάδα μάζας φύλλου) και το ειδικό ριζικό μήκος (μήκος ανά μονάδα μάζας ρίζας) ποικίλλει ανάμεσα στα είδη ανάλογα με το περιβάλλον και το βιολογικό τους κύκλο. Οι διαφορές στην πλαστικότητα του προγράμματος κατανομής μεταξύ των οργάνων και εντός ενός οργάνου ίσως να αποτελεί χαρακτηριστικό του κάθε φυτικού είδους και σχετίζεται με τις αναπτυξιακές διαδικασίες αυτού. Έτσι, η κατανομή βιομάζας μεταξύ ρίζας και βλαστού δε σχετίζεται απαραίτητα με το μήκος ρίζας που υποστηρίζεται ανά μονάδα φυλλικής επιφάνειας (Berntson et al. 1995).

1.4 Επίδραση της θρέψης στην κατανομή βιομάζας στα φυτά

Σύμφωνα με τις κυριότερες θεωρίες που έχουν αναπτυχθεί έως σήμερα και αναφέρθηκαν παραπάνω, η διαθεσιμότητα υδατανθράκων και αζώτου στα διάφορα μέρη ενός φυτού και η διατήρηση της ισορροπίας μεταξύ τους έχουν ρόλο ιδιαίτερα κρίσιμο για την ανάπτυξη του φυτού. Επιπλέον, έλλειψη κάποιου από τα απαραίτητα θρεπτικά στοιχεία επηρεάζει την παραγωγή βιομάζας επιδρώντας λιγότερο ή περισσότερο σε διαδικασίες όπως αφομοίωσης C (K, Mg, Mn) ή σχηματισμού νέων ιστών (N, P, S, Ca) ή και των δύο (Fe, B, Zn, Cu, Mo). Όμως, φαίνεται ότι το επίπεδο του N στο φυτό μπορεί να τροποποιήσει το πρόγραμμα κατανομής βιομάζας σε περίπτωση που αυτό διαταράσσεται από την περιοριστική για την αύξηση επίδραση κάποιου άλλου ανόργανου θρεπτικού στοιχείου (Ericsson 1995).

1.5 Δυνατότητα χρήσης των διακινήσιμων υλικών ως σημάτων

Ένας σημαντικός ενδιάμεσος των φυσιολογικών διεργασιών και επομένως, της αύξησης τόσο του υπέργειου τμήματος, όσο και του υπόγειου ενός φυτού αποτελεί και η τροφοδοσία με σηματοδοτικά μόρια μέσω του αγγειακού συστήματος. Έτσι, η επικοινωνία μεταξύ ρίζας και βλαστού δεν περιορίζεται στη διακίνηση νερού, θρεπτικών και προϊόντων αφομοίωσης, αλλά επεκτείνεται και στη διακίνηση σημάτων (Dodd 2005). Ειδικές κατηγορίες ενώσεων που συντίθενται σε κάποιο σημείο του φυτού, μετακινούνται και τελικά, διεγείρουν μια διαδικασία σε κάποιο σημείο-στόχο έχουν ταυτοποιηθεί και χαρακτηριστεί ως ορμόνες. Υπό συνθήκες μεταβολής του περιβάλλοντος του φυτού, όπως στη διαθεσιμότητα κάποιου θρεπτικού, αυτή γίνεται αντιληπτή με κάποιο μηχανισμό και τα κατάλληλα σήματα μεταφέρονται στα κατάλληλα μέρη του φυτού για την αντιμετώπιση αυτής της μεταβολής. Συνήθως, αλλαγές στο φυτό ως απόκριση στην έλλειψη θρεπτικού γίνονται προτού καταστεί οξεία η επίδραση στο βλαστό (Munns and Cramer 1996).

Έτσι, για παράδειγμα υπάρχουν αποδείξεις ότι μειωμένη διαθεσιμότητα σε N οδηγεί σε μειωμένη σύνθεση κυτοκινινών στη ρίζα και επομένως, εξαγωγή τους προς το βλαστό και επιπλέον, εξωτερική εφαρμογή κυτοκινινών οδηγεί σε αύξηση της κατακράτησης των νεοσχηματιζόμενων προϊόντων της φωτοσύνθεσης στο βλαστό (Beck 1996). Με βάση αυτά τα αποτελέσματα διαμορφώθηκε η υπόθεση ότι η παραγωγή κυτοκινινών στη ρίζα αυξάνει υπό συνθήκες υψηλής διαθεσιμότητας σε N και ότι αυξημένη μεταφορά κυτοκινινών στο βλαστό μεταβάλλει την κατανομή των προϊόντων αφομοίωσης του C υπέρ του βλαστού με αποτέλεσμα τη διέγερση της αύξησης του βλαστού και τον περιορισμό της αύξησης της ρίζας (Beck 1996). Η υπόθεση αυτή ενισχύεται και από την αυξημένη μεταφορά σακχάρων στο ριζικό σύστημα, όταν η αύξηση του βλαστού περιορίζεται από χαμηλά επίπεδα κυτοκινινών σε αυτόν (Van der Werf and Nagel 1996).

Τα στάδια από τα οποία αποτελείται ένας μηχανισμός ρύθμισης των λειτουργιών του φυτού είναι α) η αντίληψη του εσωτερικού και/ή του εξωτερικού περιβάλλοντος, β) η αποστολή μηνυμάτων μεταξύ οργάνου-παραγωγού και οργάνου-καταναλωτή και αντίστροφα και γ) η επίδραση στη γονιδιακή έκφραση. Επιπλέον, ο ρυθμιστικός αυτός μηχανισμός αφορά τη διανομή του ελέγχου της ροής των υλικών σε ολόκληρο το φυτό, έτσι ώστε τα όργανα-καταναλωτές και το σύστημα διακίνησης του φυτού να συμμετέχουν παράλληλα με τα φύλλα-παραγωγούς (Farrar 1993). Για να μπορεί ένα υλικό που διακινείται να λειτουργήσει ως σήμα θα πρέπει να κινείται ακροπέταλα, αποπλασμικά ή συμπλασμικά και να έχει αποτελεσματικότητα στην επαγωγή φυσιολογικής απόκρισης στο σημείο-στόχο το οποίο είναι απομακρυσμένο από το αρχικό σημείο σύνθεσης του υλικού (Dodd 2005).

Με δεδομένο ότι υπάρχουν συστήματα τα οποία διακινούν ενεργητικά τα θρεπτικά και τα ανάλογα προϊόντα αφομοίωσής τους και ότι αυτά επηρεάζουν με τη σειρά τους τη φυσιολογική κατάσταση των οργάνων είναι, επίσης, πολύ πιθανό να λειτουργούν και ως σήματα που πληροφορούν το υπέργειο για την κατάσταση της ρίζας και αντίστροφα, τη ρίζα για την κατάσταση του υπέργειου. Αυτή η λειτουργική αλληλεπίδραση, ενδεχομένως, να συμπληρώνει και να ολοκληρώνει το ορμονικό σύστημα του φυτού. Είναι πολύ πιθανό οι στάθμες των διακινήσιμων υλικών να μη μένουν ανεπηρέαστες από τη θρεπτική κατάσταση του φυτού.

1.5.1 Η σακχαρόζη ως σήμα

Η σακχαρόζη εμφανώς συμμετέχει στις σχέσεις μεταξύ υπέργειου και υπόγειου τμήματος του φυτού ως το κύριο προϊόν της φωτοσύνθεσης και το υπόστρωμα της αύξησης των οργάνων-καταναλωτών. Φαίνεται, όμως, ότι παίζει ρόλο και ως σήμα στον έλεγχο των σχέσεων αυτών. Δεν ελέγχει από μόνη της την κατανομή μεταξύ βλαστού και ρίζας, αλλά αποτελεί σίγουρα ένα απαραίτητο στοιχείο για μια ολοκληρωμένη εικόνα του μηχανισμού που διέπει τις αλλαγές στην κατανομή. Συγκεκριμένα, ενδιαφέρον παρουσιάζει η στάθμη της σακχαρόζης τόσο στα όργανα-παραγωγούς, όσο και στα όργανα-καταναλωτές, καθώς επίσης, και των προϊόντων μεταβολισμού της (Farrar 1996).

Πράγματι, η στάθμη της σακχαρόζης αλλάζει στο χρόνο ώστε είναι δυνατόν να αποτελεί έναν αισθητήρα περιβαλλοντικής ή εσωτερικής αλλαγής. Ακόμα και σε φυτά που μεγαλώνουν υπό ελεγχόμενο περιβάλλον με σταθερές συνθήκες εκτός από το φως που παρέχεται μόνον για κάποιες ώρες της ημέρας, η περιεκτικότητα σε σακχαρόζη στα φύλλα είναι δυνατόν να αλλάξει έως και 10 φορές (Farrar 1989) και αυτή των φωσφορογλυκοζών σε μεγαλύτερο βαθμό. Υπάρχουν ενδείξεις για την εμπλοκή της εξοκινάσης, καθώς και άλλων μεταφορέων μονοσακχαριτών ή υποδοχέων, στη διαδικασία αναγνώρισης και μετάδοσης του σήματος από τη σακχαρόζη. Ωστόσο, η δράση της εξοκινάσης στην ενδοκυτταρική γλυκόζη δεν είναι αρκετή, αλλά για τη μετάδοση του σήματος απαιτείται και αντίληψη της εξωκυτταρικής στάθμης των σακχάρων είτε στον αποπλασμικό χώρο είτε κατά τη διακίνησή τους (Sonnewald and Herbers 1999).

Ως προς την αποστολή μηνυμάτων μεταξύ παραγωγού και καταναλωτή εξαιτίας της αλλαγής της στάθμης της σακχαρόζης σε έναν από τους δύο, ίσως να μην είναι απαραίτητη η μεταφορά της ίδιας της σακχαρόζης. Για παράδειγμα, αν σάκχαρα συσσωρευτούν στη ρίζα, τότε μπορεί να μειωθεί η περαιτέρω εισαγωγή και επομένως, ως αποτέλεσμα να αυξηθεί η περιεκτικότητα της σακχαρόζης στα φύλλα χωρίς τη διακίνησή της μέσω των αλλαγών στην περιεκτικότητα και την πίεση του ηθμού. Παρότι υπάρχουν λίγες πληροφορίες για τη ροή της σακχαρόζης που ακολουθεί αλλαγές που μεταβάλουν το περιεχόμενό της, ωστόσο υπάρχουν πολλά παραδείγματα όπου μια αλλαγή στη στάθμη των σακχάρων προερχόμενη είτε από παραγωγό είτε από καταναλωτή οδηγεί σε αλλαγή στη στάθμη αυτών και στο άλλο αντίστοιχα όργανο (Farrar 1996).

Ακόμα, έχει βρεθεί ότι υψηλή περιεκτικότητα σε σακχαρόζη σε φύλλα-παραγωγούς επάγει την έκφραση γονιδίων που κωδικοποιούν για ένζυμα σύνθεσης αμύλου ή φρουκτανών (αποθήκευση της περίσσειας σακχαρόζης) και αναστέλλει την έκφραση γονιδίων που κωδικοποιούν για φωτοσυνθετικές πρωτεΐνες όπως η Rubisco (Jang and Sheen 1994, Krapp et al. 1993, Winters et al. 1995). Συγκεκριμένα, έχουν διακριθεί τρεις ομάδες γονιδίων ως προς την απόκρισή τους στα σάκχαρα: α) γονίδια που αυξάνεται η έκφρασή τους σε περιπτώσεις έλλειψης σακχάρων όπως αυτά που εμπλέκονται στη φωτοσύνθεση, β) γονίδια που επάγονται σε περιπτώσεις περίσσειας σακχάρων και γ) γονίδια που δεν επηρεάζονται (Sonnewald and Herbers 1999).

1.6 Η έλλειψη θρεπτικών επάγει τον σχηματισμό αερεγχύματος στη ρίζα του καλαμποκιού

Με ταυτόχρονη έλλειψη O_2 και Ν ή Ρ, ο σχηματισμός αερεγχύματος φαίνεται να ενεργοποιείται από το αιθυλένιο. Με την υποξία επιταχύνεται η βιοσύνθεση του αιθυλενίου, αυξάνονται οι ενδογενείς συγκεντρώσεις και η εφαρμογή χαμηλών συγκεντρώσεων αιθυλενίου (1 μL L^{-1} αιθυλένιο στον αέρα) ενεργοποιεί το σχηματισμό αερεγχύματος σε καλά αεριζόμενα, πλήρη θρεπτικά διαλύματα (Atwell et al., 1988, He et al., 1994). Όμως, ενώ η υποξία ενεργοποιεί την παραγωγή αιθυλενίου, η ανεπάρκεια Ν ή Ρ την καταστέλλει (Drew et al., 1989). Αντίθετα, αυξάνεται σημαντικά η ευαισθησία των παρεγχυματικών κυττάρων στο αιθυλένιο, προκαλώντας ταχύτερη λύση των κυττάρων παρουσία πολύ χαμηλότερων συγκεντρώσεων αιθυλενίου (He et al., 1992).

Σε φυτά καλαμποκιού (*Zea mays* L. cv TX5855) που αναπτύχθηκαν σε πλήρες και οξυγονωμένο θρεπτικό διάλυμα και στη συνέχεια υποβλήθηκαν σε έλλειψη είτε νιτρικών και αμμωνιακών είτε φωσφορικών στο θρεπτικό διάλυμα (Drew et al., 1989) σχηματίσθηκε αερέγχυμα κοντά στο ακρορρίζιο των νεαρών ριζών που εκπτύσσονταν διαδοχικά από τη βάση του βλαστού. Η αντίδραση αυτή είναι παρόμοια με αυτή που επάγεται από την υποξία. Συγκρινόμενα με τα φυτά μάρτυρες, στα οποία παρέχονταν όλα τα θρεπτικά συστατικά, η τροφοπενία Ν ή Ρ μείωνε τους ρυθμούς έκλυσης αιθυλενίου. Εξετάστηκαν μερικά ένζυμα και υποστρώματα του βιοσυνθετικού μονοπατιού του αιθυλενίου. Το περιεχόμενο του 1-άμινο-κυκλοπρόπανο-1-καρβοξυλικού οξέος (ACC) παραλληλίζει τις διαφορές στους ρυθμούς παραγωγής αιθυλενίου, που μειώνονται λόγω της ανεπάρκειας Ν ή Ρ, ενώ και το μαλονυλο-ACC παρουσιάζει μια παρόμοια τάση. Η δραστικότητα της συνθάσης του ACC και του ενζύμου που παράγει αιθυλένιο ήταν επίσης υψηλότερη στις ρίζες των φυτών-μαρτύρων παρά στις ρίζες των φυτών σε τροφοπενία. Αυτά τα αποτελέσματα δείχνουν ότι μεγάλο μέρος του βιοσυνθετικού μονοπατιού του αιθυλενίου καθυστερεί κάτω από συνθήκες έλλειψης Ν ή Ρ. Συνεπώς, σε αντίθεση με την επίδραση της υποξίας, η επαγωγή σχηματισμού του αερεγχύματος στη ρίζα του *Zea mays* από έλλειψη θρεπτικών δε σχετίζεται με αυξημένη βιοσύνθεση ή/και συσσώρευση αιθυλενίου στο ακρορρίζιο (Drew et al., 1989).

Οι Konings και Verschuren (1980) απέδειξαν ότι ο σχηματισμός αερεγχύματος σε εμβρυακές ρίζες καλαμποκιού ενεργοποιήθηκε κάτω από πλήρως αερόβιες συνθήκες με την παράληψη είτε πηγής αζώτου (νιτρικά ή αμμωνιακά) ή φωσφορικών, ενώ η έλλειψη καλίου κάτω από παρόμοιες συνθήκες δεν προκάλεσε επαγωγή αερεγχύματος.

Ο ρυθμός παραγωγής του αιθυλενίου μετά την αρχική αντίδραση του αιθυλενίου στην πληγή (Konze and Kwiatkowski, 1981) φαίνεται να αντανακλά με ακρίβεια τη συγκέντρωση του ACC όταν συγκρίνονται διαφορετικές θρεπτικές μεταχειρίσεις. Αυτό ίσως να σημαίνει ότι η μετατροπή του SAM σε ACC παρεμποδίζεται ή τροποποιείται με κάποιο τρόπο από ελλειμματική θρέψη. Έχει αναγνωριστεί ότι η SAM είναι πρόδρομη ένωση τόσο για το βιοσυνθετικό μονοπάτι του αιθυλενίου όσο και για το σχηματισμό της σπερμιδίνης και άλλων πολυαμινών (Miyazaki and Yang, 1987) Παρεμπόδιση της μετατροπής της SAM σε ACC σε φλοιό πορτοκαλιού προκάλεσε μετατροπή της SAM σε σπερμιδίνη (Even-Chen et al., 1982).

Ο σχηματισμός αερεγχύματος στο καλαμπόκι μπορεί να επαχθεί σε θρεπτικό διάλυμα σε συνθήκες επαρκούς οξυγόνωσης λόγω της παροδικής έλλειψης N ή P. Αυτό εξαρτάται από το αιθυλένιο και δεν απαιτεί αύξηση της παραγωγής αιθυλενίου, αλλά μάλλον αύξηση της ευαισθησίας στο αιθυλένιο (He et al., 1992).

1.7 Ο σχηματισμός αερεγχύματος σχετίζεται με προγραμματισμένο κυτταρικό θάνατο (ΠΚΘ)

Δεν είναι σίγουρο αν η επαγωγή του κυτταρικού θανάτου στο σχηματισμό αερεγχύματος σχετίζεται με προγραμματισμένο κυτταρικό θάνατο, μια μορφή μη-παθογενούς θανάτου που ξεκινά από το φλοιώδες παρέγχυμα και εξαπλώνεται προς την ενδοδερμίδα (Elliot et al., 1993). Ο ΠΚΘ έχει παρατηρηθεί στις ρίζες πολλών σιτηρών, όπως το σιτάρι, το κριθάρι και το καλαμπόκι. Χαρακτηρίζεται από την απώλεια της ικανότητας χρώσης του πυρήνα με το acridine orange, κάτι που συμπίπτει με την απώλεια τόσο της διαπερατότητας της μεμβράνης, όσο και της δράσης των εστερασών, με υπόστρωμα τη διοξεική φλουορεσκεϊνη. Όμως ο ΠΚΘ δεν έχει εξεταστεί σε σχέση με την πιθανότητα επαγωγής του από το αιθυλένιο (Drew et al., 2000).

Ο προγραμματισμένος κυτταρικός θάνατος είναι μία ενεργή διαδικασία κυτταρικού θανάτου που συμβαίνει κατά την ανάπτυξη και σαν απόκριση σε περιβαλλοντικά ερεθίσματα. Στα φυτά, ο ΠΚΘ είναι απαραίτητος για την ανάπτυξη και την επιβίωση. Για παράδειγμα τα αγγεία του ξύλου, που τα κύτταρα τους αποτελούν στοιχεία του συστήματος μεταφοράς του νερού και των θρεπτικών συστατικών, όταν ζουν παράγουν ισχυρά κυτταρικά τοιχώματα, ενώ είναι νεκρά κατά την ωρίμανσή τους. Στην πραγματικότητα, τα πρώτα κύτταρα που παρατηρήθηκαν μικροσκοπικά ήταν φελλοποιημένα κύτταρα, που ήταν αποτέλεσμα ΠΚΘ. Το μόνο που είχε απομείνει από αυτά τα διαφοροποιημένα φυτικά κύτταρα ήταν το κυτταρικό τοίχωμα που τα περιέβαλλε. Στα φυτά επίσης εμφανίζεται ΠΚΘ σαν αντίδραση σε προσβολή από παθογόνα (Greenberg, 1996).

Ο σχηματισμός αερεγχύματος συμβαίνει σαν κατευθυνόμενη σειρά γεγονότων, συνεπώς παρουσιάζει ένα χαρακτηριστικό σημείο του ΠΚΘ αλλά δεν εμφανίζει χαρακτηριστικά νεκρωτικών ή τραυματικών βλαβών. Στις ρίζες του καλαμποκιού, ενεργοποιείται συγκεκριμένα από το αιθυλένιο, που παράγεται ενδογενώς ή εφαρμόζεται εξωγενώς (Drew et al., 1979, Jackson et al., 1985).

Ο προγραμματισμένος κυτταρικός θάνατος έχει παρατηρηθεί σε διάφορες αναπτυξιακές διεργασίες στα ανώτερα φυτά. Αυτά τα φαινόμενα είναι χαρακτηριστικά των αναπτυσσόμενων τραχειακών κυττάρων (Mittler et al., 1995, Mittler and Lam, 1995), των κυττάρων της καλύπτρας (Wang et al., 1996), της αποδόμησης των κυττάρων του τάπητα για τη διατήρηση παραγωγής της γύρης (Davies et al., 1992), του σχηματισμού των αναπαραγωγικών οργάνων (Delong et al., 1993) και άλλων διεργασιών. Η ικανότητα μεμονωμένων κυττάρων να αυτοκτονήσουν είναι σημαντική για τη συνολική ανάπτυξη των πολυκύτταρων οργανισμών.

Το αερέγχυμα αποτελείται από μια σειρά αλληλοσυνδεόμενων μεσοκυττάριων χώρων που διευκολύνουν τη διάχυση αερίων μεταξύ των ριζών που αναπτύσσονται σε κατακλυσμένα εδάφη και της ατμόσφαιρας (Armstrong, 1979). Σε πολλά, αλλά όχι σε όλα τα είδη, αυτοί οι χώροι δημιουργούνται από ένα μοτίβο επιλεκτικού κυτταρικού θανάτου, ανάλογα με τη θέση. Στις ρίζες του καλαμποκιού και του ρυζιού, ο σχηματισμός τους ξεκινά με το θάνατο και τη λύση κυττάρων στο μέσο του φλοιώδους παρεγχύματος σε μία ζώνη πίσω από το ακρορρίζιο, και εξαπλώνεται ακτινικά ώστε να σχηματιστούν αέριοι χώροι που διαχωρίζονται από ακτινικές γέφυρες ζωντανών κυττάρων (Armstrong and Armstrong, 1994), οι οποίες ενώνουν τον κεντρικό κύλινδρο με την επιδερμίδα. Τα κυτταρικά τοιχώματα, όπως και το περιεχόμενο των κυττάρων που σχηματίζουν το αερέγχυμα έχουν αποδομηθεί πλήρως, χωρίς να αφήσουν ίχνη (Drew et al., 1979, Gunawardena et al., 2001).

Η παρουσία αερεγχύματος, σε πολλά φυτικά είδη θεωρείται ότι είναι μια σημαντική ανατομική δομή προσαρμογής, απαραίτητη για την επιβίωση σε συνθήκες κατάκλισης (Justin and Armstrong, 1987). Έχουν παρουσιαστεί πολλές αποδείξεις που δείχνουν ότι το αερέγχυμα παρέχει ένα μονοπάτι διάχυσης με χαμηλή αντίσταση για τη μεταφορά οξυγόνου από τα εναέρια φυτικά μέρη στις ρίζες ή τα ριζώματα σε ένα κατακλυσμένο περιβάλλον με έλλειψη οξυγόνου (Laan et al., 1989).

Ο σχηματισμός αερεγχύματος θεωρείται ότι συμβαίνει είτε λυσιγενώς, είτε σχιζογενώς (Smirnoff and Crawford, 1983). Οι λυσιγενείς χώροι αέρα σχηματίζονται από τη λύση των κυττάρων, ενώ οι σχιζογενείς σχηματίζονται από κύτταρα που διαχωρίζονται κατά την ανάπτυξη του ιστού. Σύμφωνα με τους Kawai et al (1998) εντοπίστηκαν στους λυσιγενείς χώρους αέρα που παράγονται στις πρωτογενείς ρίζες του ρυζιού. Κατά τη φυσιολογική διαδικασία της ανάπτυξης, πολλά κύτταρα του φλοιώδους παρεγχύματος καταρρέουν για να σχηματιστεί αερέγχυμα.

Στο καλαμπόκι, το αιθυλένιο έχει εμπλακεί στη μετάδοση του σήματος του κυτταρικού θανάτου και το λυσιγενή σχηματισμό του αερεγχύματος στις επίκτητες ρίζες που υπόκεινται σε υποξία (Drew et al., 1979).

Η διαδικασία σχηματισμού αερεγχύματος φαίνεται ότι διαφέρει ανάμεσα στο ρύζι και στο καλαμπόκι όσον αφορά τη σειρά με την οποία συμβαίνουν τα γεγονότα (Webb and Jackson, 1986). Στις ρίζες καλαμποκιού, πριν από την κατάρρευση των κυττάρων προηγήθηκε απώλεια της ακεραιότητας του τονοπλάστη (Campell and Drew, 1983). Στο ρύζι, πρώτα αποδομήθηκε το μεσοτοίχιο και μετά ακολούθησε η αποσύνθεση του κυτταρικού τοιχώματος και η απώλεια τη ακεραιότητας του τονοπλάστη (Webb and Jackson, 1986).

Ο κυτταρικός θάνατος στις ρίζες του ρυζιού ξεκινά πάντα μεταξύ των κυττάρων στο μέσο του φλοιώδους παρεγχύματος (όπως και στο καλαμπόκι) και προκαλείται από τον ΠΚΘ. Ο διαδοχικός θάνατος των κυττάρων εξαπλώνεται στα γειτονικά παρεγχυματικά κύτταρα και γίνεται με νέκρωση (Kawai et al., 1998). Φαίνεται ότι κάποιος παράγοντας διαχέεται συμπλασμικά από τα αρχικά κύτταρα στα εναπομείναντα του παρεγχύματος με ακτινική κατεύθυνση, που συμπίπτει με την κατεύθυνση των περισσότερων πλασμοδεσματικών συνδέσεων στις ρίζες, αλλά αυτός ο παράγοντας παραμένει αδιευκρίνιστος.

Το μοτίβο του θανάτου και της λύσης των κυττάρων στο σχηματισμό αερεγχύματος στο καλαμπόκι ξεκινά στο μέσο του φλοιώδους παρεγχύματος αλλά αντίθετα με το ρύζι, εξαπλώνεται τόσο εφαπτομενικά όσο και ακτινικά.

Στα είδη *Carex* όπως και στο *Eriophorum angustifolium* και στο *Lysimachia nummularia*, ο κυτταρικός θάνατος εξαπλώνεται μόνο σε εφαπτομενική κατεύθυνση (Justin and Armstrong, 1987). Η διάταξη των κυττάρων έχει αξιοσημείωτη επίδραση στο αν θα σχηματιστεί ή όχι το σχιζογενές ή λυσιγενές αερέγχυμα. Αερέγχυμα αναπτύσσεται κατά προτίμηση εκεί όπου η διάταξη των κυττάρων στο παρέγχυμα πριν το σχηματισμό αερεγχύματος είναι ακτινική σε εγκάρσια τομή, μοτίβο συνηθισμένο σε πολλά υδρόβια είδη (Justin and Armstrong, 1987). Αερέγχυμα σπάνια δημιουργείται εκεί όπου η διάταξη των κυττάρων δεν είναι ακτινική, αλλά εξαγωνική, κάτι που παρατηρείται κυρίως σε μη-υδρόβια είδη, ή στα εξωτερικά στρώματα του παρεγχύματος που δεν συμμετέχουν στο σχηματισμό αερεγχύματος σε τυπικά υδρόβια είδη. Αυτές οι διαφορές στο μοτίβο του σχηματισμό αερεγχύματος είναι δύσκολο να εξηγηθούν σύμφωνα με τη διάχυση ενός νεκρωτικού παράγοντα.

Ένα από τα πρώτα γεγονότα που οδηγούν σε κυτταρικό θάνατο στις ρίζες του καλαμποκιού είναι η διάρρηξη του τονοπλάστη (Campbell and Drew, 1983) και η απελευθέρωση των υδρολυτικών ενζύμων που βρίσκονταν απομονωμένα στο χυμοτόπιο. Η ξαφνική οξίνιση του κυτοπλάσματος που ακολουθεί την απελευθέρωση του όξινου χυμού του χυμοτοπίου μπορεί να είναι αρκετή για να θανατώσει το κύτταρο που είναι ευαίσθητο στο αιθυλένιο. Στις ρίζες του ρυζιού επίσης, τα κύτταρα στο μέσο του φλοιώδους παρεγχύματος, τα οποία είναι τα πρώτα που θα πεθάνουν, είναι επίσης και τα πρώτα που εμφανίζουν σημάδια οξίνισης, όπως ανιχνεύεται από τη χρώση με neutral red (Kawai et al., 1998). Εδώ υπάρχει μια προφανής ομοιότητα με το θάνατο των αγγείων του ξύλου, τα οποία πεθαίνουν μόλις ολοκληρώσουν τη διαφοροποίησή τους. Η επαγωγή του κυτταρικού θανάτου κατά τη διάρκεια του σχηματισμού των αγγείων του ξύλου, σχετίζεται με μια πρωτεάση της σερίνης που φαίνεται να ενεργοποιεί την εισροή Ca^{2+} μέσα στο κυτόπλασμα, το Ca^{2+} στη συνέχεια πυροδοτεί τον κατακερματισμό του πυρηνικού DNA σαν μέρος της διαδικασίας του ΠΚΘ (Groover and Jones, 1999). Η ρήξη του τονοπλάστη είναι επίσης ένα πρώιμο γεγονός στο θάνατο των τραχειακών κυττάρων, συνεπώς χτυπάει ο παράλληλος του κυτταρικού θανάτου στο παρέγχυμα της ρίζας (Drew et al., 2000).

Ο θάνατος των παρεγχυματικών κυττάρων της ρίζας ακολουθείται από αποδόμηση και ολική λύση του κυτοπλάσματος, και απομένουν μόνο ελάχιστα υπολείμματα του κυτταρικού τοιχώματος (Campbell and Drew 1983). Αυτό πρέπει να επιτυγχάνεται από μια ομάδα ενζύμων, αλλά αυτή η άποψη δεν έχει τύχει μεγάλης προσοχής. Ένα ένζυμο που εμπλέκεται στενά είναι η κυτταρινάση (β1,4-

endoglucanase), που συνδέεται πάντοτε στενά με τον κυτταρικό θάνατο. Προαγωγείς του κυτταρικού θανάτου, όπως το αιθυλένιο και το Ca^{2+}, αυξάνουν τη δραστικότητα της κυτταρινάσης, ενώ οι παρεμποδιστές του κυτταρικού θανάτου μπλοκάρουν κάθε αύξηση της δραστικότητας της (He et al., 1996). Φαίνεται ότι ο θάνατος δεν μπορεί να συμβεί χωρίς να ακολουθήσει αποδόμηση. Άλλο ένα πιθανό ένζυμο αποδόμησης που σχετίζεται με το σχηματισμό αερεγχύματος είναι η ενδο-τρανσγλυκοζιλάση της ξυλογλουκάνης (xyloglucan endo-transglycosylase), που μπορεί να εμπλέκεται στη χαλάρωση του κυτταρικού τοιχώματος (Saab and Sachs., 1996). Οι πρωτεάσες, οι λιπάσες όπως και οι DNAάσες (όπως και πολλά άλλα ένζυμα) πρέπει να εμπλέκονται επίσης στις διεργασίες αποδόμησης και είναι σημαντικό να διαχωριστούν αυτά που εμπλέκονται στην αποδόμηση από αυτά που εμπλέκονται στη μετάδοση σήματος στον κυτταρικό θάνατο.

Ένα ενδιαφέρον ερώτημα είναι ο εντοπισμός του κυτταρικού θανάτου στο χώρο του παρεγχύματος της ρίζας. Στο καλαμπόκι, η επιδερμίδα, η υποδερμίδα, η ενδοδερμίδα και ο κεντρικός κύλινδρος παραμένουν ανεπηρέαστα. Ακόμα και μέσα στο παρέγχυμα μερικά κύτταρα παραμένουν ανέπαφα και υγιή, σχηματίζοντας ακτινικές γέφυρες σε άμεση επαφή με τα υπό λύση κύτταρα. Αν τα λυτικά ένζυμα απελευθερώνονται από τα νεκρά κύτταρα, τι περιορίζει την εξάπλωσή τους; Το ίδιο ερώτημα τίθεται και για τον περιορισμό στο χώρο της λύσης του πρωτογενούς κυτταρικού τοιχώματος και των κυτοπλασματικών περιεχομένων των τραχειακών κυττάρων γύρω από τα υγιή παρεγχυματικά κύτταρα (Groover and Jones, 1999).

Υπάρχουν πολλά παραδείγματα κυτταρικού θανάτου στα φυτά, οι λεπτομέρειες του οποίου αποτελούν αντικείμενο εντατικής έρευνας (Pennell and Lamb, 1997). Όταν ο κυτταρικός θάνατος συμβαίνει σαν μέρος κανονικών αναπτυξιακών διεργασιών, θεωρείται ότι είναι ΠΚΘ. Όταν διαταράσσεται η κανονική ανάπτυξη, όπως μέσω γενετικής ανωμαλίας, ο κυτταρικός θάνατος μπορεί να συμβεί σε μη κανονική θέση. Επιπλέον, κυτταρικός θάνατος μπορεί να συμβεί σε περιοχές όπου παρατηρείται περιβαλλοντική καταπόνηση, όπως προσβολή από παθογόνο ή πληγή, ή σαν απόκριση σε χαμηλές συγκεντρώσεις τοξινών. Αυτοί οι τρεις διακριτοί τύποι κυτταρικού θανάτου (σε κανονική ανάπτυξη, μη-κανονική ανάπτυξη ή λόγω περιβαλλοντικής καταπόνησης) δεν χρησιμοποιούν απαραίτητα τον ίδιο μηχανισμό κυτταρικού θανάτου. Όμως, φαίνεται πως όλοι συμβαίνουν μέσω ελεγχόμενης αποδόμησης του κυττάρου. Αντίθετα, ο κυτταρικός θάνατος που οφείλεται σε σοβαρό τραύμα (π.χ. τραυματικός κυτταρικός θάνατος ή νέκρωση), όπως αυτός που παρατηρείται μετά την έκθεση σε υψηλή συγκέντρωση τοξίνης, υψηλή θερμότητα ή ψύξη, δεν είναι ελεγχόμενη αποδόμηση του κυττάρου και χαρακτηρίζεται από τη διόγκωση και λύση του κυττάρου, που δεν αποτελούν μορφολογικά χαρακτηριστικά του ΠΚΘ (Pennell and Lamb, 1997, Buckner et al., 1998).

Ο ΠΚΘ στα φυτά φαίνεται να περιλαμβάνει διεργασίες όπως κατακερματισμό του πυρηνικού DNA, τη συμμετοχή του Ca^{2+}, αλλαγές στη φωσφορυλίωση των πρωτεϊνών, αύξηση της πυρηνικής ετεροχρωματίνης και τη συμμετοχή των ενεργών μορφών οξυγόνου (Jones and Dangl, 1996). Η ικανότητα των φυτικών ορμονών να επιβραδύνουν ή να επιταχύνουν τον κυτταρικό θάνατο, αποτελεί επίσης μια ένδειξη ότι ο κυτταρικός θάνατος είναι προγραμματισμένος (Pennell and Lamb, 1997).

Ένα παράδειγμα προγραμματισμένου κυτταρικού θανάτου στα φυτά είναι και ο γρήγορος κυτταρικός θάνατος περιορισμένου αριθμού κυττάρων σε επιλεγμένα σημεία. Η αλληλεπίδραση με το σήμα ενεργοποιεί ένα μονοπάτι μετάδοσης σήματος που οδηγεί σε ΠΚΘ. Οι μοριακοί μηχανισμοί του κυτταρικού θανάτου περιλαμβάνουν ροές ιόντων, την παραγωγή ενεργών μορφών οξυγόνου και περοξείδωση λιπιδίων (Jones and Dangl, 1996, Buckner et al. 1998).

Το αερέγχυμα της ρίζας του καλαμποκιού, που σχηματίζεται στα παρεγχυματικά κύτταρα λόγω του ΠΚΘ, φαίνεται ότι ρυθμίζεται από το αιθυλένιο και περιλαμβάνει μόρια μετάδοσης σήματος, όπως οι πρωτεΐνες-G, το κυτοπλασματικό Ca^{2+} και οι φωσφατάσες πρωτεϊνών (He et al., 1996). Μια ένωση ομόλογη της ενδο-τρανς-γλυκοσυλάσης της ξυλογλουκάνης στο καλαμπόκι, που επάγεται από την κατάκλιση και το αιθυλένιο, έχει αποδειχθεί ότι σχετίζεται με το σχηματισμό αερεγχύματος (Sachs et al., 1996). Έχει προταθεί ότι αυτή η πρωτεΐνη μπορεί να εμπλέκεται στην αποδόμηση του κυτταρικού τοιχώματος που απαιτείται για το σχηματισμό αερεγχύματος στο καλαμπόκι (He et al., 1994, Buckner et al., 1998).

1.8 Σκοπός της εργασίας

Στην παρούσα εργασία διερευνήθηκε η ανάπτυξη των νεαρών φυτών αραβοσίτου σε πλήρη έλλειψη θρεπτικών με μόνο υπόστρωμα απιονισμένο νερό. Η μελέτη του αναπτυξιακού προγράμματος των νεαρών φυτών αποτέλεσε το ουσιαστικό ερώτημα. Επίσης πώς το φυτό αναδιανέμει τα ζωτικά υλικά του και σταματά ή συνεχίζει την ανάπτυξη του υπό τέτοιες ακραίες θρεπτικές συνθήκες και αν στο σημείο αυτό ακολουθείται κάποια στρατηγική κατά την οποία μπορούν να αναγνωριστούν κάποιοι μηχανισμοί αντίδρασης ήταν τα κύρια θέματα προς μελέτη.

Κατά την πειραματική διαδικασία τα φυτά αναπτύχθηκαν για 30 ημέρες από την σπορά και εξετάστηκαν διάφοροι παράμετροι που αφορούν αρχικά την αλληλεπίδραση του ριζικού συστήματος με το υπέργειο τμήμα καθώς και την συμμετοχή του σπόρου όσον αφορά την δυναμική της μάζας του. Οι παράμετροι που εξετάστηκαν σε πρώτη φάση ήταν η κατανομή της βιομάζας και η σχέση της με διακινούμενα ζωτικά υλικά όπως τα εκχυλίσιμα σάκχαρα. Έτσι πάρθηκαν τακτικές μετρήσεις για αυτά τα χαρακτηριστικά, καθώς και πλήθος φωτογραφιών, οι οποίες οδήγησαν στην κατασκευή διαγραμμάτων και πινάκων με φωτογραφίες που δείχνουν την αναπτυξιακή πορεία.

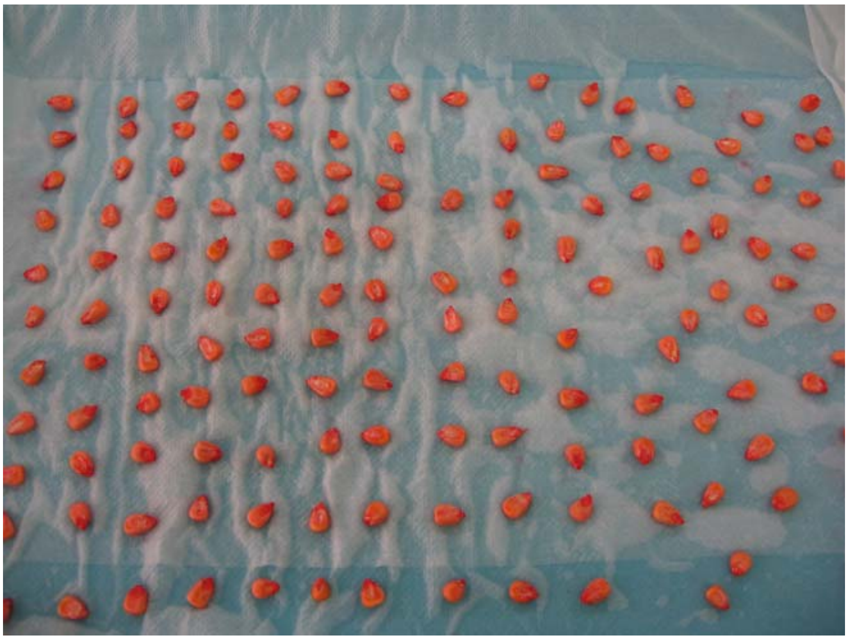
Το ριζικό σύστημα διερευνήθηκε ιδιαίτερα αφού εκτός από τα παραπάνω μελετήθηκε τόσο η δομή του αλλά και η αρχιτεκτονική του σε ανατομικό επίπεδο. Εδώ έρχεται να προστεθεί η σκέψη που αφορά το κατά πόσο οι συνθήκες αυτές επιδρούν στην βιολογία της ανάπτυξης του ριζικού, πως συμμετέχουν δομικοί ιστοί όπως οι πλάγιες ρίζες και πως καταπονήσεις όπως η τροφοπενία επάγουν το προγραμματισμένο κυτταρικό θάνατο και τον σχηματισμό αερεγχυματικών χώρων. Η τελευταία μελέτη επεκτάθηκε και στο τμήμα του μεσοκοτυλίου με ενδιαφέροντα αποτελέσματα.

2. Πειραματικό Μέρος

2.1 Φυτικό υλικό και ανάπτυξη φυταρίων

Το φυτικό υλικό ήταν σπόροι αραβοσίτου (*Zea mays L.*) του υβριδίου Cisko της εταιρείας Syngenta. Είναι υβρίδιο μικρού βιολογικού κύκλου και φυσιολογικής ωρίμανσης στις 102 ημέρες. Σημαντικά χαρακτηριστικά αποτελούν η γρήγορη άνθιση, η άριστη γονιμοποίηση, οι υψηλές αποδόσεις σε καρπό και η μεγάλη προσαρμοστικότητα.

Οι σπόροι αφού ξεπλύθηκαν με απιονισμένο νερό τοποθετήθηκαν σε δίσκους βλάστησης σε διπλά φύλλα απορροφητικού χαρτιού (Εικόνα 2.1.1). Τα φύλλα διαβρέχονταν με απιονισμένο νερό καθημερινά για όλη τη διάρκεια της βλάστησης. Οι δίσκοι αφού καλύφθηκαν με φύλλα μαύρου πολυμερούς, ώστε να εξασφαλισθεί σκοτάδι και υψηλή σχετική υγρασία, τοποθετήθηκαν σε σταθερές συνθήκες με θερμοκρασία 25^0 C και σχετική υγρασία 70-80%.

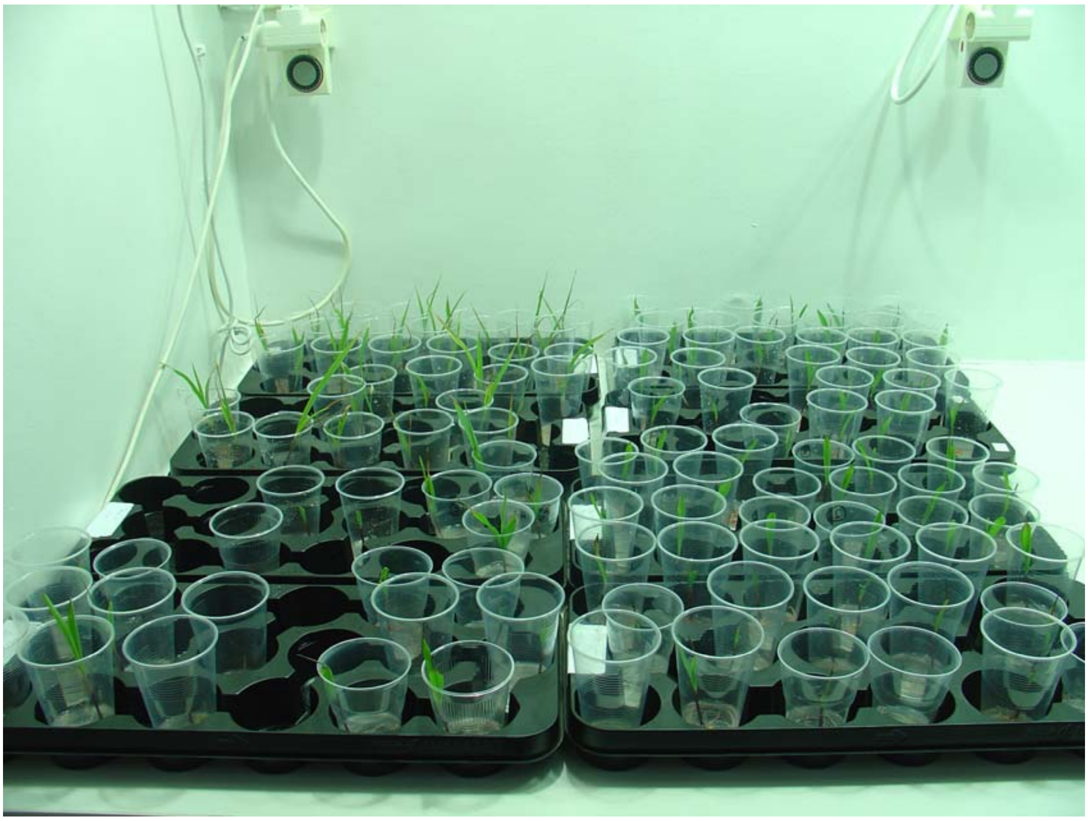


Εικόνα 2.1.1. Σπόροι αραβοσίτου σε δίσκους βλάστησης

2.2 Μεταφορά και εγκατάσταση των φυταρίων

Μετά το πέρας δύο ημερών οι σπόροι που είχαν βλαστήσει τοποθετούνταν σε πλαστικά διάφανα ποτήρια που περιείχαν ως υπόστρωμα μόνο απιονισμένο νερό, έτσι ώστε το νερό να καλύπτει το νεαρό εμβρυακό ριζικό σύστημα. Στην συνέχεια τα ποτήρια τοποθετούνταν σε παλέτες των 18 θέσεων οι οποίες παρέμεναν σε σκιερό μέρος για άλλες δυο ημέρες σε σταθερές συνθήκες θερμοκρασίας στους 25 ^{0}C.

Στις 4 συνολικά ημέρες μετά την τοποθέτηση των σπόρων στους δίσκους βλάστησης τα νεαρά φυτάρια μεταφέρθηκαν σε θάλαμο ανάπτυξης όπου και παρέμειναν μέχρι το τέλος του πειράματος (Εικόνα 2.2.1). Οι συνθήκες στο θάλαμο ανάπτυξης ήταν: θερμοκρασία στους 28^{0} C, σχετική υγρασία 36%, φωτοπερίοδο 10h φως/14h σκοτάδι και ένταση φωτισμού 186 μE m^{-2} sec^{-1} στο ύψος των φύλλων των νεαρών φυταρίων. Τα ποτήρια ελέγχονταν καθημερινά και όποτε χρειάζονταν συμπληρώνονταν με απιονισμένο νερό. Παράλληλα γινόταν έλεγχος της ομοιομορφίας των φυτών και της σταθερής ανάπτυξής τους απομακρύνοντας αυτά που δεν πληρούσαν τις παραπάνω προϋποθέσεις.

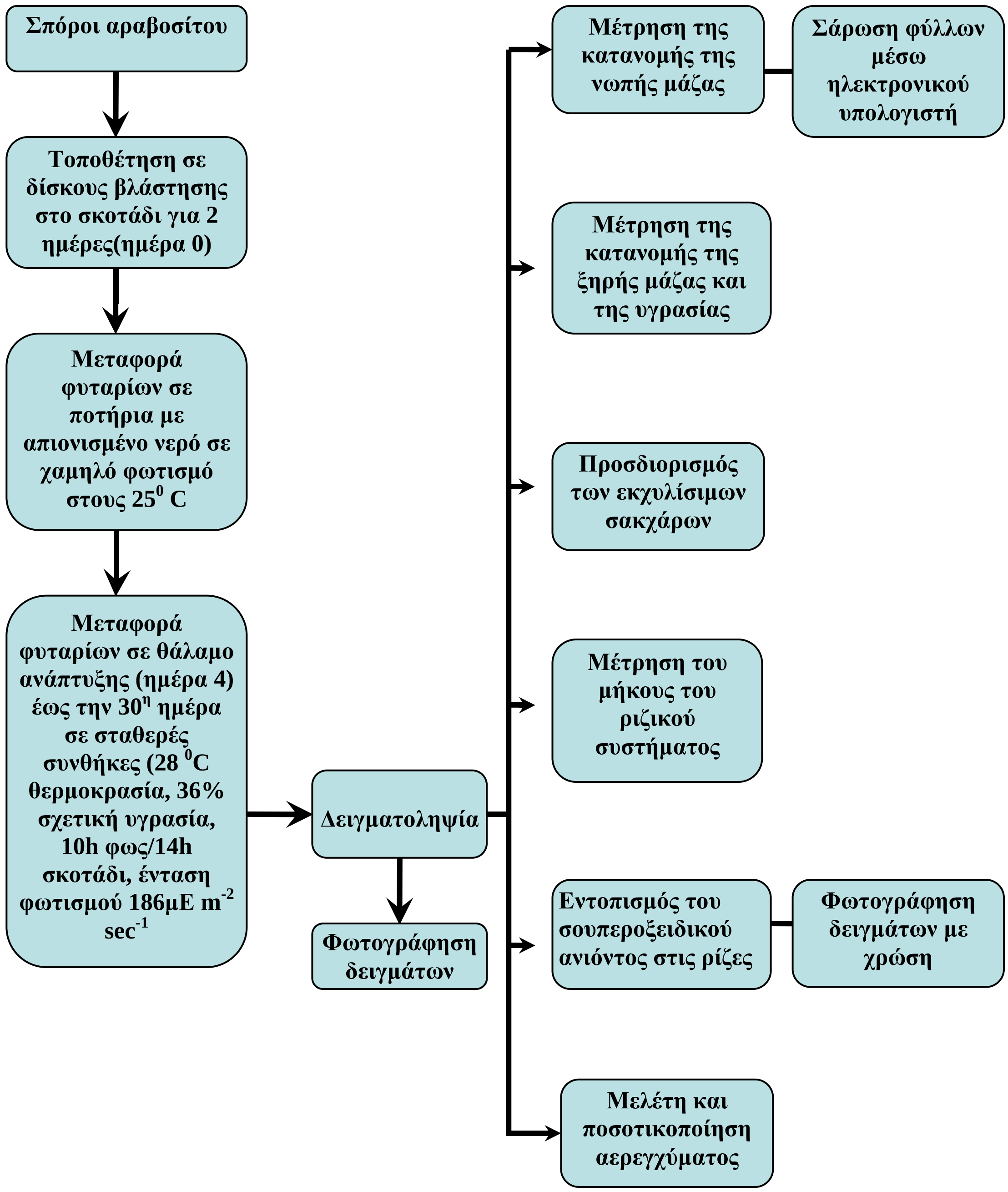


Εικόνα 2.2.1. Φυτά αραβοσίτου σε θάλαμο ανάπτυξης

2.3 Δειγματοληψία

Πραγματοποιήθηκαν τυχαίες δειγματοληψίες σε όλες τις επιμέρους φάσεις της πορείας του πειραματικού από την ημέρα 0, (ημέρα σποράς) έως και την $30^{η}$ ημέρα ανάπτυξης. Για την καταγραφή της νωπής μάζας ελήφθησαν τρία φυτά για κάθε ημέρα, για την καταγραφή της ξηρής μάζας δύο φυτά κάθε μέρα, για τον προσδιορισμό των εκχυλίσιμων σακχάρων τρία φυτά ανά δύο ημέρες, για την μέτρηση του μήκους και τον εντοπισμό του σουπεροξειδικού ανιόντος στις ρίζες τρία φυτά κάθε ημέρα και στην μελέτη του αερεγχύματος δύο φυτά ανά δύο ημέρες.

ΔΙΑΓΡΑΜΜΑ ΡΟΗΣ ΠΕΙΡΑΜΑΤΙΚΟΥ ΜΕΡΟΥΣ



2.4 Μελέτη της δυναμικής των φυτομερών του αραβοσίτου

Η νωπή μάζα των δειγμάτων ζυγίστηκε και καταγράφηκε το βάρος των φυτομερών τα οποία τμηματοποιήθηκαν ως εξής: πρωτογενής εμβρυακή ρίζα, δευτερογενείς εμβρυακές ρίζες, βλαστογενείς ρίζες, σπόρος, βλαστός (μεσοκοτύλιο και κολεός), εμβρυακό φύλλο, 1^o, 2^o, 3^o και 4^o κανονικό φύλλο. Επίσης μετρήθηκε ο αριθμός των δευτερογενών εμβρυακών και των βλαστογενών ριζών σε κάθε δείγμα. Τα φύλλα του κάθε φυτού μεταφέρθηκαν σε σαρωτή (scanner) για περαιτέρω επεξεργασία. Τέλος τα φυτομερή τοποθετήθηκαν στο φούρνο στους 80 ^{0}C για δύο ημέρες και κατόπιν ζυγίστηκαν και καταγράφηκε το ξηρό βάρος αυτών. Οι μετρήσεις της νωπής και της ξηρής μάζας μεταφέρθηκαν στο λογισμικό Microsoft Office Excel από όπου προέκυψε και η κατανομή της υγρασίας των φυτομερών.

2.5 Προσδιορισμός εκχυλίσιμων σακχάρων

2.5.1 Διαδικασία

Αφού καταγράφηκαν τα νωπά βάρη των φυτομερών, οι ιστοί τεμαχίστηκαν και τοποθετήθηκε ο κάθε ένας ξεχωριστά σε falcon των 50 mL το οποίο περιείχε 10 mL εκχυλιστικού διαλύματος(αιθανόλη 80%). Ακολούθησε θέρμανση των δειγμάτων στους 60 ^{0}C για 30 λεπτά. Στην συνέχεια κάθε εκχύλισμα διηθήθηκε με χωνί και διηθητικό χαρτί σε falcon των 15 mL και συμπληρώνουμε με εκχυλιστικό διάλυμα μέχρι τα 10 mL. Κατόπιν ετοιμάστηκαν eppendorf τα οποία κατατάχθηκαν ως εξής : α) ένα eppendorf που είναι το control για τον μηδενισμό του φωτόμετρου και περιείχε 500 μL διαλύματος ανθρόνης και 700 μL διαλύματος εκχυλιστικού, β) ένα eppendorf που είναι το standard και περιείχε 500 μL διαλύματος ανθρόνης, 200 μL διαλύματος σακχαρόζης και 500 μL εκχυλιστικού διαλύματος και γ) ένα eppendorf για κάθε ιστό που περιείχε 500 μL διαλύματος ανθρόνης, 200 μL δείγματος και 500 μL εκχυλιστικού διαλύματος. Μετά ανακινούμε τα eppendorf στο vortex και τα θερμαίνουμε στους 90^{0}C για 15 λεπτά. Τέλος, τοποθετούμε τα δείγματα στο ψυγείο έως ότου αποκτήσουν θερμοκρασία περιβάλλοντος και μετρούμε την απορρόφηση σε φωτόμετρο στα 625 nm (Koehler 1954).

2.5.2 Παρασκευή διαλυμάτων

Για τον προσδιορισμό των εκχυλίσιμων σακχάρων χρησιμοποιήθηκαν τρία διαλύματα :

1) Διάλυμα ανθρόνης

Παρασκευάστηκε διάλυμα ανθρόνης σε πυκνό H_2SO_4 τελικού όγκου 100 mL. Ζυγίστηκαν 200 mg ανθρόνης , τα οποία διαλύθηκαν σε 100 mL H_2SO_4.

2) Διάλυμα εκχυλιστικού (αιθανόλη 80%)

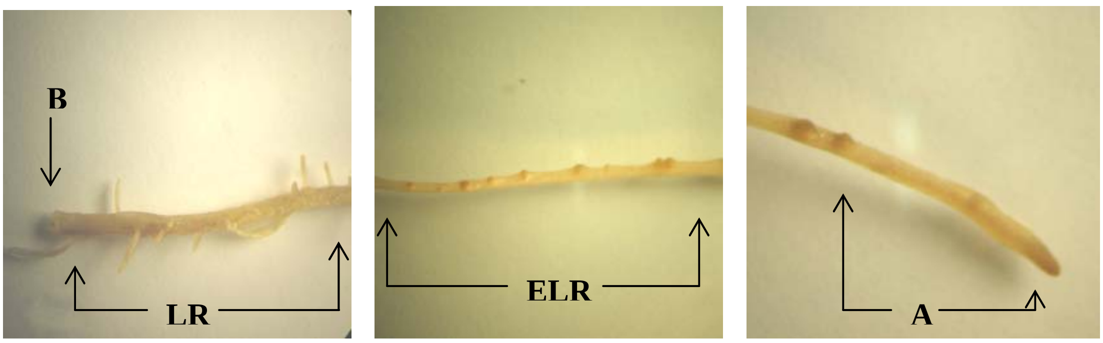
Σε 100 mL αιθανόλης 95% κ.ο. προστέθηκαν 20 mL απεσταγμένου νερού

3) Διάλυμα σακχαρόζης 1mM (M.B.= 342,3)

Ζυγίστηκαν 34,23 mg ζάχαρης τα οποία διαλύθηκαν σε 100 mL απεσταγμένου νερού.

2.6 Μέτρηση του μήκους του ριζικού συστήματος

Για την μέτρηση του μήκους του ριζικού συστήματος επιλέχθηκαν 3 φυτά ανά ημέρα, το ριζικό σύστημα των οποίων, διαχωρίστηκε στις εμβρυακές (πρωτογενής και δευτερογενείς) και στις βλαστογενείς ρίζες. Οι ρίζες αυτές τμηματοποιήθηκαν σε 4 περιοχές A, ELR, LR και B (Bouranis *et al* 2006). Ως A ορίστηκε η περιοχή κοντά στο ακρορρίζιο όπου δεν υπάρχουν πλάγιες ρίζες, ELR η περιοχή όπου υπάρχουν πρωτοεμφανιζόμενες πλάγιες ρίζες, LR η περιοχή με πλάγιες ρίζες και B η περιοχή στη βάση της ρίζας όπου δεν υπάρχουν πλάγιες ρίζες (Εικόνα 2.6.1). Οι ρίζες μετρήθηκαν σε λεκάνες με εφαρμοσμένο βαθμονομημένο χαρτί.



Εικόνα 2.6.1. Τμηματοποίηση μιας πρωτογενούς ρίζας αραβοσίτου με βάση την παρουσία των πλάγιων ριζών.

2.7 Εντοπισμός του σουπεροξειδικού ανιόντος στις ρίζες

2.7.1 Διαδικασία

Η χρώση του ριζικού συστήματος (εμβρυακές και βλαστογενείς ρίζες) με διάλυμα Nitroblue tetrazolium chloride (NBT) έγινε για την ανίχνευση της παρουσίας σουπεροξειδικού ανιόντος (Liszkay *et al* 2004), το οποίο εντοπίζεται με το σχηματισμό του μπλε της φορμαζάνης (blue formazan). Μετά την μέτρηση του μήκους τα δείγματα εμβαπτίστηκαν σε δοχείο με πώμα που περιείχε διάλυμα NBT και επωάστηκαν για 1 ώρα στο σκοτάδι. Ύστερα ξεπλύθηκαν με απιονισμένο νερό και μεταφέρθηκαν στο στερεοσκόπιο όπου πάρθηκαν δειγματοληπτικές φωτογραφίες που αναδεικνύουν τη χρώση των τμημάτων (Εικόνα 2.7.1). Τέλος μεταφέρθηκαν ξανά στην λεκάνη με το εφαρμοσμένο βαθμονομημένο χαρτί για να μετρηθούν τα τμήματα που έχουν υποστεί χρώση.

2.7.2 Παρασκευή διαλυμάτων

Για την χρώση του ριζικού συστήματος με Nitroblue tetrazolium chloride παρασκευάστηκαν τρία διαλύματα :

1) Ρυθμιστικό διάλυμα Α

   3,615 g NaH_2PO_4 $2H_2O$ διαλύθηκαν σε 100 mL απεσταγμένου νερού

2) Ρυθμιστικό διάλυμα Β

   3,563 g Na_2HPO_4 $2H_2O$ διαλύθηκαν σε 100 mL απεσταγμένου νερού

3) Διάλυμα NBT

   Αναμίχθηκαν 8,5 mL από το διάλυμα Α και 91,5 mL από το διάλυμα Β. Στο διάλυμα προστέθηκαν 20,44 mg NBT με τελικό pH 7,8.

Εικόνα 2.7.1. Περιοχή Α μαζί με το ακρορρίζιο μιας πρωτογενούς ρίζας που έχει υποστεί χρώση από NBT. Η εμφάνιση του μπλε της φορμαζάνης υποδηλώνει την παρουσία σουπεροξειδικού ανιόντος

2.8 Μελέτη και ποσοτικοποίηση αερεγχύματος

Για την μελέτη του σχηματισμού του αερεγχύματος πραγματοποιήθηκαν δοκιμαστικές τομές σε όλα τα τμήματα του ριζικού συστήματος (εμβρυακές και βλαστογενείς ρίζες) και στο μεσοκοτύλιο. Από αυτές προέκυψε η εμφάνιση αερεγχύματος σε όλα σχεδόν τα τμήματα και αποφασίστηκε η μελέτη τους. Οι τομές γίνονταν με το χέρι, κατά μήκος του τμήματος του νωπού ιστού που επρόκειτο να μελετηθεί, τοποθετούνταν σε απιονισμένο νερό, κάτω από οπτικό μικροσκόπιο όπου ελήφθησαν φωτογραφίες. Το οπτικό μικροσκόπιο που χρησιμοποιήθηκε ήταν το Zeis Axiolab HBO 50 και από τις φωτογραφίες μέσω του λογισμικού ImageJ (έκδοση 1.41) υπολογίστηκε το ποσοστό του αερεγχύματος ως προς την επιφάνεια των δειγμάτων(εκτός του κεντρικού κυλίνδρου).

3. Αποτελέσματα

Τα αποτελέσματα αναλύθηκαν και παρουσιάζονται με τη μορφή διαγραμμάτων. Σε κάθε διάγραμμα σημειώνονται οι τιμές των παρατηρήσεων και η γραμμή τάσης κυλιόμενου μέσου. Όπου είναι χρήσιμο για την εξαγωγή συμπερασμάτων σημειώνονται γραμμές τυπικών σφαλμάτων, βέλη σε κρίσιμες ημέρες και η γενική τάση των τιμών. Η ανάλυση των δεδομένων και των αποτελεσμάτων έγινε με το λογισμικό Microsoft Office Excel 2003.

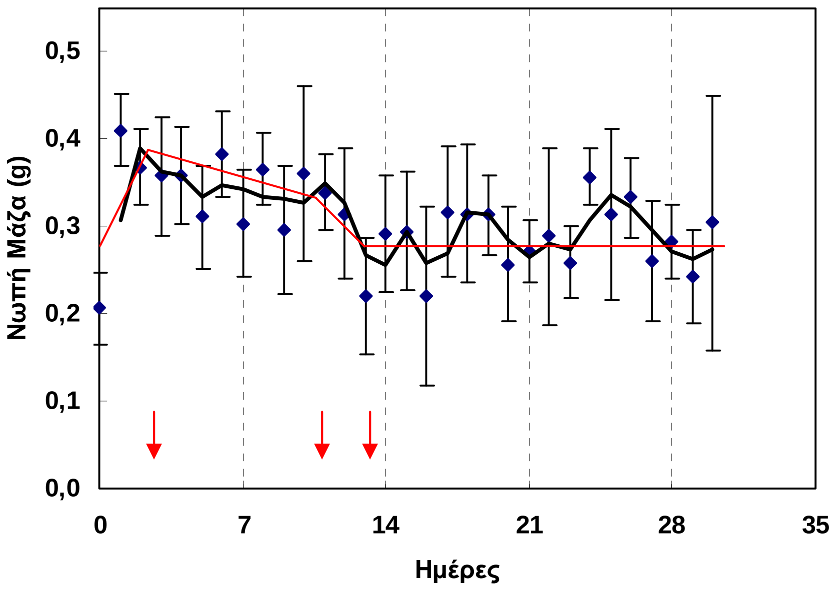
3.1 Η δυναμική της αύξησης του νεαρού φυτού

Στο κεφάλαιο αυτό παρουσιάζονται τα δεδομένα που αφορούν την πορεία αύξησης του υπόγειου και υπέργειου τμήματος του φυτού, δηλαδή νωπή μάζα, ξηρή μάζα και η περιεκτικότητά τους σε νερό..

3.1.1 Νωπή μάζα

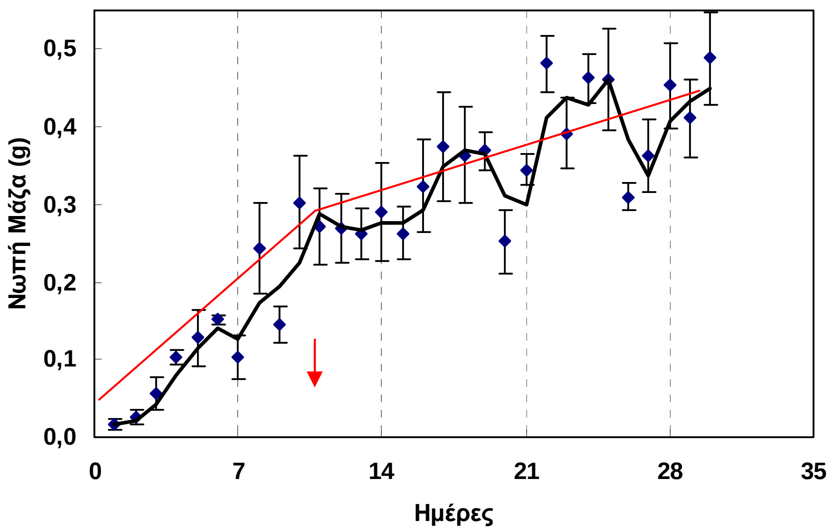
Α. Υπόγειο τμήμα

Η νωπή μάζα του υπογείου τμήματος του φυτού αποτελείται από την νωπή μάζα του σπόρου και του ριζικού συστήματος. Στο διάγραμμα 3.1.1.1 παρατηρείται η κατανομή της νωπής μάζας των σπόρων φυτών αραβοσίτου για 30 ημέρες. Η νωπή μάζα κυμάνθηκε μεταξύ 0,206 και 0,410 g. Στο διάγραμμα παρατηρούνται τέσσερις φάσεις: Η πρώτη είναι η φάση της γρήγορης αύξησης μέχρι τη μέγιστη τιμή, η δεύτερη είναι η φάση της γραμμικής μείωσης, η τρίτη της γρήγορης μείωσης μέχρι την ελάχιστη τιμή και η τέταρτη της σταθεροποίησης. Πιο αναλυτικά, την πρώτη ημέρα η μάζα του σπόρου αυξάνει απότομα διπλασιάζοντας το βάρος του αφού απορροφά υγρασία. Από την 2^{η} έως και την 11^{η} ημέρα έχουμε μια γραμμική μείωση που ακολουθείται από γρήγορη μείωση μέχρι τα 0,220 g την ημέρα 13. Από την 13^{η} ημέρα η νωπή μάζα σταθεροποιείται μέχρι το τέλος του πειράματος.



Διάγραμμα 3.1.1.1.Κατανομή της νωπής μάζας στο σπόρο. Με τα κόκκινα βέλη επισημαίνονται οι κρίσιμες μέρες της πορείας της νωπής μάζας ενώ οι κόκκινες ευθείες τις φάσεις.

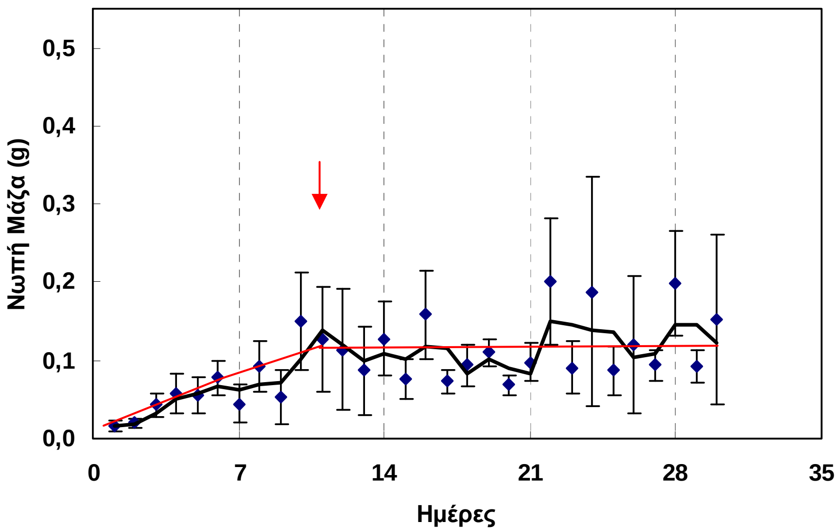
Στο διάγραμμα 3.1.1.2 παρατηρείται η πορεία αύξησης του ριζικού συστήματος. Η νωπή μάζα κυμαίνεται από 0,016 έως 0,488 g και παρουσιάζει συνεχή αύξηση και στις 30 ημέρες του πειράματος, ωστόσο μπορούν να διακριθούν δύο φάσεις αύξησης. Συγκεκριμένα παρατηρείται μια σταθερή αύξηση μέχρι την ημέρα 6 και με ρυθμό αύξησης 0,025g /ημέρα. Εκεί παρατηρείται μια παροδική κάμψη του ρυθμού ο οποίος συνεχίζει αμείωτος έως τη ημέρα 11. Από την ημέρα 11 μέχρι και το τέλος έχουμε μια παλινδρόμηση των τιμών γύρω από μια ευθεία με κλίση 0,011g /ημέρα. Υπάρχει επομένως σημαντική κάμψη του ρυθμού αύξησης του ριζικού συστήματος μετά την 11^{η} ημέρα κάτω από τις συγκεκριμένες συνθήκες καταπόνησης των φυτών. Παρά τις δυσμενείς συνθήκες ανάπτυξης λόγω της απουσίας θρεπτικών στοιχείων, τα φυτά συνεχίζουν να αυξάνουν τη νωπή μάζα του ριζικού συστήματος μέχρι το τέλος.



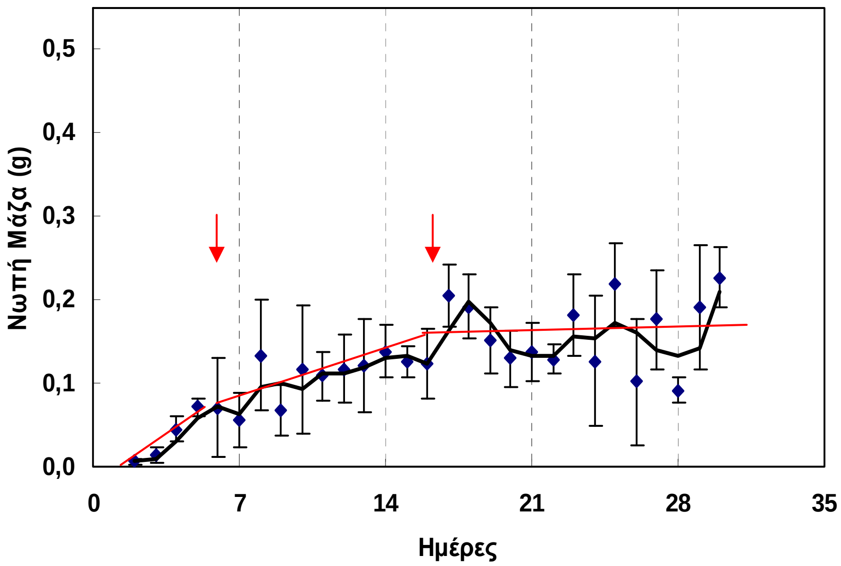
Διάγραμμα 3.1.1.2. Η πορεία αύξησης του ριζικού συστήματος με τις δύο κύριες φάσεις της.

Η δυναμική του ριζικού συστήματος περιγράφεται αναλυτικά στα επιμέρους τμήματά του. Οι ρίζες των φυτών του πειράματος εμφανίζουν διαφορετική συμπεριφορά, ιδιαίτερα μεταξύ εμβρυακών και μετεμβρυακών (βλαστογενών) ριζών. Στο διάγραμμα 3.1.1.3 παρουσιάζεται η πορεία της αύξησης της πρωτογενούς ρίζας από την $1^{η}$ ημέρα του πειράματος όπου και εκπτύσσεται έως και την τελευταία. Η πρωτογενής ρίζα εμφανίζει μια σταθερή αύξηση μέχρι την ημέρα 6 με ρυθμό αύξησης 0,013g /ημέρα και στην συνέχεια μια κάμψη του ρυθμού μέχρι και την $11^{η}$ ημέρα όπου και σταθεροποιείται μέχρι το τέλος.

Αντίστοιχα στις δευτερογενείς εμβρυακές ρίζες (διάγραμμα 3.1.1.4) οι οποίες εκπτύσσονται την $2^{η}$ ημέρα παρατηρείται παρόμοια αύξηση μέχρι την ημέρα 6 κατά 0,012g /ημέρα, μειωμένο ρυθμό αύξησης στα 0,008g /ημέρα μέχρι την ημέρα 16 και μια πολύ μικρή αύξηση με κλίση 0,007g / ημέρα από την $16^{η}$ ημέρα έως την $30^{η}$ που εμφανίζεται και η μέγιστη τιμή της νωπής μάζας.

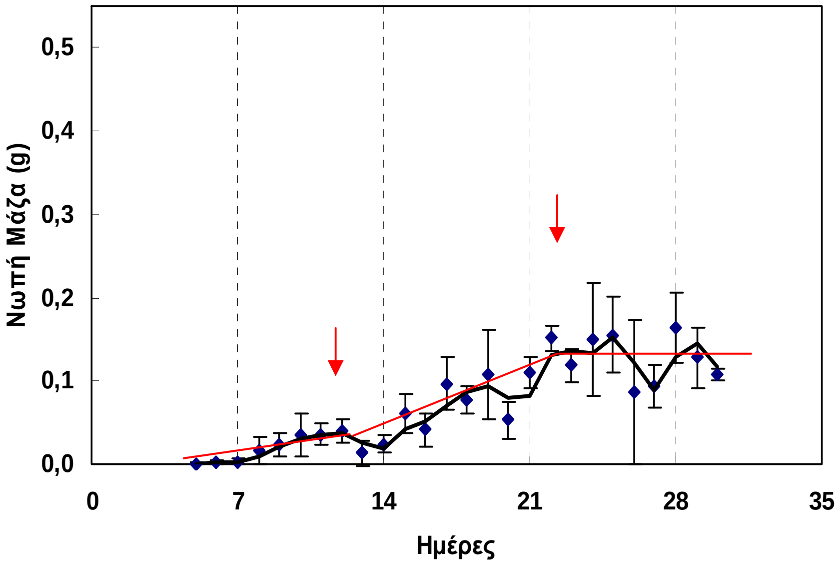


Διάγραμμα 3.1.1.3.Η πορεία αύξησης της πρωτογενούς εμβρυακής ρίζας.



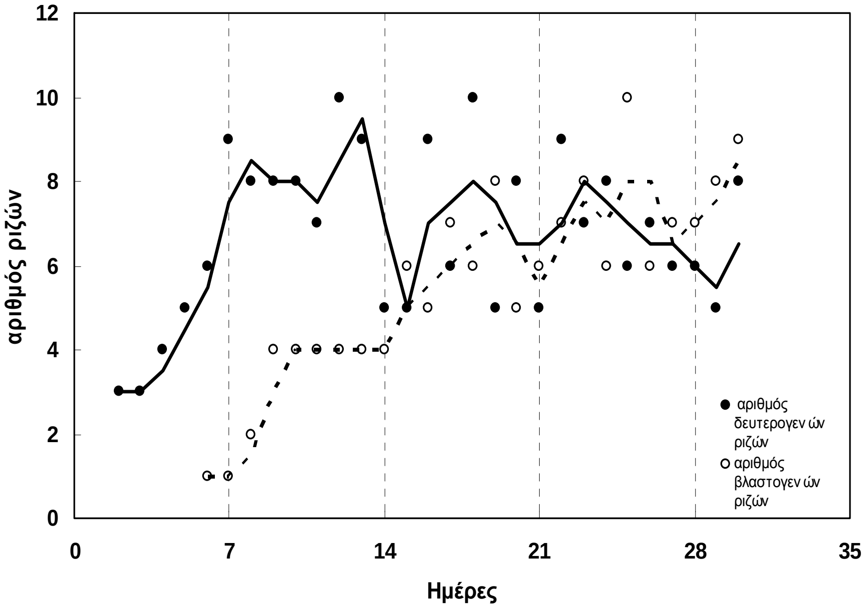
Διάγραμμα 3.1.1.4.Η πορεία αύξησης των δευτερογενών εμβρυακών ριζών.

Οι βλαστογενείς ρίζες (διάγραμμα 3.1.1.5) εκπτύσσονται την 5η ημέρα και αυξάνουν την μάζα τους με σταθερό ρυθμό 0,003g /ημέρα μέχρι την 12η. Στην συνέχεια παλινδρομούν έως την 22η σε μια ευθεία με κλίση 0,011g /ημέρα από όπου και σταθεροποιούνται για την υπόλοιπη διάρκεια του πειράματος.



Διάγραμμα 3.1.1.5.Η πορεία αύξησης των βλαστογενών ριζών.

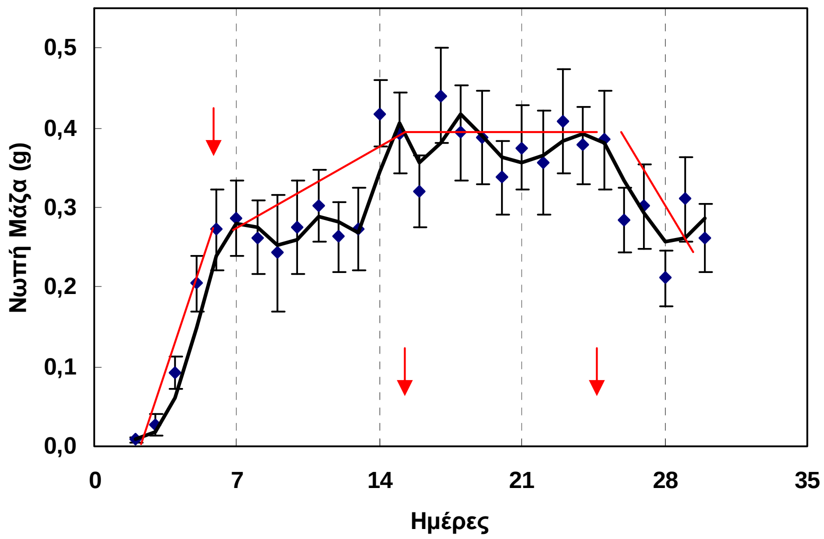
Στο διάγραμμα 3.1.1.6 φαίνεται ο αριθμός ανά ημέρα των δευτερογενών και βλαστογενών ριζών. Παρότι οι δευτερογενείς ρίζες αυξάνουν συνεχώς σε μάζα και φθάνουν μέχρι και τις 10 στο φυτό από την ημέρα 12 βλέπουμε μια κάμψη. Σε συνάρτηση οι βλαστογενείς φθάνουν τις 10 αυξάνοντας τον αριθμό τους συνεχώς μέχρι την 30η ημέρα.



Διάγραμμα 3.1.1.6.Ο αριθμός των δευτερογενών και βλαστογενών ριζών ανά ημέρα .

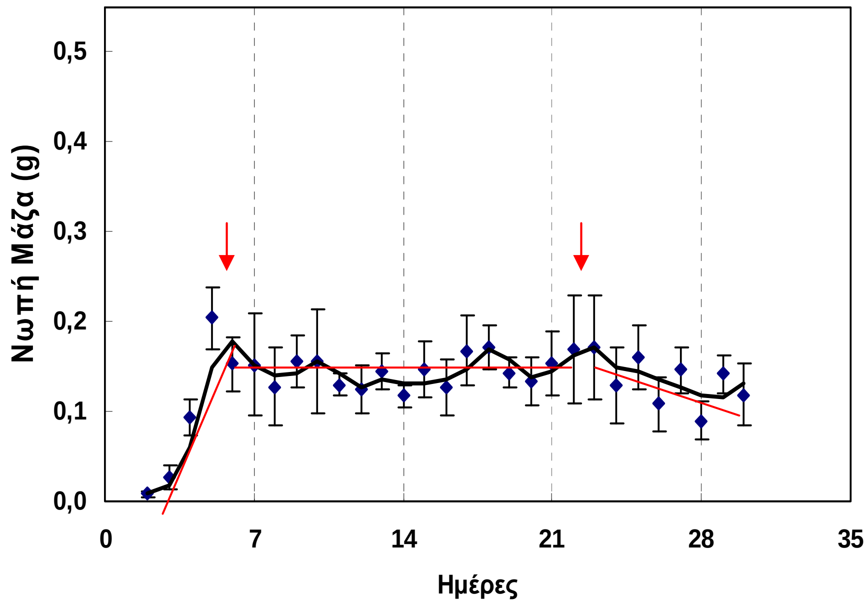
Β. Υπέργειο τμήμα

Το υπέργειο τμήμα του φυτού παρουσιάζει τελείως διαφορετική εικόνα από αυτή του ριζικού συστήματος. Η ανάλυση των δεδομένων (διάγραμμα 3.1.1.7) δείχνει την ύπαρξη τεσσάρων φάσεων στην πορεία αύξησης του υπέργειου τμήματος. Μια γρήγορη αύξηση μέχρι την 6η ημέρα με ρυθμό αύξησης 0,045g / ημέρα αποτελεί την πρώτη φάση. Στην δεύτερη φάση ο ρυθμός μειώνεται μέχρι την 15η ημέρα στα 0,030g / ημέρα. Από την 15η έως την 25η ημέρα το υπέργειο τμήμα διατηρεί σταθερή τη νωπή του μάζα, ενώ στη από την 25η ημέρα και μέχρι το τέλος παρατηρείται ταχεία μείωση της νωπής μάζας με ρυθμό 0,009g / ημέρα.



Διάγραμμα 3.1.1.7.Η πορεία αύξησης του υπέργειου τμήματος του αραβοσίτου .

Ο βλαστός μετρήθηκε μαζί με τους κολεούς των φύλλων. Όπως φαίνεται στο διάγραμμα 3.1.1.8 ο βλαστός παρουσιάζει μια γρήγορη αύξηση μέχρι την ημέρα 6 με ρυθμό 0,025g / ημέρα στην συνέχεια σταθεροποιείται μέχρι την 23η μέρα απ' όπου και μειώνεται η νωπή του μάζα μέχρι το τέλος με ρυθμό 0,004g / ημέρα.



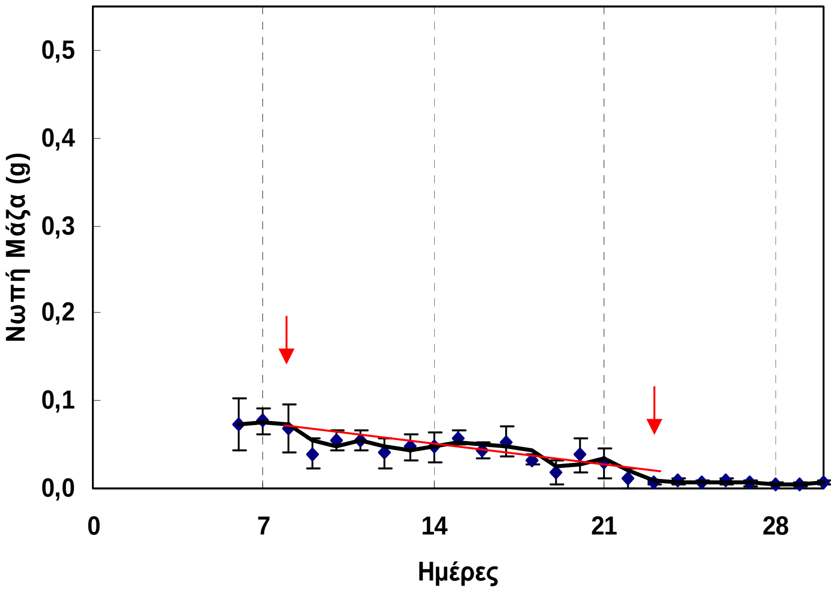
Διάγραμμα 3.1.1.8.Η πορεία αύξησης του βλαστού .

Το εμβρυακό φύλλο (διάγραμμα 3.1.1.9) κάνει την εμφάνισή του την 6η ημέρα του πειράματος. Διατηρεί τη μάζα του μέχρι την 8η ημέρα και στην συνέχεια μειώνεται μέχρι την 23η ημέρα με ρυθμό 0,0003g / ημέρα τέλος σταθεροποιείται στο κατώτερο σημείο της μάζας του μέχρι την 30η.

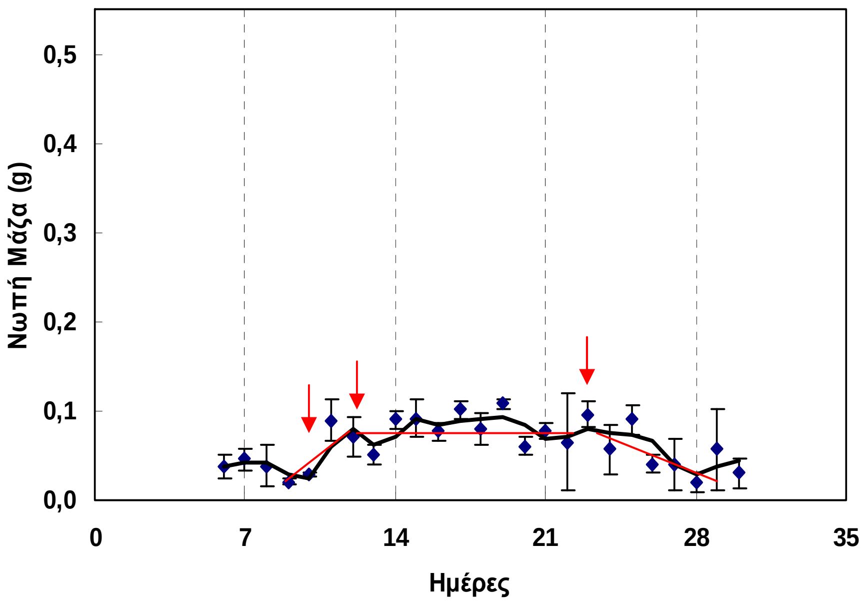
Το πρώτο κανονικό φύλλο (διάγραμμα 3.1.1.10) διατηρεί και αυτό τη μάζα του μέχρι την ημέρα 10. Στην συνέχεια έχει μια μικρή αύξηση μέχρι την ημέρα 12, ακολουθεί μια σταθεροποίηση μέχρι την 23η ημέρα και μετά μια μείωση με ρυθμό 0,001g / ημέρα.

Παρόμοια το δεύτερο κανονικό φύλλο (διάγραμμα 3.1.1.11) παρουσιάζει γραμμική αύξηση μέχρι την 10η ημέρα με ρυθμό 0,003g / ημέρα, σταθεροποίηση έως την 14η και ξανά αυξάνει με ρυθμό 0,002g / ημέρα μέχρι την 24η ημέρα και τέλος μειώνεται με αντίστοιχο ρυθμό με το πρώτο φύλλο δηλαδή 0,001g / ημέρα.

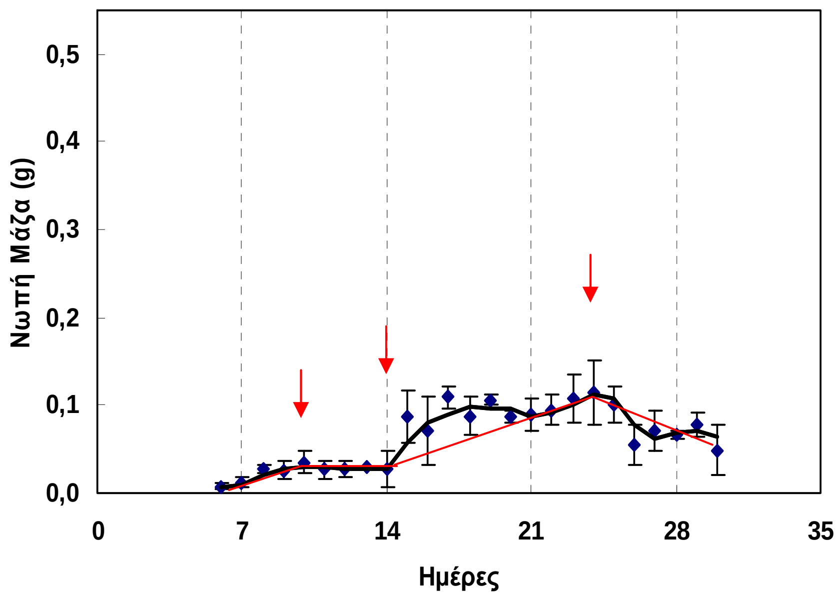
Το τρίτο φύλλο (διάγραμμα 3.1.1.12) εμφανίζει διαφορετική πορεία αύξησης. Εμφανίζεται την 15η ημέρα και έχει μια αργή αύξηση μέχρι την 24η με ρυθμό 0,003g / ημέρα. Κατόπιν σταθεροποιείται μέχρι την 27η ημέρα και τέλος μειώνεται με ρυθμό 0,002g / ημέρα.



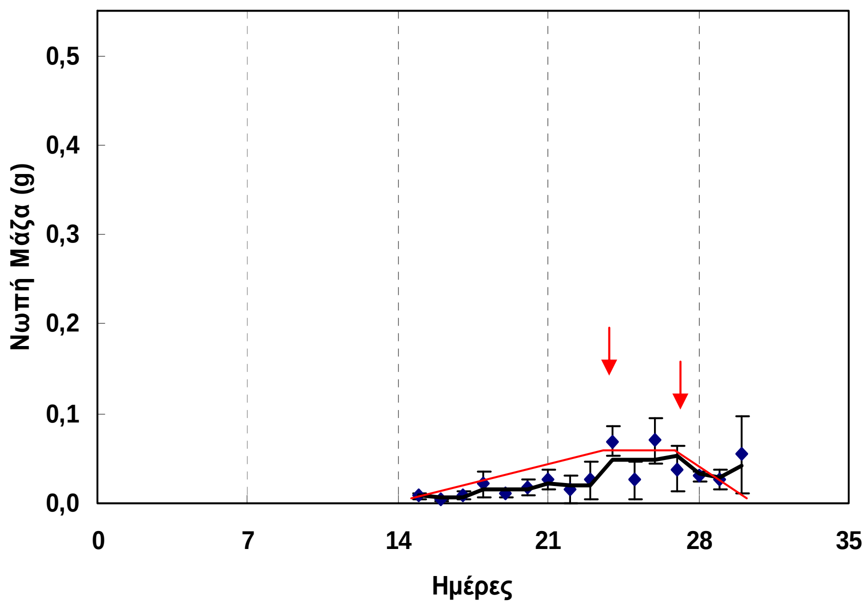
Διάγραμμα 3.1.1.9. Η πορεία αύξησης του εμβρυακού φύλλου .



Διάγραμμα 3.1.1.10. Η πορεία αύξησης του 1ου κανονικού φύλλου .

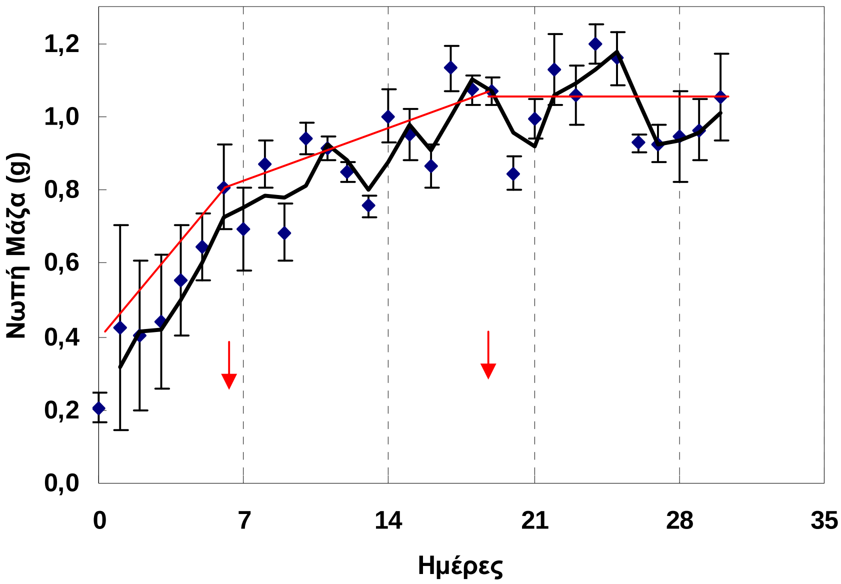


Διάγραμμα 3.1.1.11. Η πορεία αύξησης του 2ου κανονικού φύλλου .



Διάγραμμα 3.1.1.12. Η πορεία αύξησης του 3ου κανονικού φύλλου .

Ολοκληρώνοντας την παράγραφο με το διάγραμμα 3.1.1.13 παρουσιάζεται μια συνολική εικόνα της νωπής μάζας του φυτού. Παρατηρείται η γρήγορη αύξηση μέχρι την 6η ημέρα που όπως φαίνεται είναι σημείο καμπής στην ανάπτυξή του φυτού με ρυθμό αύξησης 0,134g / ημέρα, στην συνέχεια αυξάνει με πιο αργό ρυθμό μέχρι την 18η ημέρα όπου και σταθεροποιείται στα 1,1g της συνολικής νωπής μάζας του φυτού μέχρι και το τέλος.



Διάγραμμα 3.1.1.13.Η πορεία αύξησης ολόκληρου του φυτού.

Η εικόνα της νωπής μάζας παρατηρείται και στην εμφάνιση των φύλλων κατά την διάρκεια του πειράματος. Στο εμβρυακό φύλλο (Εικόνα 3.1.1.1) παρατηρείται ότι την 6η ημέρα που μετράται για πρώτη φορά έχει αποκτήσει ουσιαστικά την μέγιστη επιφάνεια του, ενώ μέχρι την 12η ημέρα έχει σκούρο χρώμα και εμφανίζονται γενικευμένες χλωρώσεις και νεκρώσεις. Την 18η ημέρα το φύλλο είναι έντονα χλωρωτικό και έχουν ξεκινήσει διαδικασίες νέκρωσης από την περιφέρεια προς την βάση του ελάσματος. Την 24η και την 30η ημέρα το εμβρυακό φύλλο είναι τελείως ξερό.

6 **12** **18** **24** **30**

Εικόνα 3.1.1.1 Έξι χαρακτηριστικές ημέρες της εξέλιξης του εμβρυακού φύλλου.

Το $1^{ο}$ κανονικό φύλλο (Εικόνα 3.1.1.2) αυξάνει την επιφάνεια του μέχρι την $12^{η}$ ημέρα, επίσης την ίδια μέρα μπορούμε να δούμε τις πρώτες επάκριες νεκρώσεις και χλωρώσεις. Την $18^{η}$ ημέρα βλέπουμε το φύλλο να τυλίγεται και μέχρι την $24^{η}$ ημέρα οι νεκρώσεις να προχωρούν από την κορυφή προς την βάση. Την $30^{η}$ ημέρα το φύλλο είναι τελείως ξερό.

6 **12** **18** **24** **30**

Εικόνα 3.1.1.2 Έξι χαρακτηριστικές ημέρες της εξέλιξης του $1^{ου}$ κανονικού φύλλου.

Το $2^{ο}$ κανονικό φύλλο (Εικόνα 3.1.1.3) τριπλασιάζει το μήκος του μέχρι την $12^{η}$ ημέρα, ενώ την $24^{η}$ εμφανίζονται οι πρώτες επάκριες χλωρώσεις. Την $30^{η}$ ημέρα οι χλωρώσεις προχωρούν προς την βάση.

Το $3^{ο}$ κανονικό φύλλο (Εικόνα 3.1.1.4) την $16^{η}$ ημέρα έχει πολύ μικρή επιφάνεια και μήκος, ενώ την $22^{η}$ ημέρα έχει μεγαλώσει πλήρως, είναι όμως αρκετά τυλιγμένο με εμφάνιση χλωρώσεων στην κορυφή. Την $30^{η}$ ημέρα το φύλλο ενώ εμφανίζει κάποιες χλωρώσεις συνεχίζει να είναι πράσινο και λειτουργικό.

Εικόνα 3.1.1.3 Έξι χαρακτηριστικές ημέρες της εξέλιξης του 2^{ου} κανονικού φύλλου.

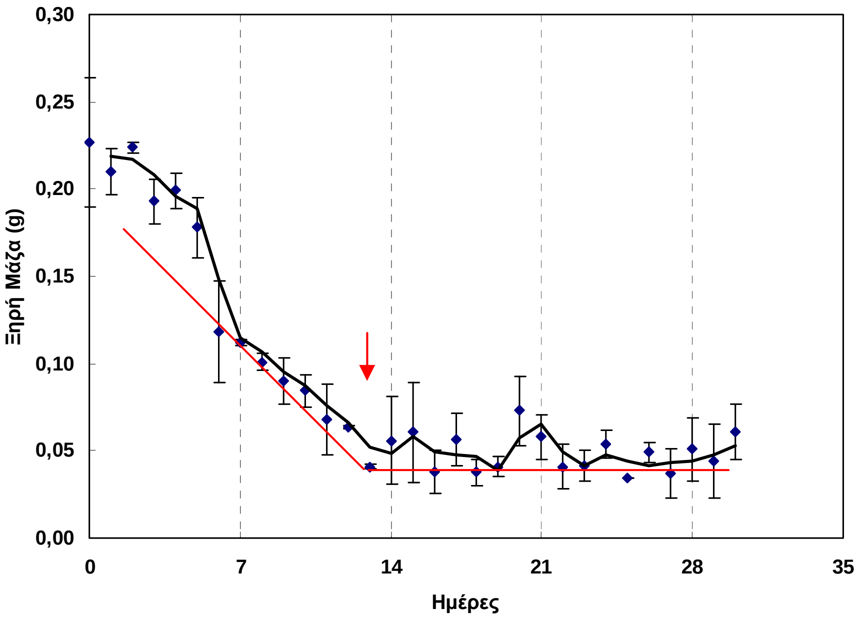
Εικόνα 3.1.1.4 Τρεις χαρακτηριστικές ημέρες της εξέλιξης του 3^{ου} κανονικού φύλλου.

3.1.2 Ξηρή μάζα

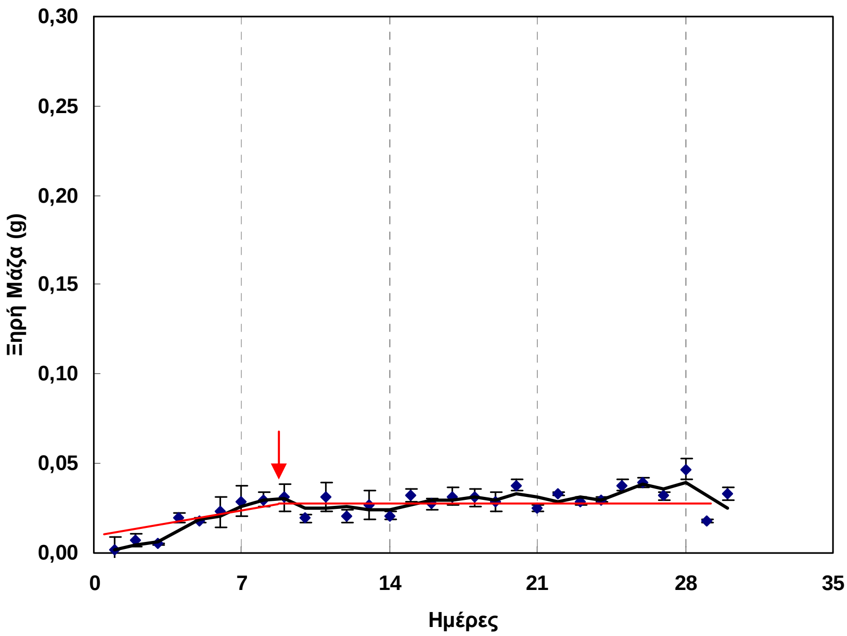
Α. Υπόγειο τμήμα

Η κατανομή της ξηρής μάζας του σπόρου αραβοσίτου παρουσιάζεται στο διάγραμμα 3.1.2.1. Η ξηρή μάζα κυμάνθηκε μεταξύ 0,227 και 0,034g. Παρατηρείται μια γραμμική μείωση με ρυθμό 0,003g / ημέρα μέχρι την 13^{η} ημέρα και στη συνέχεια ο σπόρος σταθεροποιείται περίπου στα 0,060g έως το τέλος του πειράματος.

Το ριζικό σύστημα (διάγραμμα 3.1.2.2) εμφανίζει μια φάση αύξησης στην ξηρή του μάζα μέχρι την ημέρα 9 και στην συνέχεια σταθεροποιείται μεταξύ 0,030 και 0,040g.

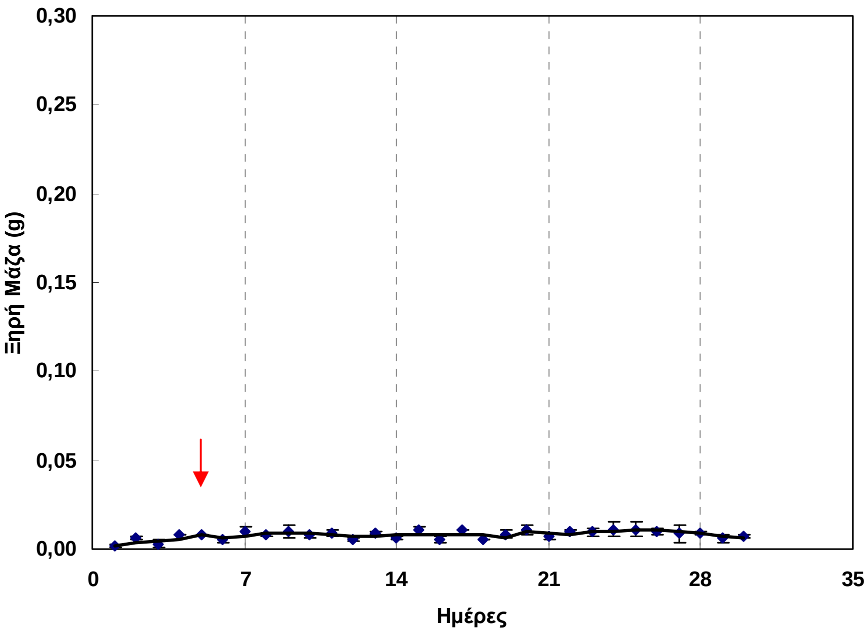


Διάγραμμα 3.1.2.1.Η κατανομή της ξηρής μάζας στο σπόρο.

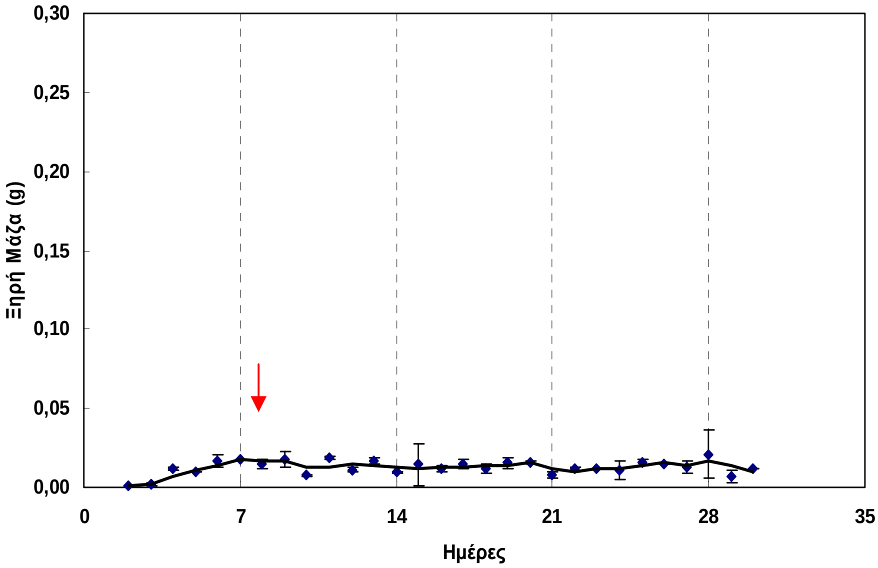


Διάγραμμα 3.1.2.2.Η κατανομή της ξηρής μάζας στο ριζικό σύστημα.

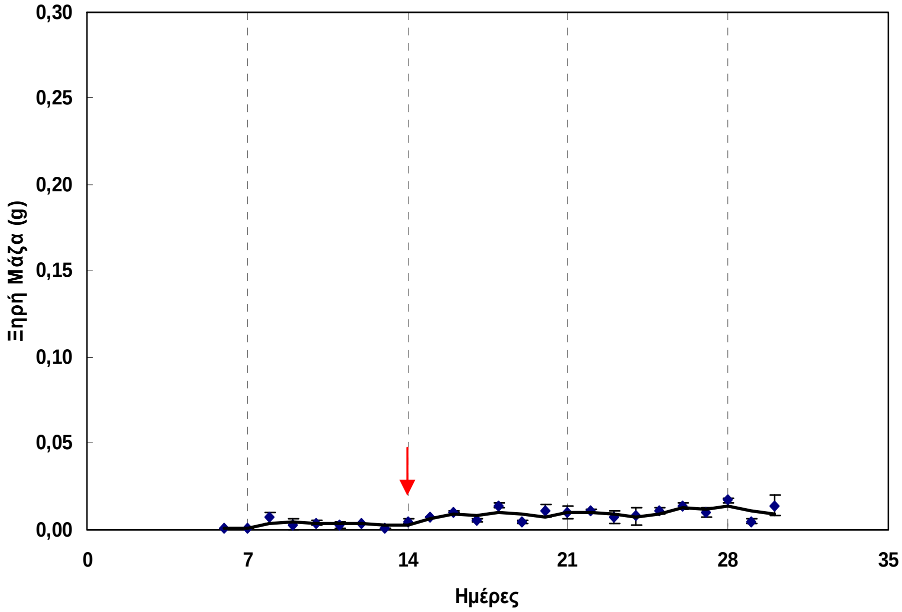
Τα επιμέρους φυτομερή του ριζικού αναλύονται στα διαγράμματα 3.1.2.3 έως και 5. Η πρωτογενής εμβρυακή ρίζα αυξάνει με ρυθμό σχεδόν 0,002g / ημέρα μέχρι την 5η ημέρα, από εκεί και μέχρι την 30η διατηρεί την μάζα της. Οι δευτερογενείς εμβρυακές ρίζες εμφανίζουν ακριβώς το ίδιο μοτίβο. Αυξάνουν μέχρι την 7η ημέρα με ρυθμό σχεδόν 0,003g / ημέρα και μετά σταθεροποιείται η ξηρή τους μάζα. Τέλος οι βλαστογενείς ρίζες έχουν μια μικρή αύξηση μέχρι την 8η ημέρα στην συνέχεια σταθεροποιούνται μέχρι την 14η αυξάνουν για τρεις ημέρες με ρυθμό 0,001g / ημέρα και από την 16η ημέρα σταθεροποιούνται.



Διάγραμμα 3.1.2.3.Η κατανομή της ξηρής μάζας στην πρωτογενή εμβρυακή ρίζα.



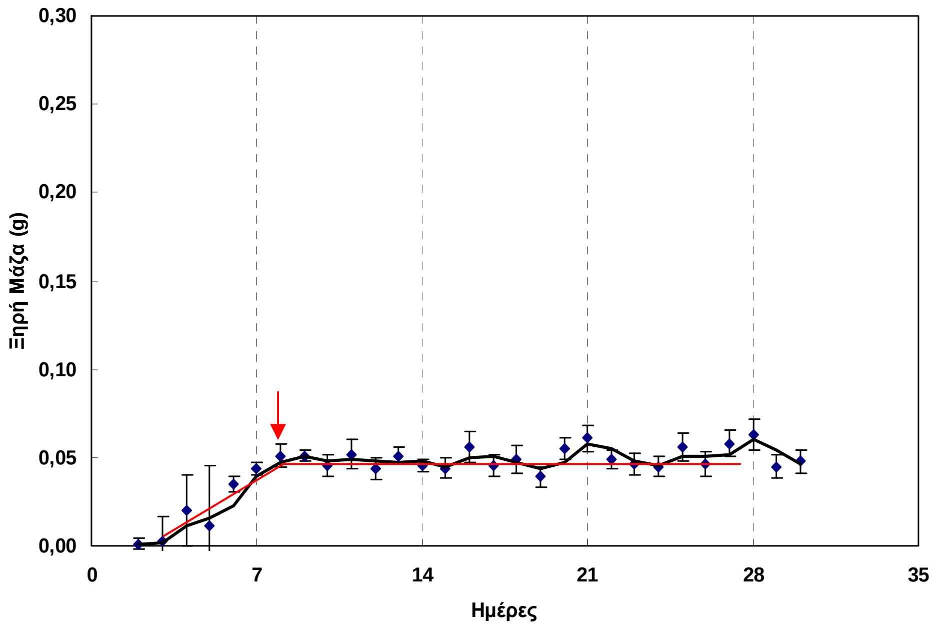
Διάγραμμα 3.1.2.4.Η κατανομή της ξηρής μάζας στις δευτερογενείς εμβρυακές ρίζες.



Διάγραμμα 3.1.2.5.Η κατανομή της ξηρής μάζας στις βλαστογενείς ρίζες.

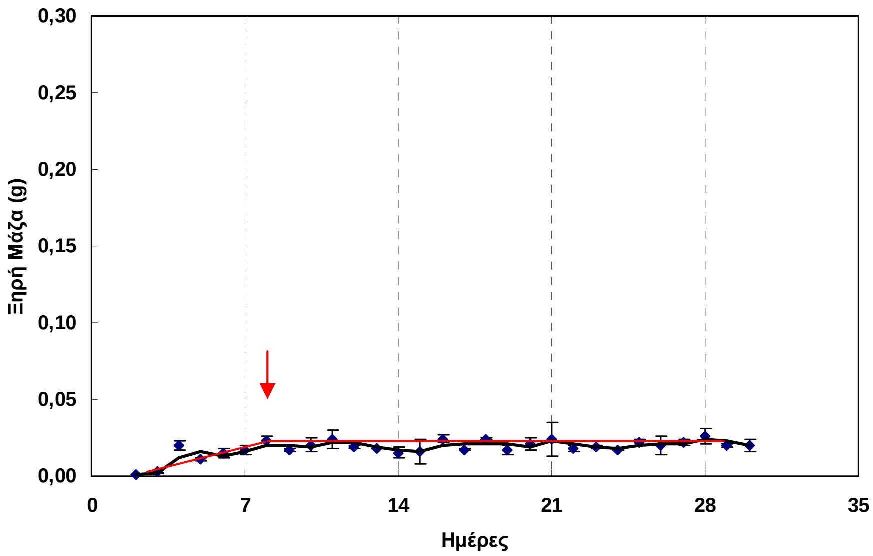
Β. Υπέργειο τμήμα

Στο διάγραμμα 3.1.2.6 παρουσιάζεται η κατανομή της ξηρής μάζας του υπέργειου τμήματος του φυτού. Η κατανομή είναι παρόμοια με το ριζικό σύστημα αν και το βάρος της ξηρής ουσίας του υπέργειου κυμαίνεται σε υψηλότερα επίπεδα και συγκεκριμένα μεταξύ 0,001 και 0,064g. Στο υπέργειο παρατηρούνται δύο φάσεις. Η φάση της αύξησης του βάρους μέχρι την 8^{η} ημέρα με ρυθμό 0,006g / ημέρα και στην συνέχεια η φάση της σταθεροποίησης μέχρι την 30^{η}.



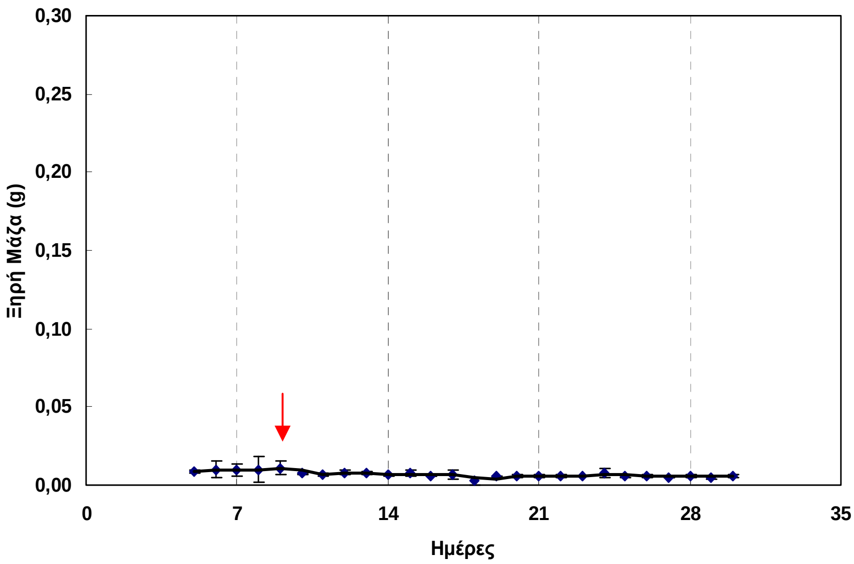
Διάγραμμα 3.1.2.6.Η κατανομή της ξηρής μάζας στο υπέργειο τμήμα του φυτού.

Ο βλαστός (διάγραμμα 3.1.2.7) έχει μια αύξηση με ρυθμό 0,003g / ημέρα μέχρι την 8η ημέρα και στην συνέχεια σταθεροποιείται στα 0,024g.



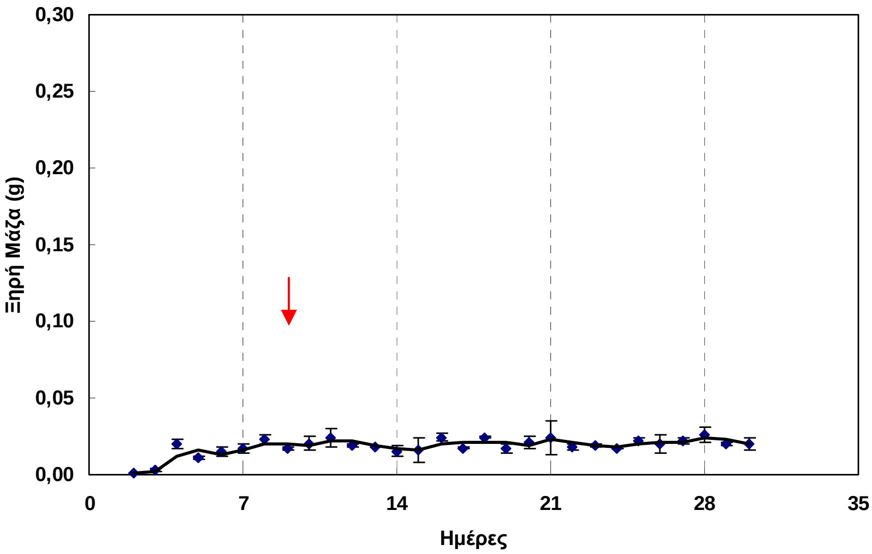
Διάγραμμα 3.1.2.7.Η κατανομή της ξηρής μάζας στο βλαστό.

Το εμβρυακό φύλλο (διάγραμμα 3.1.2.8) από την στιγμή της έκπτυξης του διατηρεί την ξηρή του μάζα στα 0,010g μέχρι την 9η ημέρα και στην συνέχεια σταθεροποιείται στα 0,006g.



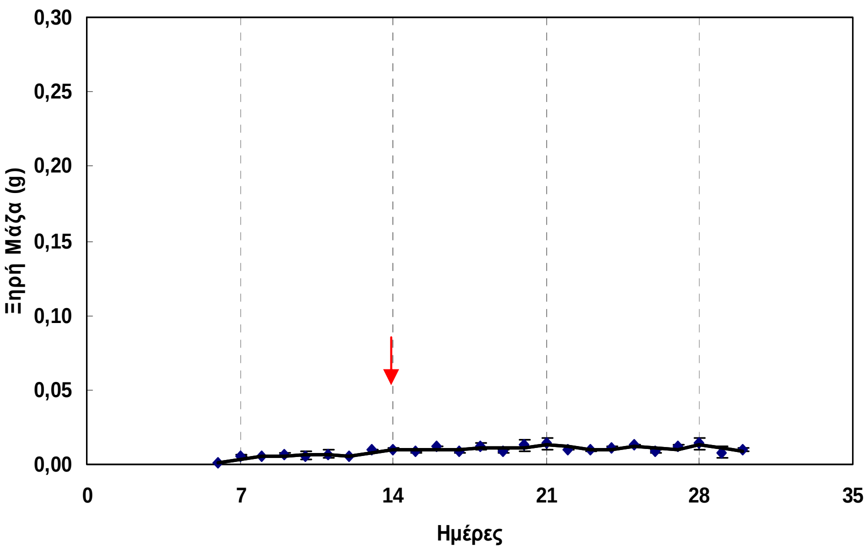
Διάγραμμα 3.1.2.8.Η κατανομή της ξηρής μάζας στο εμβρυακό φύλλο.

Το πρώτο κανονικό φύλλο (διάγραμμα 3.1.2.9) αυξάνει το βάρος του μέχρι την $9^{η}$ ημέρα με ρυθμό 0,002g / ημέρα. Από εκεί και μετά σταθεροποιείται φθάνοντας την $30^{η}$ ημέρα το βάρος του εμβρυακού.



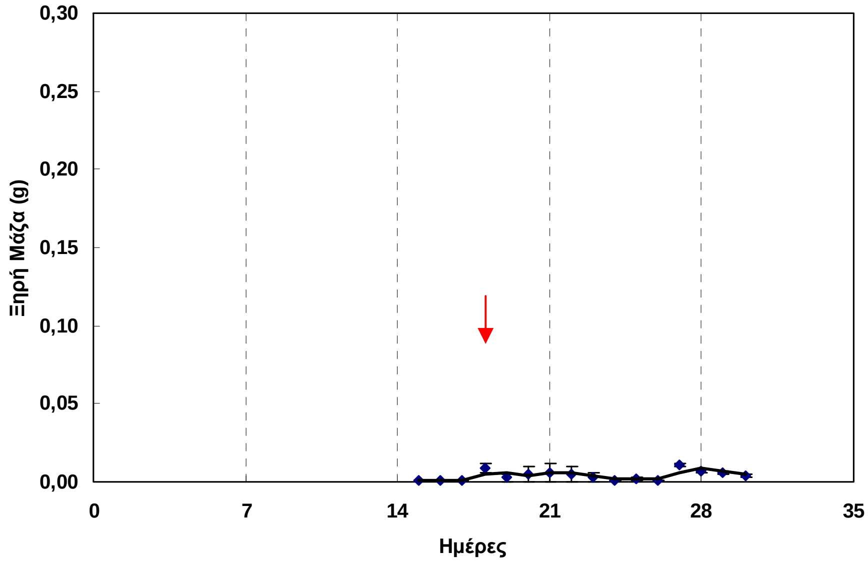
Διάγραμμα 3.1.2.9. Η κατανομή της ξηρής μάζας στο $1^{ο}$ κανονικό φύλλο.

Το δεύτερο κανονικό φύλλο (διάγραμμα 3.1.2.10) αυξάνει μέχρι την ημέρα 14 με ρυθμό 0,001g / ημέρα και στην συνέχεια σταθεροποιείται γύρω από τα 0,014g.



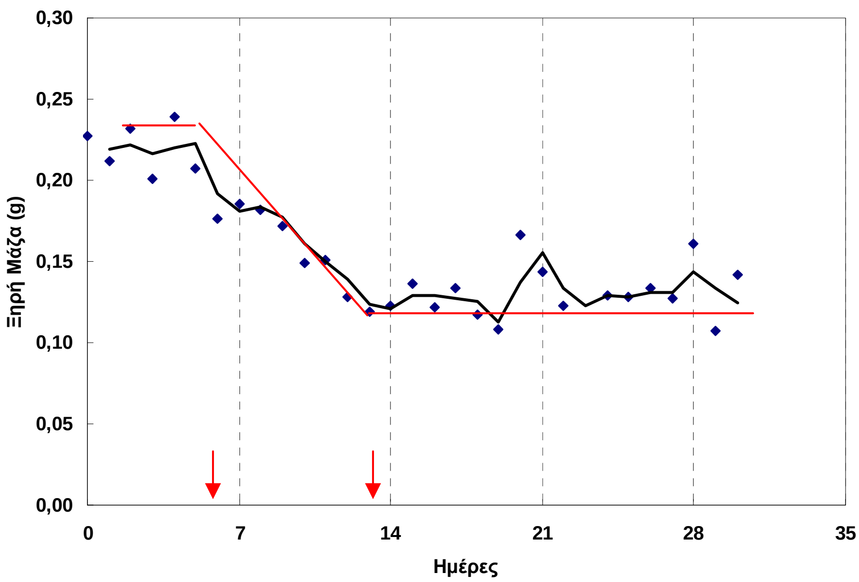
Διάγραμμα 3.1.2.10. Η κατανομή της ξηρής μάζας στο $2^{ο}$ κανονικό φύλλο.

Το τρίτο φύλλο (διάγραμμα 3.1.2.11) διατηρεί το βάρος του στα 0,001g, αυξάνει την 17η και την 18η σταθεροποιείται γύρω από τα 0,009g μέχρι το τέλος.



Διάγραμμα 3.1.2.11.Η κατανομή της ξηρής μάζας στο 3ο κανονικό φύλλο.

Το ξηρό βάρος ολόκληρου του φυτού (διάγραμμα 3.1.2.12) κυμάνθηκε από 0,109 έως 0,239g και παρουσιάζει τρεις φάσεις. Στην πρώτη φάση, εξαιτίας του σπόρου, κυμαίνεται σε υψηλά επίπεδα μέχρι την 5η ημέρα στην συνέχεια μειώνεται με ρυθμό 0,009g / ημέρα και από την 13η ημέρα σταθεροποιείται μέχρι το τέλος του πειράματος.

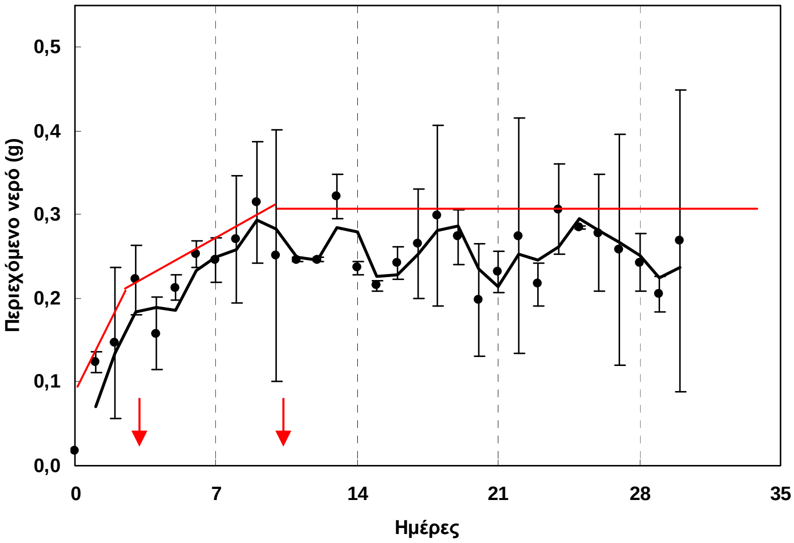


Διάγραμμα 3.1.2.12.Η κατανομή της ξηρής μάζας σε ολόκληρο το φυτό.

3.1.3 Υγρασία

Α. Υπόγειο τμήμα

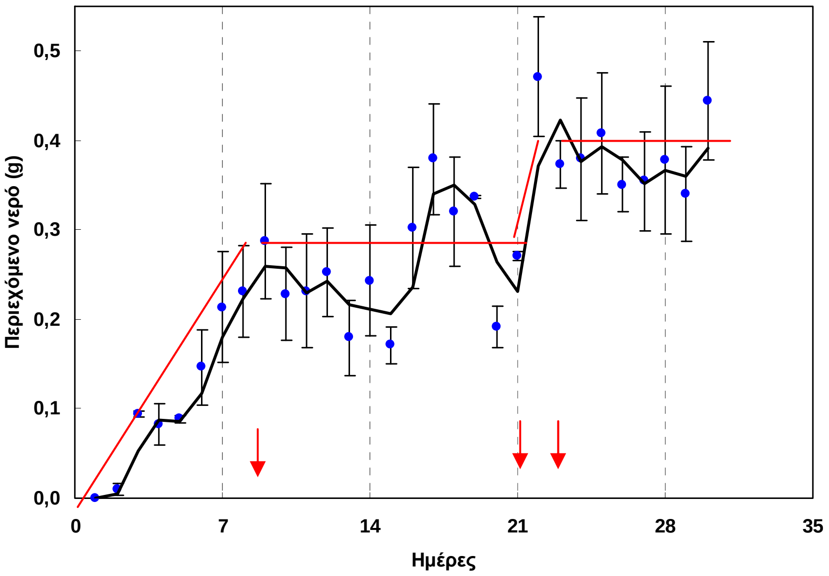
Στο διάγραμμα 3.1.3.1 παρατηρείται η κατανομή της υγρασίας των σπόρων των φυτών αραβοσίτου. Η περιεκτικότητα σε νερό κυμάνθηκε μεταξύ 0,019 και 0,322 g. Στο διάγραμμα παρουσιάζονται τρεις φάσεις. Μέχρι την 3η ημέρα ο σπόρος ενυδατώνεται συνεχώς με μια γρήγορη αύξηση με ρυθμό 0,074g /ημέρα.. Από εκεί και ως την 9η ημέρα ο ρυθμός ενυδάτωσης πέφτει στο μισό. Στην συνέχεια και μέχρι το τέλος η ποσότητα της υγρασίας σταθεροποιείται κοντά στην μέγιστη τιμή.



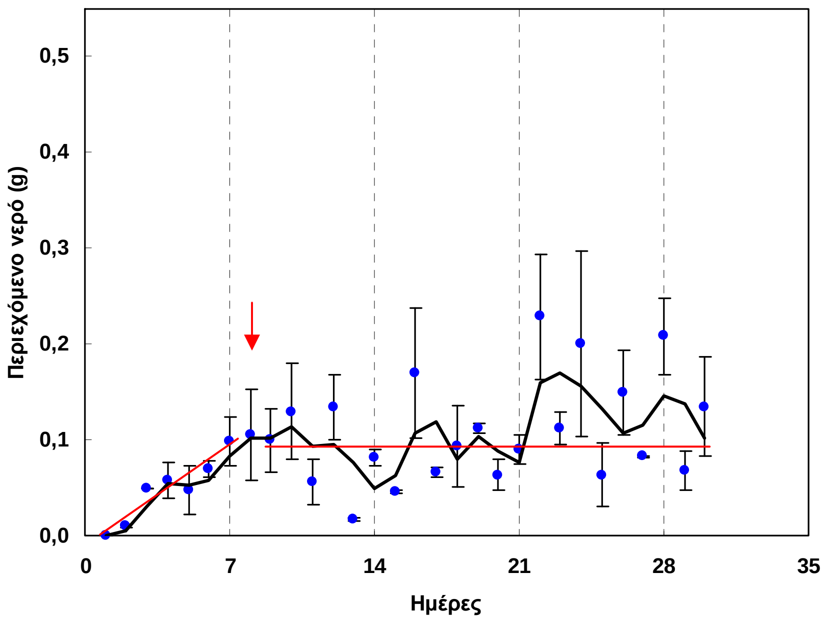
Διάγραμμα 3.1.3.1.Κατανομή της υγρασίας στο σπόρο.

Στο διάγραμμα 3.1.3.2 παρατηρείται η κατανομή της υγρασίας του ριζικού συστήματος. Η περιεκτικότητα σε νερό κυμαίνεται από 0,011 έως 0,471 g και παρουσιάζει τέσσερις φάσεις. Συγκεκριμένα παρατηρείται μια σταθερή αύξηση μέχρι την ημέρα 9, με ρυθμό αύξησης 0,031g /ημέρα. Στην συνέχεια η απορρόφηση νερού σταθεροποιείται και την 21η ημέρα αυξάνει μέχρι και την 22η όπου από εκεί και μέχρι την 30η ημέρα παλινδρομεί γύρω από τα 0,470g.

Στο διάγραμμα 3.1.3.3 παρουσιάζεται η κατανομή της υγρασίας της πρωτογενούς ρίζας. Η πρωτογενής ρίζα ενυδατώνεται με ρυθμό 0,013g / ημέρα μέχρι την 8η ημέρα και μετά σταθεροποιείται.

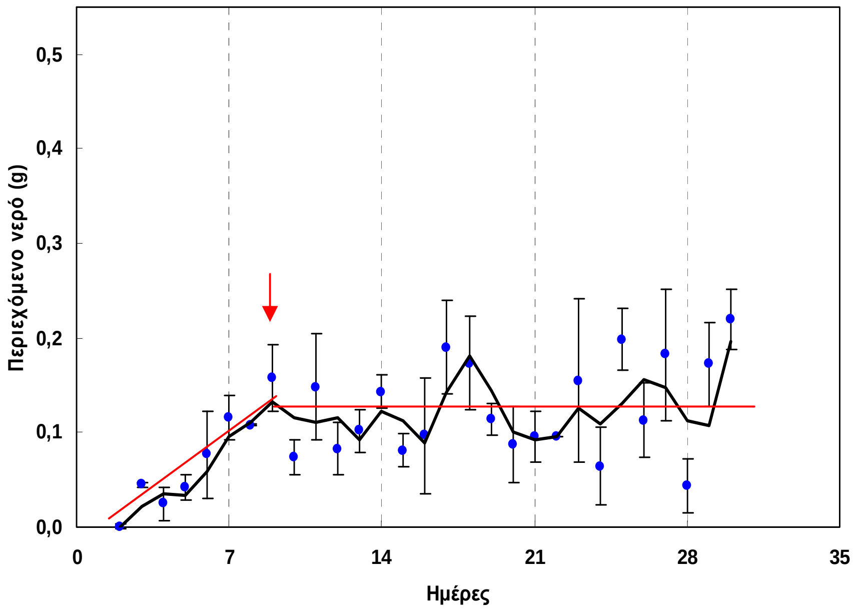


Διάγραμμα 3.1.3.2.Η κατανομή της υγρασίας στο ριζικό σύστημα.



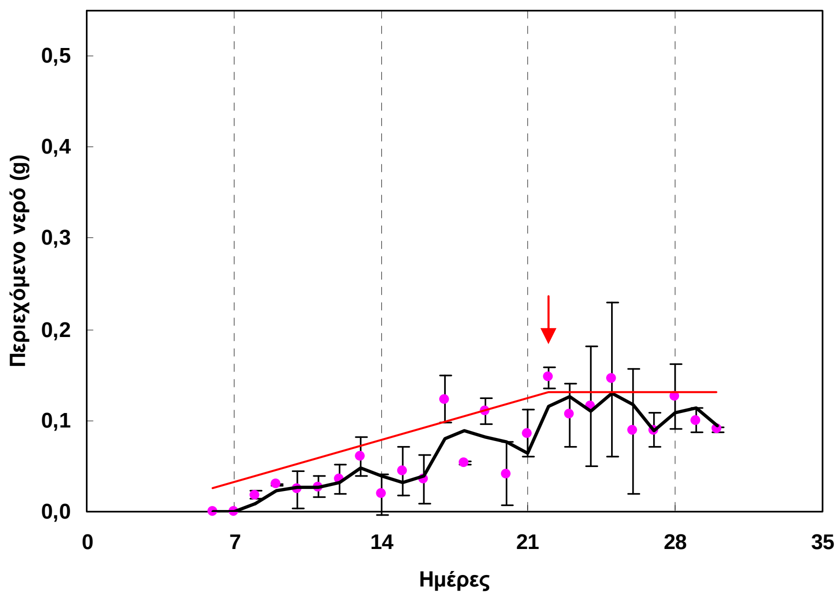
Διάγραμμα 3.1.3.3.Η κατανομή της υγρασίας στην πρωτογενή εμβρυακή ρίζα.

Αντίστοιχα οι δευτερογενείς εμβρυακές ρίζες (διάγραμμα 3.1.3.4) ενυδατώνονται μέχρι την ημέρα 3 κατά 0,008g /ημέρα, ενώ μέχρι την 9^{η} ημέρα που ολοκληρώνεται η αύξηση ο ρυθμός έχει διπλασιαστεί. Από την $9^{η}$ ημέρα η περιεκτικότητα σε νερό σταθεροποιείται.



Διάγραμμα 3.1.3.4. Η κατανομή της υγρασίας των δευτερογενών εμβρυακών ριζών.

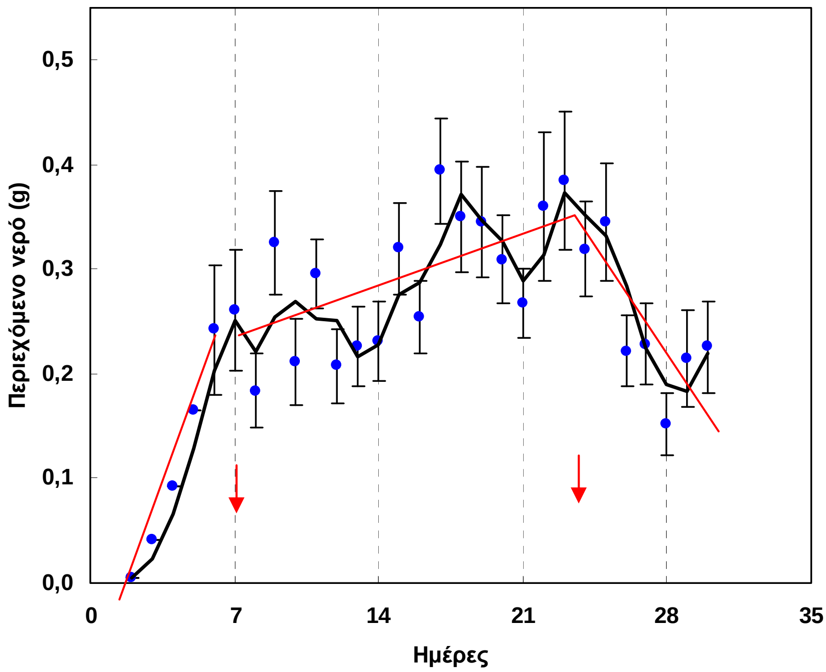
Οι βλαστογενείς ρίζες αυξάνουν την περιεκτικότητά τους σε νερό με ρυθμό 0,007g / ημέρα μέχρι την $22^{η}$ ημέρα και στην συνέχεια παλινδρομούν στην μέγιστη τιμή τους στα 0,147g.



Διάγραμμα 3.1.3.5. Η κατανομή της υγρασίας των βλαστογενών ριζών.

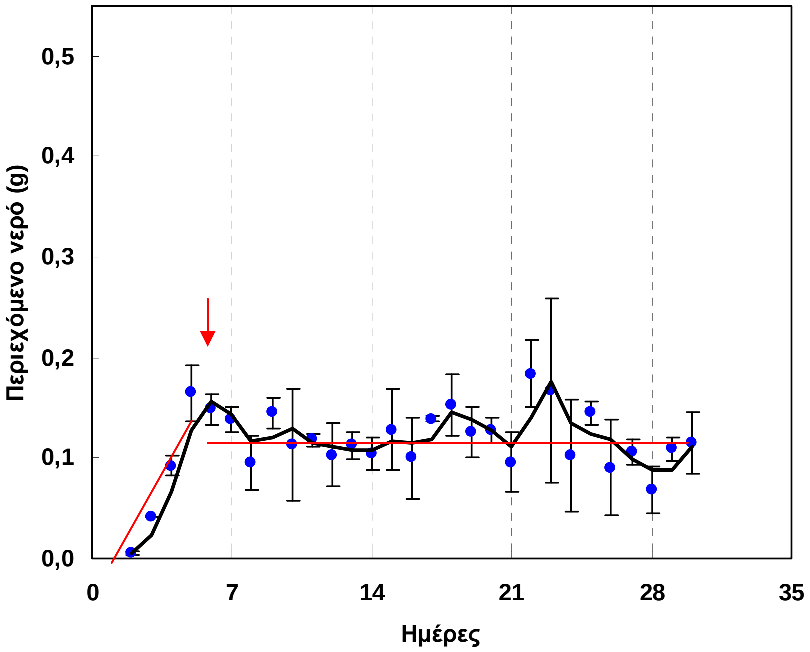
Β. Υπέργειο τμήμα

Το υπέργειο τμήμα του φυτού παρουσιάζει τρεις κύριες φάσεις κατανομής της υγρασίας του (διάγραμμα 3.1.3.6). Στην πρώτη φάση παρατηρείται μια γρήγορη γραμμική αύξηση της περιεκτικότητας σε νερό έως την 7η ημέρα και με ρυθμό 0,037g /ημέρα. Στην δεύτερη φάση υπάρχει μια κάμψη του ρυθμού απορρόφησης μέχρι την 23η ημέρα και οι τιμές παλινδρομούν γύρω από μια ευθεία με κλίση 0,008g /ημέρα. Τέλος από την 23η και μέχρι την 30η ημέρα το υπέργειο μπαίνει σε μια φάση μείωσης της ποσότητας του νερού με ρυθμό 0,007g /ημέρα.



Διάγραμμα 3.1.3.6.Η κατανομή της υγρασίας στο υπέργειο τμήμα του αραβοσίτου .

Ο βλαστός όπως φαίνεται στο διάγραμμα 3.1.3.7 παρουσιάζει μια γρήγορη γραμμική αύξηση μέχρι την 6η ημέρα με ρυθμό 0,025g / ημέρα στην συνέχεια σταθεροποιείται μέχρι την 23η μέρα και τέλος μειώνεται με ρυθμό 0,004g / ημέρα.



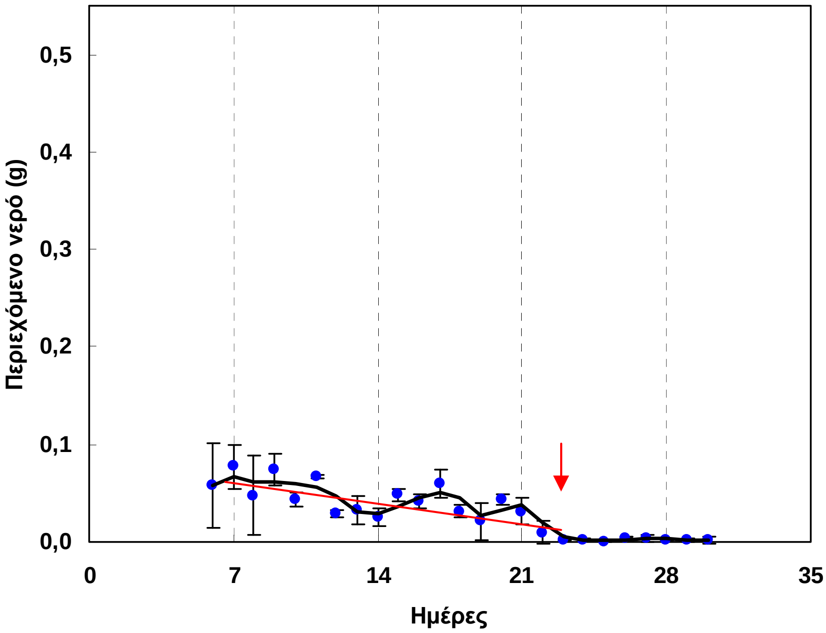
Διάγραμμα 3.1.3.7.Η κατανομή της υγρασίας στο βλαστό .

Στο διάγραμμα 3.1.3.8 παρατηρείται το εμβρυακό φύλλο που αυξάνει την υγρασία του την πρώτη μέρα εμφάνισης και στην συνέχεια αποβάλλει υγρασία με ρυθμό 0,0004g / ημέρα μέχρι την 23η ημέρα του πειράματος και κατόπιν σταθεροποιείται στην κατώτατη τιμή του νερού μέχρι τέλους.

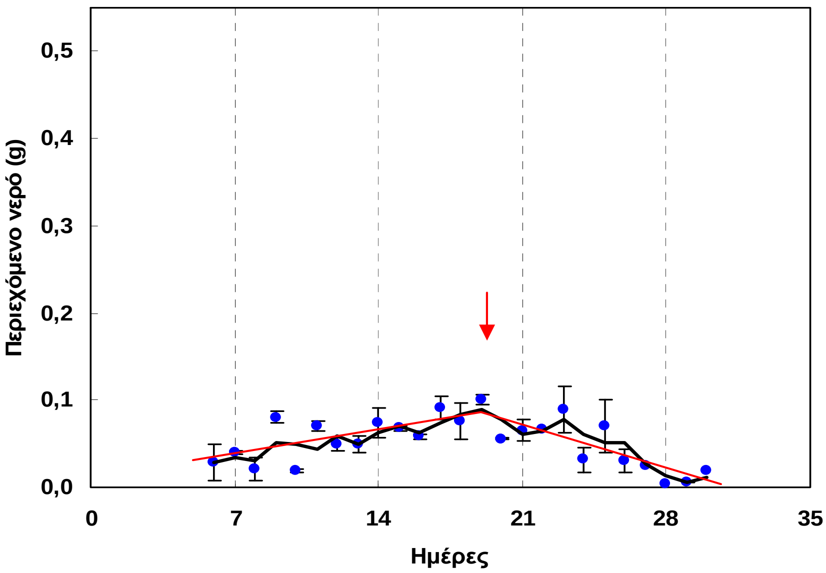
Το πρώτο κανονικό φύλλο (διάγραμμα 3.1.3.9) αυξάνει την περιεκτικότητά του σε νερό μέχρι την 19η ημέρα με ρυθμό 0,005g /ημέρα και ύστερα μπαίνει σε φάση μείωσης μέχρι την 30η με ρυθμό 0,001g / ημέρα.

Το δεύτερο κανονικό φύλλο (διάγραμμα 3.1.3.10) παρουσιάζει αύξηση μέχρι την 18η ημέρα με ρυθμό 0,004g / ημέρα, ενώ υπάρχει και μια κάμψη την 11η ημέρα, σταθεροποιεί την ποσότητα του νερού μέχρι την 25η και μετά την μειώνει μέχρι το τέλος με ρυθμό 0,001g / ημέρα.

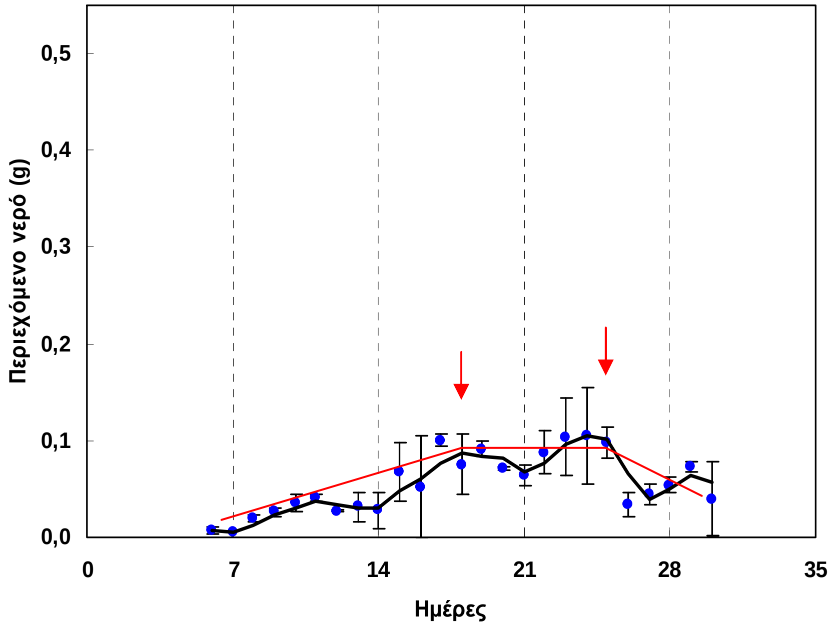
Το τρίτο φύλλο (διάγραμμα 3.1.3.11) μαζεύει νερό αργά μέχρι την 24η ημέρα και με ρυθμό 0,003g / ημέρα. Κατόπιν σταθεροποιείται μέχρι την 27η ημέρα και τέλος μειώνει την υγρασία του με ρυθμό 0,002g / ημέρα.



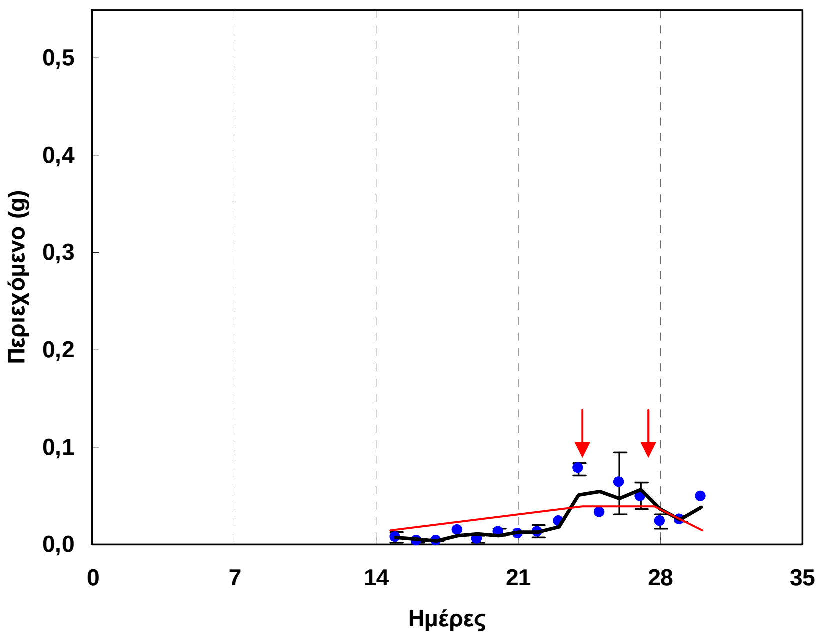
Διάγραμμα 3.1.3.8.Η κατανομή υγρασίας στο εμβρυακό φύλλο.



Διάγραμμα 3.1.3.9.Η κατανομή υγρασίας στο $1^{ο}$ κανονικό φύλλο .

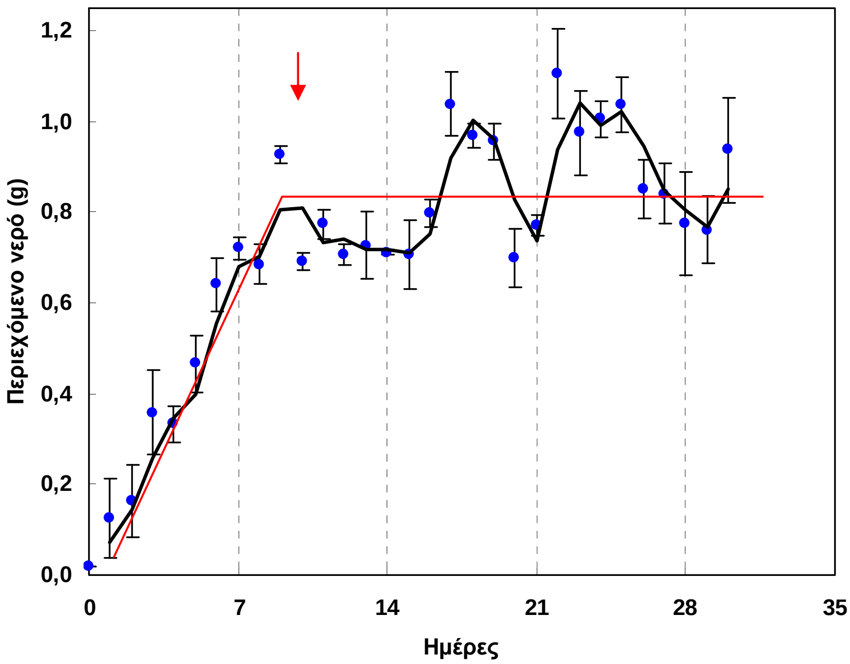


Διάγραμμα 3.1.3.10. Η κατανομή υγρασίας στο 2ο κανονικό φύλλο.



Διάγραμμα 3.1.3.11. Η κατανομή υγρασίας στο 3ο κανονικό φύλλο.

Η εικόνα της ποσότητας του νερού σε όλο το φυτό που παρουσιάζεται στο διάγραμμα 3.1.3.12 δείχνει την κατάσταση του φυτού μέσα σε αυτό το θρεπτικό στρες. Το φυτό προσροφά νερό μέχρι την 9^{η} ημέρα με ρυθμό 0,103g /ημέρα και στην συνέχεια και μέχρι την 30^{η} ημέρα σταθεροποιείται η υγρασία του.



Διάγραμμα 3.1.3.12. Η κατανομή υγρασίας σε ολόκληρο το φυτό.

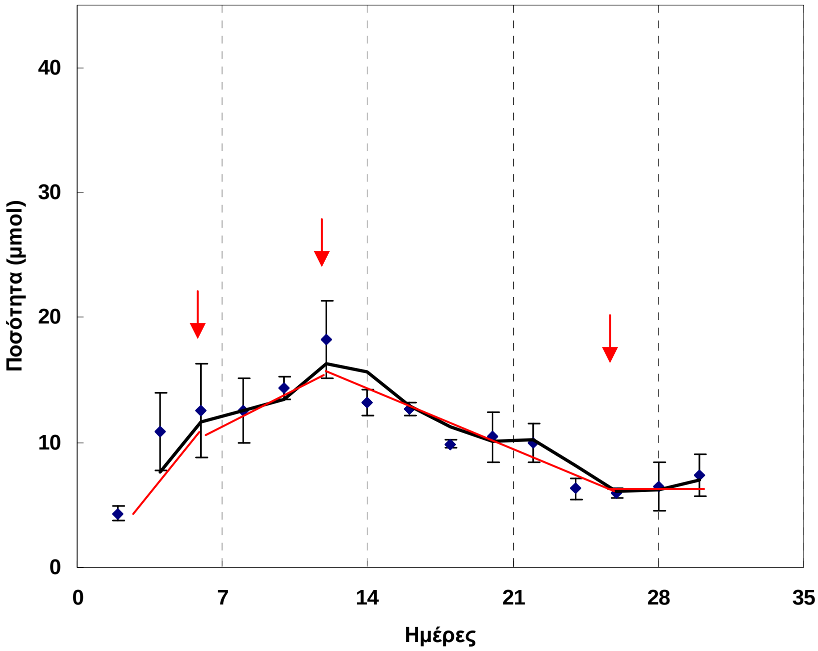
3.2 Προσδιορισμός των εκχυλίσιμων σακχάρων

Σε αυτό το κεφάλαιο παρουσιάζονται τα δεδομένα που δείχνουν την κατανομή των εκχυλίσιμων σακχάρων στο ριζικό και στο υπέργειο καθώς και στα επιμέρους φυτομέρη. Η κατανομή και διάθεση των σακχάρων είναι σημαντικός δείκτης του τροφοπενικού στρες αλλά και του προγράμματος αντιμετώπισής του και θα βοηθήσει στην ανάλυση των αναπτυξιακών συνθηκών που βρίσκεται το φυτό.

Α. Υπόγειο Τμήμα

Στο διάγραμμα 3.2.1 παρουσιάζονται τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων στο ριζικό σύστημα. Τα επίπεδα αυτά κινήθηκαν μεταξύ 4,32 και 18,24 μmol και διακρίνονται σε τρεις φάσεις. Η πρώτη φάση δείχνει μια αύξηση της ποσότητας των σακχάρων μέχρι την 6^{η} ημέρα με ρυθμό 2,1 μmol / ημέρα περίπου. Στην συνέχεια ο ρυθμός αύξησης μειώνεται σε 1,52 μmol / ημέρα έως την 12^{η} ημέρα όπου τα επίπεδα των σακχάρων φθάνουν την μέγιστη τιμή τους. Στην συνέχεια παρατηρείται γραμμική μείωση έως την $26^{η}$ ημέρα, απ’ όπου και μετά παλινδρομεί γύρω από μια ευθεία με κλίση 0,88 μmol / ημέρα και από την $26^{η}$ έως την $30^{η}$ τα σάκχαρα σταθεροποιούνται.

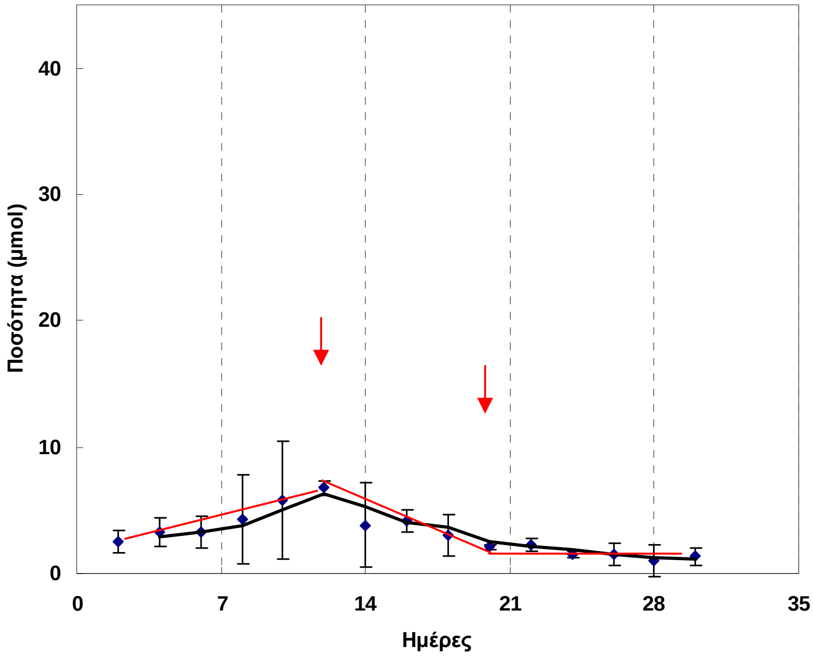
Τα επιμέρους φυτομερή του ριζικού συστήματος αναλύθηκαν εξίσου στα παρακάτω διαγράμματα. Στην πρωτογενή εμβρυακή ρίζα (διάγραμμα 3.2.2) τα σάκχαρα αυξάνονται μέχρι την $12^{η}$ με ρυθμό σε 0,56 μmol / ημέρα όπου και μειώνονται έως την $20^{η}$ ημέρα με ρυθμό 0,10 μmol / ημέρα. Στο σημείο αυτό τα επίπεδα των σακχάρων σταθεροποιούνται μέχρι το τέλος του πειράματος.



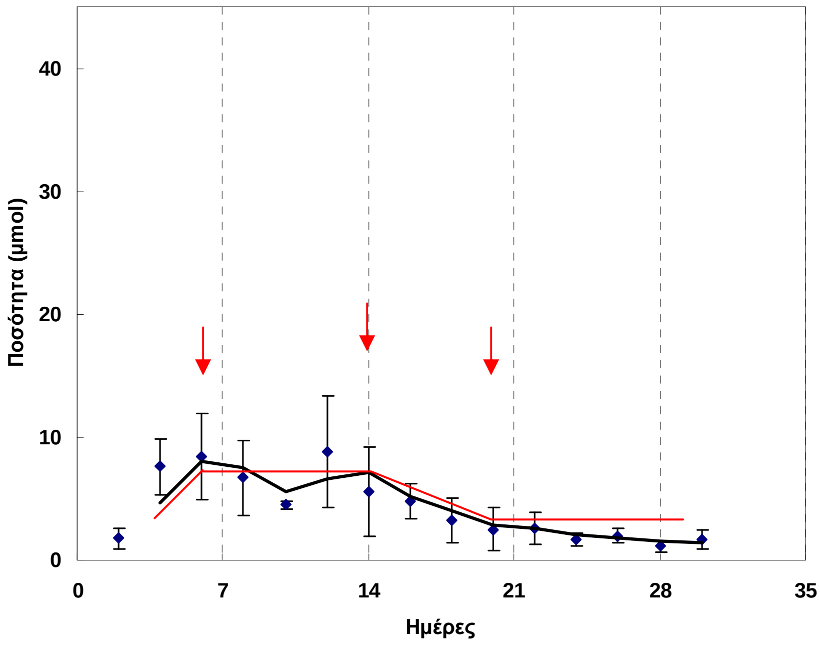
Διάγραμμα 3.2.1. Τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων στο ριζικό σύστημα.

Στις δευτερογενείς εμβρυακές ρίζες (διάγραμμα 3.2.3) το περιεχόμενο σε εκχυλίσιμα σάκχαρα αυξάνεται μέχρι την $6^{η}$ ημέρα με ρυθμό 1,40 μmol / ημέρα. Στην συνέχεια σταθεροποιούνται μέχρι την $14^{η}$ ημέρα όπου και ξεκινούν να μειώνονται με ρυθμό 0,89 μmol / ημέρα έως και την $20^{η}$. Από την $20^{η}$ ημέρα και έπειτα παρουσιάζεται μια σταθεροποίηση.

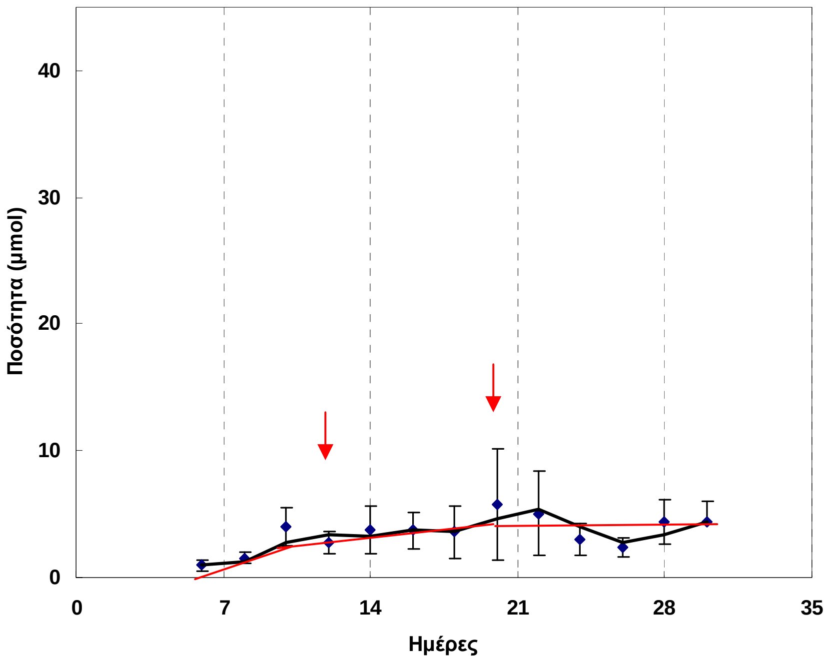
Τέλος στις βλαστογενείς ρίζες (διάγραμμα 3.2.4) εμφανίζονται δύο φάσεις αύξησης. Η πρώτη μέχρι την $10^{η}$ ημέρα με ρυθμό 0,40 μmol / ημέρα και εν συνεχεία έως την $20^η$ με ρυθμό 0,29 μmol / ημέρα. Από την $20^η$ ημέρα και μέχρι την $30^η$ καταγράφεται μια σταθεροποίηση γύρω από την μέγιστη τιμή.



Διάγραμμα 3.2.2. Τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων στην πρωτογενή εμβρυακή ρίζα.



Διάγραμμα 3.2.3. Τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων στις δευτερογενείς εμβρυακές ρίζες.

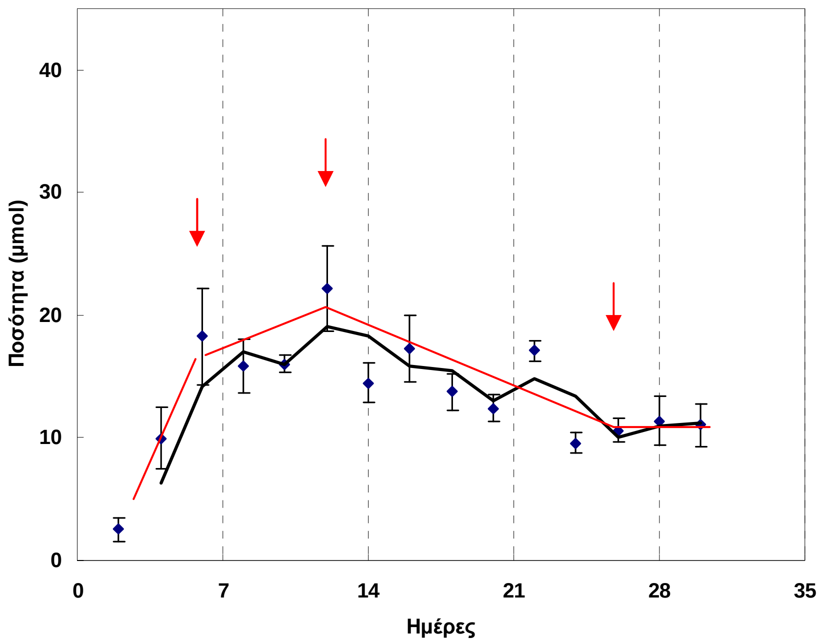


Διάγραμμα 3.2.4. Τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων στις βλαστογενείς ρίζες.

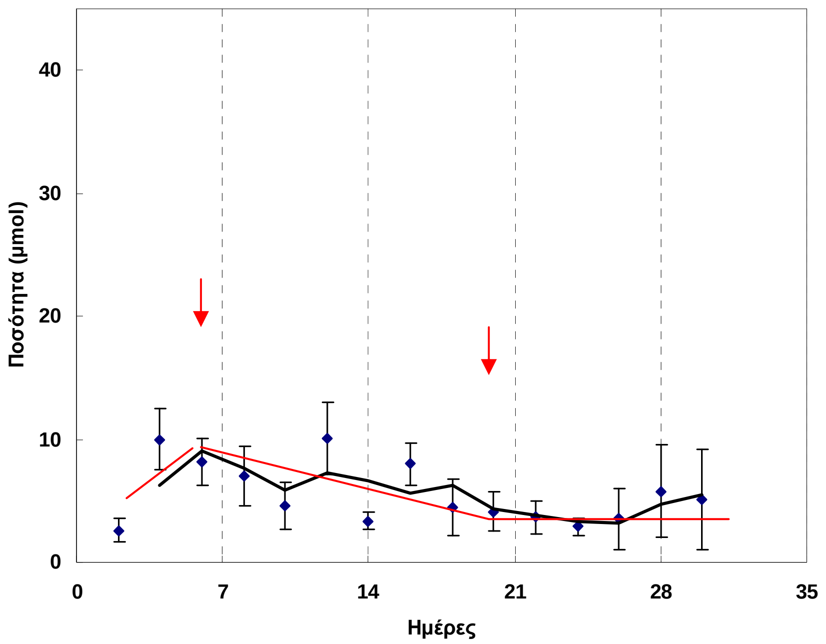
Β. Υπέργειο Τμήμα

Στο διάγραμμα 3.2.5 παρουσιάζονται τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων στο υπέργειο τμήμα του φυτού όπου παρατηρείται παρόμοια εικόνα με αυτή του ριζικού. Τα επίπεδα σακχάρων κυμάνθηκαν μεταξύ 2,56 και 22,19 μmol. Έτσι αυξάνουν μέχρι την 6η ημέρα με ρυθμό 3,046 μmol / ημέρα. Κατόπιν ο ρυθμός μειώνεται στα 1,85 μmol / ημέρα μέχρι την 12η ημέρα και στην συνέχεια τα σάκχαρα μειώνονται μέχρι την 26η ημέρα κατά 0,41 μmol / ημέρα. Τέλος από την 26η ημέρα και μέχρι το τέλος του πειράματος τα επίπεδα των σακχάρων σταθεροποιούνται.

Στο βλαστό (διάγραμμα 3.2.6) παρατηρούνται τρεις φάσεις. Τα σάκχαρα αυξάνουν μέχρι την 6η ημέρα με ρυθμό 1,37 μmol / ημέρα. Ύστερα και μέχρι την 20η ημέρα εμφανίζουν μείωση με ρυθμό 0,21 μmol / ημέρα. Τέλος από την 20η και μέχρι την 30η ημέρα σταθεροποιούνται.



Διάγραμμα 3.2.5. Τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων στο υπέργειο τμήμα.



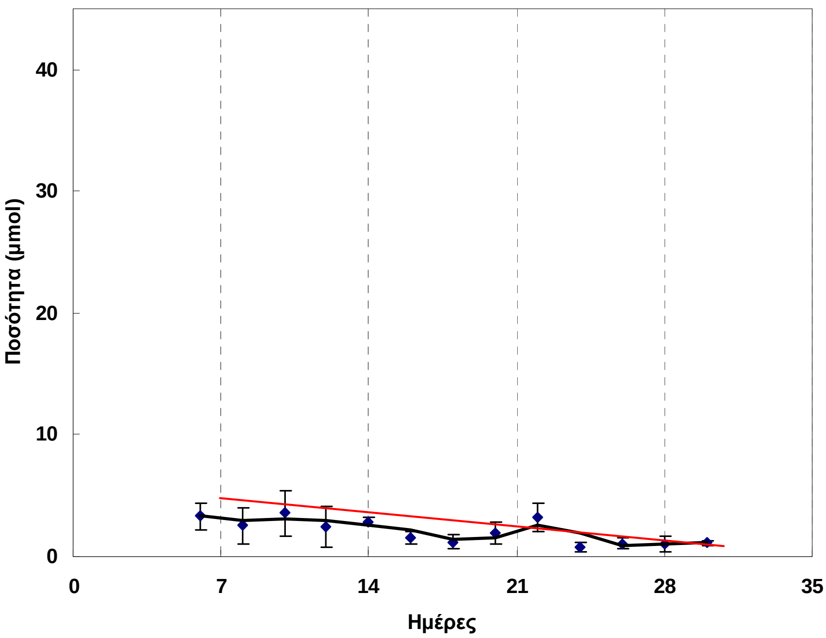
Διάγραμμα 3.2.6. Τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων στο βλαστό.

Σε όλα τα φύλλα τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων κινούνται στα ίδια περίπου επίπεδα. Το εμβρυακό φύλλο (διάγραμμα 3.2.7) όπως έχει επισημανθεί εμφανίζεται και είναι μετρήσιμο την 6η ημέρα. Από την ημέρα εκείνη λοιπόν και μετά τα επίπεδα των σακχάρων του εμβρυακού φύλλου εμφανίζουν μια γραμμική μείωση μέχρι και την τελευταία ημέρα με ρυθμό 0,047 μmol / ημέρα.

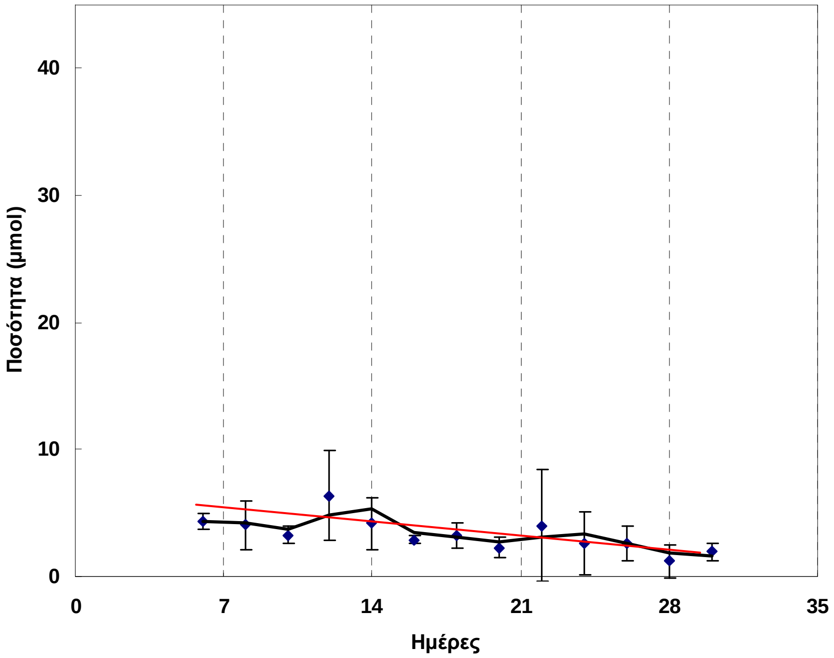
Στο πρώτο κανονικό φύλλο (διάγραμμα 3.2.8) παρουσιάζεται ακριβώς η ίδια εικόνα με το εμβρυακό. Από την 6η ημέρα εμφανίζεται μείωση με ρυθμό 0,081 μmol / ημέρα μέχρι την 30η.

Στο δεύτερο κανονικό φύλλο (διάγραμμα 3.2.9) παρατηρείται μια μικρή αύξηση μέχρι την 10η ημέρα με ρυθμό 0,46 μmol / ημέρα. Από την 10η και μετά παρατηρείται μείωση με ρυθμό 0,074 μmol / ημέρα.

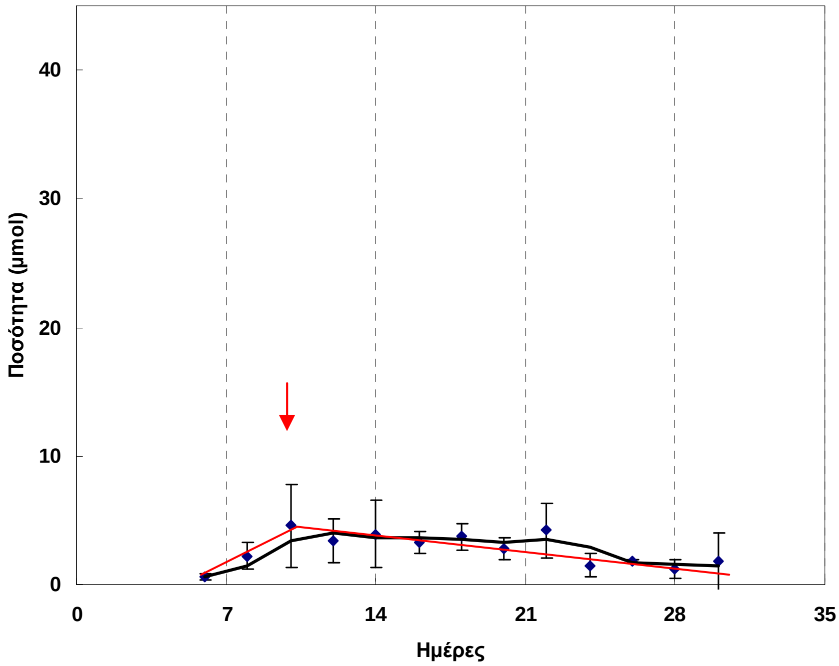
Τέλος στο τρίτο κανονικό φύλλο (διάγραμμα 3.2.10) μετά την εμφάνισή του την 14η ημέρα αυξάνει τα σάκχαρα του μέχρι την 18η με ρυθμό 0,29 μmol / ημέρα και στην συνέχεια σταθεροποιείται.



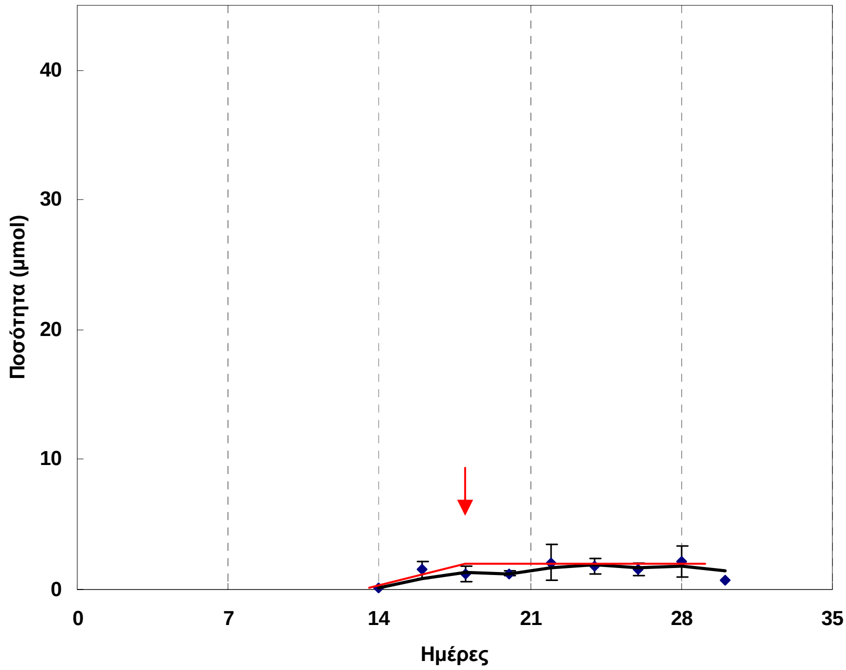
Διάγραμμα 3.2.7. Τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων στο εμβρυακό φύλλο.



Διάγραμμα 3.2.8. Τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων στο 1^{o} κανονικό φύλλο.

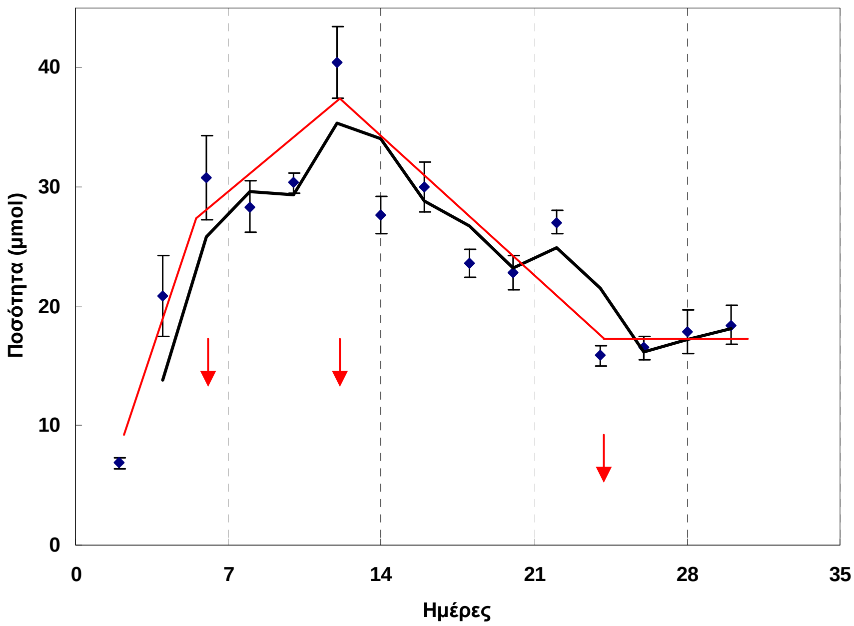


Διάγραμμα 3.2.9. Τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων στο 2^{o} κανονικό φύλλο.



Διάγραμμα 3.2.10.Τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων στο 3^0 κανονικό φύλλο.

Στο διάγραμμα 3.2.11 παρουσιάζονται τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων σε ολόκληρο το φυτό. Μέχρι και την $6^η$ ημέρα παρατηρείται μια γρήγορη αύξηση με ρυθμό 5,97 μmol / ημέρα. Στην συνέχεια και μέχρι την $12^η$ ημέρα ο ρυθμός αύξησης μειώνεται δραστικά στα 1,6 μmol / ημέρα. Από την $12^η$ έως και την $24^η$ ημέρα



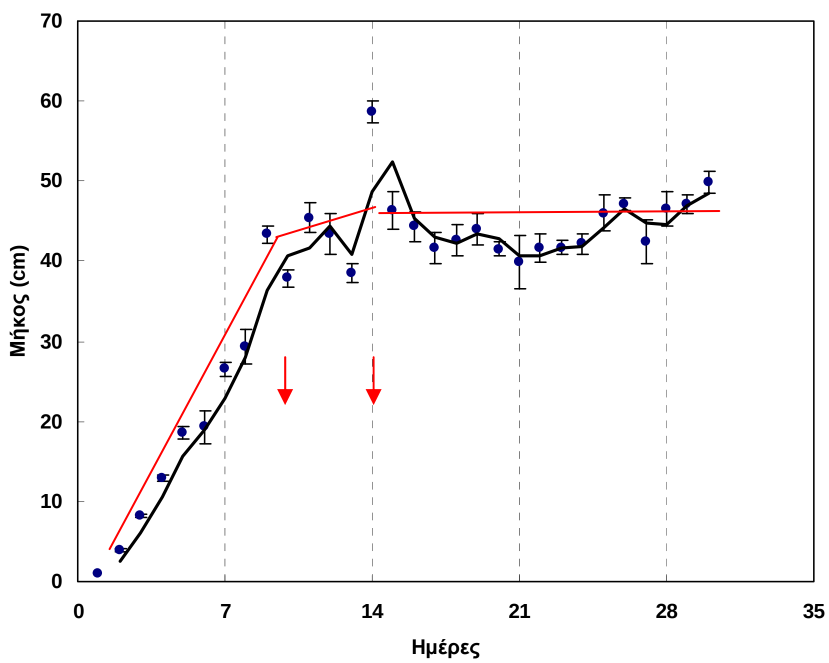
Διάγραμμα 3.2.11.Τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων σε ολόκληρο το φυτό.

παρατηρείται μια μείωση με ρυθμό 2,05 μmol / ημέρα και από την 24η ημέρα και έπειτα τα επίπεδα των σακχάρων σταθεροποιούνται.

3.3 Το μήκος του ριζικού συστήματος και των φυτομερών του

Όπως αναφέρθηκε στη καταγραφή του πειραματικού μέρους το ριζικό σύστημα δηλαδή οι εμβρυακές (πρωτογενής και δευτερογενείς) και οι βλαστογενείς ρίζες τμηματοποιήθηκαν με βάση την παρουσία των πλάγιων ριζών. Σε αυτή την παράγραφο καταγράφονται τα δεδομένα με την μορφή διαγραμμάτων που δείχνουν το μήκος του κάθε τύπου ρίζας καθώς και των επιμέρους τμημάτων τους.

Στο διάγραμμα 3.3.1 παρουσιάζεται η πορεία αύξησης του μήκους του ριζικού συστήματος. Το μήκος κυμάνθηκε μεταξύ 1 και 58,7 cm. Διακρίνονται τέσσερις φάσεις. Στην αρχή το ριζικό αυξάνει το μήκος του έως την 10η ημέρα με ρυθμό 4,1 cm / ημέρα ,στην συνέχεια και μέχρι την 14η ημέρα ο ρυθμός φθάνει τα 5,2 cm / ημέρα. Εκεί το μήκος αναστέλλει την αύξησή του και σταθεροποιείται μεταξύ 40 και 50 cm.

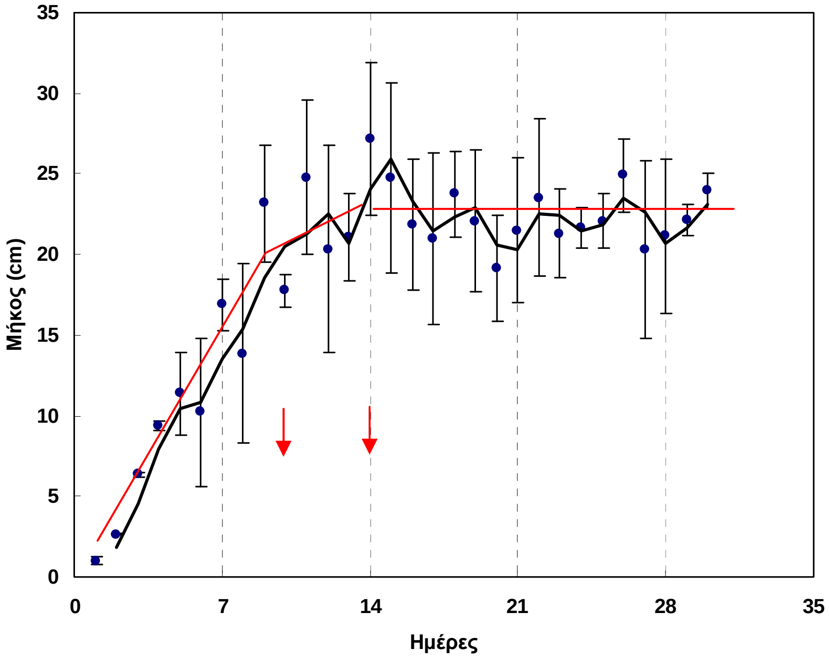


Διάγραμμα 3.3.1. Το μήκος του ριζικού συστήματος.

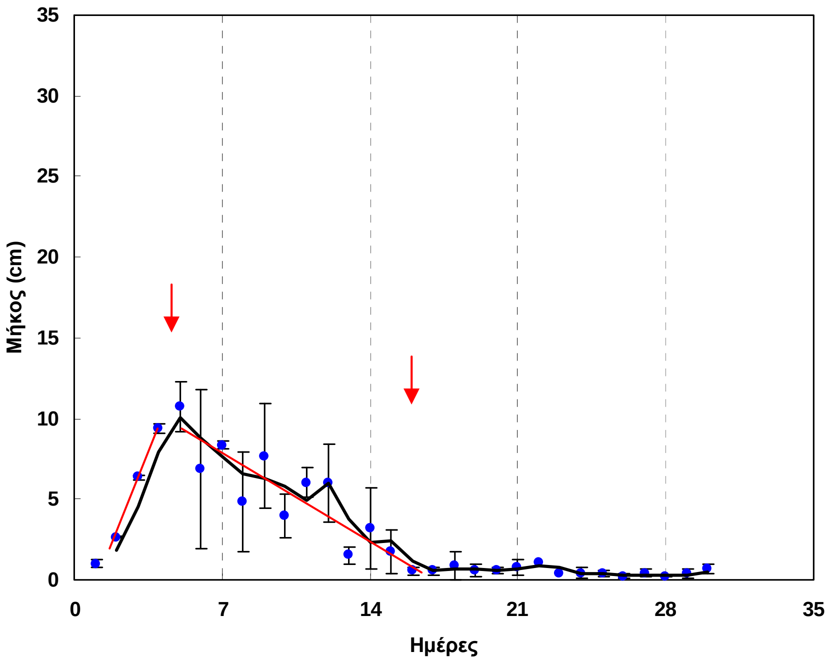
Α. Πρωτογενής εμβρυακή ρίζα

Στην πρωτογενή ρίζα (διάγραμμα 3.3.2), της οποίας το μήκος κυμάνθηκε μεταξύ 1και 24,9 cm παρατηρείται μια φάση αύξησης μέχρι την 10η ημέρα με ρυθμό 1,8 cm / ημέρα περίπου. Από την 10η και μέχρι την 14η ημέρα η αύξηση συνεχίζεται κατά 2,35 cm / ημέρα όπου το μήκος φθάνει την μέγιστη τιμή του. Ακολουθεί αναστολή της αύξησης και σταθεροποίηση του μήκους μέχρι την 30η ημέρα.

Το τμήμα Α της πρωτογενούς ρίζας (διάγραμμα 3.3.3) μέχρι την 5η ημέρα αντικατοπτρίζει ολόκληρη την πρωτογενή ρίζα. Από την 5η και μέχρι την 16η ημέρα μειώνεται με ρυθμό 0,93 cm / ημέρα και στην συνέχεια σταθεροποιείται.



Διάγραμμα 3.3.2. Το μήκος της πρωτογενούς εμβρυακής ρίζας.

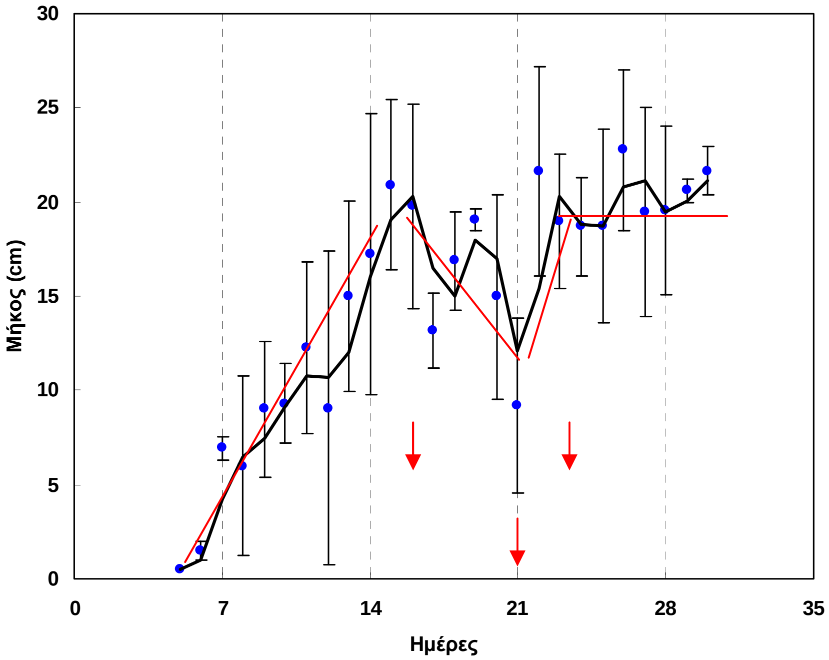


Διάγραμμα 3.3.3.Το μήκος του τμήματος A της πρωτογενούς εμβρυακής ρίζας.

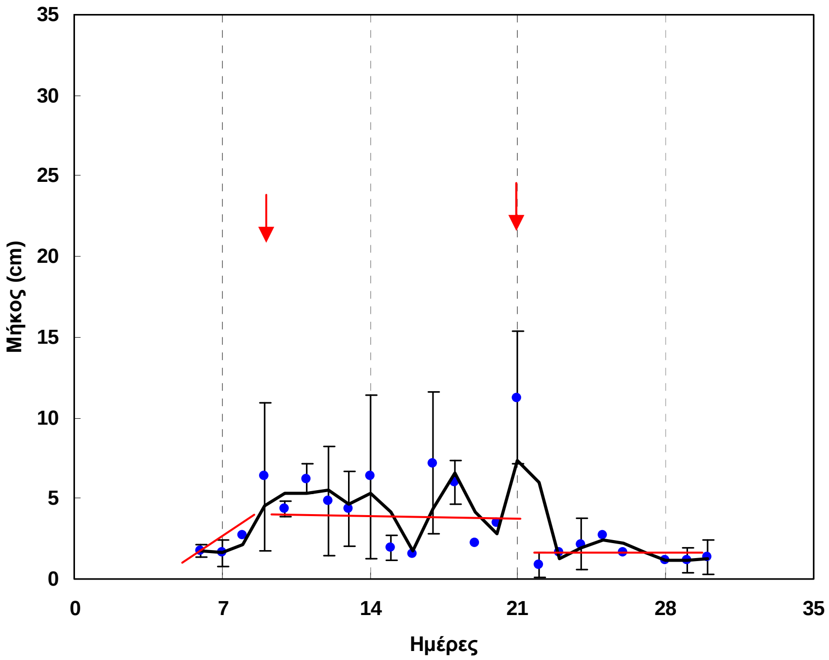
Το τμήμα ELR (διάγραμμα 3.3.4) εμφανίζεται την 5η ημέρα και αυξάνει το μήκος της μέχρι την 16η ημέρα με ρυθμό 1,75 cm / ημέρα. Από την 16η ημέρα μέχρι την 21η ημέρα μειώνεται με ρυθμό 2,1 cm / ημέρα. Στην συνέχεια ξανά αυξάνεται μέχρι την 23η ημέρα όπου το μήκος του τμήματος ELR σταθεροποιείται.

Το τμήμα LR (διάγραμμα 3.3.5) εμφανίζεται την 6η ημέρα, αυξάνει μέχρι την 9η με ρυθμό 1,5 cm / ημέρα και στην συνέχεια σταθεροποιείται γύρω από τα 6 cm μέχρι την 21η όπου μειώνεται για μια ημέρα και εμφανίζει μια δεύτερη φάση σταθεροποίησης γύρω από το 1,5 cm μέχρι το τέλος.

Το μήκος του τμήματος B, που όπως έχει αναφερθεί είναι η βάση της ρίζας, ήταν σταθερό σε όλη την διάρκεια του πειράματος και έφθασε μέχρι και τα 0,40 cm.



Διάγραμμα 3.3.4. Το μήκος του τμήματος ELR της πρωτογενούς εμβρυακής ρίζας.



Διάγραμμα 3.3.5. Το μήκος του τμήματος LR της πρωτογενούς εμβρυακής ρίζας.

Β. Δευτερογενείς εμβρυακές ρίζες

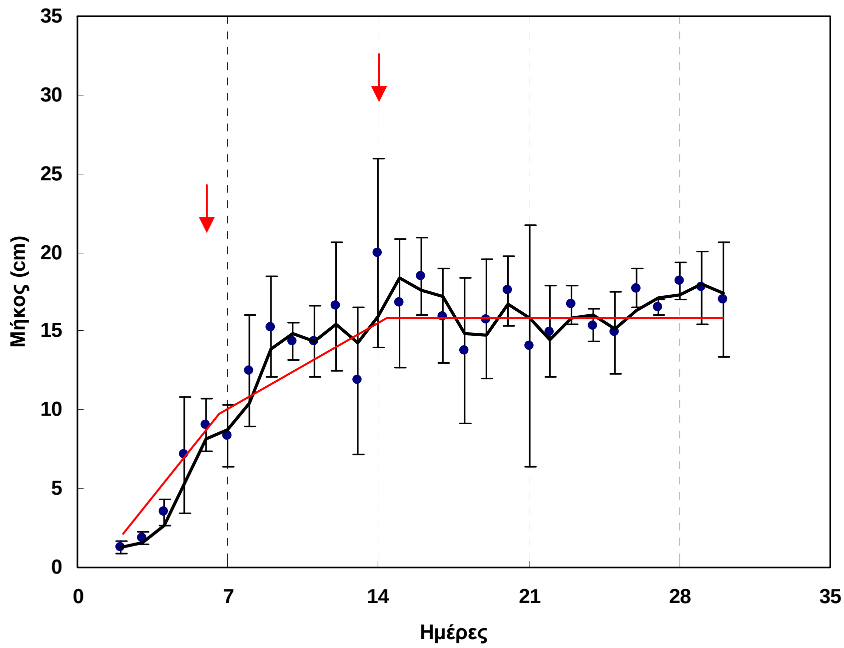
Το μήκος των δευτερογενών ριζών κυμάνθηκε μεταξύ 1,27 και 20 cm. Στο διάγραμμα 3.3.6 παρουσιάζεται η πορεία αύξησης του μήκους των δευτερογενών ριζών. Έως και την $6^{η}$ ημέρα το μήκος αυξάνει με ρυθμό 1,8 cm / ημέρα, ενώ φθάνοντας την $14^{η}$ ημέρα όπου παρατηρείται και η μέγιστη τιμή αύξησης ο ρυθμός μειώνεται σε 1,54 cm / ημέρα. Από την $14^{η}$ ημέρα και έπειτα η πορεία του μήκους σταθεροποιείται.

Το τμήμα Α (διάγραμμα 3.3.7) αυξάνει μέχρι την $6^{η}$ ημέρα αντιπροσωπεύοντας ολόκληρες τις δευτερογενείς ρίζες. Στην συνέχεια και με την έκπτυξη των πλάγιων ριζών και τον σχηματισμό του ELR και LR μειώνεται το μήκος της μέχρι την $14^{η}$ ημέρα με ρυθμό 1,03 cm / ημέρα όπου και σταθεροποιείται.

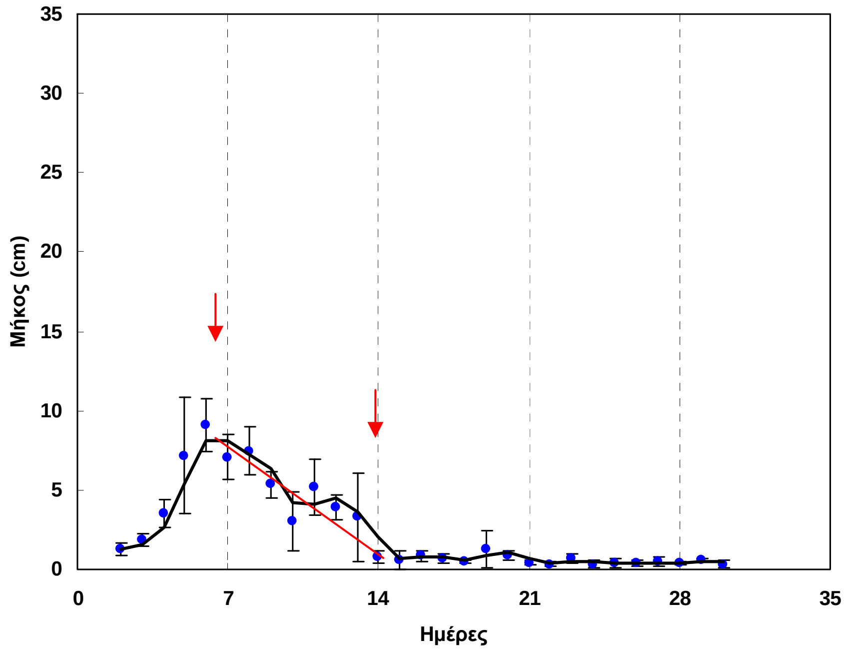
Το τμήμα ELR (διάγραμμα 3.3.8), δηλαδή οι πρώιμες πλευρικές ρίζες κάνουν την εμφάνισή τους την $7^{η}$ ημέρα αυξάνουν το μήκος της περιοχής μέχρι την $10^{η}$ ημέρα κατά 3 cm / ημέρα . Μέχρι την $15^{η}$ ημέρα η αύξηση πέφτει στα 0,95 cm / ημέρα και κάπου εκεί σταθεροποιείται παλινδρομώντας γύρω από τα 15 cm.

Το τμήμα LR (διάγραμμα 3.3.9) αρχίζει να σχηματίζεται την $15^{η}$ ημέρα και παλινδρομεί γύρω από μια ευθεία με κλίση 0,50 cm και στην συνέχεια σταθεροποιείται γύρω από τα 0,30 cm. Σημαντικό θα ήταν να αναφερθεί ότι οι δευτερογενείς ρίζες δεν κατάφεραν να αναπτύξουν εκτεταμένο τμήμα πλευρικών ριζών. Στις περισσότερες ρίζες απουσίαζε πλήρως η περιοχή LR.

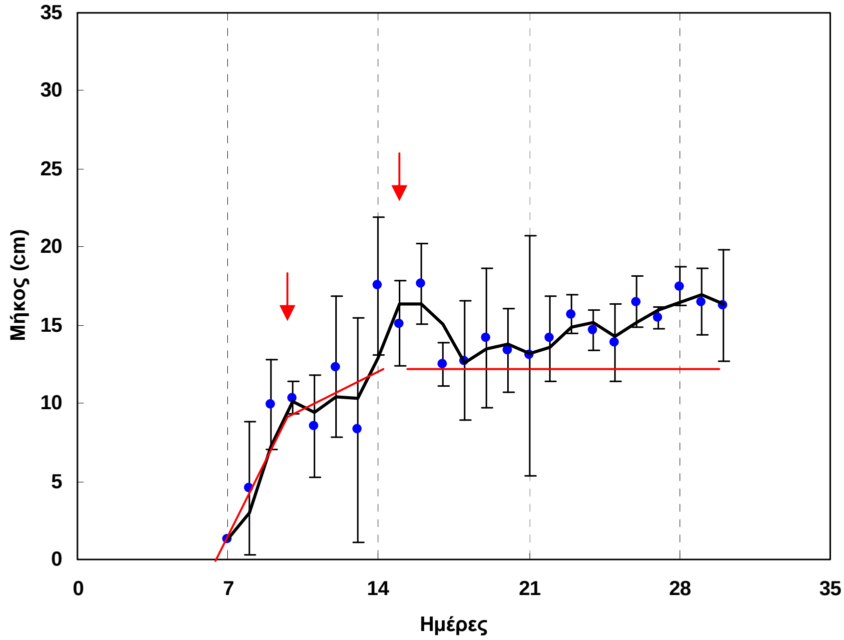
Τέλος το τμήμα της βάσης ήταν σταθερό και κυμάνθηκε μεταξύ 0,20 και 1 cm.



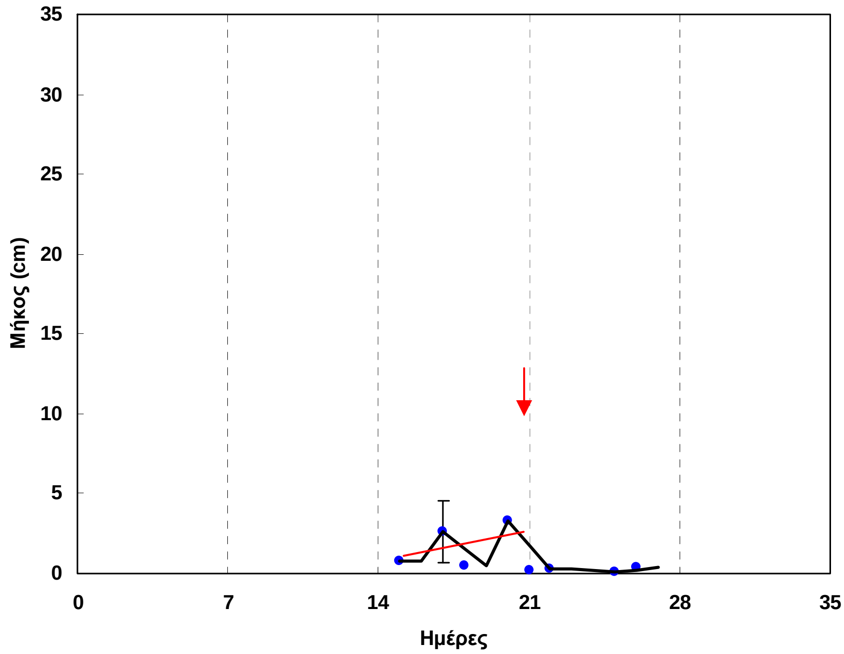
Διάγραμμα 3.3.6. Το μήκος των δευτερογενών εμβρυακών ριζών.



Διάγραμμα 3.3.7. Το μήκος του τμήματος Α των δευτερογενών εμβρυακών ριζών.



Διάγραμμα 3.3.8.Το μήκος του τμήματος ELR των δευτερογενών εμβρυακών ριζών.



Διάγραμμα 3.3.9.Το μήκος του τμήματος LR των δευτερογενών εμβρυακών ριζών.

Γ. Βλαστογενείς ρίζες

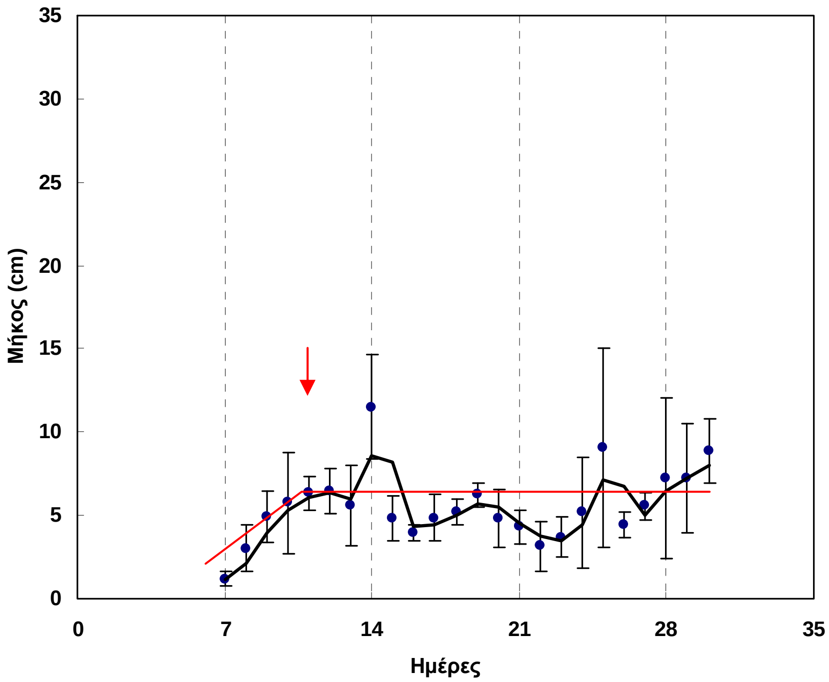
Οι βλαστογενείς ρίζες (διάγραμμα 3.3.10) είχαν μήκος μεταξύ 1,20 και 11,50 cm. Άρχισαν να αυξάνονται μέχρι την 11η ημέρα με ρυθμό αύξησης 1,3 cm / ημέρα. Από την 11η ημέρα και έπειτα το μήκος των βλαστογενών ριζών σταθεροποιείται.

Το τμήμα A (διάγραμμα 3.3.11) αυξάνει λοιπόν μέχρι την ημέρα 11 και μετά μειώνεται μέχρι την 17η με ρυθμό 0,9 cm / ημέρα. Από την 17η ημέρα σταθεροποιείται μεταξύ 0,50 και 2 cm.

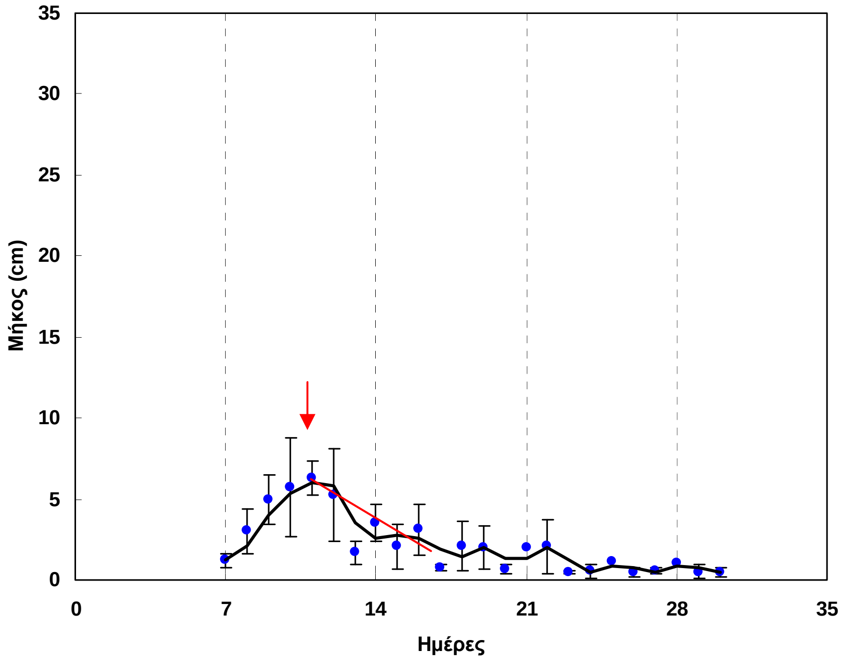
Το τμήμα ELR (διάγραμμα 3.3.12) αρχίζει να σχηματίζεται την 12η ημέρα και αυξάνει το μήκος του μέχρι την 14η φθάνοντας τα 6,7 cm. Εκεί σταθεροποιείται μέχρι το τέλος.

Στο τμήμα LR (διάγραμμα 3.3.13) πλευρικές ρίζες εκπτύσσονται την 14η ημέρα και αυξάνουν την κατανομή τους μέχρι τα 1,23 cm. Στην συνέχεια σταθεροποιούνται.

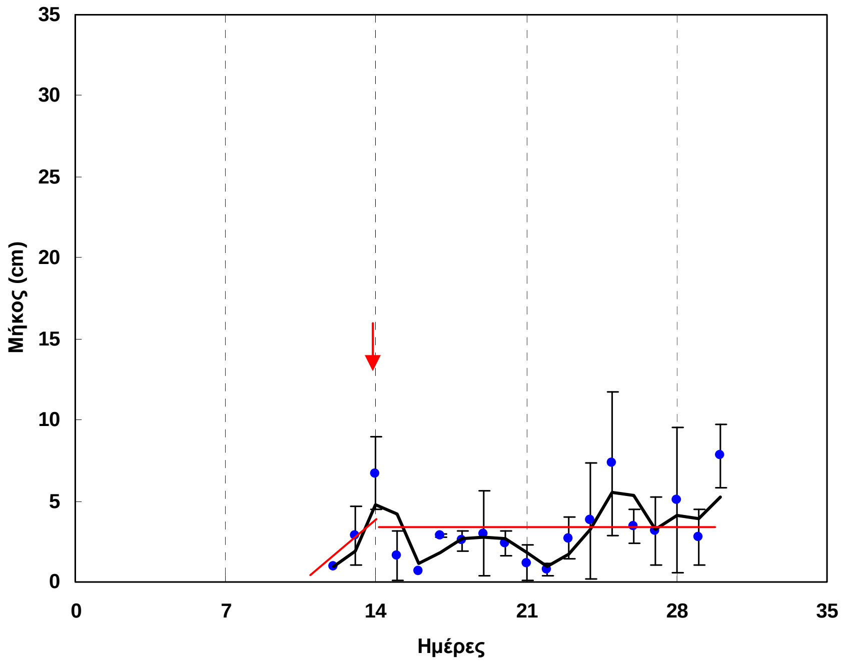
Το τμήμα της βάσης ήταν σταθερή και κυμάνθηκε μεταξύ 0,20 και 1 cm.



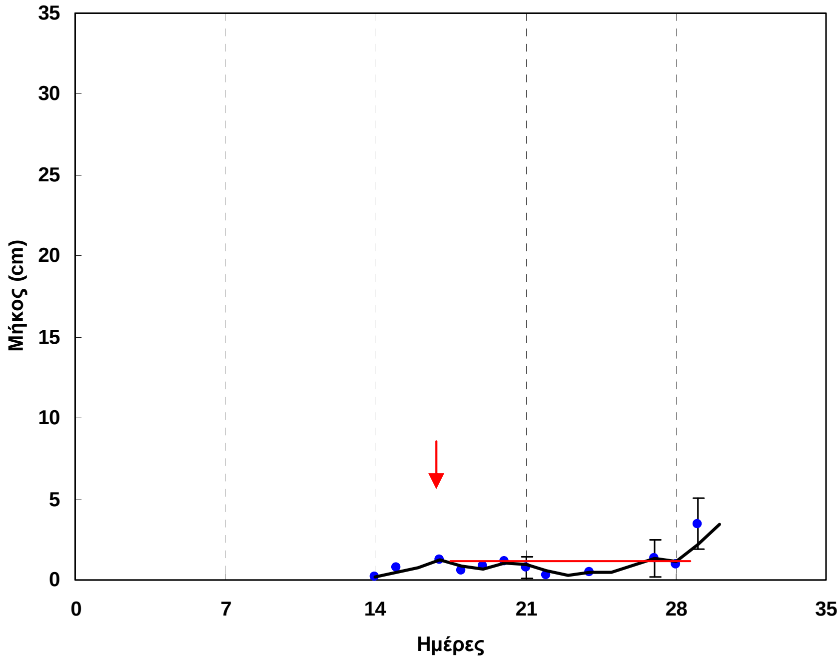
Διάγραμμα 3.3.10. Το μήκος των βλαστογενών ριζών.



Διάγραμμα 3.3.11. Το μήκος του τμήματος Α των βλαστογενών ριζών.



Διάγραμμα 3.3.12. Το μήκος του τμήματος ELR των βλαστογενών ριζών.



Διάγραμμα 3.3.13. Το μήκος του τμήματος LR των βλαστογενών ριζών.

3.4 Εντοπισμός του σουπεροξειδικού ανιόντος στις ρίζες

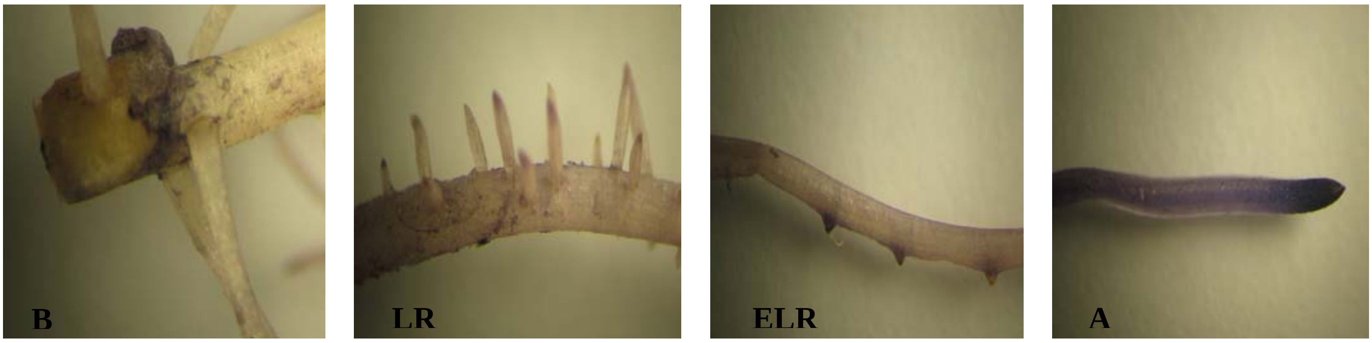
Η παρουσία σουπεροξειδικού ανιόντος ήταν παρόμοια και στους τρεις τύπους ριζών. Σε όλες τις ρίζες το τμήμα Α εμφάνισε χρωματισμό της μπλε φορμαζάνης με μια ποικιλόμορφη κατανομή και μια διαβάθμιση του χρωματισμού από πολύ έντονο σε μέτριο και ασθενή χρωματισμό. Στο τμήμα ELR υπήρχε περιορισμένος εντοπισμός του σουπεροξειδικού ανιόντος κατά μήκος του τμήματος και ο χρωματισμός περιορίστηκε στους κόμβους των εκπτυσσόμενων πλάγιων ριζών. Αντίστοιχη εικόνα παρουσιάστηκε και στο τμήμα LR με τον χρωματισμό να περιορίζεται μόνο στις εκπτυγμένες πλάγιες ρίζες. Το τμήμα Β δεν εμφάνισε καμία χρώση. Στο σημείο αυτό είναι χρήσιμο να επισημανθεί ότι χρώση στα σημεία τομής θεωρείται ότι είναι αποτέλεσμα της τομής και για τον λόγο αυτό δεν σχολιάζεται.

Α. Πρωτογενής εμβρυακή ρίζα

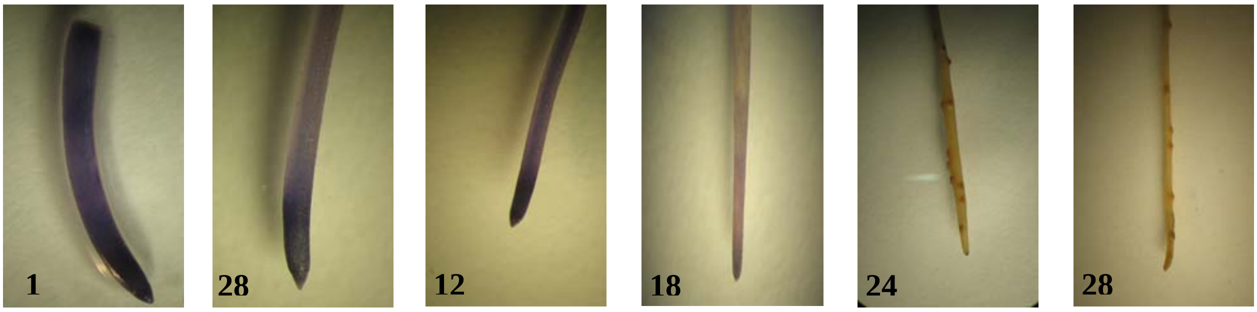
Όπως αναφέρθηκε παραπάνω στο τμήμα LR εντοπίσθηκε σουπεροξειδικό ανιόν στις εκπτυγμένες πλάγιες ρίζες και ελάχιστα κατά μήκος του τμήματος (Εικόνα 3.4.1). Οι πλάγιες ρίζες εμφάνισαν διαβαθμισμένη χρώση που κατά την πορεία των ημερών έφθινε έως και την $25^{η}$ ημέρα όπου δεν παρατηρείται πλέον κανένα ίχνος σουπεροξειδικού ανιόντος. Σε παρόμοιο μοτίβο κινήθηκε ο χρωματισμός στο τμήμα ELR. Οι εκπτυσσόμενες ρίζες εμφάνισαν και αυτές χρώση έως την $22^{η}$ ημέρα. Το τμήμα Α που εμφάνισε χρώση από το ακρορρίζιο και κατά μήκος του τμήματος αναλύεται στον πίνακα 3.4.1. Την $16^{η}$ ημέρα η πρωτογενής ρίζα σταματά να έχει διαβάθμιση στην χρώση στο τμήμα Α. Από το σημείο αυτό και μέχρι την $25^{η}$ ημέρα, που σταματά να βάφει πλέον το Nitroblue tetrazolium, το τμήμα Α (Εικόνα 3.4.2) παρουσίασε χρώση μόνο σε μικρά κομμάτια του ακρορριζίου, κυρίως μέτρια με ελάχιστες εξαιρέσεις, οπότε και κρίθηκε σκόπιμο η αναλυτική περιγραφή του τμήματος να σταματήσει την συγκεκριμένη ημέρα.

Πίνακας 3.4.1. Αναλυτική περιγραφή του εντοπισμού του σουπεροξειδικού ανιόντος στο τμήμα Α της πρωτογενούς ρίζας κατά τη χρώση με NBT.

Ημέρες από σπορά	**Συνολικό μήκος ρίζας (cm)**	**Μήκος τμήματος Α (cm)**	**Μήκος τμήματος Α που εντοπίζεται σουπεροξειδικό ανιόν (cm)**	**Διαβάθμιση έντασης της χρώσης (Απόσταση από το ακρορρίζιο σε cm)**
1	1,0	1,0	1,0	0-0,2 έντονη 0,2-1 μέτρια
2	2,6	2,6	1,8	0-0,3 έντονη 0,3-1,8 μέτρια
3	6,4	6,4	5,2	0-0,2 έντονη 0,2-5,2 μέτρια
4	9,4	9,4	8,7	0-0,3 έντονη 0,3-5,2 μέτρια 5,2-8,7 ασθενής
5	11,4	10,7	10,6	0-0,4 έντονη 0,4-1,0 μέτρια 1,0- 10,6 ασθενής
6	10,2	6,9	5,3	0-0,2 έντονη 0,2-2,0 μέτρια 2,0-5,3 ασθενής
7	16,9	8,3	8,3	0-0,4 έντονη 0,4-8,3 μέτρια
8	13,9	4,9	4,8	0-0,2 έντονη 0,2-4,8 μέτρια
9	23,2	7,7	5,4	0-0,4 έντονη 0,4-2,7 μέτρια 2,7-5,4 ασθενής
10	17,8	3,9	1,6	0-0,2 έντονη 0,2-1,2 μέτρια 1,2-1,6 ασθενής
11	24,8	6,0	3,1	0-0,2 έντονη 0,2-1,0 μέτρια 1,0-3,1 ασθενής
12	20,3	6,0	5,0	0-0,3 έντονη 0,3-3,0 μέτρια 3,0-5,0 ασθενής
13	21,1	1,5	1,3	0-0,2 έντονη 0,2-1,3 μέτρια
14	27,2	3,2	1,9	0-0,1 έντονη 0,1-1,9 μέτρια
15	24,7	1,7	0,9	0-0,2 έντονη 0,2-0,9 μέτρια
16	21,9	0,5	0,3	-



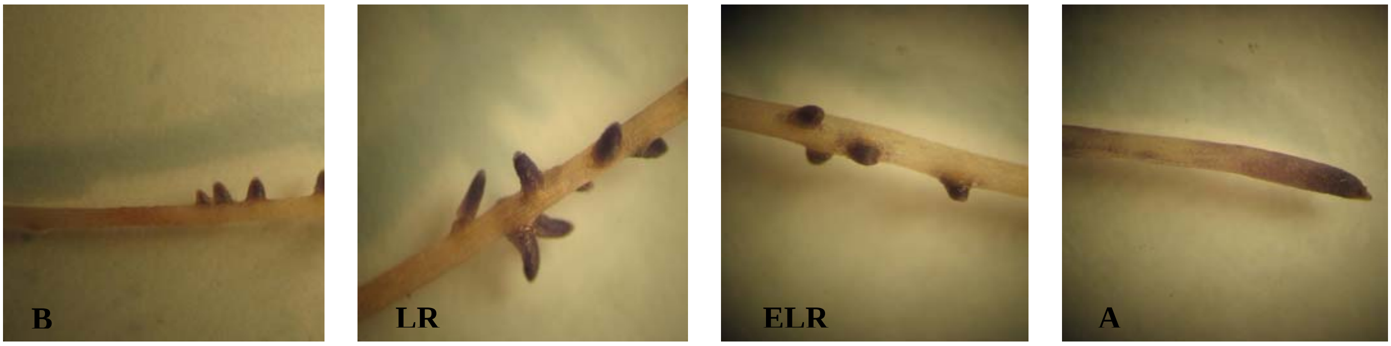
Εικόνα 3.4.1. Πρωτογενής εμβρυακή ρίζα που απαρτίζεται και από τα τέσσερα τμήματα (B, LR, ELR, A) ύστερα από χρώση με NBT για τον εντοπισμό του σουπεροξειδικού ανιόντος.



Εικόνα 3.4.2. Το τμήμα Α της πρωτογενούς ρίζας σε έξι ημέρες του πειράματος. Παρατηρείται η εξασθένηση της χρώσης καθώς και η διαβάθμιση του χρωματισμού.

Β. Δευτερογενείς εμβρυακές ρίζες

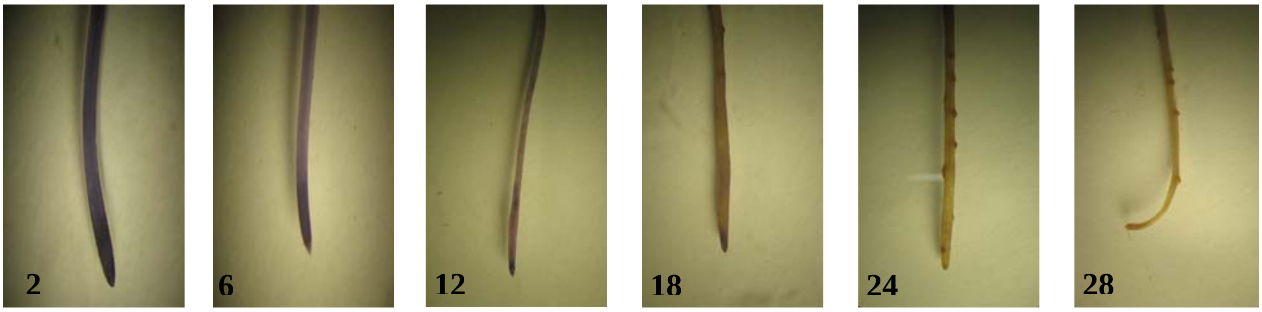
Παρόμοια εικόνα με την πρωτογενή εμβρυακή ρίζα υπήρχε και στις δευτερογενείς. Στο τμήμα LR σουπεροξειδικό ανιόν εντοπίσθηκε μόνο στις εκπτυγμένες πλάγιες ρίζες (Εικόνα 3.4.3) μέχρι την 22^{η} ημέρα που πλέον δεν εμφανίζεται καμία χρώση. Ανάλογη εικόνα υπήρχε στο τμήμα ELR όπου το σουπεροξειδικό ανιόν εντοπίσθηκε μόνο στις εκπτυσσόμενες πλάγιες ρίζες έως και την 24^{η} ημέρα όπου παύει οποιαδήποτε χρώση. Για το τμήμα Α (Εικόνα 3.4.4) γίνεται αναλυτική παρουσίαση στον πίνακα 3.4.2. Όπως αναφέρθηκε και στην πρωτογενή ρίζα, έτσι και εδώ, από την 14^{η} ημέρα και μέχρι την 22^{η} ημέρα που σταματά πλήρως η χρώση στο τμήμα Α, ο εντοπισμός του σουπεροξειδικού ανιόντος εντοπίζεται σε πολύ μικρά κομμάτια στην καλύπτρα, μεγέθους σχεδόν 0,1 cm.



Εικόνα 3.4.3. Δευτερογενής εμβρυακή ρίζα που απαρτίζεται και από τα τέσσερα τμήματα (B, LR, ELR, A) ύστερα από χρώση με NBT για τον εντοπισμό του σουπεροξειδικού ανιόντος.

Πίνακας 3.4.2. Αναλυτική περιγραφή του εντοπισμού του σουπεροξειδικού ανιόντος στο τμήμα Α των δευτερογενών ριζών κατά τη χρώση με NBT.

Ημέρες από σπορά	**Συνολικό μήκος ρίζας (cm)**	**Μήκος τμήματος Α (cm)**	**Μήκος τμήματος Α που εντοπίζεται σουπεροξειδικό ανιόν (cm)**	**Διαβάθμιση έντασης της χρώσης (Απόσταση από το ακρορρίζιο σε cm)**
2	1,3	1,3	1,3	0-0,4 έντονη 0,4-1,3 μέτρια
3	1,9	1,9	1,8	0-0,4 έντονη 0,4-1,8 μέτρια
4	3,5	3,5	3,0	0-0,4 έντονη 0,4-3,0 μέτρια
5	7,2	7,2	6,9	0-0,4 έντονη 0,4-6,9 μέτρια
6	9,1	9,1	8,5	0-0,3 έντονη 0,3-8,5 μέτρια
7	8,4	7,1	6,7	0-0,3 έντονη 0,3-3,4 μέτρια 3,4-6,7 ασθενής
8	12,5	7,5	5,7	0-0,3 έντονη 0,3-2,0 μέτρια 2,0-5,7 ασθενής
9	15,3	5,3	4,4	0-0,4 έντονη 0,4-4,4 μέτρια
10	14,3	3,0	1,1	0-0,3 έντονη 0,3-1,1 μέτρια
11	14,3	5,2	2,1	0-0,2 έντονη 0,2-2,1 μέτρια
12	16,6	3,9	2,4	0-0,2 έντονη 0,2-2,4 μέτρια
13	11,9	3,3	1,5	0-0,1 έντονη 0,1-1,5 μέτρια
14	20,0	0,8	0,3	-



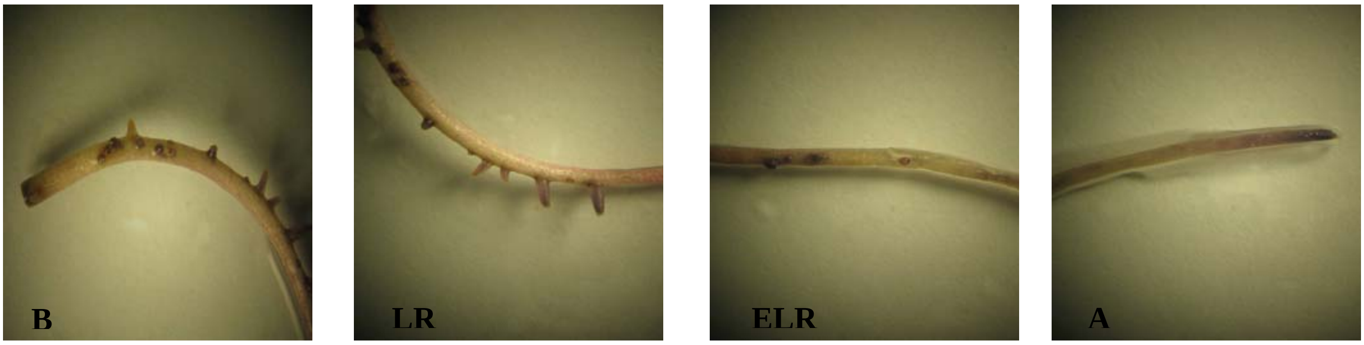
Εικόνα 3.4.4. Το τμήμα Α της δευτερογενούς ρίζας σε έξι ημέρες του πειράματος. Παρατηρείται η εξασθένηση της χρώσης καθώς και η διαβάθμιση του χρωματισμού.

Γ. Βλαστογενείς ρίζες

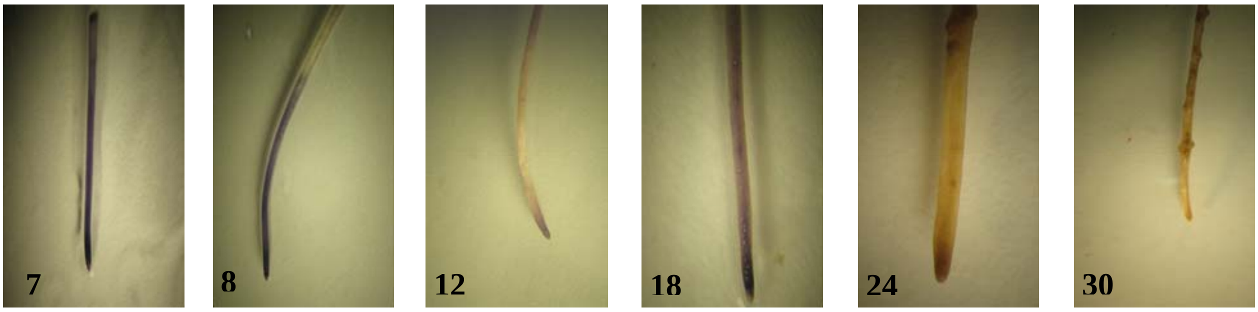
Στις βλαστογενείς ρίζες το σουπεροξειδικό ανιόν εντοπίσθηκε στο τμήμα LR μόνο στις εκπτυγμένες πλάγιες ρίζες μέχρι την 29η ημέρα και στο τμήμα ELR μόνο στις εκπτυσσόμενες πλάγιες ρίζες (Εικόνα 3.4.5) μέχρι την 29η ημέρα αντίστοιχα. Το τμήμα A (Εικόνα 3.4.6) παρουσιάζεται στον πίνακα 3.4.3. Από την 20η ημέρα και μέχρι την 29η , που παύει οποιαδήποτε χρώση στο τμήμα A, ο εντοπισμός του σουπεροξειδικού ανιόντος παρατηρήθηκε στα περισσότερα δείγματα σε μικρά κομμάτια του ακρορριζίου με πολύ μικρές εξαιρέσεις.

Πίνακας 3.4.3. Αναλυτική περιγραφή του εντοπισμού του σουπεροξειδικού ανιόντος στο τμήμα A των βλαστογενών ριζών κατά τη χρώση με NBT.

Ημέρες από σπορά	Συνολικό μήκος ρίζας (cm)	Μήκος τμήματος A (cm)	Μήκος τμήματος A που εντοπίζεται σουπεροξειδικό ανιόν (cm)	Διαβάθμιση έντασης της χρώσης (Απόσταση από το ακρορρίζιο σε cm)
7	1,2	1,2	1,1	0-0,5 έντονη 0,5-1,1 μέτρια
8	3,0	3,0	1,9	0-0,7 έντονη 0,7-1,9 μέτρια
9	4,9	4,9	1,5	0-0,2 έντονη 0,2-1,5μέτρια
10	5,8	5,8	2,7	0-0,3 έντονη 0,3-2,7 μέτρια
11	6,3	6,3	2,1	0-0,3 έντονη 0,3-1,1 μέτρια 1,1-2,1 ασθενής
12	6,4	5,3	0,9	0-0,2 έντονη 0,2-0,9 μέτρια
13	5,6	1,7	0,1	-
14	11,5	3,5	2,0	0-0,2 έντονη 0,2-2,0 μέτρια
15	4,8	2,1	0,4	0-0,1 έντονη 0,1-0,4 μέτρια
16	4,0	3,1	1,9	0-0,2 έντονη 0,2-1,9 μέτρια
17	4,8	0,7	0,7	0-0,1 έντονη 0,1-0,7 μέτρια
18	5,2	2,1	2,1	0-0,1 έντονη 0,1-0,6 μέτρια 0,6-2,1 ασθενής
19	6,2	2,0	1,1	0-0,2 έντονη 0,2-1,1 μέτρια
20	4,8	0,7	0,6	0-0,3 έντονη 0,3-0,6 μέτρια



Εικόνα 3.4.5. Βλαστογενής ρίζα που απαρτίζεται και από τα τέσσερα τμήματα (B, LR, ELR, A) ύστερα από χρώση με NBT για τον εντοπισμό του σουπεροξειδικού ανιόντος.



Εικόνα 3.4.6. Το τμήμα Α της βλαστογενούς ρίζας σε έξι ημέρες του πειράματος. Παρατηρείται η εξασθένηση της χρώσης καθώς και η διαβάθμιση του χρωματισμού.

3.5 Εντοπισμός και κατανομή του αερεγχύματος

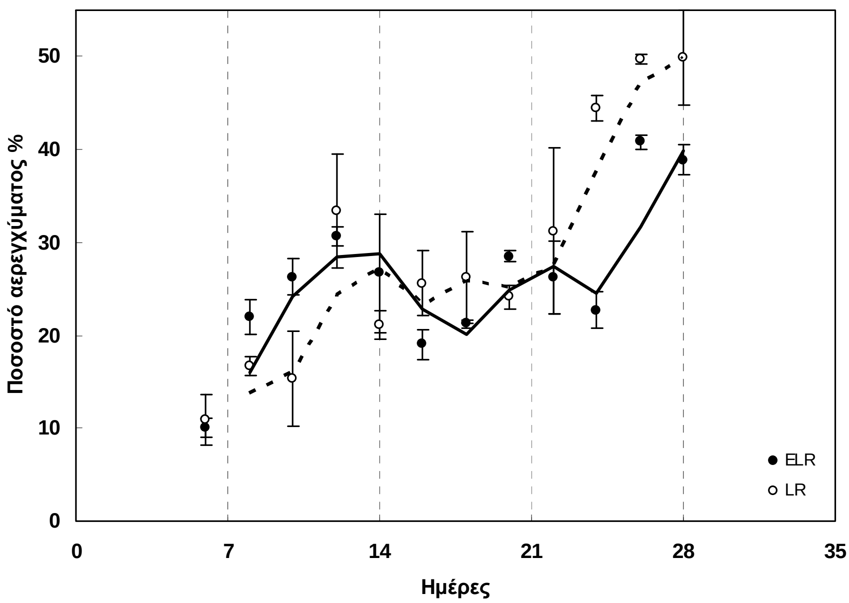
Οι τομές που πραγματοποιήθηκαν στην πρωτογενή και στις βλαστογενείς ρίζες των φυτών έδειξαν την ύπαρξη αερεγχύματος με συνεχή τάση για αύξηση της έκτασής του σε όλο το διάστημα του πειράματος.

Στην πρωτογενή εμβρυακή ρίζα η έναρξη σχηματισμού του αερεγχύματος παρατηρείται την 5^{η} ημέρα από την βλάστηση σε ένα πολύ μικρό κομμάτι του τμήματος ELR. Την 6^{η} ημέρα (Εικόνα 3.5.1 και 3.5.2) αρχίζει να επεκτείνεται και στο LR, ενώ μέχρι την 12^{η} ημέρα τα τμήματα που φέρουν πλάγιες ρίζες παρουσιάζουν αερέγχυμα 30,7% και 33,4% περίπου του φλοιώδους παρεγχύματος τόσο στο ELR όσο και στο LR αντίστοιχα (διάγραμμα 3.5.1). Την 28^{η} ημέρα οι αερεγχυματικοί χώροι πλέον είναι πολύ μεγάλοι σε έκταση στα τμήματα των εκπτυγμένων και εκπτυσσόμενων πλάγιων ριζών και κατέχουν σχεδόν το μισό φλοιώδες παρέγχυμα με ελάχιστες λωρίδες κυττάρων να συνδέουν την υποδερμίδα με την ενδοδερμίδα. Στα τμήματα της βάσης της ρίζας και του ακραίου μεριστώματος δεν παρατηρήθηκε αερέγχυμα.

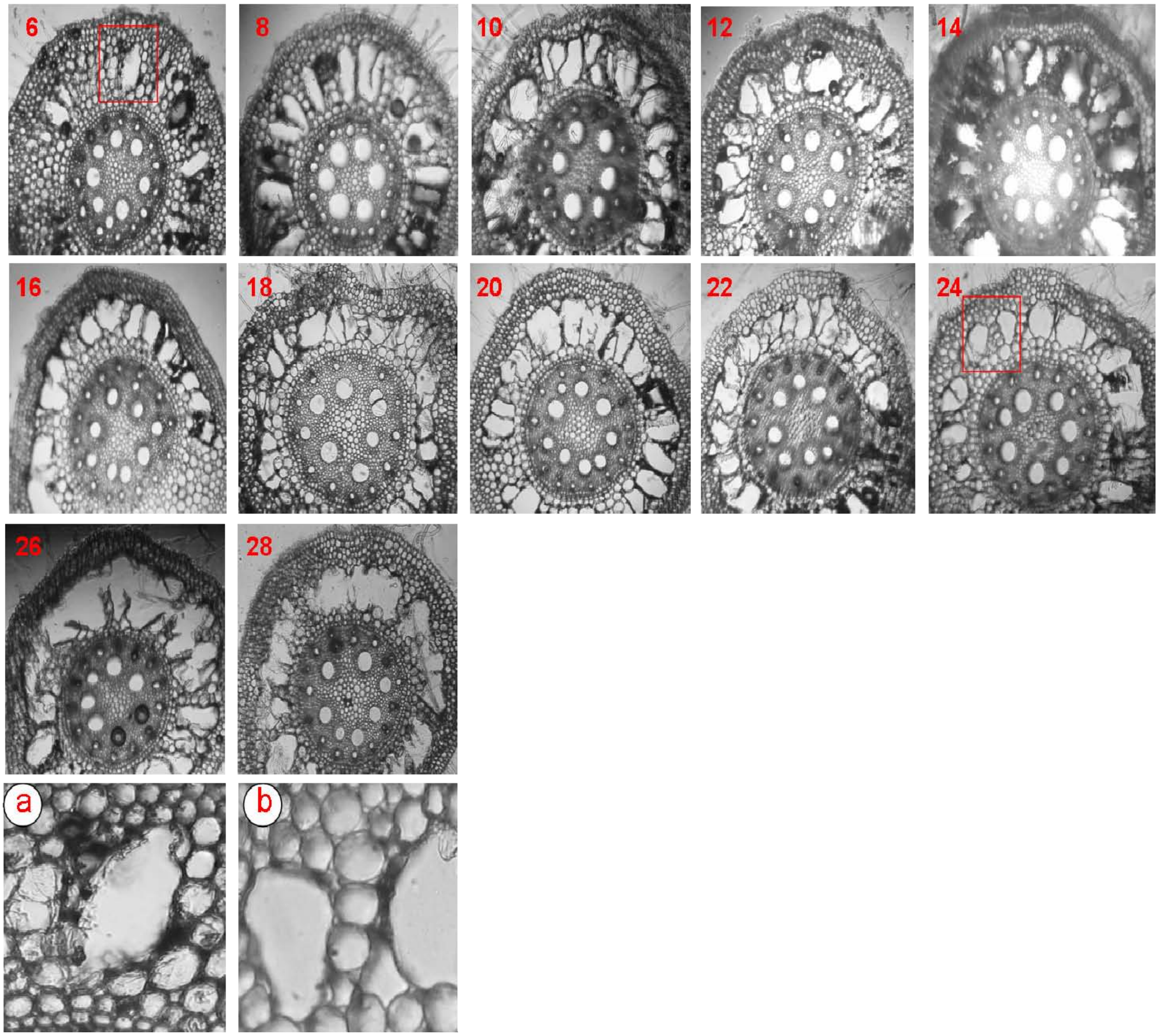
Στις βλαστογενείς ρίζες, το αερέγχυμα εμφανίζεται σε μικρό ποσοστό την 8^{η} ημέρα στο μέσο περίπου του τμήματος Α. Καθώς προχωρά η ανάπτυξη του φυτού το αερέγχυμα επεκτείνεται στα τμήματα LR και ELR (Εικόνα 3.5.3 και 3.5.4) από την 14η ημέρα με ποσοστό 14,1 και 11,7% αντίστοιχα (διάγραμμα 3.5.2) μετατοπίζοντας το προς την βάση της ρίζας και στην αρχή του Α. Μέχρι την 28η ημέρα τα τμήματα που έχουν πλάγιες ρίζες καλύπτονται σε όλο το μήκος τους με αερέγχυμα ενώ όσον αφορά την επιφάνειά τους, αυτή καλύπτεται κατά το 23,3% του φλοιώδους παρεγχύματος στο LR και 16,1% στο ELR.

Στο μεσοκοτύλιο ο σχηματισμός του αερεγχύματος φαίνεται την 6η ημέρα (Εικόνα 3.5.5) καταλαμβάνοντας ακτινικά το 2,7 % (διάγραμμα 3.5.3) περίπου του φλοιώδους παρεγχύματος και εντοπίζεται στο μέσο του ιστού. Με την πάροδο των ημερών το αερέγχυμα εκτείνεται και προς τις δύο πλευρές του μεσοκοτυλίου ,τόσο προς τις ρίζες και το σπόρο όσο και προς το βλαστό. Έως την 16η ημέρα το αερέγχυμα καταλαμβάνει το 31% περίπου του φλοιώδους παρεγχύματος, ενώ την 24η ημέρα το ποσοστό αυτό αγγίζει το 50% με την εικόνα του μεσοκοτυλίου να είναι παρόμοια αυτής των ριζών, δηλαδή τεράστιοι αερεγχυματικοί χώροι με μικρές λωρίδες κυττάρων.

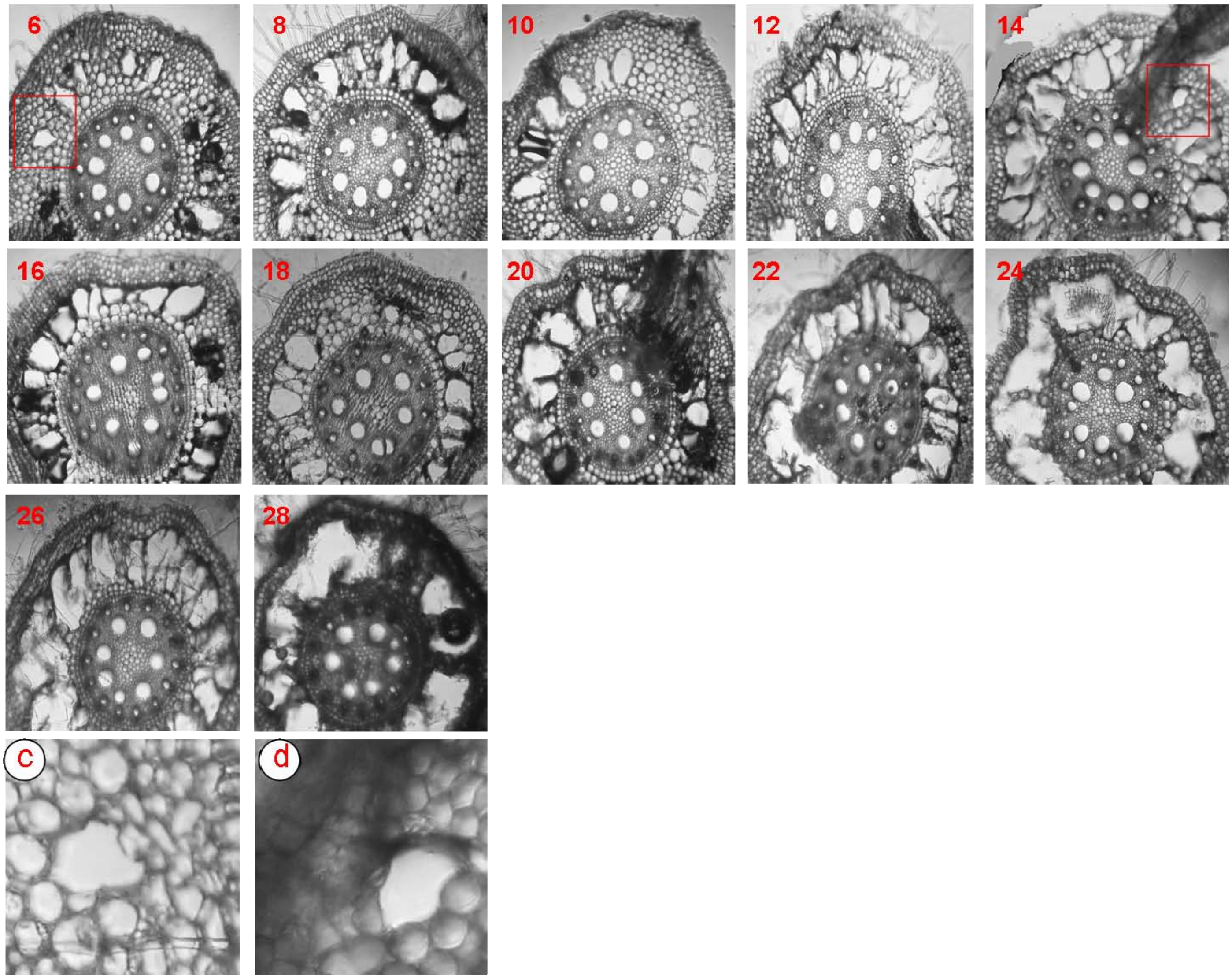
Γενικά και στους τρεις ιστούς το αερέγχυμα φαίνεται ότι σχηματίζεται λυσιγενώς (Bouranis *et al* 2003) και οι αερεγχυματικοί χώροι ξεκινούν από το μέσο περίπου του φλοιώδους παρεγχύματος και επεκτείνονται προς την επιδερμίδα και τον κεντρικό κύλινδρο. Πριν την επιδερμίδα παραμένουν ανέπαφες τρεις με τέσσερις κυτταρικές σειρές. Τέλος στις λωρίδες κυττάρων μεταξύ επιδερμίδας και ενδοδερμίδας ξεκινούν να λύονται και αυτές από τα μεσαία κύτταρα και προς τα έξω.



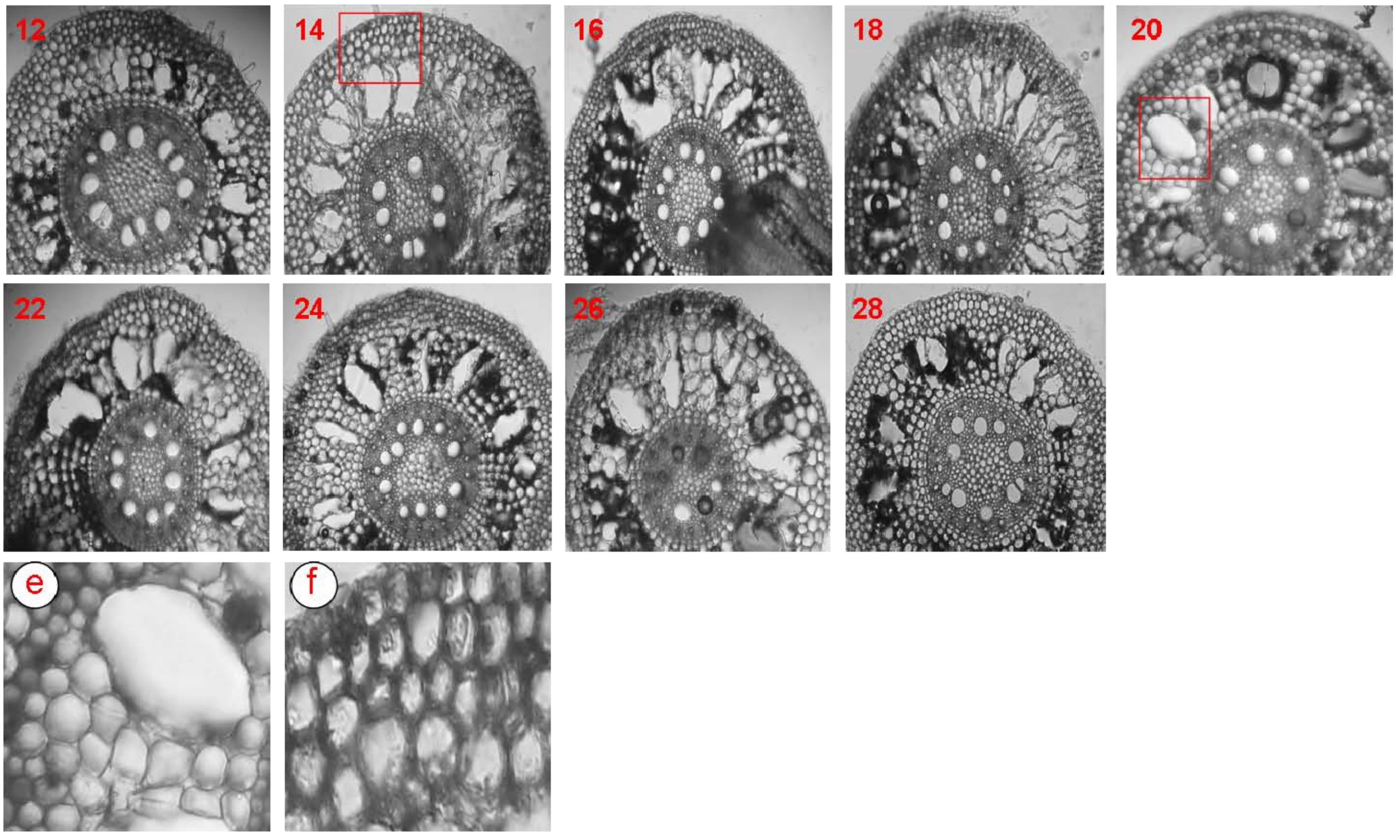
Διάγραμμα 3.5.1.Το ποσοστό του αερεγχύματος στα τμήματα ELR και LR της πρωτογενούς ρίζας.



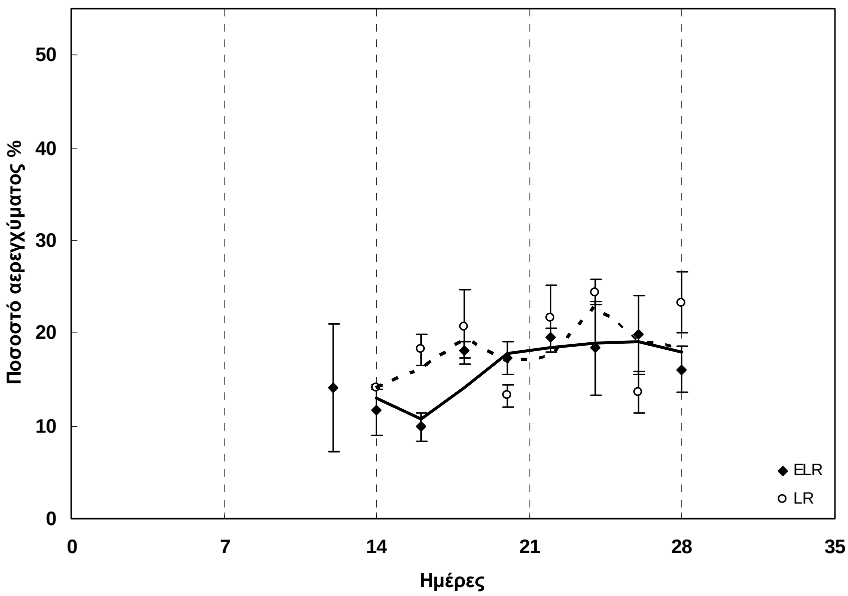
Εικόνα 3.5.1. Εντοπισμός του αερεγχύματος στο τμήμα ELR της πρωτογενούς ρίζας για 28 ημέρες. Οι φωτογραφίες a και b είναι μεγεθύνσεις των πλαισίων στις ημέρες 6 και 24 αντίστοιχα. Κλίμακα=200μm.



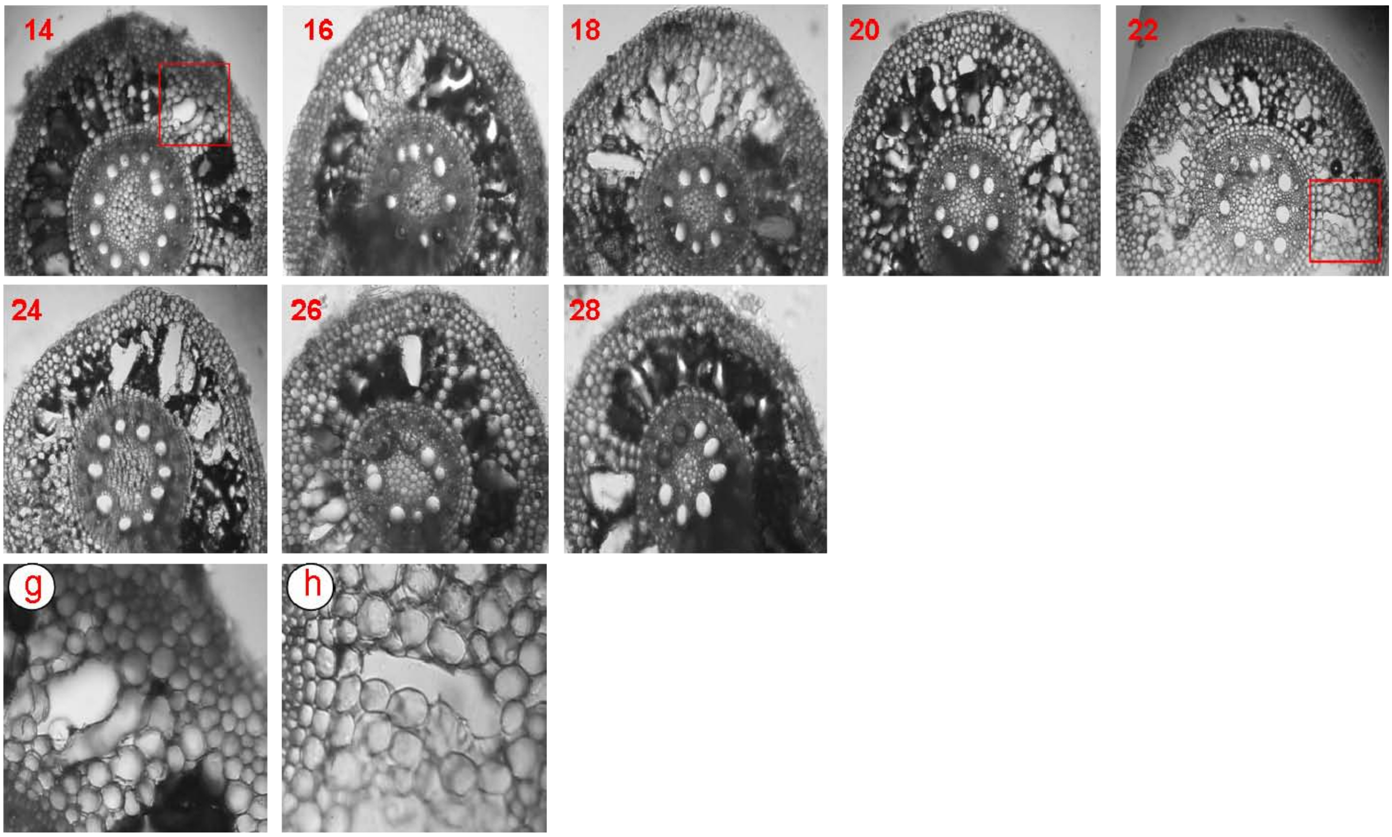
Εικόνα 3.5.2. Εντοπισμός του αερεγχύματος στο τμήμα LR της πρωτογενούς ρίζας για 28 ημέρες. Οι φωτογραφίες c και d είναι μεγεθύνσεις των πλαισίων στις ημέρες 6 και 14 αντίστοιχα. Κλίμακα=200μm.



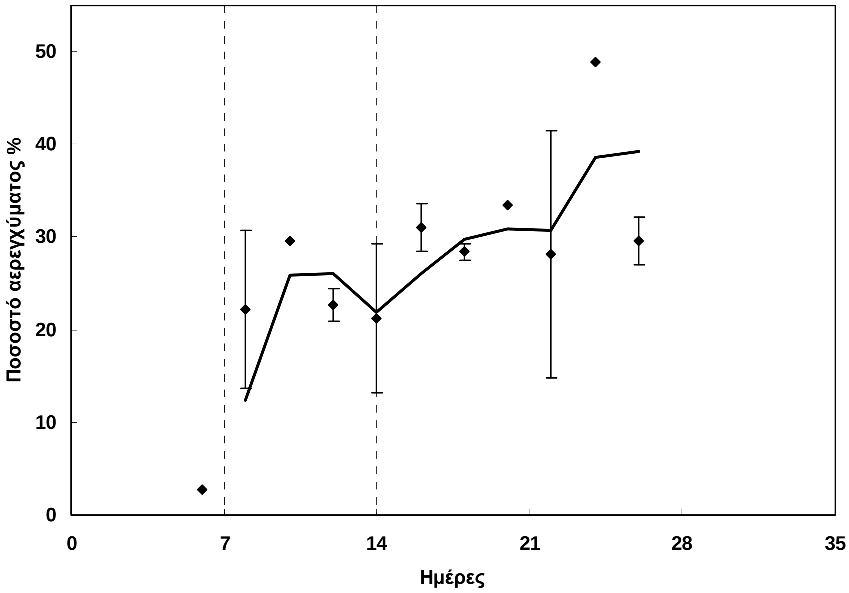
Εικόνα 3.5.3. Εντοπισμός του αερεγχύματος στο τμήμα ELR των βλαστογενών ριζών για 28 ημέρες. Οι φωτογραφίες e και f είναι μεγεθύνσεις των πλαισίων στις ημέρες 14 και 20 αντίστοιχα. Κλίμακα=200μm.



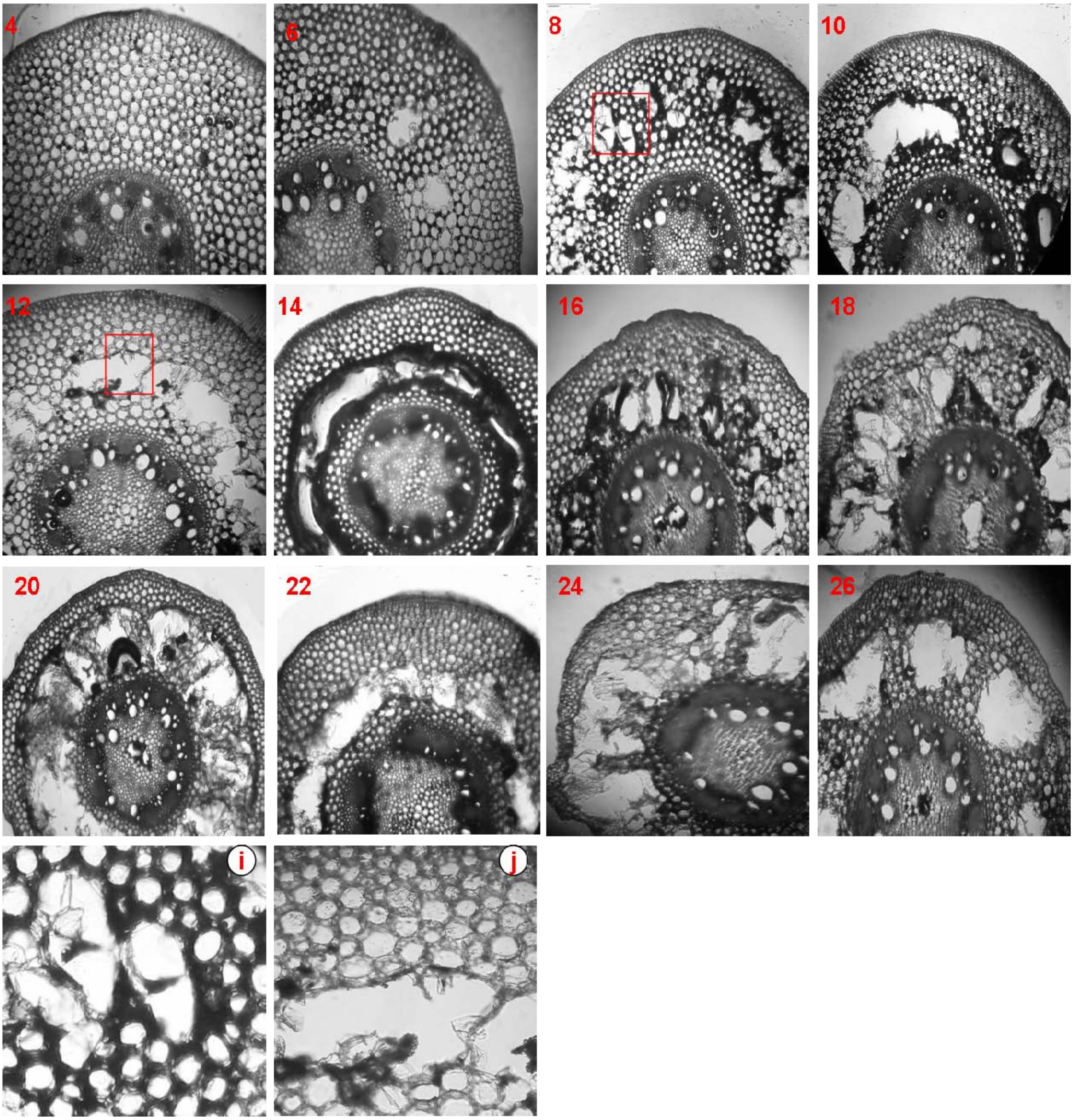
Διάγραμμα 3.5.2. Το ποσοστό του αερεγχύματος στα τμήματα ELR και LR των βλαστογενών ριζών.



Εικόνα 3.5.4. Εντοπισμός του αερεγχύματος στο τμήμα LR των βλαστογενών ριζών για 28 ημέρες. Οι φωτογραφίες g και h είναι μεγεθύνσεις των πλαισίων στις ημέρες 14 και 22 αντίστοιχα. Κλίμακα=200μm.



Διάγραμμα 3.5.3. Το ποσοστό του αερεγχύματος στο μεσοκοτύλιο.

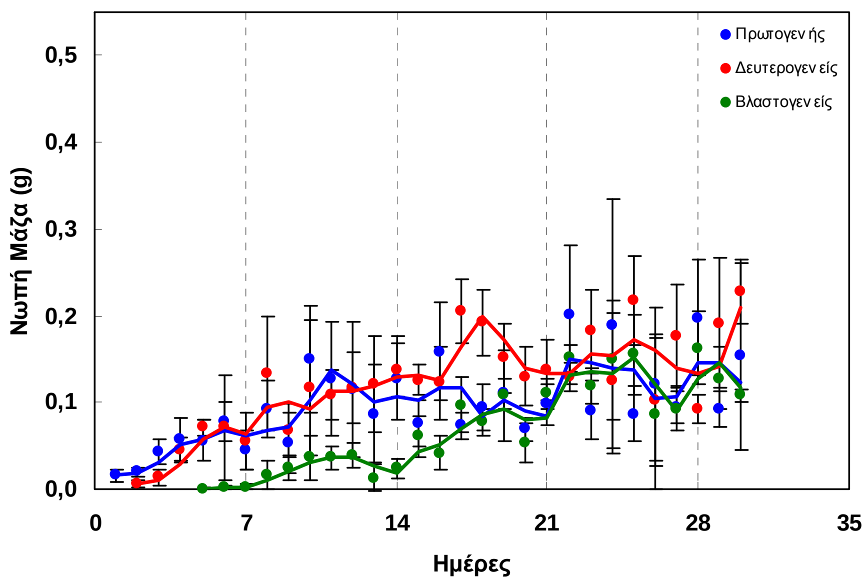


Εικόνα 3.5.5. Εντοπισμός του αερεγχύματος στο μεσοκοτύλιο για 26 ημέρες. Οι φωτογραφίες i και j είναι μεγεθύνσεις των πλαισίων στις ημέρες 8 και 12 αντίστοιχα. Κλίμακα=200μm.

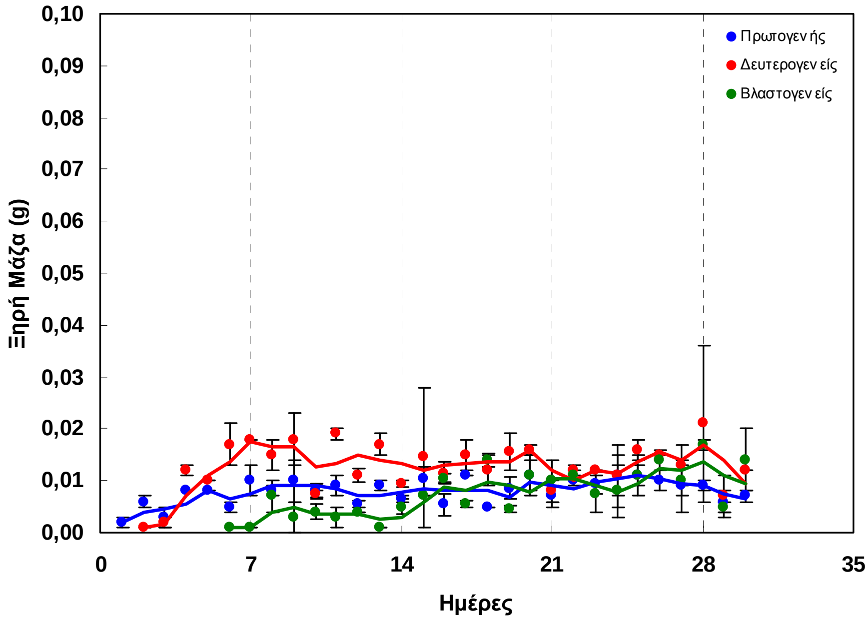
4. Συζήτηση

Από τα αποτελέσματα παρατηρείται ότι το φυτό κάτω από συνθήκες πλήρους έλλειψης θρεπτικών συνεχίζει ακάθεκτο το αναπτυξιακό του πρόγραμμα τουλάχιστον για 30 ημέρες. Η ανάλυση της δυναμικής του φυτού δείχνει πως ο σπόρος ουσιαστικά, τουλάχιστον για δύο εβδομάδες τροφοδοτεί το φυτό ανεπηρέαστα και στην συνέχεια το φυτό διαχειρίζεται τα υπάρχοντα θρεπτικά στοιχεία αναδιανέμοντας τα όπου χρειάζεται για την προώθηση του προγράμματος. Για παράδειγμα μέχρι την 20^{η} ημέρα ο σπόρος έχει χάσει το μεγαλύτερο μέρος του αποθέματος σε νωπή μάζα και άζωτο και του απομένει ένα μικρό μέρος, το οποίο διοχετεύεται αργά στο φυτό (Πιτσιλαδής 2009).

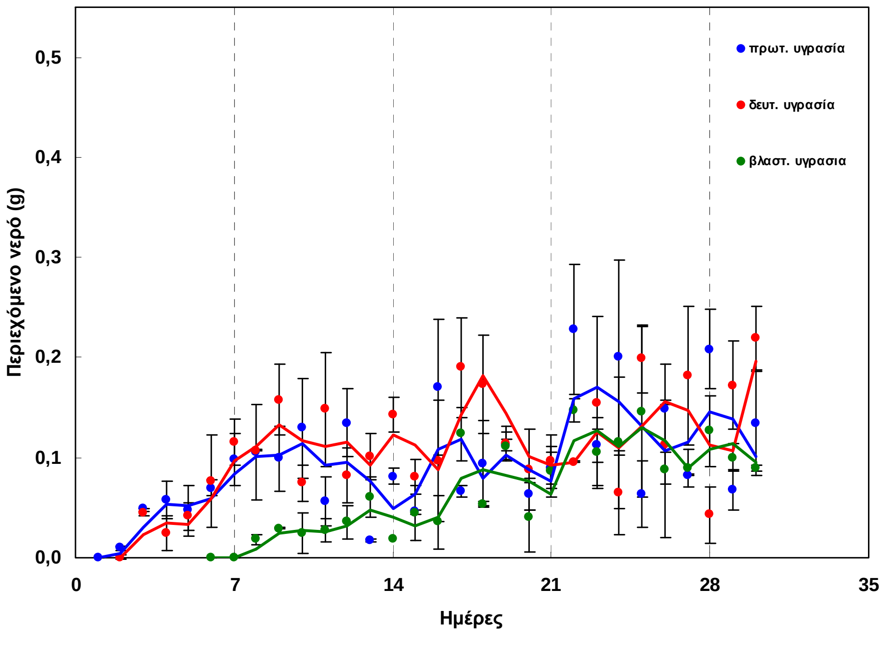
Η συγκριτική ανάλυση της νωπής μάζας των ριζών δείχνει ότι οι δευτερογενείς εμβρυακές ρίζες έχουν συνεχή αύξηση σε όλη την διάρκεια του πειράματος και αποκτούν μεγαλύτερη νωπή μάζα από την πρωτογενή και τις βλαστογενείς ρίζες. Στην πρωτογενή και στις δευτερογενείς παρατηρείται η πρώτη κάμψη της αύξησης την 6^{η} ημέρα κάτι που μπορεί να συσχετισθεί με την εμφάνιση των βλαστογενών, ενώ σημαντικές ημέρες για την πρωτογενή και τις βλαστογενείς ρίζες είναι η 11^{η} και η 12^{η} αντίστοιχα όπου έχουμε κάμψη στην πρώτη με ταυτόχρονη πριμοδότηση των δεύτερων. Το φυτό παρά το υψηλό τροφοπενικό στρες συνεχίζει το αναπτυξιακό του πρόγραμμα αναζητώντας συνεχώς για θρεπτικά συστατικά άλλοτε σταθεροποιώντας και άλλοτε πριμοδοτώντας τους διαφορετικούς τύπους ριζών. Αυτό φαίνεται παρατηρώντας την πτώση του ρυθμού αύξησης των δευτερογενών ριζών και την απότομη αύξηση των βλαστογενών μέχρι την σταθεροποίηση τους και την συνέχιση της αύξησης των πρώτων καθώς και με την σταθεροποίηση του αριθμού τους και την συνεχή αύξηση του αριθμού των βλαστογενών. Αντίστοιχα και στην ξηρή μάζα παρατηρείται ότι οι δευτερογενείς εμβρυακές ρίζες έχουν το μεγαλύτερο βάρος σε ξηρή μάζα και εμφανίζουν το ίδιο μοτίβο με την πρωτογενή, δηλαδή μικρή αύξηση με διαφορά δύο ημερών 5^{η} και 7^{η} ημέρα αντίστοιχα και σταθεροποίηση από πολύ νωρίς. Αντίθετα στις βλαστογενείς έχουμε δύο μικρές αυξήσεις στην ξηρή μάζα από την 6^{η} μέχρι την 8^{η} ημέρα και από την 14^{η} μέχρι την 16^{η} αντίστοιχα και μετά σταθεροποιούνται στα 0,011-0,014g. Το εμβρυακό ριζικό σύστημα φαίνεται λοιπόν πως σταματά νωρίς την αύξησή του βάρους του, το κρατά σταθερό σε αντίθεση με τα νέα όργανα, δηλαδή τις βλαστογενείς οι οποίες αναλαμβάνουν να δώσουν διέξοδο στο τροφοπενικό στρες τουλάχιστον μέχρι την 16^{η} ημέρα όπου και αυτές σταματούν να αυξάνονται και το φυτό έχει μπει πλέον σε φάση γήρανσης. Ανάλογη εικόνα υπάρχει και στην περιεκτικότητα σε νερό στο ριζικό σύστημα. Πρωτογενής και δευτερογενείς εμβρυακές ρίζες εναλλάσσονται στα επίπεδα της περιεκτικότητας του νερού με την πρωτογενή τελικά να εμφανίζει την υψηλότερη τιμή υγρασίας. Όλοι οι τύποι των ριζών εμφανίζουν την ίδια πορεία μέχρι την $9^{η}$ ημέρα όπου πρωτογενής και δευτερογενείς σταθεροποιούνται ενώ οι βλαστογενείς συνεχίζουν να αυξάνουν την ποσότητα του νερού που περιέχουν για αρκετό χρόνο ακόμα έως και την $21^{η}$ που και αυτές σταθεροποιούνται. Παρατηρείται λοιπόν ότι και η ενυδάτωση των ριζών πραγματοποιείται με διαφορετικό ρυθμό για κάθε τύπο ρίζας και ανάλογα το αναπτυξιακό στάδιο του φυτού. Μέχρι και το τρίτο δεκαήμερο του πειράματος το ριζικό σύστημα συνεχίζει να απορροφά υγρασία φτάνοντας στα μέγιστα επίπεδα. Στην αρχή υπάρχει μεγάλη απορρόφηση και σε συνδυασμό με τα θρεπτικά από το σπόρο το νερό βοηθά στον γρήγορο μεταβολισμό και την ανάπτυξη του νέου φυτού, με την αρχή όμως του τροφοπενικού στρες επάγεται και η καθήλωση της περιεκτικότητας για τα παλαιότερα όργανα.



Διάγραμμα 4.1. Συγκριτική εικόνα της πορείας αύξησης των τριών τύπων των ριζών του αραβοσίτου.

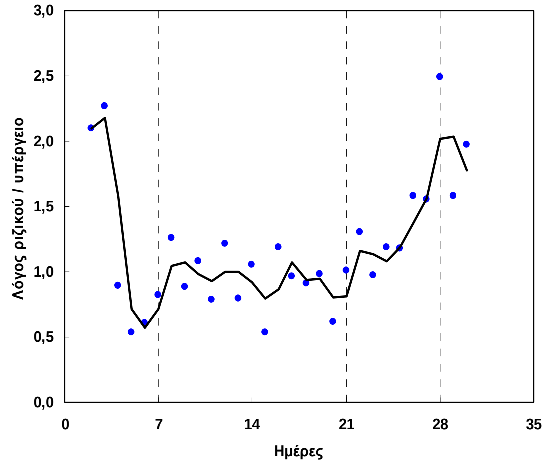


Διάγραμμα 4.2. Συγκριτική εικόνα της ξηρής μάζας των τριών τύπων ριζών του φυτού.

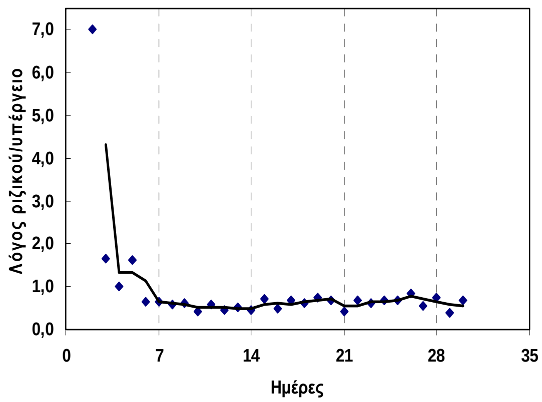


Διάγραμμα 4.3. Συγκριτική εικόνα της κατανομής της υγρασίας στους τρεις τύπους των ριζών του αραβοσίτου.

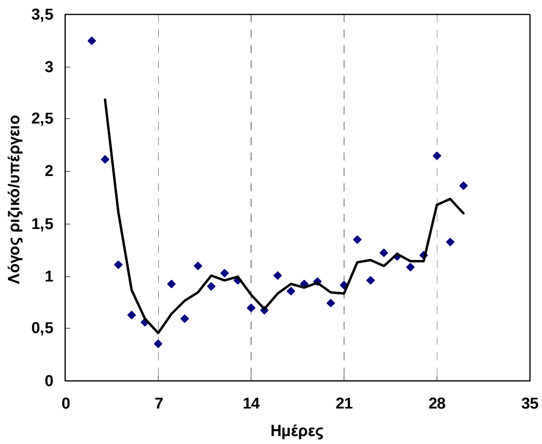
Ενώ λοιπόν το ριζικό συνεχώς αυξάνει, το υπέργειο μετά την 25η ημέρα αρχίζει να μειώνει το ρυθμό ανάπτυξής του, παρατηρώντας επίσης ότι κατά την φάση της σταθεροποίησης του υπέργειου το ριζικό φθάνει σχεδόν στην μέγιστη τιμή του.
Η αντιστρόφως ανάλογη σχέση του ριζικού συστήματος με το υπέργειο τμήμα φαίνεται στο λόγο του ριζικού προς το υπέργειο. Το ριζικό ξεκινά με διπλάσιες τιμές μάζας μέχρι την 5η ημέρα όπου το υπέργειο εμφανίζει μεγαλύτερη μάζα για πρώτη φορά και στην συνέχεια ο λόγος σταθεροποιείται μεταξύ 0,6 και 1 μέχρι την ημέρα 16 όπου ξεκινά μια πορεία ανόδου του ριζικού έναντι του υπέργειου μέχρι την 30η ημέρα όπου ο λόγος έχει φθάσει σχεδόν στο 2. Στα πρώτα στάδια της ανάλυσης βλέπουμε καθαρά ότι, είτε το φυτό σταθεροποιεί το υπέργειο και περιμένει, είτε μειώνει σε μάζα κάποια από τα φυτομερή του υπέργειου για χάρη του ριζικού. Στην ξηρή μάζα φαίνεται η διαφορά σε βάρος μεταξύ τους αφού το ριζικό ξεκινά με πολύ μεγαλύτερες τιμές μέχρι την 5η ημέρα και στην συνέχεια το υπέργειο αυξάνει την μάζα του διπλασιάζοντας την μέχρι και το τέλος όπου ο λόγος σταθεροποιείται στο 0,7. Σε σχέση με την νωπή μάζα λοιπόν η ανάλυση δείχνει ότι η ξηρή ουσία του φυτού καταναλώνεται στο υπέργειο και σημαντικό ρόλο σε αυτή τη διαφορά μεταξύ νωπής και ξηρής μάζας έχει η περιεκτικότητα σε νερό. Έτσι την ίδια μέρα περίπου ριζικό και υπέργειο πλέον μειώνουν ή σταθεροποιούν τη ποσότητα του νερού δείχνοντας εμφανώς μείωση της μεταβολικής δραστηριότητας. Το ριζικό απορροφά τις διπλάσιες ποσότητες νερού μέχρι την 4η ημέρα όπου το υπέργειο απορροφά περισσότερο νερό για πρώτη φορά. Ο λόγος ριζικού προς υπέργειο σταθεροποιείται μεταξύ 0,9 και 1,2 και στην συνέχεια αυξάνει η σχέση του ριζικού έναντι του υπέργειου μέχρι το τέλος φθάνοντας έως και τις 2,5 μονάδες. Παρατηρείται λοιπόν ότι ο λόγος της υγρασίας του ριζικού προς το υπέργειο κινείται όπως ο αντίστοιχος της νωπής μάζας ακολουθώντας το ίδιο πρότυπο. Παρόλα αυτά όπως παρατηρήθηκε όμως η περίσσεια του ξηρού βάρους βρίσκεται στο υπέργειο.



Διάγραμμα 4.6. Ο λόγος ριζικού προς το υπέργειο για την υγρασία .

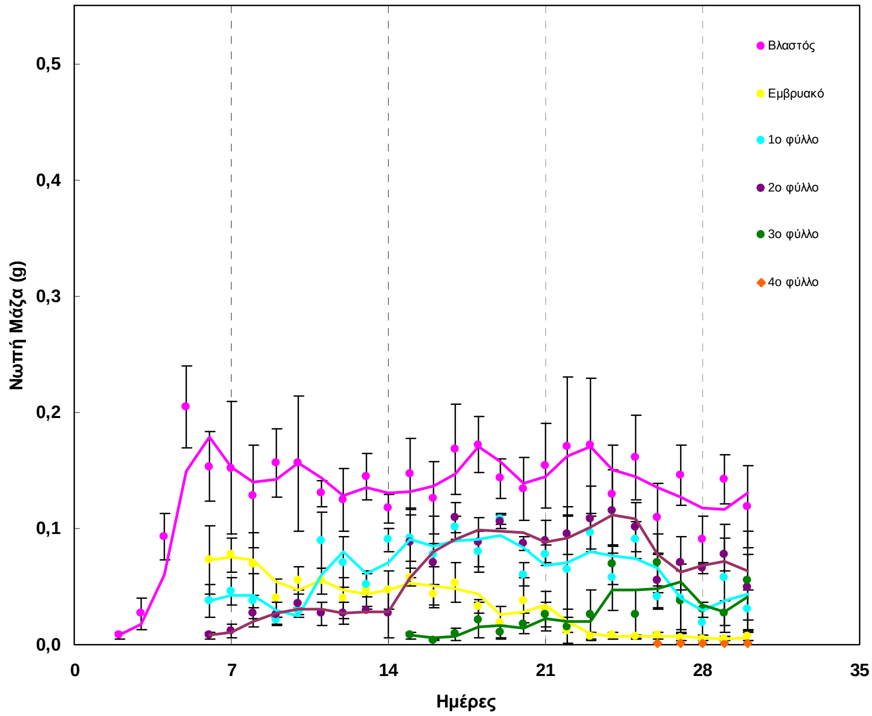


Διάγραμμα 4.5. Ο λόγος ριζικού προς το υπέργειο για την ξηρή μάζα.

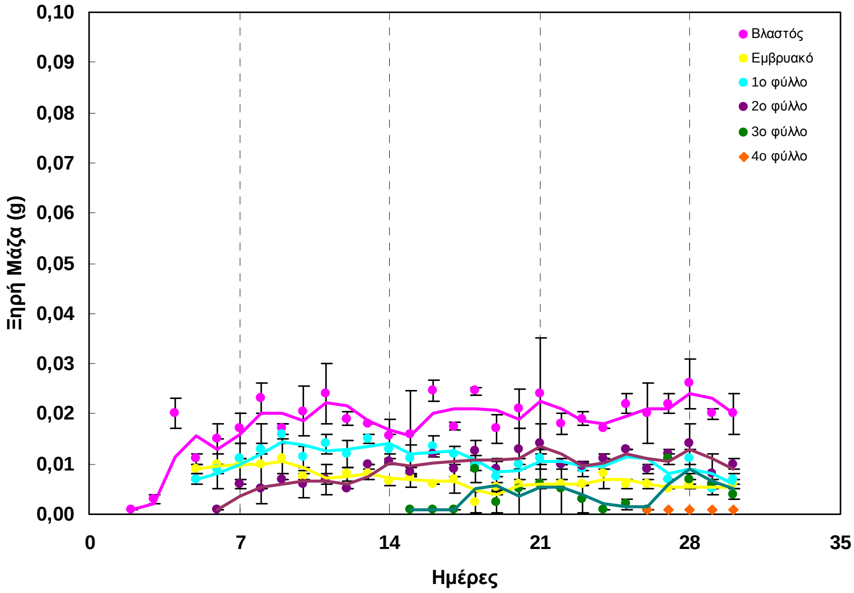


Διάγραμμα 4.4. Ο λόγος ριζικού προς το υπέργειο για την νωπή μάζα.

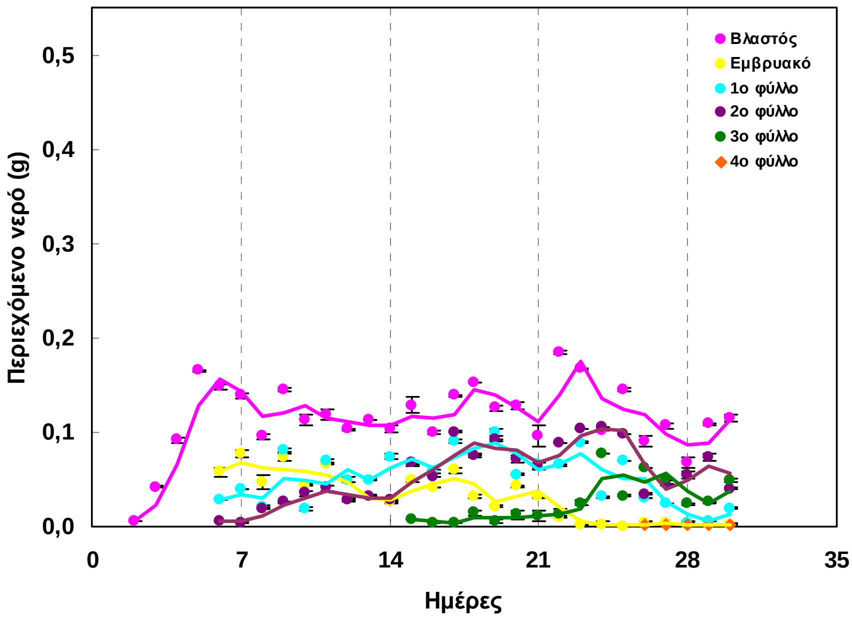
Παρατηρώντας την πορεία του υπέργειου φαίνεται καθαρά η δυσκολία στην ανάπτυξη του φυτού. Ο βλαστός έχει σταθερή συμπεριφορά αφού μετά την γρήγορη ανάπτυξή του διατηρεί τα επίπεδα της νωπής μάζας του διαφοροποιώντας την κατάστασή του από αυτή των φύλλων. Συντηρεί τα υπάρχοντα φύλλα και μέσω του ακραίου μεριστώματος δίνει έναυσμα για την παραγωγή νέων. Σε αντίθεση τα φύλλα κυρίως το 1^o και το 2^o διατηρούν την μάζα τους σε υψηλότερα επίπεδα σε σχέση με τα άλλα. Το εμβρυακό φύλλο ξεκινά από μεγάλη νωπή μάζα, είναι το πρώτο που φωτοσυνθέτει και στηρίζει το φυτό για αρκετές μέρες, αλλά είναι και το πρώτο που θυσιάζεται, μειώνοντας την μάζα του και τροφοδοτώντας τα νέα φύλλα. Το 3^o φύλλο τη στιγμή που αναπτύσσεται βρίσκεται εν μέσω μιας κρίσιμης κατάστασης που κωλυσιεργεί την ανάπτυξή του. Τέλος το $4^{ο}$ φύλλο κάνει την εμφάνισή του την $26^{η}$ ημέρα και κάπου εκεί σταματά η ανάπτυξη του. Στην ξηρή μάζα ο βλαστός όπως και στην νωπή αυξάνει και στην συνέχεια διατηρεί σταθερό το βάρος του. Το $1^{ο}$ και το $2^{ο}$ φύλλο έχουν το μεγαλύτερο ξηρό βάρος από τα φύλλα και μάλιστα εναλλάσσονται στις τιμές. Όταν το $1^{ο}$ φύλλο σταθεροποιείται τότε αυξάνει το $2^{ο}$. Το εμβρυακό φύλλο κρατά σταθερό το ξηρό του βάρος για λίγο και φθάνει γρήγορα στα κατώτατα όριά του. Το $3^{ο}$ εμφανίζει μια μικρή αύξηση αλλά όπως παρατηρήθηκε και στη νωπή μάζα το φυτό βρίσκεται στο πιο κρίσιμο σημείο του κρατώντας το ξηρό βάρος του φύλλου σε χαμηλά επίπεδα. Το $4^{ο}$ φύλλο παραμένει στο ίδιο βάρος με τη νωπή μάζα. Όσον αφορά την περιεκτικότητα σε υγρασία φαίνεται πως τα φύλλα τροφοδοτούν το ένα το άλλο με νερό αφού κάθε φορά που χάνει νερό ένα φύλλο τροφοδοτείται το επόμενο. Τις μεγαλύτερες ποσότητες σε νερό εμφανίζουν το $1^{ο}$ και το $2^{ο}$ φύλλο ενώ το $3^{ο}$ μόλις που προλαβαίνει να φθάσει στα χαμηλότερα επίπεδα του $2^{ου}$ την $28^{η}$ ημέρα όπου το φυτό πλέον δεν εμφανίζει σημάδια ανάκαμψης. Το $4^{ο}$ φύλλο δεν προλαβαίνει να δεχθεί καθόλου νερό. Ο βλαστός έχει την μεγαλύτερη ποσότητα νερού αφού διακινεί τα πάντα στο φυτό αλλά γρήγορα και αυτός σταθεροποιεί τα επίπεδα του σε νερό δυσκολεύοντας τα υπόλοιπα όργανα.



Διάγραμμα 4.7. Συγκριτική εικόνα της πορείας αύξησης των φυτομερών του υπέργειου τμήματος του αραβοσίτου.



Διάγραμμα 4.8. Συγκριτική εικόνα της κατανομής της ξηρής μάζας των φυτομερών του υπέργειου τμήματος του αραβοσίτου.



Διάγραμμα 4.9. Συγκριτική εικόνα της κατανομής της υγρασίας των φυτομερών του υπέργειου τμήματος του αραβοσίτου.

Παρατηρώντας συνολικά λοιπόν την δυναμική του αναπτυξιακού προγράμματος φαίνεται ότι η 6η ημέρα είναι σημείο καμπής για το φυτό αφού σε όλα τα όργανα μέχρι εκεί φθάνει η ταχεία και ανεπηρέαστη ανάπτυξη, μετά ο ρυθμός είτε πέφτει σε κάποια όργανα είτε σταθεροποιείται σε κάποια άλλα. Ίσως εκεί εξαντλείται η δυναμική του σπόρου σε θρεπτικά. Πάντως στην αρχή της δεύτερης εβδομάδας τα όργανα διάγουν κατά κύριο λόγο περίοδο σταθεροποίησης. Ακόμα ενώ ο σπόρος, αλλά και τα υπόλοιπα όργανα, απορροφούν μεγάλες ποσότητες νερού και με γρήγορους ρυθμούς μένοντας πιστά στο αναπτυξιακό πρόγραμμα, η έλλειψη θρεπτικών καθηλώνει γρήγορα το φυτό και ενώ υπάρχει περίσσεια νερού αυτό δεν την εκμεταλλεύεται. Η αλλαγές αυτές στην ανάπτυξη του αραβόσιτου που προκαλούνται από την έλλειψη θρεπτικών όπως αζώτου μειώνουν την ανάπτυξη του υπέργειου τμήματος και αυξάνουν το λόγο ριζικό προς υπέργειο (Chun et al 2005). Επίσης η έλλειψη θείου, αζώτου ή φωσφόρου έχει σαν αποτέλεσμα την αλλαγή στην δομή και την αρχιτεκτονική της ρίζας με αύξηση του μήκους της καθώς και των πλάγιων ριζών της (Chun et al 2005, Ericsson 1995, Wang et al 2004).

Η εικόνα του επίπεδου των σακχάρων έρχεται να προστεθεί στην ήδη υπάρχουσα εικόνα. Την 6η ημέρα σταματά η γρήγορη αύξηση των σακχάρων. Η μαζική εισροή σακχάρων στο φυτό από την υδρόλυση του αμύλου στο σπόρο, αντικαθίσταται από την εμφάνιση των πρώτων φύλλων και τις φωτοσυνθετικές προσπάθειες τους οι οποίες αποδίδουν μικρούς καρπούς μέχρι την 12η ημέρα. Εκεί το τροφοπενικό στρες καθηλώνει τον μεταβολισμό. Το ριζικό και το υπέργειο εμφανίζουν κοινή πορεία στην κατανομή των σακχάρων με το υπέργειο να περιλαμβάνει μεγαλύτερες ποσότητες από την 4η ημέρα και μετά. Στο ριζικό σύστημα την μεγαλύτερη ποσότητα σε σάκχαρα την έχουν οι δευτερογενείς ρίζες που εμφανίζουν και παρόμοια πορεία με την πρωτογενή. Παρόλα αυτά οι εμβρυακές ρίζες μειώνουν σε ποσότητα σακχαρόζης σε αντίθεση με τις βλαστογενείς που μέχρι και την 20η ημέρα αυξάνουν την ποσότητα τους. Στο υπέργειο ο βλαστός όπως είναι και λογικό έχει την μερίδα του λέοντος σε ποσότητα σακχάρων μέχρι την 6η ημέρα που τα επίπεδα μειώνονται. Το 1ο και το 2ο φύλλο αναλαμβάνουν όπως φαίνεται το μεγαλύτερο βάρος όσον αφορά την φωτοσυνθετική δραστηριότητα μέχρι την 15η ημέρα, αφού το εμβρυακό στηρίζει για πολύ λίγο το φυτό. Στην φάση αυτή το 3ο φύλλο είναι ο κύριος παραγωγός σακχάρων για πολύ λίγο όμως αφού από την 18η ημέρα σταθεροποιείται βάζοντας ουσιαστικά το φυτό σε μια μορφή ενός μάλλον μη αναστρέψιμου λήθαργου. Επιπροσθέτως, έχει παρατηρηθεί τόσο στην περίπτωση έλλειψης θείου (Ericsson 1995), όσο και στην περίπτωση έλλειψης αζώτου (McDonald et al. 1986) συσσώρευση μη-δομικών υδατανθράκων στα φύλλα των φυτών.

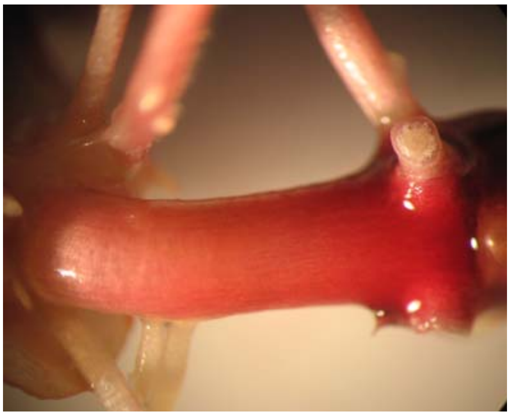
Το ριζικό σύστημα όπως παρατηρήθηκε προσπαθεί να ανταπεξέλθει στην δύσκολη κατάσταση αυξάνοντας το μήκος του. Η πρωτογενής και δευτερογενείς ρίζες αυξάνουν σε μήκος μέχρι την 6η ημέρα με την πρωτογενή να έχει την μεγαλύτερη ανάπτυξη και από την 15η ημέρα σταθεροποιούνται. Στο σημείο αυτό σταθεροποιούνται και οι βλαστογενείς επιβεβαιώνοντας την παρατήρηση κατά την οποία το φυτό μετά την 2η εβδομάδα εισέρχεται σε κατάσταση αναμονής και μη παραγωγικότητας. Σημαντικό στοιχείο που επισημάνθηκε ήταν η καθυστέρηση στην ανάπτυξη των εκπτυγμένων πλάγιων ριζών ή και η έλλειψη αυτών τόσο στις δευτερογενείς όσο και στις βλαστογενείς ρίζες. Η έλλειψη αζώτου σχετίζεται άμεσα με την ελάχιστη εμφάνιση των εκπτυγμένων ριζών. Το άζωτο φαίνεται ότι συμμετέχει άμεσα σε ένα δίκτυο γονιδίων που εμπλέκονται σε διάφορες λειτουργίες και μια από αυτές είναι η άμεση διέγερση της ανάπτυξης του τμήματος LR (Liu et al 2008). Επίσης η συνεχής αύξηση των εκπτυσσόμενων πλάγιων ριζών και τις 30 ημέρες δείχνει την ανάγκη του φυτού να αυξήσει την ριζόσφαιρά του ώστε να προμηθευτεί τα απαραίτητα θρεπτικά.

Η ανάγκη αυτή για επιμήκυνση και αύξηση του ριζικού συστήματος καθορίζεται από την παρουσία του σουπεροξειδικού ανιόντος όσο και του αερεγχύματος που έχουν άμεση σχέση με την εμφάνιση και επαγωγή την αύξηση της ζώνης επιμήκυνσης και των πλάγιων ριζών(Bouranis et al 2006, Liszkay et al 2004, Muller et al 2009). Στις εμβρυακές ρίζες ο εντοπισμός του σουπεροξειδικού ανιόντος μέχρι και τις αρχές της 3^{ης} εβδομάδας στο τμήμα A και στις πλάγιες ρίζες δείχνει ότι το φυτό συνεχίζει να εγκαθιστά ένα ισχυρό ριζικό σύστημα εκτελώντας το αναπτυξιακό του πρόγραμμα και πιεζόμενο από το τροφοπενικό στρες. Ανάλογα φαίνεται να ενεργεί το φυτό και στις βλαστογενείς που μέχρι την 20^{η} ημέρα εμφανίζουν δραστηριότητα στο ακραίο τους μερίστωμα και κατόπιν σταματούν να αναπτύσσονται.

Ο σχηματισμός αερεγχύματος επάγεται και από αβιοτικές καταπονήσεις εκτός της υποξίας. Έχει διαπιστωθεί πως η έλλειψη θρεπτικών, καταπονήσεις λόγω θερμοκρασίας και μηχανική αστάθεια οδηγούν τελικά στην διαμόρφωση αερεγχύματος (Evans, 2003). Έλλειψη αζώτου (Drew et al, 2000) ή φωσφόρου (Drew et al, 2000) ή θείου (Bouranis et al, 2003) οδηγεί στο σχηματισμό αερεγχύματος στον αραβόσιτο, κάτω από συνθήκες πλήρους οξυγόνωσης.

Το αερέγχυμα άγγιξε στην πρωτογενή ρίζα και το μεσοκοτύλιο σχεδόν το μισό της επιφάνειας του φλοιώδους παρεγχύματος, ενώ στις βλαστογενείς ρίζες έφθασε το 23% περίπου. Τόσο στην πρωτογενή όσο και τις βλαστογενείς ρίζες το τμήμα LR εμφάνισε μεγαλύτερο ποσοστό αερεγχύματος από το ELR. Ενώ φαίνεται ότι και στα δύο τμήματα το αερέγχυμα έχει την τάση να αυξάνει ακτινικά. Επίσης παρατηρείται ότι από την 12^{η} ημέρα το αερέγχυμα αυξάνει με μεγαλύτερο ρυθμό στις εκπτυγμένες ρίζες από ότι στις εκπτυσσόμενες. Το μεσοκοτύλιο εμφανίζει παρόμοια συμπεριφορά με τις ρίζες καθώς επίσης καλύπτεται μάλλον με ανθοκυανίνες όπως και οι βλαστογενείς ρίζες (Εικόνες 4.1 και 4.2).

Από τα αποτελέσματα προκύπτει ότι ο σχηματισμός του αερεγχύματος ήταν μάλλον αποτέλεσμα προγραμματισμένου κυτταρικού θανάτου, διότι ξεκίνησε από τα κύτταρα του μέσου του φλοιώδους παρεγχύματος, όπου παρατηρείται ακτινική διάταξη κυττάρων. Το αερέγχυμα στον αραβόσιτο σχηματίζεται λυσιγενώς και ο διαδοχικός θάνατος των κυττάρων εξαπλώνεται στα γειτονικά κύτταρα με νέκρωση (Kawai et al 1998). Η θέση των κυττάρων που υπόκεινται σε λύση φαίνεται να είναι ακριβής. Αυτό δείχνει την ύπαρξη ενός μηχανισμού αναγνώρισης της θέσης για την έναρξη του πρώτου κυτταρικού θανάτου. Ακόμη κατά την έλλειψη θρεπτικών φαίνεται ότι το φυτό ενισχύει την ενδοδερμίδα και την υποδερμίδα για να στηρίξει καλύτερα την ρίζα και πιθανόν για να παρέχει μεγαλύτερη προστασία, αφού θα υπάρχουν ελάχιστα κύτταρα στο φλοιώδες παρέγχυμα.



Εικόνα 4.1. Το μεσοκοτύλιο την $12^{η}$ ημέρα από την σπορά. Διακρίνεται ο $1^{ος}$ κόμβος των βλαστογενών ριζών και ο χρωματισμός του μεσοκοτυλίου.

Εικόνα 4.2. Το μεσοκοτύλιο την $26^{η}$ ημέρα από την σπορά. Διακρίνεται ο $1^{ος}$ και ο $2^{ος}$ κόμβος των βλαστογενών ριζών και ο χρωματισμός του μεσοκοτυλίου.

5. Συμπεράσματα

Ο σπόρος

1. Ο σπόρος του νεαρού φυτού μέχρι την 13η ημέρα έχει χάσει την περισσότερη νωπή και ξηρή του μάζα, ενώ την 9η ημέρα σημειώνει τη μέγιστη τιμή σε περιεχόμενο νερό.

Το ριζικό σύστημα

2. Το ριζικό σύστημα γενικά εμφανίζει συνεχή αύξηση στην νωπή του μάζα και τις 30 ημέρες φθάνοντας τα 0,488g ωστόσο μετά την 6η ημέρα ο ρυθμός αύξησης πέφτει αισθητά. Η ξηρή του μάζα αυξάνει μέχρι την 9η ημέρα και μετά σταθεροποιείται. Η υγρασία του ριζικού αυξάνει συνεχώς, έχοντας μια κάμψη την 9η ημέρα και φθάνοντας την μέγιστη τιμή σε περιεχόμενο νερό την 22η.
3. Τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων του ριζικού συστήματος αυξάνουν μέχρι την 12η ημέρα περνώντας δύο φάσεις αύξησης, μια γρήγορη μέχρι την 6η και μια αργή μέχρι την 12η, και στην συνέχεια μειώνονται μέχρι την 26η ημέρα.
4. Το μήκος του ριζικού συστήματος αυξάνει μέχρι την 14η ημέρα και μετά σταθεροποιείται.

<u>Πρωτογενής εμβρυακή ρίζα</u>

5. Η πρωτογενής αυξάνει την νωπή της μάζα μέχρι την 11η ημέρα και μετά σταθεροποιείται. Η ξηρή μάζα αυξάνει και σταθεροποιείται από την 5η ημέρα και μετά, ενώ η υγρασία αυξάνει μέχρι την 8η ημέρα.
6. Τα επίπεδα των σακχάρων της αυξάνονται μέχρι την 12η ημέρα και στην συνέχεια μειώνονται μέχρι την 20η όπου και σταθεροποιούνται.
7. Το μήκος αυξάνει μέχρι την 14η ημέρα και μετά σταθεροποιείται. Το τμήμα ELR που έχει συνεχή ανάπτυξη αυξάνει μέχρι την 23η ημέρα με μια μικρή μείωση ενδιάμεσα και μετά σταθεροποιείται ενώ το LR αυξάνει μέχρι την 9η ημέρα και μετά σταθεροποιείται με μια απότομη μείωση την 21η ημέρα.
8. Το σουπεροξειδικό ανιόν εντοπίζεται κυρίως στο τμήμα A με διαβάθμιση στην ένταση της χρώσης μέχρι την 16η ημέρα ενώ χρώση στις εκπτυσσόμενες και στις εκπτυγμένες πλάγιες ρίζες υπήρχε μέχρι την 25η και 22η ημέρα αντίστοιχα.
9. Η πρωτογενής εμβρυακή ρίζα εμφανίζει αερέγχυμα την 6η ημέρα τόσο στο LR όσο και στο ELR. Το ποσοστό του αερεγχύματος αυξάνει συνεχώς και την 28η

ημέρα έχει φθάσει το 49,9% του φλοιώδους παρεγχύματος στο LR και το 38,9% στο ELR. Στο τμήμα Α και Β δεν εντοπίστηκε αερέγχυμα.

Δευτερογενείς εμβρυακές ρίζες

10. Η νωπή τους μάζα αυξάνει συνεχώς και εμφανίζουν την μέγιστη τιμή τους την 30^{η} ημέρα. Το ξηρό βάρος αυξάνεται μέχρι την 7^{η} ημέρα και μετά σταθεροποιείται και αντίστοιχα το περιεχόμενο νερό αυξάνει μέχρι την 9^{η} και μετά σταθεροποιείται.
11. Τα εκχυλίσιμα σάκχαρα αυξάνουν μέχρι την 6^{η} ημέρα, σταθεροποιούνται μέχρι την 14^{η} όπου και μειώνονται μέχρι την 20^{η} και μετά ξανά σταθεροποιούνται.
12. Το μήκος των δευτερογενών αυξάνει μέχρι την 14^{η} ημέρα και ύστερα σταθεροποιείται. Το τμήμα ELR αυξάνει μέχρι την 14^{η} και σταθεροποιείται ενώ υπάρχει πρόβλημα στην εμφάνιση και ανάπτυξη του LR.
13. Ο εντοπισμός του σουπεροξειδικού ανιόντος γίνεται στο Α μέχρι την 14^{η} ημέρα με διαβάθμιση στην ένταση και την 22^{η} σταματά η χρώση. Στις εκπτυσσόμενες και στις εκπτυγμένες εμφανίζετε μέχρι την 24^{η} και 22^{η} αντίστοιχα.

Βλαστογενείς ρίζες

14. Οι βλαστογενείς ρίζες αυξάνουν την νωπή τους μάζα μέχρι την 22^{η} ημέρα και μετά σταθεροποιούνται. Η ξηρή τους μάζα αυξάνει μέχρι την 16^{η} ημέρα ενώ αυξάνουν την περιεκτικότητά τους σε νερό μέχρι την 21^{η} ημέρα. Αντίθετα με τις δευτερογενείς εμβρυακές αυξάνουν συνεχώς τον αριθμό τους. Οι βλαστογενείς ρίζες εμφανίζουν μικρότερη νωπή μάζα από τις εμβρυακές αλλά πριμοδοτούνται όταν εκείνες μειώνονται.
15. Τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων στις βλαστογενείς αυξάνουν μέχρι την 20^{η} ημέρα.
16. Το μήκος των βλαστογενών αυξάνει μέχρι την 11^{η} ημέρα και μετά σταθεροποιείται. Την ίδια πορεία έχει το τμήμα ELR ενώ έχουν μικρή ανάπτυξη του LR που αντιμετωπίζει πρόβλημα στην ανάπτυξη.
17. Το σουπεροξειδικό ανιόν εντοπίζεται στις βλαστογενείς ρίζες στο τμήμα Α μέχρι την 20^{η} ημέρα με διαβάθμιση, ενώ σταματά η χρώση τόσο στο Α όσο και στις εκπτυγμένες και τις εκπτυσσόμενες μέχρι την 29^{η} ημέρα.
18. Στις βλαστογενείς ρίζες το αερέγχυμα εντοπίζεται την 8^{η} ημέρα και την 28^{η} ημέρα έχει φθάσει το 23,3% στο LR και 16,1 στο ELR αντίστοιχα. Στο τμήμα

Α εμφανίζεται σε μικρό ποσοστό τις πρώτες ημέρες και μετά δεν υπάρχει ενώ στο Β δεν εμφανίζεται καθόλου.

Μεσοκοτύλιο

19. Το αερέγχυμα στο μεσοκοτύλιο εντοπίζεται την 6η ημέρα με ποσοστό 2,7% και φθάνει την 24η ημέρα το 50% της επιφάνειας του φλοιώδους παρεγχύματος επεκτεινόμενο σε όλο το μήκος του.

Το υπέργειο τμήμα

20. Το υπέργειο συμπεριφέρεται διαφορετικά σε σχέση με το ριζικό όσον αφορά την νωπή μάζα. Μέχρι την 25η ημέρα κρατά την μάζα του σταθερή και κατόπιν την μειώνει απότομα. Αντίθετα έχει την περίσσεια της ξηρής μάζας ενώ καταναλώνει νερό αντίστοιχα με τη νωπή μάζα.
21. Τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων αυξάνουν στο υπέργειο μέχρι την 12η ημέρα και μετά μειώνονται.

Βλαστός

22. Ο βλαστός αυξάνει την νωπή του μάζα μέχρι την 6η ημέρα και στην συνέχεια την κρατάει σταθερή μέχρι την 23η που μειώνεται. Η ξηρή του μάζα αυξάνει μέχρι την 9η ημέρα και έπειτα σταθεροποιείται ενώ η υγρασία στον βλαστό κινείται το ίδιο ακριβώς με την νωπή μάζα.
23. Τα σάκχαρα στον βλαστό αυξάνουν μέχρι την 6η ημέρα, στην συνέχεια μειώνονται μέχρι την 20η και σταθεροποιούνται μέχρι την 30η ημέρα.

Εμβρυακό φύλλο

24. Το εμβρυακό φύλλο ξεκινά με υψηλές τιμές νωπής μάζας αλλά αυτές μειώνονται γρήγορα, συγκεκριμένα από την 8η ημέρα. Κρατά σταθερό το ξηρό του βάρος και προσλαμβάνει και χάνει νερό παρόμοια με το νωπό του βάρος. Μέχρι την 24η ημέρα το εμβρυακό φύλλο είναι πλήρως ξερό.
25. Τα επίπεδα των σακχάρων στο εμβρυακό μειώνονται συνεχώς.

1ο κανονικό φύλλο

26. Η νωπή μάζα αυξάνει από την 9η μέχρι την 12η ημέρα, σταθεροποιείται μέχρι την 23η και μετά μειώνεται. Η ξηρή μάζα αυξάνει μέχρι την 9η ημέρα και μετά σταθεροποιείται και η υγρασία αυξάνει μέχρι την 19η ημέρα και ύστερα μειώνεται. Την 30η ημέρα το 1ο φύλλο είναι ξερό.
27. Η εικόνα των εκχυλίσιμων σακχάρων είναι ίδια με του εμβρυακού.

$2^{ο}$ κανονικό φύλλο

28. Στο $2^{ο}$ φύλλο η νωπή μάζα αυξάνει μέχρι την $10^{η}$ ημέρα, σταθεροποιείται μέχρι την $14^{η}$, αυξάνει και πάλι μέχρι την $24^{η}$ και μετά μειώνεται. Το ξηρό βάρος αυξάνει μέχρι την $14^{η}$ ημέρα και μετά σταθεροποιείται ενώ παράλληλα η περιεκτικότητα σε νερό αυξάνει μέχρι την $18^{η}$ ημέρα, σταθεροποιείται μέχρι την $25^{η}$ και μετά μειώνεται. Την $30^{η}$ ημέρα το $2^{ο}$ φύλλο εμφανίζει χλωρώσεις που προχωρούν προς την βάση.
29. Το $2^{ο}$ φύλλο αυξάνει σε σάκχαρα μέχρι την $10^{η}$ ημέρα όπου και ακολουθεί μείωση.

$3^{ο}$ κανονικό φύλλο

30. Το $3^{ο}$ φύλλο εμφανίζεται περίπου την $15^{η}$ ημέρα και αυξάνει την νωπή του μάζα και την περιεκτικότητά του σε νερό μέχρι την $24^{η}$ ημέρα και ακολουθεί την τάση που παρατηρείται η υγρασία να μεταφέρεται από τα παλαιότερα προς τα νεότερα φύλλα, ενώ το ξηρό του βάρος βρίσκεται σε ανοδική πορεία μέχρι την $18^{η}$ ημέρα και μετά σταθεροποιείται. Την $30^{η}$ ημέρα το φύλλο ενώ εμφανίζει κάποιες χλωρώσεις συνεχίζει να είναι πράσινο και λειτουργικό.
31. Τα επίπεδα των σακχάρων του $3^{ου}$ φύλλου αυξάνονται μέχρι την $18^{η}$ ημέρα περίπου και μετά σταθεροποιούνται δείχνοντας την στασιμότητα στην οποία εισέρχεται το νεαρό φυτό.

$4^{ο}$ κανονικό φύλλο

32. Το $4^{ο}$ φύλλο κάνει την εμφάνισή του την $26^{η}$ ημέρα περίπου και παραμένει σε στασιμότητα. Η έκπτυξη του $4^{ου}$ φύλλου δείχνει ότι ενώ το νεαρό φυτό αντιμετωπίζει ήδη μεγάλο πρόβλημα εν τούτοις συνεχίζει το αναπτυξιακό του πρόγραμμα.

Γενικά

33. Το υπέργειο και το ριζικό μέχρι την $12^{η}$ ημέρα περίπου αυξάνουν τη νωπή τους μάζα και εκεί το υπέργειο μειώνεται. Έχουν παρόμοια πορεία στην κατανομή του ξηρού τους βάρους και η κατανομή του περιεχόμενου νερού είναι περίπου ίδια με την κατανομή της νωπής μάζας. Κατανέμουν τα σάκχαρα τους με το ίδιο μοτίβο, με το υπέργειο να έχει μεγαλύτερες τιμές.
34. Συνολικά το φυτό αυξάνει το νωπό του βάρους μέχρι την $18^{η}$ ημέρα και μετά σταθεροποιεί την ανάπτυξη του. Μειώνει την κατανομή της ξηρής του μάζας από την $5^{η}$ ημέρα μέχρι την $13^{η}$ και αυξάνει την κατανομή της περιεκτικότητας σε νερό μέχρι την $9^{η}$ και μετά σταθεροποιεί την κατανομή.

Στην ίδια κατάσταση παρατηρούνται τα επίπεδα των εκχυλίσιμων σακχάρων. Το φυτό αυξάνει μέχρι την $12^{η}$ ημέρα την συσσώρευση των σακχάρων και στην συνέχεια από την $22^{η}$ ημέρα και μετά η κατανομή είναι σταθερή.

35. Στα περισσότερα όργανα οι κρίσιμες μέρες είναι η $6^{η}$ που συνήθως σταματά η απότομη αύξηση στην κατανομή κάποιου οργάνου, η $12^{η}$ που σταματά τελείως η αύξηση και προφανώς σταθεροποιείται η τροφοδοσία από τον σπόρο και οι μέρες 20 με 22 που πλέον το φυτό καθηλώνεται. Παρόλα αυτά, το σίγουρο όπως φαίνεται είναι ότι το φυτό λειτουργεί στα πλαίσια ενός αναπτυξιακού προγράμματος, που παρότι στρεσάρεται εξαιτίας της έλλειψης θρεπτικών δεν σταματά να το εφαρμόζει πιστά.

6. Βιβλιογραφία

Ågren G.I. and Franklin O. (2003). Root:shoot ratios, optimization and nitrogen productivity. Annals of Botany 92: 795-800.

Alexander D. L., Mellor E. A., Langdale J. A. (2005). CORKSCREW1 Defines a novel mechanism of domain specification in the maize shoot. Plant Physiology 138: 1396–1408.

Andrews M. (1986). The partitioning of nitrate assimilation between root and shoot of higher plants. Plant, Cell and Environment 9: 511-519.

Andrews M., Raven J.A. and Sprent J.I. (2001). Environmental effects on dry matter partitioning between shoot and root of crop plants: relations with growth and shoot protein concentration. Annals of Applied Biology 138: 57-68.

Andrews M., Raven J.A., Lea P.J. and Sprent J.I. (2006). A role for shoot protein in shoot-root dry matter allocation in higher plants. Annals of Botany 97: 3-10.

Andrews M., Sprent J.I., Raven J.A. and Eady P.E. (1999). Relationships between shoot to root ratio, growth and leaf soluble protein concentration of *Pisum sativum*, *Phaseolus vulgaris* and *Triticum aestivum* under different nutrient deficiencies. Plant, Cell and Environment 22: 949-958.

Armstrong J. and Armstrong W. (1994). Chlorophyll development in mature lysigenous and schizogenous root aerenchymas provides evidence of continuing cortical cell viability. New Phytol 126: 493 – 497.

Armstrong W. (1979). Aeration in higher plants. Adv Bot Res 7: 225 – 332.

Atwell B. J., Drew M. C. and Jackson M. B. (1988). The influence of oxygen deficiency on ethylene synthesis, 1-aminocyclopropane-1-carbox-ylic acid levels, and aerenchyma formation in roots of *Zea mays*. Plant Physiol 72: 15 – 22.

Beck E. (1996). Regulation of the shoot/root ratio by cytokinins in *Urtica dioca*: Opinion. Plant and Soil 185: 3-12.

Berntson G.M., Farnsworth E.J. and Bazzaz F.A. (1995). Allocation, within and between organs, and the dynamics of root length changes in two birch species. Oecologia 101: 439-447.

Bouranis D. L., Chorianopoulou S. N., Kollias C., Maniou P., Protonotarios V. E., Siyiannis V. F. and Hawkesford M. J. (2006). Dynamics of aerenchyma distribution in the cortex of sulfate-deprived adventitious roots of maize. Annals of Botany 97: 695–704.

Bouranis D.L., Chorianopoulou S.N., Siyiannis V.F., Protonotarios V.E., Hawkesford M.J. (2003). Aerenchyma formation in roots of maize during sulphate starvation. Planta 217: 382–391.

Brouwer R. (1962). Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant. Netherlands Journal of Agricultural Science 10: 399-408.

Buckner B., Janich-Buckner D., Gray J., and Johal G. (1998). Cell-death mechanisms in maize. Trends in plant science vol 3, No 6.

Campbell R. and Drew M.C. (1983). Electron microscopy of gas space (aerenchyma) formation in adventitious roots of *Zea mays* L. subjected to oxygen shortage. Planta 157: 350-357.

Chun L., Mi G.H., Li J.S., Chen F.J., Zhang F.S. (2005). Genetic analysis of maize root characteristics in response to low nitrogen stress. Plant and soil 276: 369-382.

Coleman J.S. and McConnaughay K.D.M. (1995). A non-functional interpretation of a classical optimal-partitioning example. Functional Ecology 9: 951-954.

Coleman J.S., McConnaughay K.D.M. and Ackerly D.D. (1994). Interpreting phenotypic variation in plants. Trends of Ecological Evolution 9: 187-191.

Cooper H.D. and Clarkson D.T. (1989). Cycling of amino-nitrogen and other nutrients between shoots and roots in cereals – A possible mechanism intergrating shoot and root in the regulation of nutrient uptake. Journal of Experimental Botany 40: 753-762.

Davies R.A., Singh M.B. and Knox R.B. (1992). Identification and in situ localization of pollen –specific genes. Int rev Cytol 140: 19 – 34.

Delong A., Calderon-Urrea A. and Dellaporta S.L. (1993). Sex determination gene TASSELSEED 2 of maize encodes a short-chain alcohol dehydrogenase required for stage-specific floral organ abortion. Cell 74: 757 – 768.

Dewar R.C. (1993). A root-shoot partitioning model based on carbon and nitrogen-water interactions and Münch phloem flow. Functional Ecology 7: 356-368.

Dodd I.C. (2005). Root-to-shoot signalling: Assessing the roles of ‘up’ in the up and down world of long-distance signalling *in planta*. Plant and Soil 274: 251-270.

Drew M.C., He C. J. and Morgan P.W. (1989). Decreased ethylene biosynthesis, and induction of aerenchyma, by nitrogen- or phosphate- starvation in adventitious roots of *Zea mays*. Plant Physiol 91: 266 – 271.

Drew M.C., He C. and Morgan P. (2000). Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. Trends in plant science vol 5, No 3.

Drew M.C., Jackson M.B. and Giffard S. (1979). Ethylene promoted adventitious rooting and development of cortical air spaces in *Zea mays L*. Planta 147: 83 – 88.

Elliot G.A. et al. (1993). Effects of phosphate and nitrogen application on death of the root cortex in spring wheat. New Phytol. 123: 375 – 382.

Ericsson T. (1995). Growth and shoot:root ratio of seedlings in relation to nutrient availability. Plant and Soil 168-169: 205-214.

Evans D.E. (2003). Aerencyma formation. Transley review. New Phytologist 161: 35-49.

Even-Chen Z., Mattoo A.K. and Goren R. (1982). Inhibition of ethylene biosynthesis by aminoethoxyvinylglycine and by polyamines shunts label from 3,4-[^{14}C] methionine into spermidine in aged orange peel discs. Plant Physiol. 69: 385 - 388.

Farrar J.F. (1989). Fluxes and turnover of sucrose and fructans in healthy and diseased plants. Journal of Plant Physiology 134: 137-140.

Farrar J.F. (1993). Sink strength: what is it and how do we measure it?. Plant, Cell and Environment 16: 1045-1046.

Farrar J.F. (1996). Regulation of root weight ratio is mediated by sucrose: Opinion. Plant and Soil 185: 13-19.

Freeling M. and Walbot V. (1994). The Maize Handbook, Springer-Verlag, New York. pp. 11-33.

Galinat W.C. (1959) The phytomer in relation to the floral homologies in the American Maydea. Bot Mus Leafl Harv Univ 19**:** 1–32

Gedroc J.J., McConnaughay K.D.M and Coleman J.S. (1996). Plasticity in root/shoot partitioning: optimal, ontogenetic, or both?. Functional Ecology 10: 44-50.

Greenberg J. (1996). Programmed cell death: a way of life for plants. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 93: 12094 – 12097.

Groover A. and Jones A.M. (1999). Tracheary element differentiation uses a novel mechanism coordinating programmed cell death and secondary cell wall synthesis. Plant Physiol. 199: 375 – 384.

Gunawardena A., Pearce D., Jackson M., Hawes C. and Evans D. (2001). Characterisation of programmed cell death during aerenchyma formation induced by ethylene or hypoxia in roots of maize (*Zea mays L.*). Planta 212:L 205 – 214.

He C., Drew M. and Morgan P. (1994). Induction of enzymes associated with lysigenous aerenchyma formation in roots of *zea mays* during hypoxia or nitrogen starvation. Plant Physiol. 105: 861-865.

He C.J., Morgan P.W. and Drew M.C. (1992). Enhanced sensitivity to ethylene in nitrogen- or phosphate- starved roots of *Zea mays L*. during aerenchyma formation. Plant physiol 98: 137 – 142.

Hetz W., Hochholdinger F., Schwall M. and Feix G. (1996). Isolation and characterisation of *rtcs* a mutant deficient in the formation of nodal roots. Plant Journal 10: 845-857.

Hillbert D.W. (1990). Optimization of plant root:shoot ratios and internal nitrogen concentration. Annals of Botany 66: 91-99.

Hochholdinger F, Woll K, Sauer M, Dembinsky D., (2004). Genetic dissection of root formation in maize (Zea mays) reveals root-type specific developmental programmes. Annals of Botany 93: 359–368.

Hoppe D.C., McCully M.E. and Wenzel C.L. (1986). The nodal roots of *Zea*: their development in relation to structural features of the stem. Canadian Journal of Botany 64: 2524-2537.

Jackson M., Fenning T.M., Drew M.C. and Saker L.R. (1985). Stimulation of ethylene production and gas-space (aerenchyma) formation in adventitious roots of Z*ea mays L.* by small partial pressures of oxygen. Planta 165: 486 – 492.

Jang J.C. and Sheen J. (1994). Sugar sensing in higher plants. Plant Cell 6: 1665-1679.

Jeschke W.D., Atkins C.A. and Pate J.S. (1985). Ion circulation via phloem and xylem between root and shoot of nodulated white lupin. Journal of Plant Physiology 117: 319-330.

Jones A.M. and Dangl J.L. (1996) Logjam at the Styx: Programmed cell death in plants. Trends Plant Sci. 4: 114-119.

Justin S.H.F. and Armstrong W. (1987). The anatomical characteristics of roots and plants response to soil flooding. New Phytol. 106: 465-495.

Kawai M., Samarajeeva P.K., Barrero R.A., Nishiguchi M. and Uchimiya H.. (1998). Cellular dissection of the degradation pattern of cortical cell death during aerenchyma formation of rice roots. Planta 204: 277 – 287.

Koehler L.H. (1954) Reaction of deoxy sugars with antrhone. Anal. Chem 26: 1914-1916.

Konings H. and Verschuren G. (1980). Formation of aerenchyma in roots of *Zea mays* in aerated solutions, and its relation to nutrient supply. Physiol. Plant 49: 265-270.

Konze J.R. and Kwiatkowski K. (1981). Rapidly induced ethylene formation after wounding is controlled by the regulation of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthesis. Planta 151: 327-330.

Krapp A., Hoffmann B., Schafer C. and Stitt M. (1993). Regulation of the expression of *rbc*S and other photosynthetic genes by carbohydrates. Plant Journal 3: 817-828.

Laan P., Berrevoets M.J., Lythe S., Armstrong W. and Blom C. (1989). Root morphology and aerenchyma formation as indicators of the flood-tolerance of *Rumex* species. J Ecol 77: 693 – 703.

Lambers H., Simpson R.J., Beilharz V.C. and Dalling M.J. (1982). Growth and translocation of C and N in wheat (*Triticum aestivum*) grown with a split root system. Physiologia Plantarum 56: 421-429.

Lawlor D.W. (2002). Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. Journal of Experimental Botany 53: 773-787.

Lenochova Z., Soukup A. and Votrubova O. (2009). Aerenchyma formation in maize roots. Biologia Plantarum 53 (2): 263-270.

Liszkay A.,Van Der Zalm E. and Schopfer P. (2004). Production of reactive oxygen intermediates ($O_2^{\bullet -}$, H_2O_2, and $^{\bullet}OH$) by maize roots and their role in wall loosening and elongation growth. Plant Physiology 136: 3114–3123.

Liu J., Han L., Chen F., Bao J., Zhang F., Mi G (2008). Microarray analysis reveals early responsive genes possibly involved in localized nitrate stimulation of lateral root development in maize (Zea mays L.). Plant Science 175: 272–282

Lynch J. (1995). Root architecture and plant productivity. Plant Physiology 109: 7-13.

Martin E.M. and Harris W.M. (1976). Adventitious root development from the coleoptilar node in *Zea mays* L. American Journal of Botany 63: 890-897.

McConnaughay K.D.M and Coleman J.S. (1998). Can plants track changes in nutrient availability via changes in biomass partitioning?. Plant and Soil 202: 201-209.

McCully M.E. and Canny M.J. (1985). Localization of translocated ^{14}C in roots and root exudates of field-grown maize. Physiologia Plantarum 65: 380-392.

McCully M.E. and Canny M.J. (1988). Pathways and processes of water and nutrient movements in roots. Plant and Soil 111: 159-170.

McDonald A.J.S., Ericsson A. and Lohammar T. (1986). Dependence of starch storage on nutrient availability and photon flux density in small birch (*Betula pendula* Roth.). Plant, Cell and Environment 9: 433-438.

Millard P. (1988). The accumulation and storage of nitrogen by herbaceous plants. Plant, Cell and Environment 11: 1-8.

Mittler R. and Lam E. (1995). In situ detection of nDNA fragmentation during the differentiation of tracheary elements in higher plants. Plant Physiol 108: 489 – 493.

Mittler R., Shulaev V. and Lam E. (1995). Coordinated activation of programmed cell death and defense mechanisms in transgenic tobacco plants expressing a bacterial proton pump. Plant Cell 7: 29 – 42.

Miyazaki J.H. and Yang S.F. (1987). The methionine salvage pathway in relation to ethylene and polyamine biosynthesis. Physiol. Plant 69: 366-370.

Morrison, T.A., J.R. Kessler, and D.R. Buxton, (1994). Maize internode elongation patterns. Crop Sci. 34:1055–1060.

Muller K., Linkies A., Vreeburg R. A. M., Fry S. C., Liszkay A. K. and Metzger G. L. (2009). In vivo cell wall loosening by hydroxyl radicals during cress seed germination and elongation growth. Plant Physiology 150: 1855–1865.

Osone Y. and Tateno M. (2005). Applicability and limitations of optimal biomass allocation models: A test of two species from fertile and infertile habitats. Annals of Botany 95: 1211-1220.

Pate J.S. (1980). Transport and partitioning of nitrogenous solutes. Annual Review of Plant Physiology 31: 313-340.

Pennell R.I. and Lamb C. (1997). Programmed cell death in plants. Plant cell 9: 1157-1168.

Poethig, R. S. (1984) Cellular parameters of leaf morphogenesis in maize and tobacco, pp. 235–259 in *Contemporary Problems of Plant Anatomy*, edited by R. A. White and W. C. Dickinson. Academic Press, New York.

Reynolds J.F. and Chen J. (1996). Modelling whole-plant allocation in relation to carbon and nitrogen supply: Coordination versus optimization: Opinion. Plant and Soil 185: 65-74.

Reynolds H.L. and D'Antonio C. (1996). The ecological significance of plasticity in root weight ratio in response to nitrogen: Opinion. Plant and Soil 185: 75-97.

Rodriguez A. A., Grunberg K. A. and Taleisnik E. L. (2002). Reactive oxygen species in the elongation zone of maize leaves are necessary for leaf extension. Plant Physiology 129: 1627–1632.

Saab I.N. and Sachs M.M. (1996). A flooding-induced xyloglucan-endotransglycosylase homolog in maize is responsive to ethylene and associated with aerenchyma. Plant Physiol. 112: 385-391.

Salisbury FB and Ross CW, (1991). Plant Physiology 4th edition, Cengage Learning.

Scanlon M., (2003). The polar auxin transport inhibitor *N*-1- Naphthylphthalamic acid disrupts leaf initiation, KNOX protein regulation, and formation of leaf margins in maize. Plant Physiology 133:597-605.

Scanlon M., Chen K. D., McKnight IV C. C. (2000). The narrow sheath duplicate genes: Sectors of dual aneuploidy reveal ancestrally conserved gene functions during maize leaf development. Genetics 155: 1379–1389.

Sharman B.C. (1942) Developmental anatomy of the shoot of *Zea mays* L. Ann Bot 6**:** 245–284.

Simpson R.J., Lambers H. and Dalling M.J. (1982). Translocation of nitrogen in vegetative wheat plant (Triticum aestivum). Physiologia Plantarum 56: 11-17.

Smith C. W. (2004). Corn, origin, history, technology and production. John Wiley & Sons, Inc. Hoboken, New Jersey. 281-290.

Smirnoff N. and Crawford R. (1983). Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plants. Ann Bot 51 : 237 – 249.

Sonnewald U. and Herbers K. (1999). Sugars, far more than just fuel for plant growth. In ‘Plant Carbohydrate Biochemistry’. (J.A. Bryant, M.M. Burrell and N.J. Kruger, eds), pp. 69-75, BIOS Scientific Publishers Ltd, Oxford.

Taiz L. and Zeiger E., (2006). Plant Physiology. 4th edition publications: Sinauer Associates, Sunderland.

Thornley J.H.M. (1972). A balanced quantitative model for root:shoot ratios in vegetative plants. Annals of Botany 36: 431-441.

Van der Werf A. and Nagel O.W. (1996). Carbon allocation to shoots and roots in relation to nitrogen supply is mediated by cytokinins and sucrose: Opinion. Plant and Soil 185: 21-32.

Varney G.T., Canny M.J., Wang X.L. and McCully M.E. (1991). The branch roots of *Zea*. I. First order branches, their number, sizes and division into classes. Annals of Botany 67: 357-364.

Wang X.L., Canny M.J. and McCully M.E. (1991). The water status of the roots of soil-grown maize in relation to the maturity of their xylem. Physiologia Plantarum 82: 157-162.

Wang X.L., McCully M.E. and Canny M.J. (1995). Branch roots of *Zea*. V. Structural features that may influence water and nutrient transport. Botanica Acta 108: 209-219.

Wang H., Li J., Bostock R.M. and Gilchrist D.G. (1996). Apoptosis: a functional paradigm for programmed plant cell death induced by a host-selective phytotoxin and invoked during development. Plant Cell 8: 375 – 391.

Wang Y., Mi G.H., Chen F.J., Zhang J.H., Zhang F.S. (2004). Response of root morphology to nitrate supply and its contribution to nitrogen accumulation in maize. Journal of plant nutrition 27: 2189-2202.

Webb J. and Jackson M.B. (1986). A transmission and cryoscaning electron microscopy study of formation of aerenchyma (cortical gas filled space) in adventitious roots of rice (*Oryza sativa*). J Exp Bot 37: 832 – 841.

Wilson J.B. (1988). A review of evidence on the control of shoot:root ratio, in relation to models. Annals of Botany 61: 433-449.

Winters A.L., Gallagher J., Pollock C.J. and Farrar J.F. (1995). Isolation of gene expressed during sucrose accumulation in leaves of *Lolium temulentum* L.. Journal of Experimental Botany 46: 1345-1350.

Πιτσιλαδής Α. (2009). Δυναμική της κατανομής του αποθεματικού του αζώτου του σπέρματος στα επιμέρους όργανα του αρτίβλαστου αραβοσίτου στα αρχικά στάδια βλάστησης. Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών, Πτυχιακή Μελέτη, Αθήνα.

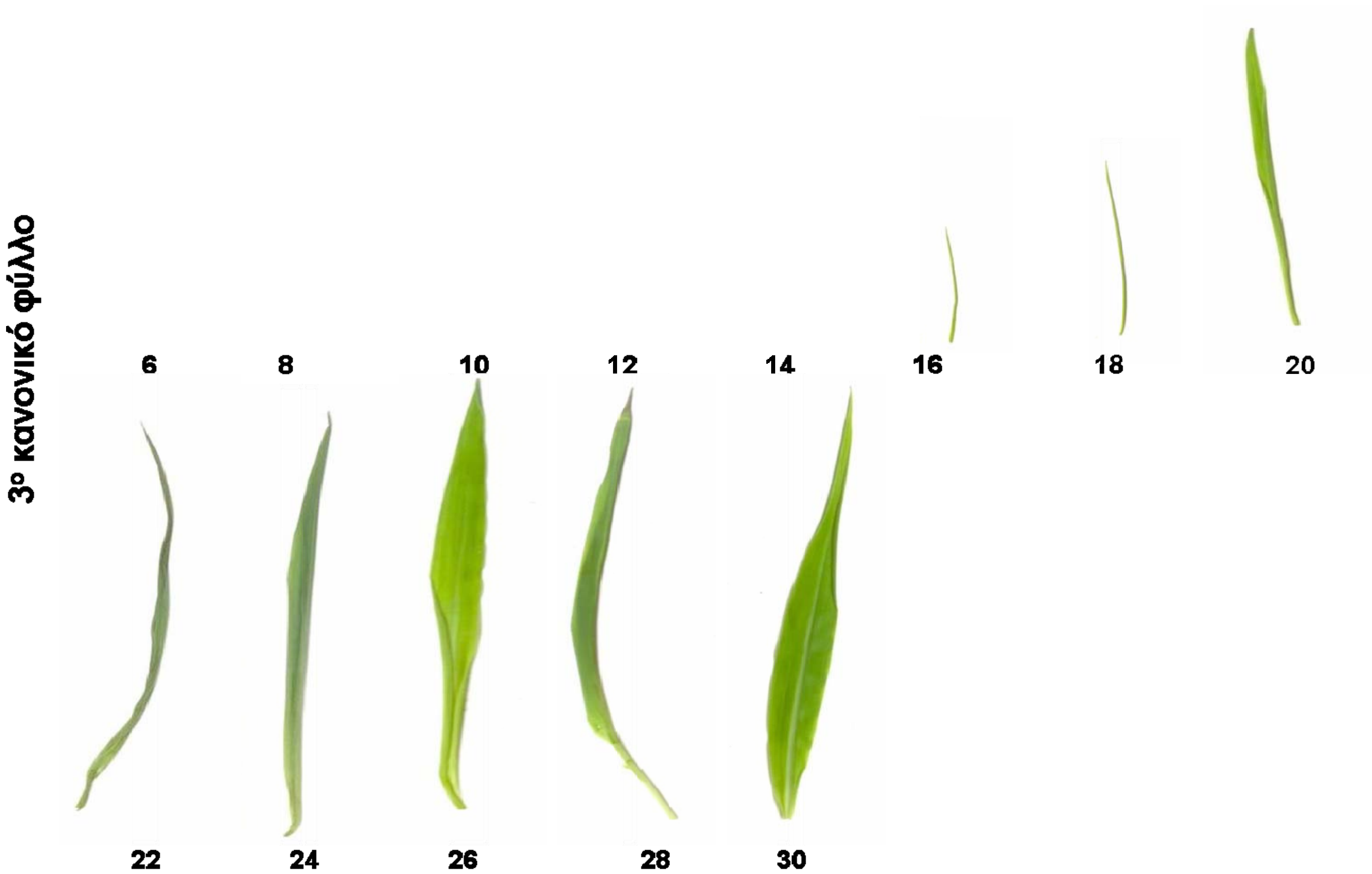
ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ

Α.Εικόνες

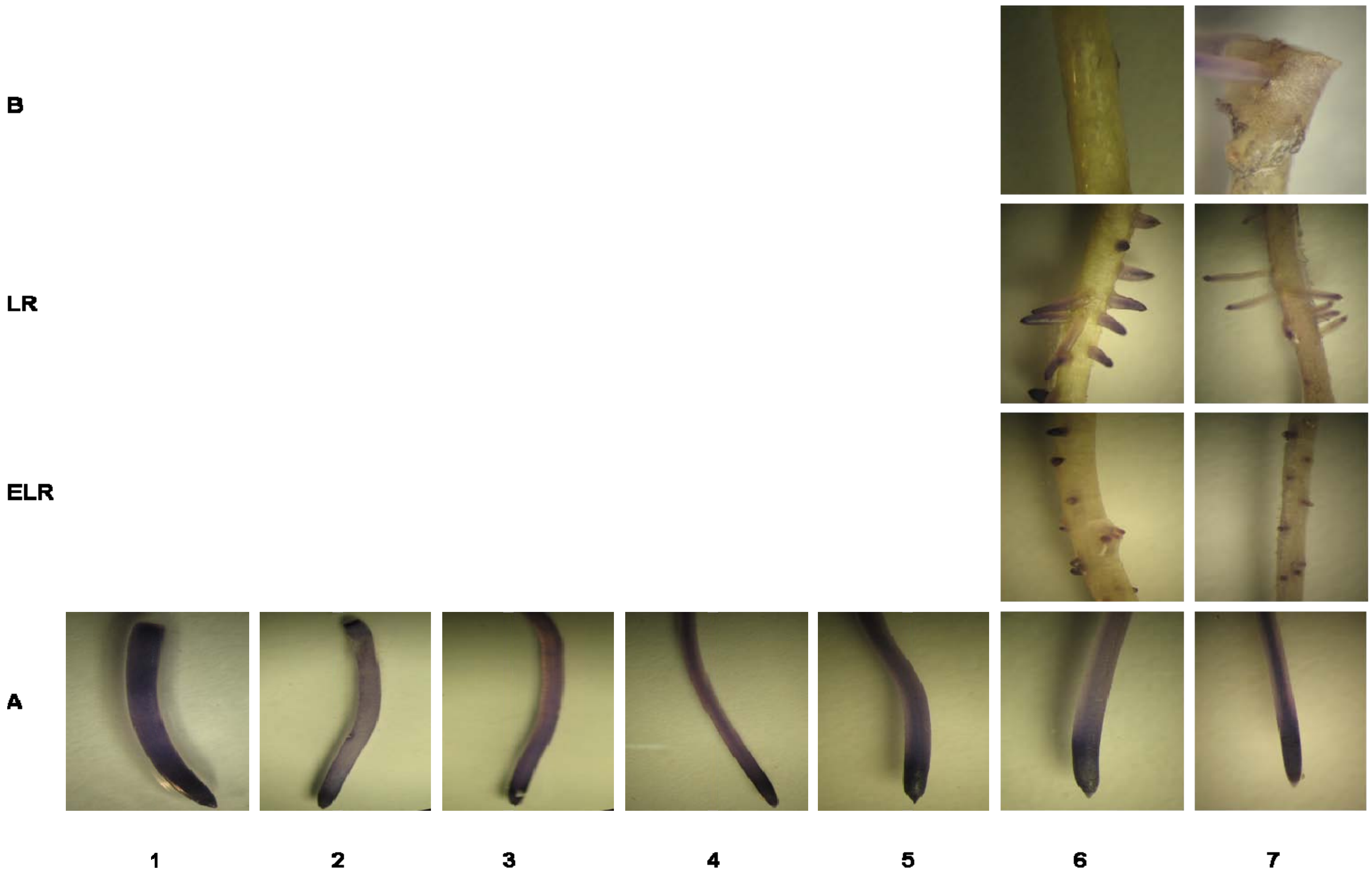
Εικόνα Α1.Η εξέλιξη του εμβρυακού φύλλου.

Εικόνα Α2.Η εξέλιξη του 1^{ου} κανονικού φύλλου.

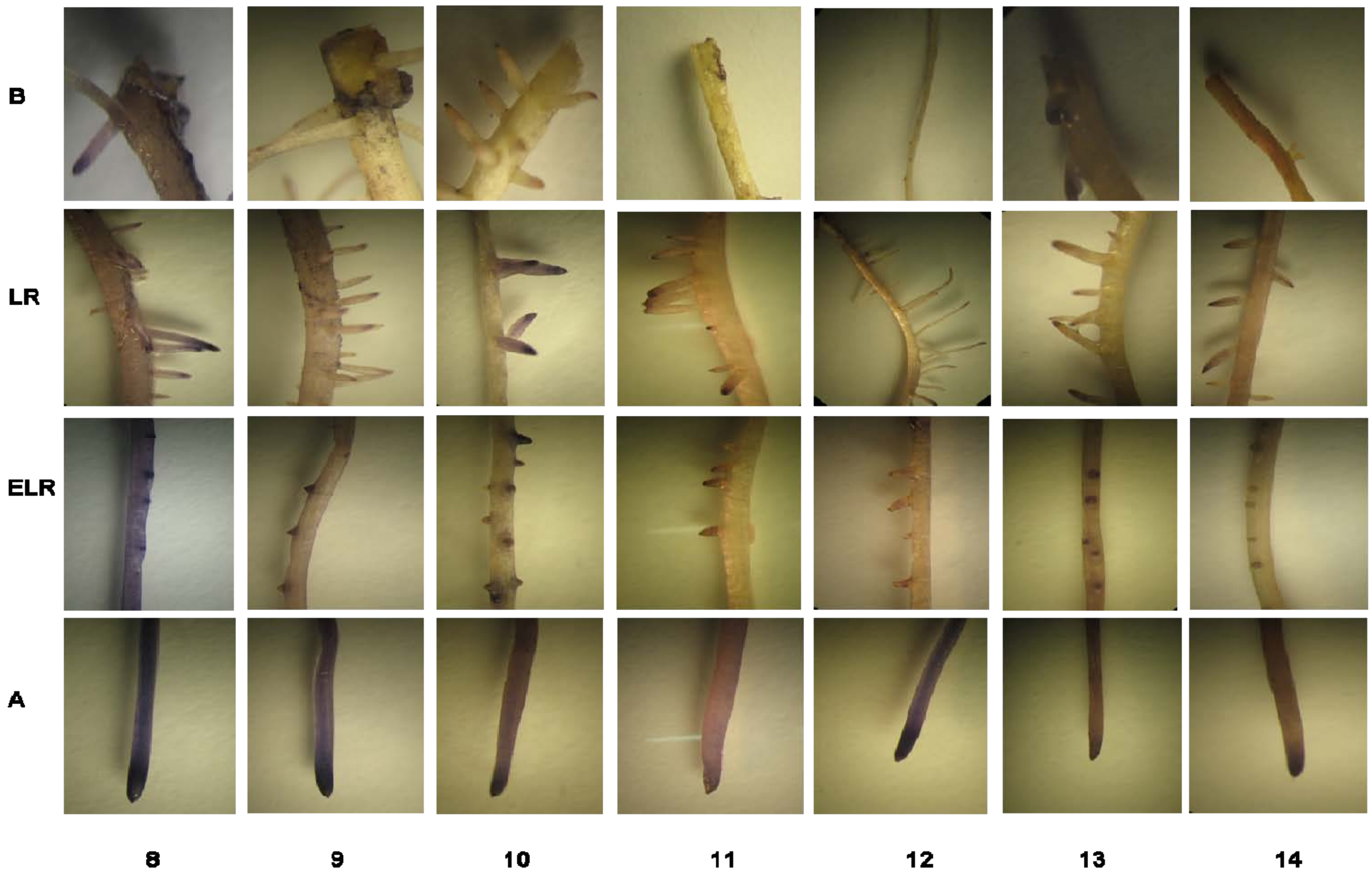
Εικόνα Α3.Η εξέλιξη του 2ου κανονικού φύλλου.



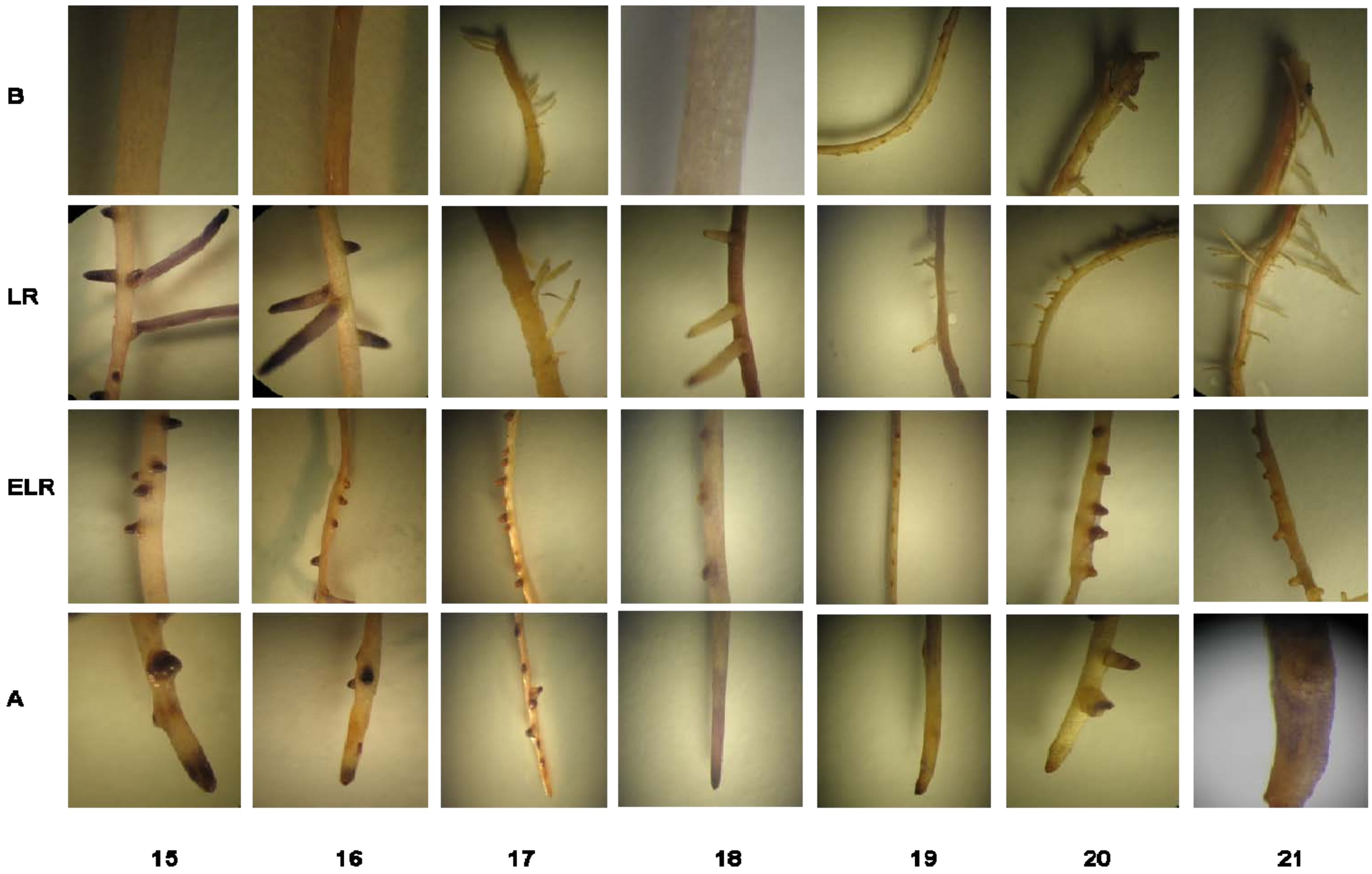
Εικόνα Α4.Η εξέλιξη του 3^{ου} κανονικού φύλλου.



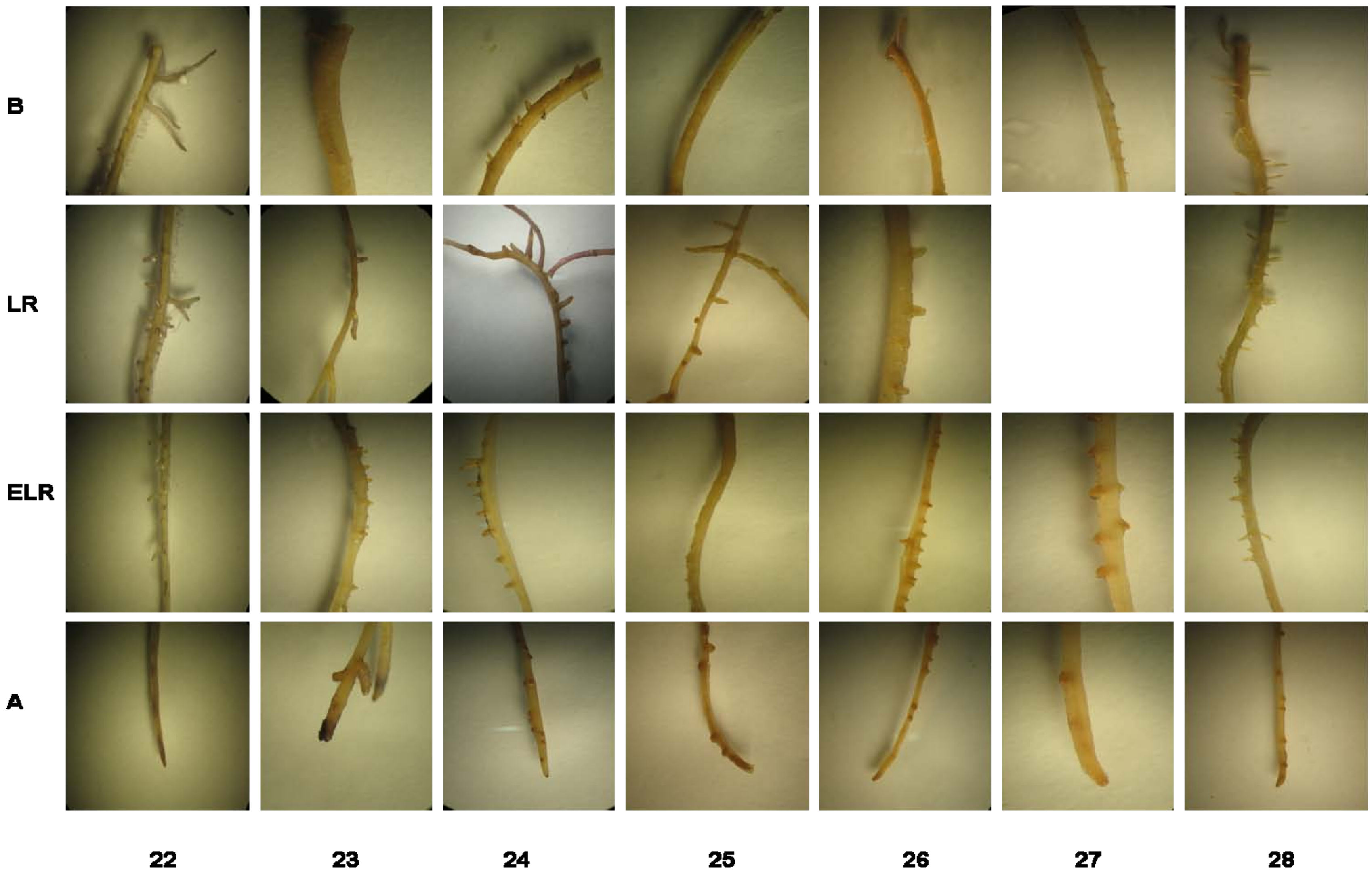
Εικόνα Α5.Ο εντοπισμός του σουπεροξειδικού ανιόντος στην πρωτογενή εμβρυακή ρίζα την πρώτη εβδομάδα του πειράματος.



Εικόνα Α6. Ο εντοπισμός του σουπεροξειδικού ανιόντος στην πρωτογενή εμβρυακή ρίζα τη δεύτερη εβδομάδα του πειράματος.



Εικόνα Α7.Ο εντοπισμός του σουπεροξειδικού ανιόντος στην πρωτογενή εμβρυακή ρίζα την τρίτη εβδομάδα του πειράματος.



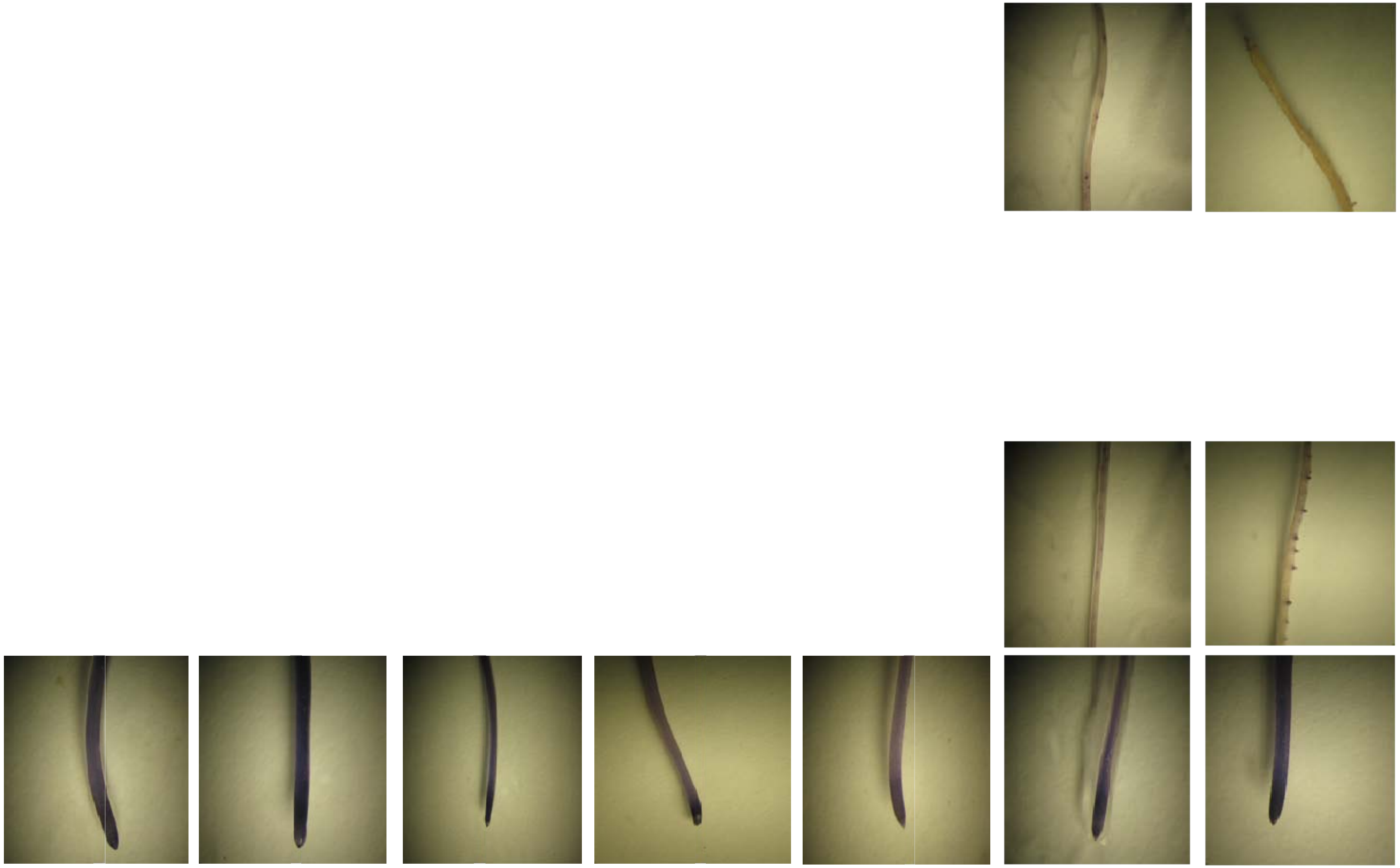
Εικόνα Α8.Ο εντοπισμός του σουπεροξειδικού ανιόντος στην πρωτογενή εμβρυακή ρίζα την τέταρτη εβδομάδα του πειράματος.

B

LR

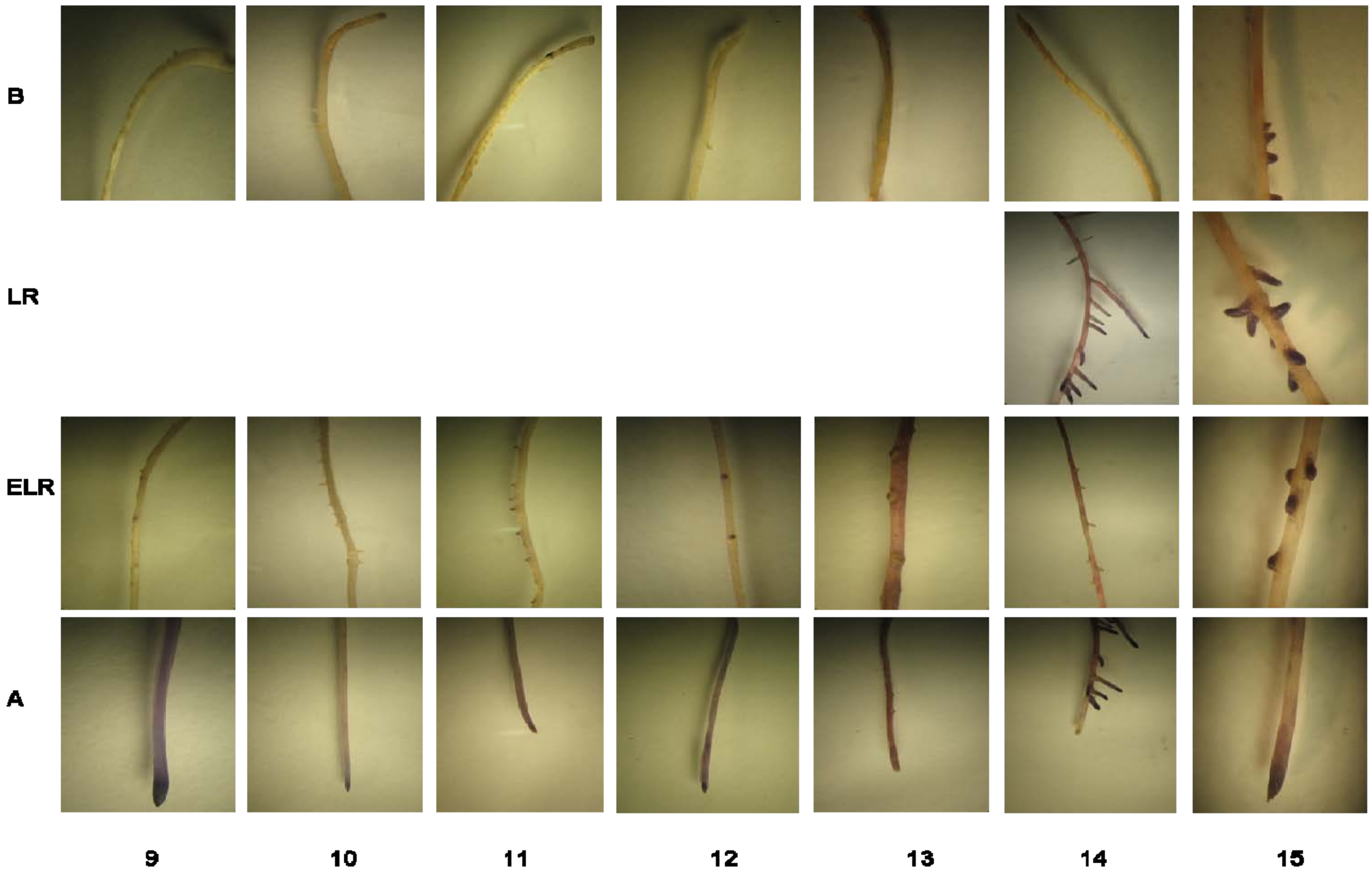
ELR

A

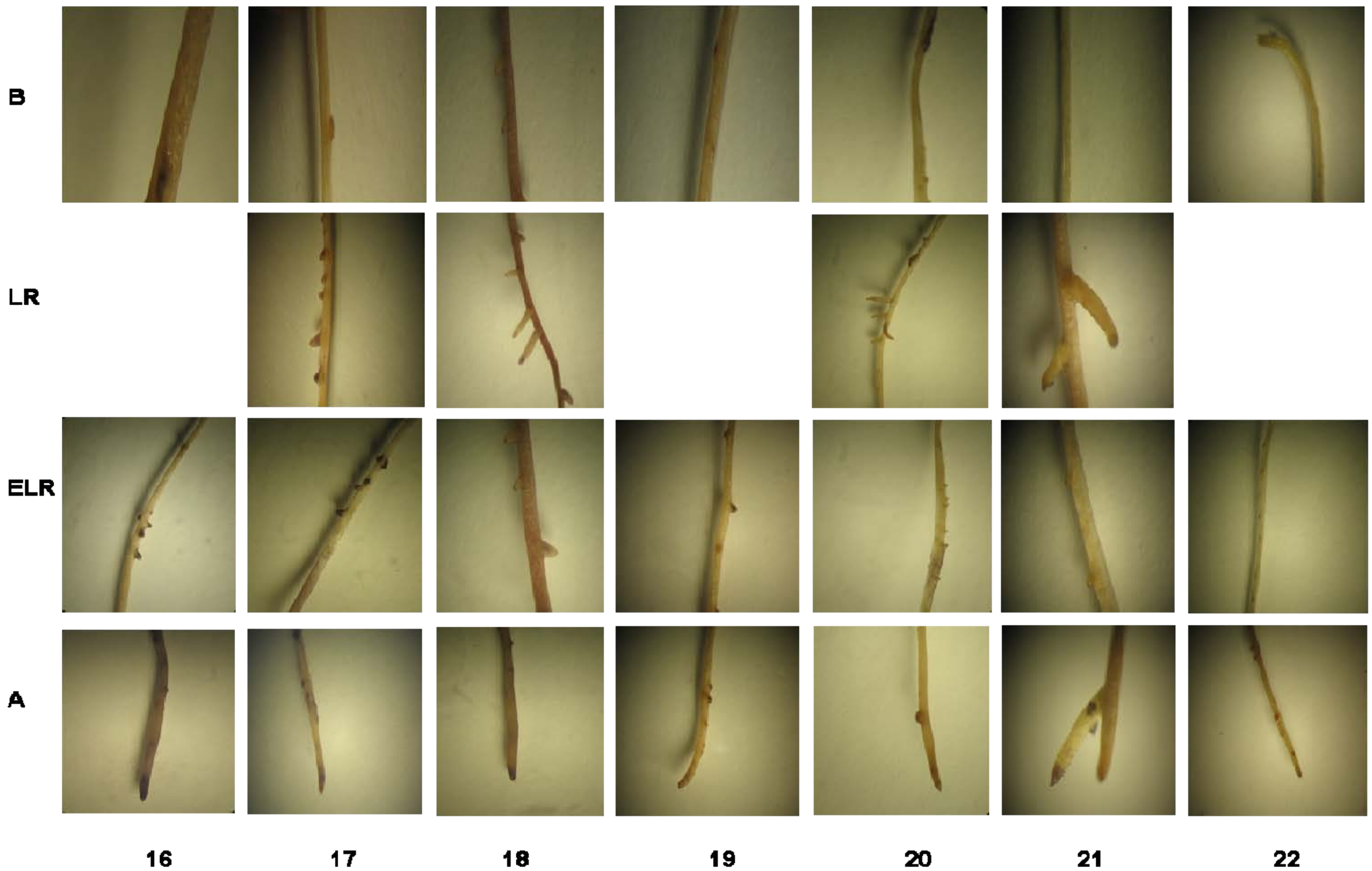


2 3 4 5 6 7 8

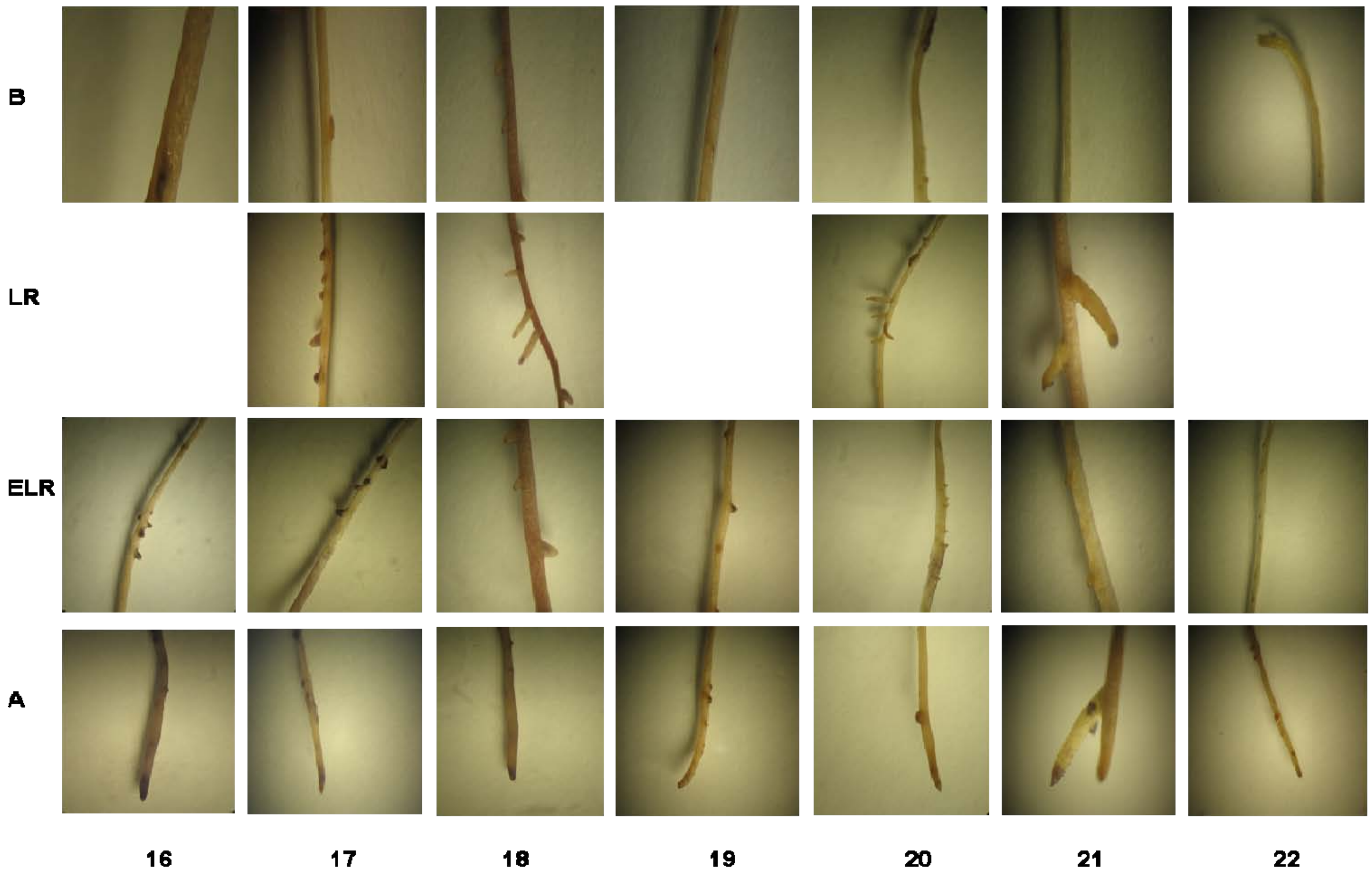
Εικόνα Α9.Ο εντοπισμός του σουπεροξειδικού ανιόντος στην δευτερογενή εμβρυακή ρίζα την πρώτη εβδομάδα του πειράματος.



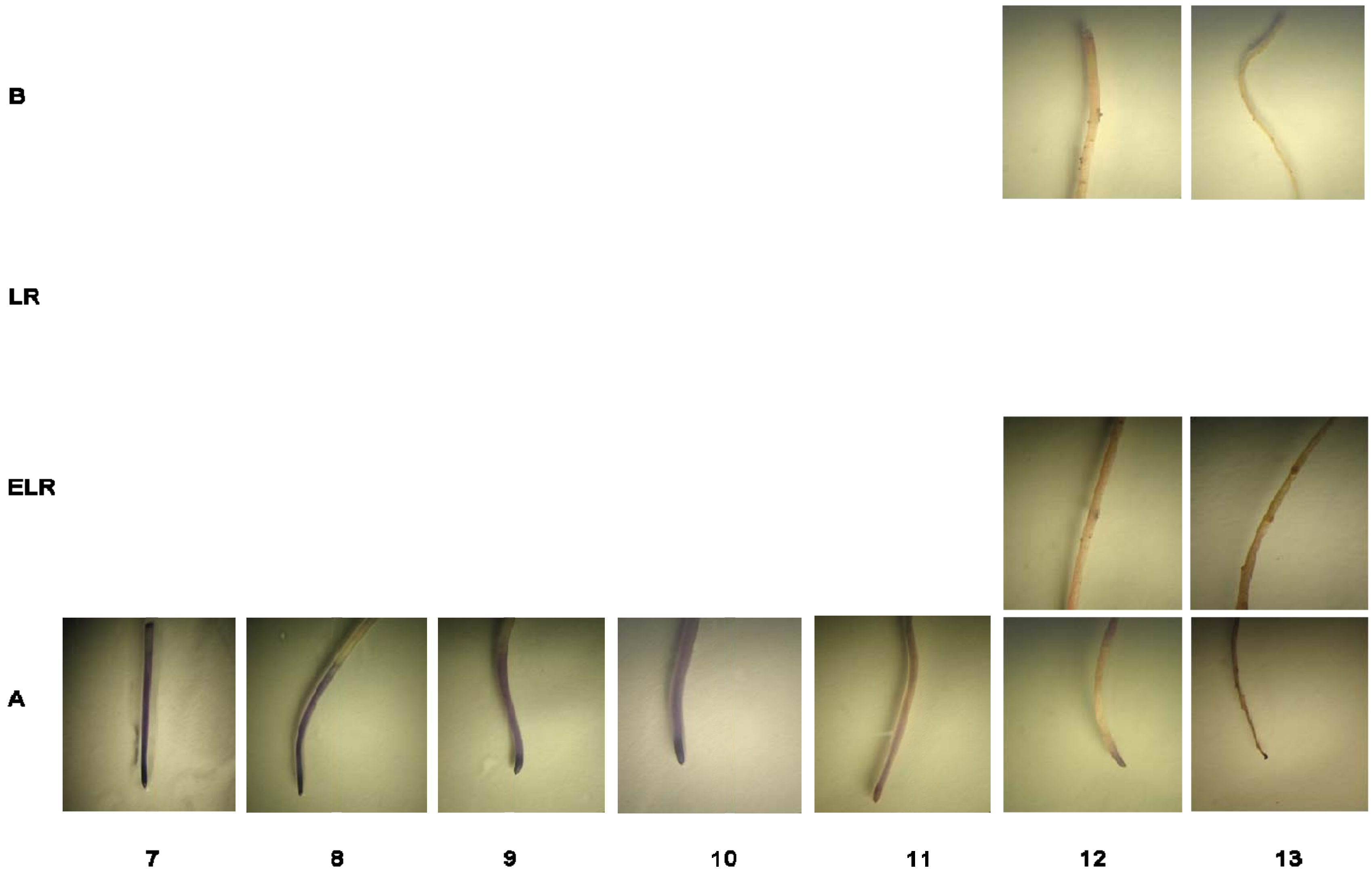
Εικόνα Α10.Ο εντοπισμός του σουπεροξειδικού ανιόντος στην δευτερογενή εμβρυακή ρίζα τη δεύτερη εβδομάδα του πειράματος.



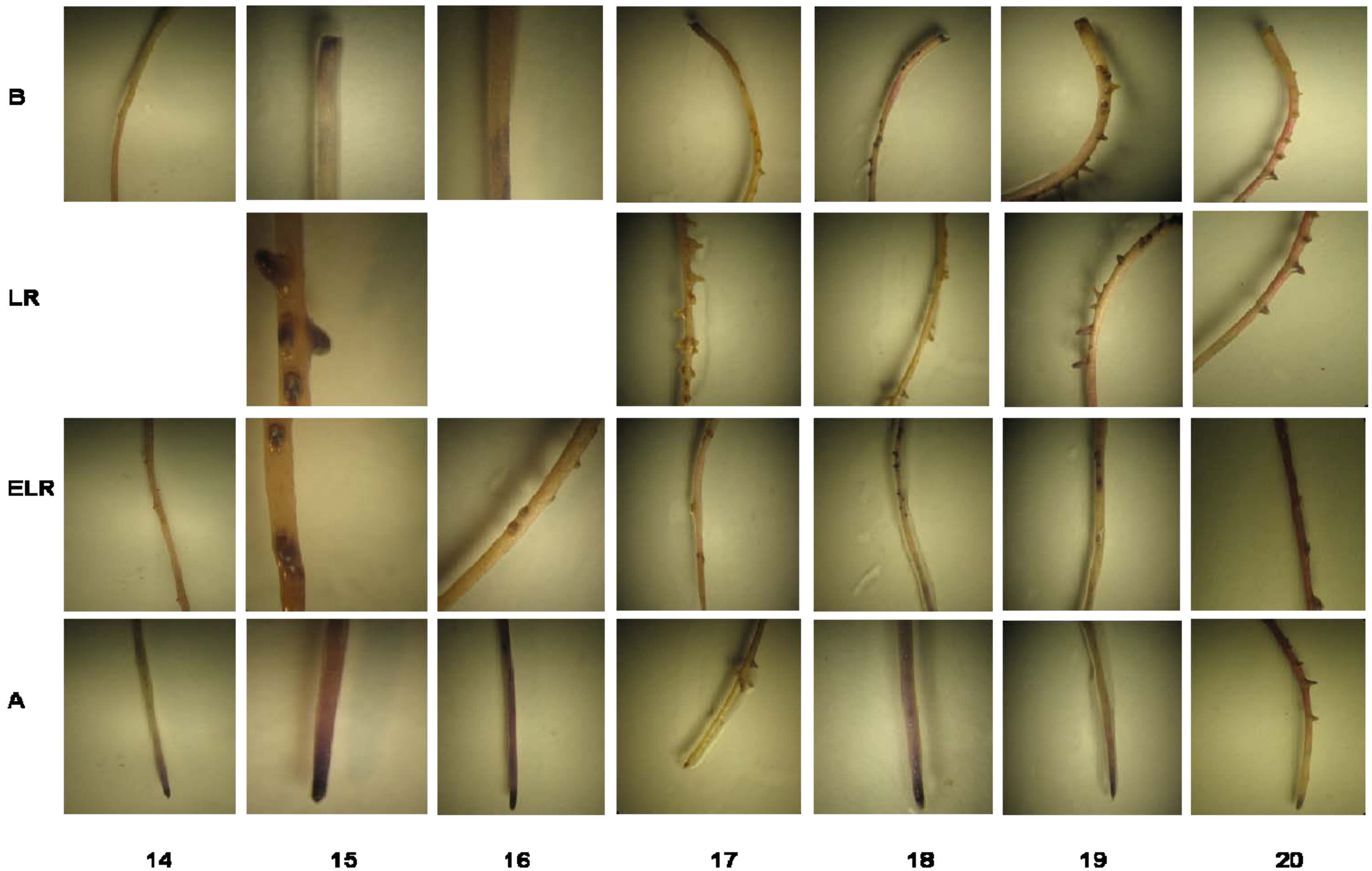
Εικόνα Α11.Ο εντοπισμός του σουπεροξειδικού ανιόντος στην δευτερογενή εμβρυακή ρίζα την τρίτη εβδομάδα του πειράματος.



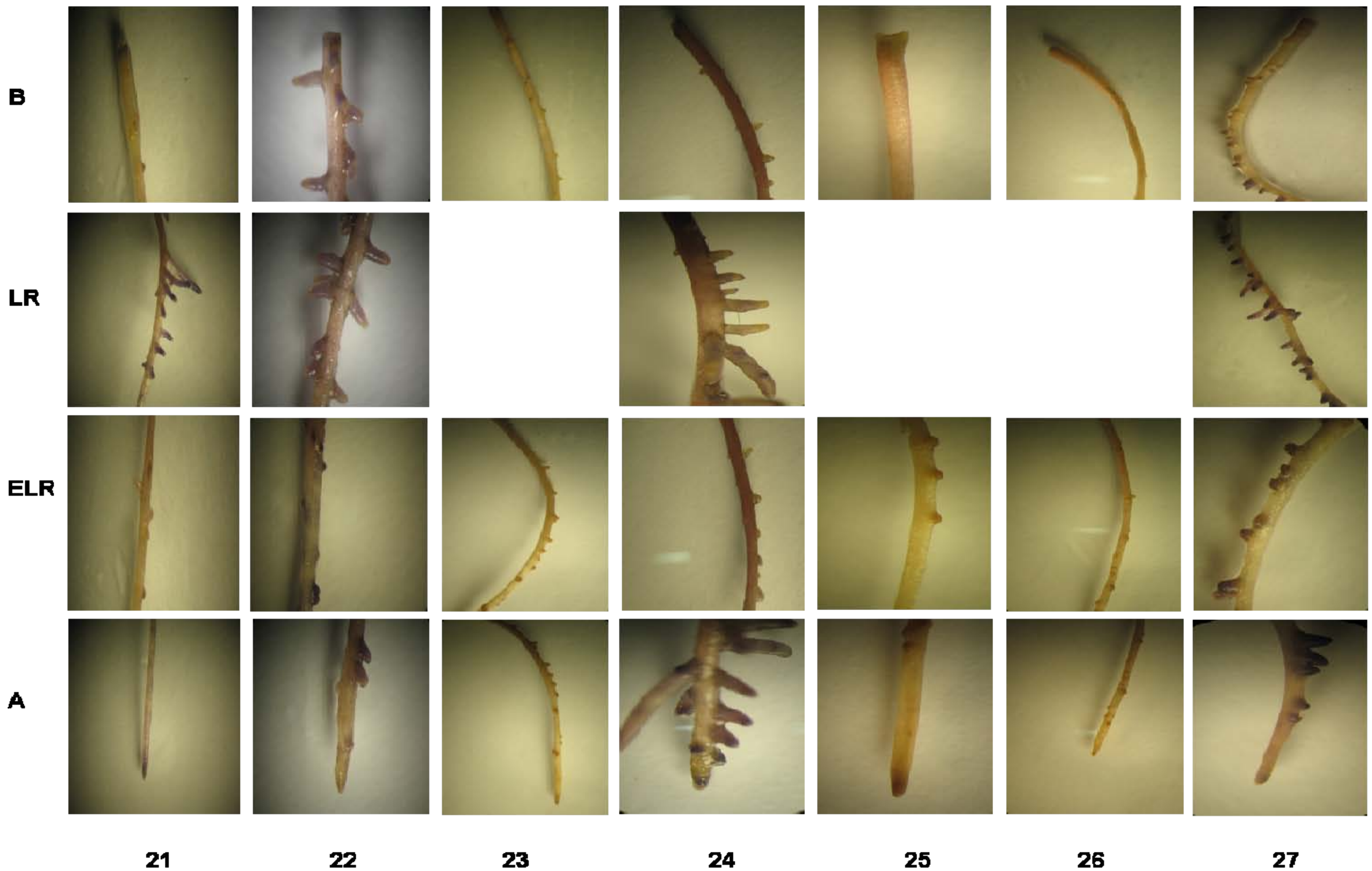
Εικόνα Α12.Ο εντοπισμός του σουπεροξειδικού ανιόντος στην δευτερογενή εμβρυακή ρίζα την τέταρτη εβδομάδα του πειράματος.



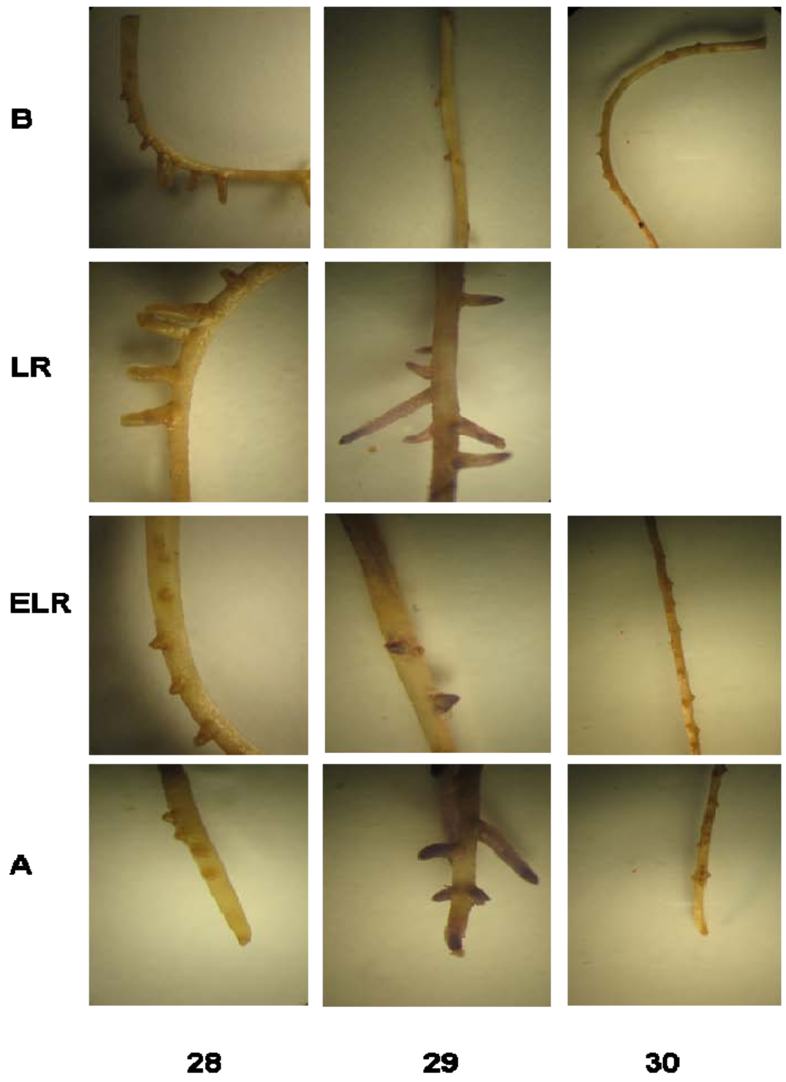
Εικόνα Α13.Ο εντοπισμός του σουπεροξειδικού ανιόντος στις βλαστογενείς ρίζες την πρώτη εβδομάδα του πειράματος.



Εικόνα Α14.Ο εντοπισμός του σουπεροξειδικού ανιόντος στις βλαστογενείς ρίζες την δεύτερη εβδομάδα του πειράματος.



Εικόνα Α15. Ο εντοπισμός του σουπεροξειδικού ανιόντος στις βλαστογενείς ρίζες την τρίτη εβδομάδα του πειράματος.



Εικόνα A16.Ο εντοπισμός του σουπεροξειδικού ανιόντος στις βλαστογενείς ρίζες την τέταρτη εβδομάδα του πειράματος.