

**ΤΜΗΜΑ ΕΠΙΣΤΗΜΗΣ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ**  
**ΠΜΣ «ΣΥΓΧΡΟΝΑ ΣΥΣΤΗΜΑΤΑ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ»**

**Μάθημα:**

**Ολοκληρωμένη Διαχείριση Θερμοκηπιακών Καλλιεργειών – Υδροπονία**

**ΣΗΜΕΙΩΣΕΙΣ ΑΠΟ ΤΙΣ ΠΑΡΑΔΟΣΕΙΣ ΤΩΝ ΕΝΟΤΗΤΩΝ**

- 1. ΘΡΕΨΗ ΦΥΤΩΝ ΘΕΡΜΟΚΗΠΙΟΥ – ΑΠΟΡΡΟΦΗΣΗ & ΜΕΤΑΦΟΡΑ ΘΡΕΠΤΙΚΩΝ ΣΤΟΙΧΕΙΩΝ**
- 2. ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΚΕΣ ΔΙΑΤΑΡΧΕΣ ΚΗΠΕΥΤΙΚΩΝ ΘΕΡΜΟΚΗΠΙΟΥ**

## 1. Απαραίτητα θρεπτικά στοιχεία

Μέχρι σήμερα έχει αποδειχθεί ότι τα ανώτερα φυτά έχουν ανάγκη από 16 χημικά στοιχεία για να μπορούν να αναπτυχθούν και να ολοκληρώσουν τον βιολογικό τους κύκλο. Από τα στοιχεία αυτά, τα 9 είναι απαραίτητα σε μεγάλες ποσότητες και ονομάζονται **μακροστοιχεία** ενώ τα υπόλοιπα 7 είναι απαραίτητα μόνο σε ίχνη, δηλαδή σε πολύ μικρότερες ποσότητες σε σχέση με τα μακροστοιχεία και γι' αυτό ονομάζονται **ιχνοστοιχεία**. Η αναλογία στη συγκέντρωση μακροστοιχείων και ιχνοστοιχείων στους φυτικούς ιστούς ανέρχεται περίπου σε 1:500 έως 1:2.000. Τα μακροστοιχεία είναι ο άνθρακας (C), το οξυγόνο (O), το υδρογόνο (H), το άζωτο (N), ο φώσφορος (P), το θείο (S), το κάλιο (K), το ασβέστιο (Ca), και το μαγνήσιο (Mg). Τα ιχνοστοιχεία είναι ο σίδηρος (Fe), το μαγγάνιο (Mn) ο ψευδάργυρος (Zn), ο χαλκός (Cu) το βόριο (B), το μολυβδαίνιο (Mo) και το χλώριο (Cl). Οι διαφορές μεταξύ μακροστοιχείων και ιχνοστοιχείων όσον αφορά τις αναγκαίες ποσότητες για την κάλυψη των διατροφικών αναγκών των φυτών αντικατοπτρίζονται πολύ καλά στις διαφορές συγκέντρωσής τους στους φυτικούς ιστούς (Πίνακας 1.1).

Η θετική επίδραση που ασκεί στα φυτά η προσθήκη ορισμένων ανόργανων συστατικών (π.χ. στάχτη, ασβεστόλιθος) ήταν γνωστή στους ανθρώπους από τα αρχαία χρόνια. Η αντίληψη όμως ότι για να αυξηθούν και να αναπτυχθούν τα φυτά θα πρέπει να τους χορηγηθούν συγκεκριμένα ανόργανα στοιχεία ή χημικές ενώσεις διατυπώθηκε για πρώτη φορά από τον γερμανό επιστήμονα Justus von Liebig (1803-1873). Η επιστημονική αυτή άποψη, αρχικά βασιζόταν σε παρατηρήσεις και σε απλές δοκιμές, χωρίς να μπορεί να τεκμηριωθεί πειραματικά, δεδομένου ότι την εποχή εκείνη οι γνώσεις αναλυτικής χημείας ήταν εξαιρετικά περιορισμένες και τα όργανα αναλυτικών χημικών προσδιορισμών εξαιρετικά πρωτόγονα. Οι πρώτες αποδείξεις που τεκμηρίωναν την αναγκαιότητα ορισμένων ανόργανων στοιχείων στην διατροφή των φυτών παρασχέθηκαν από τους Knop (1859) και Sachs (1859, 1861). Οι δύο προαναφερόμενοι επιστήμονες απέδειξαν με πειράματα ανάπτυξης των φυτών σε υδατικά διαλύματα ανοργάνων αλάτων, ότι τα ανώτερα φυτά δεν μπορούν να αναπτυχθούν αν δεν έχουν στην διάθεσή τους κάλιο (K), ασβέστιο (Ca), μαγνήσιο (Mg), άζωτο (N), φώσφορο (P), θείο (S), και σίδηρο (Fe). Στην ανακάλυψή τους αυτή έφθασαν διατηρώντας τα φυτά σε θρεπτικά διαλύματα, όπου κάθε φορά έλειπε ένα ανόργανο στοιχείο από αυτά που περιείχαν οι φυτικοί ιστοί.

Πίνακας 1.1. Μέσοι όροι συγκεντρώσεων ανοργάνων στοιχείων στην ξηρή ουσία των φυτικών ιστών που θεωρούνται επαρκείς για την ανάπτυξη των ανώτερων φυτών (σύμφωνα με τον Epstein, 1965).

<i>Ανόργανο στοιχείο</i>	<i>μmol/g</i>	<i>mg/kg</i>	<i>%</i>	<i>Σχετικός αριθμός</i>
	<i>ξηράς ουσίας</i>	<i>(ppm)</i>	<i>στην ξηρά ουσία</i>	<i>ατόμων</i>
Μολυβδαίνιο (Mo)	0,001	0,1	-	1
Χαλκός (Cu)	0,10	6	-	100
Ψευδάργυρος (Zn)	0,30	20	-	300
Μαγγάνιο (Mn)	1,0	50	-	1.000
Σίδηρος (Fe)	2,0	100	-	2.000
Βόριο (B)	2,0	20	-	2.000
Χλώριο (Cl)	3,0	100	-	3.000
Θείο (S)	30	-	0,1	30.000
Φώσφορος (P)	60	-	0,2	60.000
Μαγνήσιο (Mg)	80	-	0,2	80.000
Ασβέστιο (Ca)	125	-	0,5	125.000
Κάλιο (K)	250	-	1,0	250.000
Άζωτο (N)	1.000	-	1,5	1.000.000
Υδρογόνο (H)	30.000	-	45	30.000.000
Οξυγόνο (O)	40.000	-	45	40.000.000
Άνθρακας (C)	60.000	-	6	60.000.000

Από την παράθεση των προαναφερθέντων ανοργάνων στοιχείων γίνεται φανερό ότι οι Knop (1859) και Sachs (1859, 1861) είχαν τεκμηριώσει ήδη από τα μέσα σχεδόν του περασμένου αιώνα την αναγκαιότητα όλων των χημικών στοιχείων που σήμερα είναι γνωστά ως μακροστοιχεία καθώς και ενός από τα ιχνοστοιχεία (Fe) για την ανάπτυξη των φυτών. Δεν μπόρεσαν όμως να αντιληφθούν την αναγκαιότητα εκείνων των χημικών στοιχείων που χρειάζονται σε πολύ μικρές ποσότητες στα φυτά και που γι' αυτό το λόγο σήμερα καλούνται ιχνοστοιχεία. Αυτό βέβαια ήταν φυσικό για την εποχή εκείνη, δεδομένου ότι με τις υπάρχουσες μεθόδους αναλυτικής χημείας ήταν αδύνατον να

παρασχεθούν στα φυτά θρεπτικά διαλύματα απαλλαγμένα τελείως από στοιχεία όπως το μαγγάνιο (Mn), ο ψευδάργυρος (Zn), ο χαλκός (Cu) το βόριο (B), το μολυβδαίνιο (Mo) και το χλώριο (Cl). Εκείνη την εποχή ήταν αδύνατον να παρασκευασθούν άλατα υψηλής καθαρότητας, δηλαδή άλατα που πρακτικά ήταν τελείως απαλλαγμένα από προσμείξεις άλλων αλάτων. Έτσι, ακόμη και αν δεν γινόταν προσθήκη κάποιου από αυτά τα στοιχεία στο θρεπτικό διάλυμα, κάποια μικρή ποσότητα υπήρχε ως πρόσμειξη σε άλλα άλατα. Προφανώς, η μικρή αυτή ποσότητα ήταν αρκετή στα φυτά για να καλύψουν τις ανάγκες τους, αφού οι ποσότητες που χρειαζόταν ήταν πολύ μικρές, με συνέπεια οι Sachs και Knorr να μην μπορέσουν να αντιληφθούν ότι και αυτά τα στοιχεία ήταν απαραίτητα για την ανάπτυξη των φυτών. Έτσι, για πάνω από μισό αιώνα ακόμη, η αναγκαιότητα των υπολοίπων ιχνοστοιχείων εκτός του σιδήρου στην διατροφή των φυτών παρέμεινε άγνωστη. Μόνον όταν η αναλυτική χημεία έκανε σημαντικές προόδους και κατέστη πλέον δυνατή η παρασκευή αλάτων πολύ πιο υψηλής καθαρότητας, έγινε δυνατή η ανακάλυψη της αναγκαιότητας και των υπολοίπων ιχνοστοιχείων για την θρέψη των φυτών. Η αρχή έγινε το 1922 με το μαγγάνιο και ακολούθησαν το βόριο, κ.λπ.. Η χρονολογία ανακάλυψης της αναγκαιότητας ενός εκάστου από τα ιχνοστοιχεία καθώς και τα ονόματα των ερευνητών που πρώτοι τεκμηρίωσαν το απαραίτητο αυτών για τα φυτά, παρατίθενται στον Πίνακα 1.2.

Πίνακας 1.2. Παράθεση των χρονολογιών ανακάλυψης της αναγκαιότητας ενός εκάστου από τα ιχνοστοιχεία για την θρέψη των φυτών καθώς και των επιστημόνων που το ανακάλυψαν (Marschner, 1995).

<b>Ιχνοστοιχείο</b>	<b>Έτος ανακάλυψης</b>	<b>Ερευνητής</b>
Σίδηρος	1860	J. Sachs
Μαγγάνιο	1922	J.S. McHague
Βόριο	1923	K. Warington
Ψευδάργυρος	1926	A.L. Sommer and C.B. Lipman
Χαλκός	1931	C.B. Lipman and G. MacKinney
Μολυβδαίνιο	1938	D.I. Arnon and P.R. Stout
Χλώριο	1954	T.C. Broyer <i>et al.</i>

Πριν γίνει οποιαδήποτε περαιτέρω αναφορά θα πρέπει να διευκρινισθεί η έννοια του «απαραίτητου» ενός θρεπτικού στοιχείου. Για να χαρακτηριστεί ένα θρεπτικό στοιχείο ως απαραίτητο δεν αρκεί να διαπιστωθεί η παρουσία του στους φυτικούς ιστούς αλλά θα πρέπει και να αποδειχθεί ότι η έλλειψή του καθιστά αδύνατη την ανάπτυξη του φυτού και την ολοκλήρωση του βιολογικού του κύκλου. Οι Arnon και Stout (1939) πρότειναν τα εξής κριτήρια για τον χαρακτηρισμό ενός ανόργανου στοιχείου ως απαραίτητου για την θρέψη ενός συγκεκριμένου είδους φυτού:

1. Χωρίς την παρουσία του συγκεκριμένου ανοργάνου στοιχείου τα φυτά δεν είναι σε θέση να αναπτυχθούν και να ολοκληρώσουν τον βιολογικό τους κύκλο,

2. Οι λειτουργίες που επιτελεί το συγκεκριμένο ανόργανο στοιχείο στα φυτά δεν μπορούν να υποκατασταθούν από ένα άλλο ανόργανο στοιχείο.

3. Το συγκεκριμένο ανόργανο στοιχείο θα πρέπει να συμμετέχει άμεσα στον μεταβολισμό του φυτού και όχι έμμεσα. Το συγκεκριμένο θρεπτικό στοιχείο δηλαδή δεν αρκεί να επηρεάζει θετικά για την ανάπτυξη του φυτού κάποιο χαρακτηριστικό στο περιβάλλον του, όπως για παράδειγμα την οξύτητα του εδάφους, ή την παρουσία άλλων χημικών στοιχείων σε τοξικά επίπεδα, κ.λπ., αλλά να συμμετέχει άμεσα στον μεταβολισμό του φυτού, επηρεάζοντας, π.χ. την λειτουργία κάποιου ενζύμου, κ.λπ.

Μολονότι τα παραπάνω κριτήρια είναι σαφέστατα, η διάκριση των χημικών στοιχείων που έχουν ανιχνευθεί σε φυτικούς ιστούς σε απαραίτητα και μη δεν είναι πάντοτε εύκολη. Τα 16 χημικά στοιχεία που αναφέρονται παραπάνω έχει αποδειχθεί ότι είναι απαραίτητα μόνο στα ανώτερα φυτά. Αντίθετα, στους κατώτερους φυτικούς οργανισμούς, κάποια από αυτά δεν θεωρούνται απαραίτητα, όπως π.χ. το ασβέστιο και το βόριο για τους μύκητες. Αντίστοιχα, κάποια άλλα χημικά στοιχεία, εκτός των 16 προαναφερομένων, όπως π.χ. το ιώδιο (I) και το βανάδιο (V), θεωρούνται απαραίτητα σε αρκετά είδη κατώτερων φυτών, ενώ στα ανώτερα φυτά δεν είναι ποτέ αναγκαία. Πρέπει επίσης να αναφερθεί ότι η αναγκαιότητα του χλωρίου, μολονότι θεωρείται ότι ισχύει για όλα τα ανώτερα φυτά, μέχρι σήμερα έχει αποδειχθεί πειραματικά μόνον για έναν περιορισμένο αριθμό φυτικών ειδών. Τέλος υπάρχουν ανόργανα στοιχεία όπως το νάτριο (Na), το πυρίτιο (Si) και το κοβάλτιο (Co), για τα οποία έχει αποδειχθεί ότι είναι αναγκαία για ορισμένα μόνο είδη ανώτερων φυτών. Αντίθετα, σε άλλα βοτανικά είδη ανώτερων φυτών, η έρευνα έδειξε ότι τα τρία προαναφερθέντα ανόργανα στοιχεία δεν είναι αναγκαία, με βάση τα κριτήρια των Arnon και Stout (1939). Όπως θα αναλυθεί διεξοδικά στο σχετικό κεφάλαιο, τα στοιχεία αυτά,

χωρίς να είναι απαραίτητα, συχνά είναι επωφελή για την ανάπτυξη των φυτών και γι' αυτό χαρακτηρίζονται ως ωφέλιμα στοιχεία (beneficial elements).

Από τα μακροστοιχεία, τον άνθρακα τα φυτά τον προσλαμβάνουν από την ατμόσφαιρα ως διοξείδιο του άνθρακα (CO<sub>2</sub>) κατά την φωτοσύνθεση. Το υδρογόνο και το οξυγόνο είναι συστατικά του νερού και επομένως αυτά τα χημικά στοιχεία τα φυτά τα προσλαμβάνουν μέσω της απορρόφησης νερού. Επιπλέον, τα φυτά προσλαμβάνουν οξυγόνο και απευθείας από τον ατμοσφαιρικό αέρα, μέσω των στοματίων των φύλλων για τις ανάγκες της αναπνοής. Τα υπόλοιπα έξι μακροστοιχεία δηλαδή το άζωτο (N), τον φώσφορο (P), το θείο (S), το κάλιο (K), το ασβέστιο (Ca) και το μαγνήσιο (Mg) προσλαμβάνονται δια μέσου των ριζών με τρόπο που θα αναλυθεί διεξοδικά σε επόμενο κεφάλαιο.

Όσον αφορά τα επτά ιχνοστοιχεία (Fe, Mn, Zn, Cu, B, Cl και Mo), η πρόσληψή τους κατά βάση γίνεται δια μέσου των ριζών. Ειδικά το χλώριο όμως, το οποίο στα φυτά είναι αναγκαίο σε απειροελάχιστες ποσότητες, έχει αποδειχθεί ότι σε περίπτωση έλλειψης μπορεί να προσληφθεί και σε αέρια μορφή μέσω των φύλλων. Στην πράξη βέβαια, η περιεκτικότητα του χλωρίου στο έδαφος και επομένως και στα εδαφικά νερά είναι υπεραρκετή για την ανάπτυξη των φυτών και επομένως η πρόσληψή του από τα φύλλα δεν είναι συνήθως αναγκαία.

Πίνακας 1.3. Μορφές πρόσληψης των θρεπτικών στοιχείων από τα φυτά.

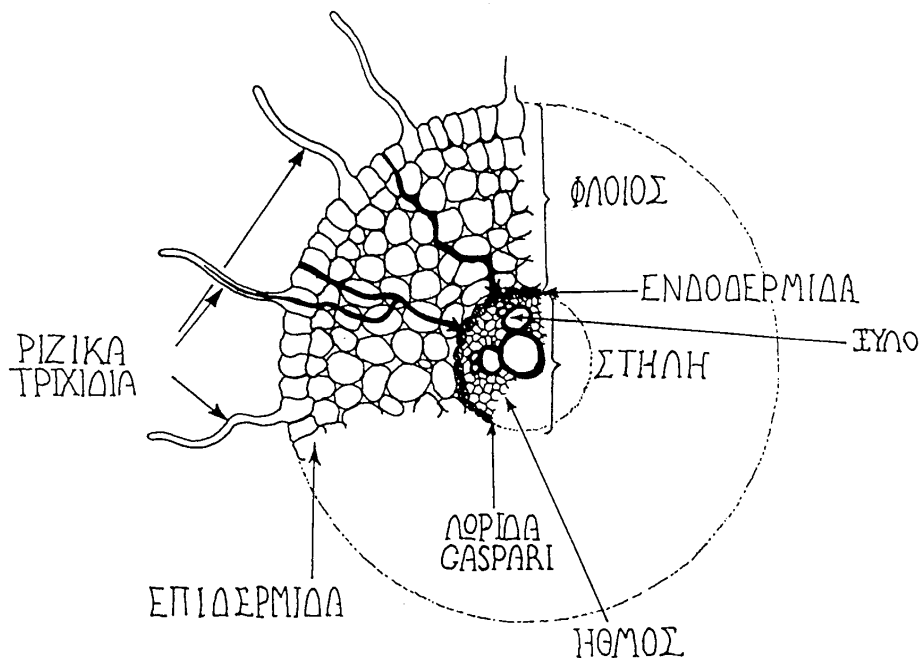
<i>Μακροστοιχείο</i>	<i>χημική μορφή</i>	<i>ιχνοστοιχείο</i>	<i>χημική μορφή</i>
Άζωτο (N)	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	σίδηρος (Fe)	Fe <sup>2+</sup>
Φώσφορος (P)	H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> <sup>-</sup>	μαγγάνιο (Mn)	Mn <sup>2+</sup>
Θείο (S)	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Ψευδάργυρος (Zn)	Zn <sup>2+</sup>
Κάλιο (K)	K <sup>+</sup>	χαλκός (Cu)	Cu <sup>2+</sup>
Ασβέστιο (Ca)	Ca <sup>2+</sup>	βόριο (B)	H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub>
Μαγνήσιο (Mg)	Mg <sup>2+</sup>	μολυβδαίνιο (Mo)	MoO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>
		χλώριο (Cl)	Cl <sup>-</sup>

Η μορφή απορρόφησης των θρεπτικών στοιχείων από τα φυτά συνήθως αντιστοιχεί σε ιόντα, τουλάχιστον όσον αφορά εκείνα τα οποία προσλαμβάνονται μέσω των ριζών των φυτών. Στον Πίνακα 1.3 παρατίθενται οι μορφές πρόσληψης από τα φυτά όλων των χημικών στοιχείων που θεωρούνται απαραίτητα για την θρέψη των φυτών.

## 2. Απορρόφηση θρεπτικών στοιχείων από την ρίζα

### 2.1. Είσοδος θρεπτικών στοιχείων στο εσωτερικό της ρίζας

Είναι γνωστό ότι η εξωτερική επιφάνεια της ρίζας δεν διαθέτει την κηρώδη επικάλυψη που υπάρχει στα υπέργεια φυτικά όργανα για να τα προστατεύει από την εξάτμιση και είναι γνωστή ως εφυμενίδα. Συνεπώς, τα ανόργανα ιόντα, μόλις φθάνουν στην εξωτερική επιφάνεια της ρίζας διεισδύουν εύκολα στο εσωτερικό της και συγκεκριμένα στο φλοιώδες παρέγχυμα (Σχ. 3.2) μέσω των κενών που αφήνουν οι μεσοκυττάριοι χώροι και οι πόροι που υφίστανται μεταξύ των στρώσεων των κυτταρικών τοιχωμάτων.



Σχ. 2.1. Οι εναλλακτικές πύλες εισόδου και οι αντίστοιχες δυνατότητες κίνησης του εδαφικού νερού και των διαλυμένων σε αυτό θρεπτικών στοιχείων μέσα στο φλοιώδες παρέγχυμα.

Όταν τα ιόντα εισέρχονται μέσα στη ρίζα έχουν τις εξής τρεις δυνατότητες:

- Να κινηθούν δια μέσου των μεσοκυτταρίων χώρων και των πόρων των κυτταρικών τοιχωμάτων. Ο χώρος της ρίζας που καταλαμβάνουν οι μεσοκυττάριοι χώροι και τα



κυτταρικά τοιχώματα, επειδή είναι εκτός του πρωτοπλάστη, δηλαδή εκτός της ζώσης ύλης των κυττάρων, καλείται **αποπλάστης** η δε κίνηση των ιόντων μέσω αυτού καλείται **αποπλασμική κίνηση**.

- Να δεσμευθούν χαλαρά στα ελεύθερα ηλεκτρικά φορτία που υπάρχουν στα δομικά υλικά των κυτταρικών τοιχωμάτων. Τα συστατικά που απαρτίζουν τα κυτταρικά τοιχώματα (πηκτίνες, κυτταρίνες, κ.λπ.) περιλαμβάνουν στο μόριό τους καρβοξυλικές ρίζες καθώς και άλλες θέσεις αρνητικών κυρίως φορτίων, με αποτέλεσμα να συμπεριφέρονται όπως ακριβώς τα κολλοειδή του εδάφους όσον αφορά την προσρόφηση κατιόντων. Απελευθερώνουν δηλαδή ιόντα υδρογόνου από τις καρβοξυλικές ομάδες τα οποία ανταλλάσσουν με άλλα κατιόντα, όπως το Ca, το Mg, το K, κ.λπ. Γι' αυτό το λόγο, τα δομικά συστατικά των κυτταρικών τοιχωμάτων συχνά περιγράφονται με τον όρο «κολλοειδή των κυτταρικών τοιχωμάτων».
- Να εισέλθουν στο εσωτερικό των κυττάρων του φλοιώδους παρεγχύματος, δηλαδή στον πρωτοπλάστη, διαπερνώντας το πλασμάλημμα. Σε αντιδιαστολή με τον αποπλάστη, το σύνολο των πρωτοπλαστών όλων των κυττάρων, οι οποίοι συνδέονται μεταξύ τους μέσω του ενδοπλασμικού δικτύου, καλείται **συμπλάστης** ενώ η κίνηση των ιόντων μέσω των πρωτοπλαστών των κυττάρων καλείται **συμπλασμική κίνηση**. Στην τελευταία περίπτωση, η μετακίνηση ελέγχεται από μεταβολικές διεργασίες που λαμβάνουν χώρα στις κυτταρικές μεμβράνες, οπότε η ζώσα ύλη ασκεί έλεγχο στο είδος και την ποσότητα των ιόντων που εισέρχονται μέσα στον πρωτοπλάστη των κυττάρων.

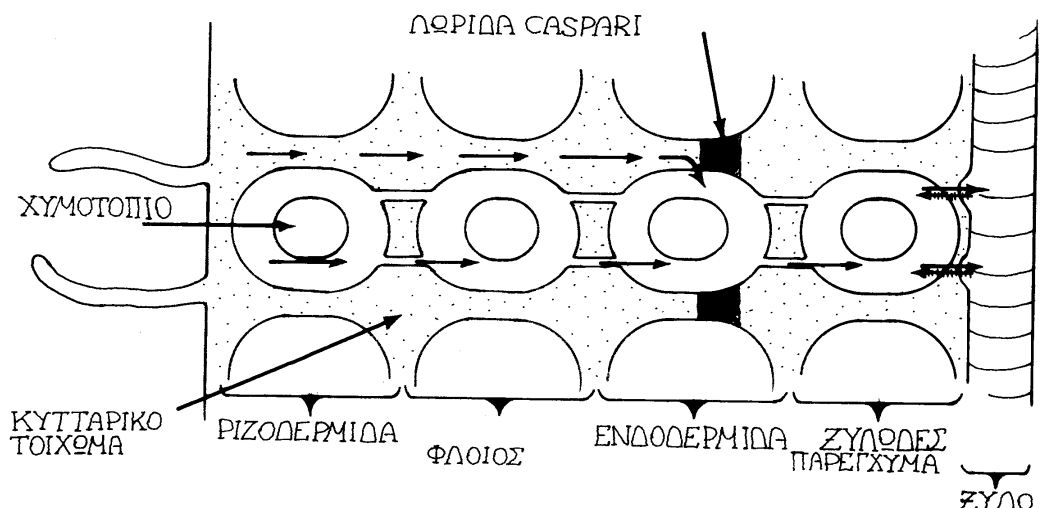
## 2.2. Κίνηση ιόντων στον ελεύθερο χώρο της ρίζας

Οι μεσοκυττάριοι χώροι συνιστούν έναν συνεχή, λαβυρινθώδη χώρο ο οποίος δεν διαχωρίζεται από ζωντανά όργανα (π.χ. πλασμάλημμα) και συνεπώς μπορεί να θεωρηθεί ότι αποτελεί φυσική συνέχεια των εδαφικών πόρων. Εκτός όμως από τους μεσοκυττάριους χώρους, ένα μέρος από τον χώρο της ρίζας εξωτερικά του συμπλάσματος το καταλαμβάνουν τα κυτταρικά τοιχώματα. Τα κυτταρικά τοιχώματα είναι νεκρά συστατικά και ως εκ τούτου ούτε και εκεί ασκείται κάποιος έλεγχος από τα ζώντα κύτταρα του φυτού στην κίνηση των θρεπτικών στοιχείων. Τα κυτταρικά τοιχώματα των νεαρών, μεταβολικά ενεργών ριζών αποτελούνται κυρίως από πρωτογενείς στρώσεις πηκτίνης, μίας ουσίας που είναι σχετικά ελαστική. Με την πάροδο του χρόνου όμως στα κυτταρικά τοιχώματα

εναποτίθενται δευτερογενείς στρώσεις από κυτταρίνες, ημικυτταρίνες και αργότερα από λιγνίνη καθώς και από ρητινώδεις ουσίες. Μεταξύ όμως των στρώσεων των ουσιών που απαρτίζουν τα κυτταρικά τοιχώματα υπάρχουν κενά (πόροι) μέσω των οποίων μπορεί να κινείται το νερό καθώς και τα διαλυμένα σε αυτό ανόργανα ιόντα, δεδομένου ότι το μέγεθός τους είναι σχετικά μικρό σε σύγκριση με το μέγεθος των πόρων αυτών.

Αφού η εξωτερική επιφάνεια της ρίζας δεν καλύπτεται από εφυμενίδα, οι μεσοκυττάριοι χώροι και οι μικροπόροι των κυτταρικών τοιχωμάτων αποτελούν προέκταση του εξωτερικού χώρου της. Έτσι, τα ανόργανα ιόντα που βρίσκονται στον εξωτερικό χώρο διεισδύουν εύκολα στο εσωτερικό της ρίζας και συγκεκριμένα στο φλοιώδες παρέγχυμα (Εικ. 2.1) μέσω διάχυσης ή μαζικής ροής. Γι αυτό ο χώρος της ρίζας που καταλαμβάνει το δίκτυο των μεσοκυτταρίων χώρων και των μικροπόρων των κυτταρικών τοιχωμάτων καλείται **ελεύθερος χώρος νερού (water free space, WFS)** ενώ η κίνηση των θρεπτικών στοιχείων δια μέσου αυτού καλείται **κίνηση στον ελεύθερο χώρο νερού**.

Ένα μέρος των ιόντων που εισέρχονται στον ελεύθερο χώρο της ρίζας αρχικά κινείται αποπλασματικά δια μέσου των μεσοκυτταρίων χώρων και των μικροπόρων των κυτταρικών τοιχωμάτων. Όπως ήδη αναφέρθηκε, η κίνηση των ιόντων στον ελεύθερο χώρο της ρίζας γίνεται με διάχυση και μαζική ροή κάτω απ' την επίδραση του ρεύματος διαπνοής και συνεπώς δεν ελέγχεται από τα ζωντανά κύτταρα.



Σχ. 2.2. Επίδραση της λωρίδας του Caspari στην πορεία της κίνησης του νερού και των διαλυμένων σε αυτό θρεπτικών στοιχείων προς τον κεντρικό κύλινδρο.

Μόλις όμως τα ιόντα φθάνουν στην ενδοδερμίδα, προσκρούουν στην αποφελλωμένη **λωρίδα του Caspari** (Σχ. 2.2) η οποία αποτελεί ανυπέρβλητο εμπόδιο για την περαιτέρω κίνησή τους προς τον κεντρικό κύλινδρο της ρίζας όπου βρίσκονται τα αγγεία του ξύλου. Τότε, για να παρακάμψουν αυτό το εμπόδιο, τα ιόντα εξαναγκάζονται να εισέλθουν στο κυτόπλασμα των ενδοδερμικών κυττάρων, ώστε να προχωρήσουν προς τον κεντρικό κύλινδρο της ρίζας. Επομένως, η κίνηση στον ελεύθερο χώρο της ρίζας δεν οδηγεί μακρύτερα από την στρώση των κυττάρων της ενδοδερμίδας. Μετά την είσοδο στο κυτόπλασμα των κυττάρων της ενδοδερμίδας η περαιτέρω μετακίνηση των ιόντων είναι πλέον συμπλασμική. Για την συμπλασμική κίνηση των ιόντων που απορροφώνται από τις ρίζες η οποία αποτελεί διεργασία – κλειδί για την θρέψη των φυτών, γίνεται εκτενής αναφορά στην παράγραφο 2.4.

### 2.3. Η δέσμευση στον ελεύθερο χώρο κατά Donnan

Όπως προαναφέρθηκε, τα κolloειδή των κυτταρικών τοιχωμάτων απελευθερώνουν ιόντα υδρογόνου από τις καρβοξυλικές ομάδες που φέρουν και τα ανταλλάσσουν με άλλα κατιόντα, όπως το Ca, το Mg, το K, ο Fe, κ.λπ.

Σύμφωνα με τις ισορροπίες κατά Donnan οι αναλογίες προσρόφησης μεταξύ κατιόντων διαφορετικού σθένους στα αρνητικά φορτία των κolloειδών συστατικών των κυτταρικών τοιχωμάτων (πηκτίνες, κυτταρίνες, ημικυτταρίνες, λιγνίνες) αποδίδονται από την παρακάτω ισότητα:

$$\frac{[Cat.^+]_{\deltaιαλ.}}{[Cat.^+]_{\kappaολλ.}} = \frac{\sqrt{[Cat.^{2+}]_{\deltaιαλ.}}}{\sqrt{[Cat.^{2+}]_{\kappaολλ.}}} = \frac{\sqrt[3]{[Cat.^{3+}]_{\deltaιαλ.}}}{\sqrt[3]{[Cat.^{3+}]_{\kappaολλ.}}} \quad (2.1.)$$

Από την σχέση (3.1) φαίνεται ότι τα τρισθενή κατιόντα δεσμεύονται ισχυρότερα από τα δισθενή και αυτά με τη σειρά τους ισχυρότερα από τα μονοσθενή. Τα κατιόντα των θρεπτικών στοιχείων όμως είναι είτε μονοσθενή είτε δισθενή, με εξαίρεση τον τρισθενή σίδηρο του οποίου όμως η συγκέντρωση στο εδαφικό διάλυμα είναι κατά κανόνα απειροελάχιστη. Με δεδομένο ότι το συντριπτικά μεγαλύτερο ποσοστό των κατιόντων που είναι διαλυμένα στο εδαφικό διάλυμα αντιστοιχεί στα μακροστοιχεία K, Ca και Mg γίνεται φανερό ότι τα κατιόντα που προσροφώνται κατά κύριο λόγο στα κolloειδή των

κυτταρικών τοιχωμάτων είναι το δισθενή κατιόντα Ca και Mg. Λόγω της δέσμευσης των κατιόντων σε θέσεις αρνητικών φορτίων σύμφωνα με τις ισορροπίες κατά Donnan, ο χώρος που αντιστοιχεί στα κολλοειδή των κυτταρικών τοιχωμάτων καλείται **ελεύθερος χώρος Donnan (Donnan free space, DFS)**. Ο ελεύθερος χώρος Donnan μαζί με τον ελεύθερο χώρο νερού συνιστούν τον **ελεύθερο χώρο της ρίζας**.

#### 2.4. Συμπλασμική κίνηση - Ενεργός μεταφορά

Η είσοδος ενός ιόντος απ' το εξωτερικό μέσο προς το εσωτερικό του κυττάρου απαιτεί την διέλευση μέσω της κυτταρικής μεμβράνης ή πλασμαλήμματος όπως αλλιώς λέγεται. Με βάση φυσικοχημικά κριτήρια, η κίνηση ενός ιόντος από ένα μέσο σε ένα άλλο εξαρτάται αφενός μεν από την διαφορά συγκέντρωσης και αφετέρου από την διαφορά ηλεκτρικού φορτίου μεταξύ μεταξύ των δύο μέσων, δηλαδή στην συγκεκριμένη περίπτωση μεταξύ του εξωτερικού και του εσωτερικού του κυττάρου. Τόσο όμως η διαφορά συγκεντρώσεων, ή πιο σωστά, η διαφορά του χημικού δυναμικού, όσο και η διαφορά ηλεκτρικού φορτίου, δηλαδή ηλεκτρικού δυναμικού συμβάλλουν στην **παθητική μεταφορά**, δηλαδή μεταφορά που δεν απαιτεί προσφορά επιπλέον ενέργειας αλλά προκαλείται από τις υπάρχουσες διαφορές χημικής και/ή ηλεκτρικής ενέργειας (δυναμικών). Έτσι, όταν η μεταφορά ενός ιόντος γίνεται από την περιοχή με μεγαλύτερη συγκέντρωση (μεγαλύτερο χημικό δυναμικό) προς την περιοχή με χαμηλότερη συγκέντρωση (μικρότερο χημικό δυναμικό) πρόκειται για παθητική μεταφορά. Αντίστοιχα, όσον αφορά το ηλεκτρικό δυναμικό η μεταφορά των κατιόντων γίνεται από τα θετικότερα προς τα αρνητικότερα δυναμικά και αντιστρόφως για τα ανιόντα. Στην περίπτωση της παθητικής απορρόφησης παρατηρείται κίνηση ιόντων αντίθετου φορτίου προς την ίδια κατεύθυνση για να αποκατασταθεί η ηλεκτροχημική ισορροπία και στις δύο πλευρές της μεμβράνης.

Αντίθετα με τα παραπάνω, όταν η κίνηση του ιόντος γίνεται σε κατεύθυνση αντίθετη προς την κλίση του ηλεκτροχημικού δυναμικού, έχουμε **ενεργό απορρόφηση**. Η ενεργός απορρόφηση είναι γνωστή επίσης και με τον όρο **ενεργός μεταφορά**. Η ενεργός μεταφορά των ιόντων στον πρωτοπλάστη απαιτεί εξωτερική ενέργεια προερχόμενη από τον μεταβολισμό του κυττάρου με στόχο την αντιστροφή της φυσικής ροής της ενέργειας. Για να γίνει αυτό αντιληπτό, ως φυσικό ανάλογο μπορεί να αναφερθεί το εξής απλό

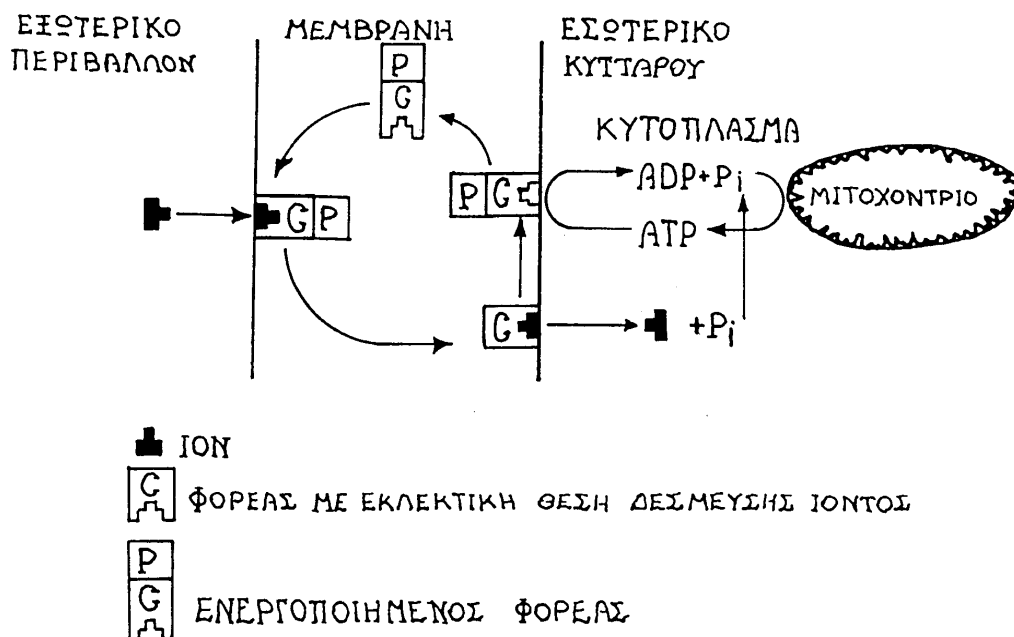
παράδειγμα: Η φυσική ροή ενός ποταμού γίνεται προς την κατεύθυνση της κλίσης του εδάφους, δηλαδή από το υψηλότερο προς το χαμηλότερο υψόμετρο. Για να μεταφερθεί νερό αντίθετα προς την φυσική ροή του ποταμού, απαιτείται μία αντλία (φυσικό ανάλογο των μηχανισμών ενεργού μεταφοράς του κυττάρου) και η δαπάνη ενέργειας για την λειτουργία της αντλίας (φυσικό ανάλογο της μεταβολικής ενέργειας του κυττάρου).

Όπως είναι ευνόητο, η συνεχής μεταφορά ιόντων από μία περιοχή χαμηλότερης συγκέντρωσης προς μία περιοχή υψηλότερης συγκέντρωσης οδηγεί στην συνεχή διεύρυνση της διαφοράς συγκεντρώσεων μεταξύ των δύο μέσων. Όσο πιο εντατικά απορροφάται ένα ιόν με ενεργό μεταφορά, δηλαδή όσο πιο αποτελεσματικός είναι ο μηχανισμός ενεργού απορρόφησης, τόσο πιο υψηλή είναι η διαφορά της συγκέντρωσης αυτού στο εσωτερικό μέσο σε σύγκριση με το εξωτερικό. Αντίστροφα, είναι προφανές ότι η διαπίστωση ότι ένα ιόν βρίσκεται σε πολύ υψηλότερη συγκέντρωση στο εσωτερικό των κυττάρων σε σύγκριση με το εξωτερικό μέσο που το περιβάλλει είναι μία αξιόπιστη απόδειξη ότι η μεταφορά του ιόντος αυτού μέσω της κυτταρικής μεμβράνης γίνεται με την βοήθεια ενεργού μεταφοράς. Πράγματι, όπως φαίνεται στον Πίνακα 3.3, τα ιόντα  $K$ ,  $H_2PO_4^-$  και  $NO_3^-$  πρέπει να μεταφέρονται μέσω πολύ αποτελεσματικών μηχανισμών ενεργού μεταφοράς, ενώ για τα υπόλοιπα ιόντα αυτό ισχύει μόνον σε πολύ χαμηλές συγκεντρώσεις.

Πίνακας 3.3. Διαφορές συγκέντρωσης (mM) θρεπτικών στοιχείων στο εξωτερικό μέσο (εδαφικό διάλυμα) και στον κυτταρικό χυμό ριζών καλαμποκιού και φασολιού (Marschner, 1995).

<i>Ιόν</i>	<i>Εξωτερική συγκέντρωση (mM)</i>		<i>Συγκέντρωση στον κυτταρικό χυμό (mM)</i>	
	<i>Αρχική</i>	<i>Μετά 4 ημέρες</i>	<i>Καλαμπόκι</i>	<i>Φασόλι</i>
Κάλιο	2,00	0,14	0,67	160
Ασβέστιο	1,00	0,94	0,59	3
Νάτριο	0,32	0,51	0,58	0,6
Φώσφορος	0,25	0,06	0,09	6
Νιτρικά	2,00	0,13	0,07	38
Θειικά	0,67	0,61	0,81	14

Η ενεργός μεταφορά των ιόντων ερμηνεύεται με τη θεωρία των φορέων η οποία είναι σήμερα γενικά αποδεκτή. Σύμφωνα με τη θεωρία αυτή η μεταφορά ενός ιόντος δια μέσου της μεμβράνης, από μία χαμηλότερη σε μία υψηλότερη ενεργειακή στάθμη, γίνεται με τη βοήθεια ενός φορέως. Ο φορέας αυτός σχηματίζει ένα σύμπλοκο με το προς μεταφορά ιόν στην εξωτερική πλευρά της μεμβράνης. Το σύμπλοκο αυτό, αντίθετα με το ελεύθερο ιόν, «αναγνωρίζεται» από την κυτταρική μεμβράνη και αφήνεται εκλεκτικά να την διαπεράσει. Μόλις φθάνει στο εσωτερικό του κυττάρου, το σύμπλοκο διασπάται, οπότε το ιόν απελευθερώνεται, ενώ ο φορέας διαπερνά πάλι την μεμβράνη προς τα έξω οπότε επανέρχεται στην εξωτερική της επιφάνεια για να μεταφέρει ένα νέο ιόν, κ.ο.κ. Η παραπάνω διαδικασία για να πραγματοποιηθεί όμως χρειάζεται σε μία τουλάχιστον περίπτωση την προσφορά μεταβολικής ενέργειας. Ειδικότερα, είτε η συνένωση του ιόντος με τον φορέα στην εξωτερική επιφάνεια της κυτταρικής μεμβράνης, είτε η απελευθέρωση του ιόντος στην εσωτερική της επιφάνεια είναι ενδεργονική αντίδραση (δηλαδή απαιτεί την προσφορά ενέργειας για να πραγματοποιηθεί).



Σχήμα 2.3. Μεταφορά ιόντος από το εξωτερικό μέσο προς το εσωτερικό του κυττάρου μέσω του φορέως ©.

Η διαδικασία αυτή απεικονίζεται στο Σχήμα 2.3. Για την ενεργοποίηση του φορέα, ένα ATP διασπάται σε ADP απελευθερώνοντας ενέργεια. Στη συνέχεια το ADP μετατρέπεται πάλι σε ATP κατόπιν συνένωσης με ένα φωσφορικό ιόν ( $P_i$ ) χρησιμοποιώντας ενέργεια από την αναπνοή που λαμβάνει χώρα στα μιτοχόνδρια. Η μεταβολική ενέργεια είναι αναγκαία για την επαναφορά του φορέα C (carrier) σε ενεργοποιημένη κατάσταση στο εσωτερικό της κυτταρικής μεμβράνης. Η μετατροπή αυτή γίνεται στην εσωτερική επιφάνεια της μεμβράνης και επιτυγχάνεται μέσω ενζυμικής φωσφορυλίωσης του φορέα C. Μετά την ενεργοποίησή του, ο φορέας μεταβαίνει στο εξωτερικό της κυτταρικής μεμβράνης, δημιουργεί σύμπλοκο με το ιόν, διέρχεται ξανά μέσω αυτής προς την αντίθετη κατεύθυνση και αφού φθάσει στο εσωτερικό της διασπάται και απελευθερώνει το ιόν. Σύμφωνα με αυτή την θεωρία, η διάσπαση του συμπλόκου είναι εξεργονική αντίδραση και επομένως ο φορέας C μετά την απελευθέρωση του μεταφερθέντος ιόντος έχει χαμηλό ενεργειακό περιεχόμενο και δεν είναι πλέον σε θέση να διασχίσει την κυτταρική μεμβράνη και να συνενωθεί ξανά με άλλο ιόν για να το μεταφέρει στο εσωτερικό της. Για να μπορέσει να το κάνει αυτό θα πρέπει να ξαναενεργοποιηθεί δια μέσου οξειδωτικής φωσφορυλίωσης, κ.ο.κ. Στις ρίζες η ενέργεια για την φωσφορυλίωση του φορέα C προέρχεται απ' την ενέργεια που απελευθερώνεται μέσω της αναπνοής ενώ στα φύλλα από τις φωτοσυνθετικές φωσφορυλιώσεις.

Θα πρέπει να διευκρινισθεί ότι όχι μόνον η ενεργός αλλά και η παθητική μεταφορά ιόντων μέσα απ' τις μεμβράνες γίνεται με τη βοήθεια φορέων. Οι φορείς επιτρέπουν την γρήγορη διείσδυση των ενυδατωμένων ιόντων μέσα στις μεμβράνες και την μετάβασή τους στο εσωτερικό των κυττάρων. Η διαδικασία αυτή θα ήταν πολύ βραδεία, αν όχι αδύνατη, αν λάβει κανείς υπόψη του την υδρόφοβη φύση των μεμβρανών. Η διαφορά μεταξύ της απλής διαχύσεως μέσα απ' την μεμβράνη και της ενεργού απορρόφησης είναι ότι οι φορείς στη δεύτερη περίπτωση, απαιτούν ενεργοποίηση, ώστε η μετακίνηση να γίνει σε κατεύθυνση αντίθετη προς αυτή που μπορεί να γίνει παθητικά.

## **2.5. Ανταγωνισμός μεταξύ ιόντων κατά την απορρόφησή τους**

Σε μικρές έως φυσιολογικές συγκεντρώσεις, η απορρόφηση ενός ιόντος δεν επηρεάζεται από την παρουσία άλλων ιόντων στο εδαφικό διάλυμα, εκτός εάν πρόκειται για ιόντα τελείως όμοια μεταξύ τους όπως π.χ. το κάλιο και το ρουβίδιο, το ασβέστιο και το

στρόντιο, κ.λπ. Η έλλειψη αλληλεπίδρασης μεταξύ των ιόντων κατά την απορρόφησή τους από το φυτό όταν βρίσκονται σε χαμηλές συγκεντρώσεις οφείλεται στο γεγονός ότι, όπως προαναφέρθηκε, κάθε ιόν μεταφέρεται με την βοήθεια ενός ξεχωριστού φορέως, ο οποίος είναι απόλυτα εξειδικευμένος για το συγκεκριμένο ιόν.

Όταν όμως οι συγκεντρώσεις που επικρατούν στο μέσο ανάπτυξης της ρίζας είναι υψηλές, όπως συμβαίνει στην περίπτωση πυκνών διαλυμάτων, εκδηλώνεται αλληλεπίδραση μεταξύ ορισμένων ιόντων κατά την απορρόφησή τους απ' τα φυτά. Έτσι, η παρουσία ενός ιόντος μέσα σ' ένα διάλυμα, παράλληλα με ένα άλλο ιόν του ίδιου φορτίου, μπορεί να επιβραδύνει την απορρόφηση του δεύτερου ιόντος από το φυτό, ή να την επιταχύνει ή ακόμα και να μην την επηρεάσει. Ο ανταγωνισμός των ιόντων μπορεί να αντιστοιχεί σε ανταγωνιστική παρεμπόδιση, δηλαδή στην εκδίωξη ενός ιόντος απ' τον φορέα και τη κατάληψη της θέσης από άλλο ιόν. Τέτοια φαινόμενα όμως μπορούν να συμβούν μόνον όταν πρόκειται για αναλόγου δομής ιόντα. Μία δεύτερη περίπτωση ανταγωνισμού οφείλεται στην αλλοίωση των ιδιοτήτων του φορέα απ' τον ανταγωνιστή η οποία έχει σαν αποτέλεσμα την αδυναμία του να σχηματίσει σύμπλοκο με το ιόν ώστε να το μεταφέρει στο εσωτερικό του κυττάρου.



### 3. Διακίνηση θρεπτικών ιόντων μέσα στο φυτό

#### 3.1. Είσοδος θρεπτικών στοιχείων στα αγγεία του ξύλου

Τα ιόντα που βρίσκονται σε σχετικά μικρές συγκεντρώσεις στο περιβάλλον των ριζών σε σύγκριση με τις συγκεντρώσεις που διαπιστώνονται στον κυτταρικό χυμό της ρίζας ( $K$ ,  $H_2PO_4^-$ ,  $NO_3^-$ ,  $Fe$ , κ.λπ.) κινούνται κυρίως συμπλασμικά. Αυτό σημαίνει ότι το μεγαλύτερο μέρος των ιόντων αυτών υφίσταται ενεργό απορρόφηση στο κυττόπλασμα των κυττάρων της ριζοδερμίδας ή του φλοιώδους παρεγχύματος. Από εκεί τα ιόντα κινούνται συμπλασμικά προς τον κεντρικό κύλινδρο με τη βοήθεια του ενδοπλασμικού δικτύου το οποίο τους επιτρέπει την μετακίνηση από κύτταρο σε κύτταρο. Έτσι τα μετακινούμενα ιόντα δεν είναι αναγκαίο να διαπεράσουν ξανά το πλασμαλήμμα για να εξέλθουν από το ένα κύτταρο και να εισέλθουν ξανά στο επόμενο ώστε να μετακινηθούν συμπλασμικά. Παράλληλα με την μετακίνηση από πρωτοπλάστη σε πρωτοπλάστη μέσω του ενδοπλασμικού δικτύου των κυττάρων, τα ιόντα έχουν την δυνατότητα να διαπεράσουν και τον τονοπλάστη και να καταλήξουν στο χυμοτόπιο. Από το χυμοτόπιο όμως τα ιόντα δύσκολα επανέρχονται στο κυτόπλασμα, ώστε να βρεθούν και πάλι στο σύστημα μεταφοράς προς τον κεντρικό κύλινδρο.

Αντίθετα με τα παραπάνω, τα ιόντα που βρίσκονται σε υψηλές συγκεντρώσεις στο μέσο ανάπτυξης ( $Ca$ ,  $Mg$ ,  $SO_4^-$ , κ.λπ.) προτιμούν την αποπλασμική κίνηση μόλις εισέλθουν μέσα στη ρίζα. Στην κίνηση αυτή όμως, η αποφελλωμένη λωρίδα του Caspari που υπάρχει στα κύτταρα της ενδοδερμίδας αποτελεί ανυπέρβλητο εμπόδιο. Η λωρίδα αυτή εξαναγκάζει τα ιόντα να περάσουν στο κυττόπλασμα των ενδοδερμικών κυττάρων για να την παρακάμψουν. Μία εναλλακτική δυνατότητα για τα ιόντα αυτά είναι να εισέλθουν στον κεντρικό κύλινδρο από τις κορυφές των ριζικών τριχιδίων, όπου ακόμη δεν έχει ολοκληρωθεί ο σχηματισμός της αποφελλωμένης λωρίδας του Caspari. Οι ποσότητες θρεπτικών στοιχείων όμως που μπορούν να εισέλθουν στον κεντρικό κύλινδρο μέσω αυτής της οδού είναι άξιες λόγου μόνον όταν οι συγκεντρώσεις τους στο εδαφικό διάλυμα είναι σχετικά υψηλές σε σύγκριση με τις ανάγκες των φυτών. Επομένως αυτή η οδός εισόδου θρεπτικών στοιχείων στον κεντρικό κύλινδρο είναι σημαντική μόνον για το  $Ca$ , το  $Mg$ , το  $SO_4^-$ , και ορισμένα ιχνοστοιχεία. Ακόμη όμως και αυτά τα ιόντα, για να εισέλθουν στον

μεταβολισμό του φυτού θα πρέπει κάποια στιγμή να διαπεράσουν την κυτταρική μεμβράνη και να εισέλθουν στον πρωτοπλάστη.

Όσον αφορά τα ιόντα που κινούνται κυρίως συμπλασμικά μέσα στην ρίζα, τελικά θα πρέπει και αυτά να εισέλθουν στα αγγεία του ξύλου για να μεταφερθούν στο υπέργειο μέρος του φυτού. Είναι γνωστό ότι τα αγγεία του ξύλου συνίστανται από τα κυτταρικά τοιχώματα επιμήκων απονεκρωμένων κυττάρων τα οποία στερούνται πρωτοπλάστη. Κατά συνέπεια, η μεταφορά των θρεπτικών στοιχείων από τον πρωτοπλάστη των κυττάρων του ξυλώδους παρεγχύματος στα αγγεία του ξύλου συνιστά διακοπή της συμπλασμικής κίνησης και έξοδο στον αποπλάστη.

Ο μηχανισμός που προκαλεί την έξοδο των θρεπτικών στοιχείων από τα κύτταρα του ξυλώδους παρεγχύματος στα αγγεία του ξύλου δεν έχει αποσαφηνισθεί πλήρως ακόμη. Η τελική απέκκριση των ιόντων στα αγγεία του ξύλου αποδόθηκε από τους Crafts και Broger (1938) στον ανεπαρκή αερισμό των κυττάρων του ξυλώδους παρεγχύματος, ο οποίος έχει ως αποτέλεσμα ανεπαρκείς ρυθμούς αναπνοής και επομένως ένδεια σε άμεσα χρησιμοποιήσιμη ενέργεια (ATP) για την συγκράτηση των ιόντων στο εσωτερικό των κυττάρων αντίθετα προς την κλίση του ηλεκτροχημικού δυναμικού. Η θεωρία αυτή όμως, η οποία δέχεται ότι η απελευθέρωση των ιόντων στα αγγεία του ξύλου συνιστά “διαρροή”, σήμερα δεν γίνεται πλέον αποδεκτή. Σύμφωνα με τους Läubli *et al.* (1971) η συγκέντρωση K στην στήλη είναι μεγαλύτερη από αυτή που επικρατεί στον φλοιό, γεγονός που έρχεται σε αντίθεση με την προαναφερόμενη θεώρηση. Επιπλέον, από πρόσφατα ερευνητικά δεδομένα έχει διαπιστωθεί ότι η απέκκριση των ιόντων στα αγγεία του ξύλου επηρεάζεται περισσότερο από παρεμποδιστές της πρωτεινοσύνθεσης καθώς και από ορμονικούς παράγοντες όπως οι κυτοκινίνες και το ABA και λιγότερο από παρεμπδιστές της αναπνοής (Läubli *et al.*, 1973, Läubli *et al.*, 1978). Τα δεδομένα αυτά υποδηλώνουν ότι μάλλον κάποια ειδική πρωτεΐνη – φορέας εμπλέκεται στην τελική διαδικασία της μεταφοράς των ιόντων μέσα στα αγγεία του ξύλου, η δράση της οποίας ελέγχεται από το φυτό μέσω φυτορμονών (Läubli *et al.*, 1978). Αυτό όμως που δεν έχει ακόμη αποσαφηνισθεί πλήρως είναι αν η μεταφορά των θρεπτικών ιόντων στα αγγεία του ξύλου μέσω αυτών των φορέων απαιτεί την δαπάνη μεταβολικής ενέργειας ή λαμβάνει χώρα προς την κατεύθυνση της κλίσης του ηλεκτροχημικού δυναμικού όπως υποδηλώνουν τα ερευνητικά δεδομένα των Dunlop (1974) και Bowling (1981).

### 3.2. Διαπνοή και μεταφορά θρεπτικών στοιχείων

Ανεξάρτητα από τον μηχανισμό μέσω του οποίου τα ιόντα των θρεπτικών στοιχείων εισέρχονται στα αγγεία του ξύλου, η συγκέντρωσή τους εκεί είναι αρκετά μεγαλύτερη από αυτή που επικρατεί στον χώρο του ριζοστρώματος αλλά και στον αποπλάστη της ριζοδερμίδας. Ας σημειωθεί ότι εκτός από τα ανόργανα ιόντα, μέσα στα αγγεία του ξύλου απεκκρίνονται και άλλες ουσίες που σχετίζονται με τον μεταβολισμό του φυτού, όπως ορμόνες, οργανικά οξέα, κ.λπ. Η περαιτέρω συσσώρευση ανοργάνων θρεπτικών στοιχείων και οργανικών μεταβολιτών στο νερό που περιέχεται μέσα στα αγγεία του ξύλου της ρίζας όμως αποτρέπεται, λόγω της μετακίνησης αυτού προς το υπέργειο μέρος του φυτού ως αποτέλεσμα της διαπνοής του φυτού. Το υδατικό διάλυμα των ανοργάνων αλάτων και των οργανικών μεταβολιτών που περιέχεται μέσα στα αγγεία του ξύλου και κινείται από την ρίζα προς την κόμη του φυτού συχνά αποκαλείται και **ρεύμα διαπνοής** επειδή η ανοδική του κίνηση οφείλεται στην διαπνοή του φυτού. Το ρεύμα διαπνοής καλείται επίσης και **ανιών χυμός** επειδή η κίνησή του είναι πάντοτε μονοσήμαντη, δηλαδή έχει πάντοτε φορά από την βάση του φυτού (ρίζες) προς τα ανώτερα όργανα αυτού (φύλλα). Μέσω του ρεύματος της διαπνοής, το οποίο είναι αναγκαίο για να τροφοδοτούνται τα φύλλα με το νερό που απομυζά (εξατμίζει) από αυτά η ατμόσφαιρα, μετακινούνται προς την κόμη του φυτού και τα θρεπτικά στοιχεία που εισέρχονται στα αγγεία του ξύλου της ρίζας. Επομένως, το μεγαλύτερο μέρος των θρεπτικών στοιχείων που εισέρχεται στα αγγεία του ξύλου της ρίζας οδηγείται αρχικά στα φύλλα, δηλαδή εκεί που φθάνει το μεγαλύτερο μέρος του ανιόντος χυμού.

Από τα παραπάνω φαίνεται καθαρά η τεράστια σημασία της διαπνοής για την μεταφορά των θρεπτικών στοιχείων από την ρίζα προς το υπέργειο τμήμα του φυτού. Είναι επίσης προφανές ότι σε έναν σημαντικό βαθμό, η ποσότητα ανοργάνων θρεπτικών στοιχείων που μεταφέρεται από την ρίζα προς την κόμη του φυτού είναι ανάλογη με την ένταση της διαπνοής και επομένως με την ποσότητα νερού που καταναλώνει ένα φυτό σε μία συγκεκριμένη χρονική περίοδο. Εντούτοις, δεν θα πρέπει να αγνοείται και το γεγονός ότι, αφού η απορρόφηση των θρεπτικών στοιχείων οφείλεται σε εκλεκτική απορρόφηση μέσω ενεργού μεταφοράς, το φυτό μπορεί να αυτορυθμίζει σε έναν βαθμό τις ποσότητες που απορροφά. Έτσι, όταν επικρατούν ξηροθερμικές συνθήκες και η ένταση της διαπνοής είναι υψηλή, οι ποσότητες θρεπτικών στοιχείων που απορροφώνται από το φυτό ανά μονάδα όγκου προσλαμβανόμενου νερού τείνουν να ελαττώνονται. Αντίθετα, κάτω από

συνθήκες χαμηλών ρυθμών διαπνοής, οι αναλογίες πρόσληψης θρεπτικών στοιχείων και νερού συνήθως αυξάνονται σημαντικά.

### 3.3. Πίεση Ρίζας

Όταν ο ατμοσφαιρικός αέρας που περιβάλλει το φυτό είναι κορεσμένος σε υγρασία (π.χ. τις νύχτες ή σε περιόδους με πολύ υγρό καιρό) η απώλεια νερού από τα φύλλα μέσω της διαπνοής πρακτικά μηδενίζεται. Κάτω από αυτές τις συνθήκες δεν λαμβάνει χώρα ανοδική κίνηση νερού από την ρίζα προς την κόμη του φυτού. οπότε και η μεταφορά θρεπτικών στοιχείων από την ρίζα προς την κόμη του φυτού μέσω του ρεύματος διαπνοής μηδενίζεται και αυτή. Στην ρίζα όμως, η εκλεκτική απορρόφηση ιόντων θρεπτικών στοιχείων από τα ζωντανά κύτταρα μέσω ενεργού μεταφοράς συνεχίζεται. Η κατάσταση αυτή έχει ως αποτέλεσμα την συσσώρευση των θρεπτικών ιόντων στα παρεγχυματικά κύτταρα της ρίζας και τελικά, δια μέσου αυτών, στον χυμό που περιέχεται στα αγγεία του ξύλου της ρίζας, σε συγκεντρώσεις που ξεπερνούν κατά πολύ τις αντίστοιχες στο εξωτερικό μέσο. Η διεργασία αυτή έχει σαν αποτέλεσμα την προοδευτική αύξηση της διαφοράς ωσμωτικού δυναμικού μεταξύ του εξωτερικού μέσου και του χυμού των αγγείων του ξύλου. Κατά συνέπεια η εισροή νερό στο εσωτερικό των κυττάρων της ρίζας και τελικά, δια μέσου αυτών στα αγγεία του ξύλου συνεχίζεται ακόμη και όταν δεν γίνεται διαπνοή. Η διεργασία αυτή οφείλεται στην γνωστή ιδιότητα των κυτταρικών μεμβρανών να είναι ημιπερατές, δηλαδή να επιτρέπουν ελεύθερα την διέλευση του νερού, όχι όμως και των ανοργάνων ιόντων δια μέσου αυτών. Δεδομένου ότι τα υγρά είναι ασυμπίεστα (ο όγκος τους δεν μεταβάλλεται όταν τους ασκείται πίεση) η εισροή νερού μέσα στα αγγεία του ξύλου έχει σαν συνέπεια το ήδη υπάρχον νερό μέσα στα αγγεία του ξύλου να ωθείται προς τα επάνω και να φθάνει στην κόμη του φυτού. Με δεδομένο ότι η ποσότητα νερού που φθάνει με τον τρόπο αυτό στην κόμη του φυτού δεν εξατμίζεται, αφού όπως ειπώθηκε ο ρυθμός διαπνοής είναι ουσιαστικά μηδενικός, η σπαργή των κυττάρων των φύλων αυξάνεται. Συχνά όμως, ένα μέρος του νερού που φθάνει στην κόμη των φυτών ως αποτέλεσμα της πίεσης της ρίζας είναι τόσο πολύ που απεκκρίνεται από τα κύτταρα των φύλλων, με συνέπεια να δημιουργούνται διαυγείς σταγόνες νερού στην περιφέρειά τους και ιδιαίτερα στις αιχμηρές κορυφές τους. Το φαινόμενο αυτό, το οποίο παρατηρείται σε ορισμένα φυτά το πρωί, σε εποχές κατά τις οποίες την νύχτα η ατμοσφαιρική υγρασία πλησιάζει σε επίπεδα κορεσμού, είναι γνωστό ως **εξίδρωση (guttation)**. Για τον ίδιο λόγο,

στις τομές βλαστών που δημιουργούνται μετά την αποκοπή της κορυφής τους (π.χ. κόψιμο χλοοτάπητα ή μηδικής) εμφανίζονται σταγόνες φυτικού χυμού ο οποίος δεν είναι τίποτε άλλο παρά ανιών χυμός που ωθείται προς τα επάνω λόγω της πίεσης της ρίζας.

Η σημασία της πίεσης της ρίζας για την μεταφορά των θρεπτικών στοιχείων στο υπέργειο τμήμα του φυτού ποσοτικά είναι μικρή. Πιστεύεται όμως ότι η πίεση της ρίζας συμβάλει σε κάποιον βαθμό στην μεταφορά θρεπτικών στοιχείων στα όργανα εκείνα τα οποία, λόγω της ανατομικής τους κατασκευής (μεγάλος όγκος φυτικού ιστού ανά μονάδα επιφάνειας που εκτίθεται στον ατμοσφαιρικό αέρα) παρουσιάζουν χαμηλούς ρυθμούς διαπνοής κατά την διάρκεια της ημέρας και επομένως τροφοδοτούνται ανεπαρκώς με ανόργανα θρεπτικά στοιχεία. Τέτοια όργανα είναι κυρίως οι καρποί και σε μικρότερο βαθμό οι κορυφές αύξησης των φυτών. Κατά κανόνα βέβαια, η τροφοδότηση αυτών των οργάνων με ανόργανα θρεπτικά στοιχεία γίνεται κυρίως μέσω του ηθμού (βλ. παρ. 4.6) και επομένως στις περιπτώσεις αυτές η μεταφορά τους την νύχτα με την βοήθεια της πίεσης της ρίζας δεν παίζει σημαντικό ρόλο στην θρέψη του φυτού. Εντούτοις, όπως υποστηρίζουν αρκετοί ερευνητές, η πίεση της ρίζας φαίνεται να παίζει σημαντικό ρόλο στην τροφοδότηση οργάνων με χαμηλούς ρυθμούς διαπνοής με εκείνα τα θρεπτικά στοιχεία τα οποία δεν διακινούνται μέσω του ηθμού και επομένως δεν ανακατανέμονται μέσα στο φυτό μετά την άφιξή τους στα φύλλα. Τέτοιες ενδείξεις υπάρχουν κυρίως για την τροφοδότηση των καρπών με ασβέστιο και βόριο.

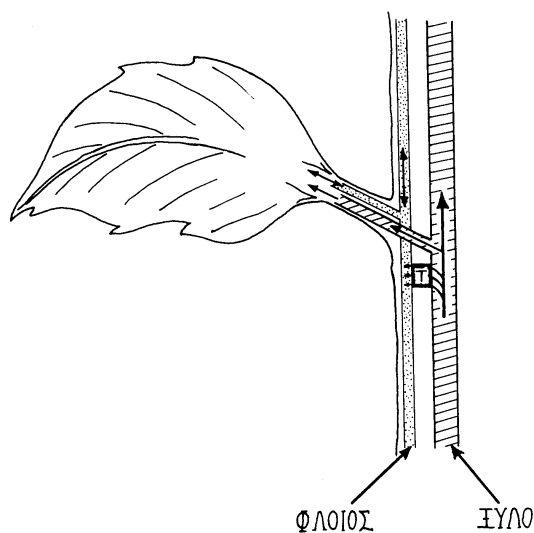
### **3.4. Προσρόφηση θρεπτικών στοιχείων στον αποπλάστη**

Πρόκειται για ακινητοποίηση μέρους των κατιόντων και ιδιαίτερα των δισθενών και τρισθενών σε θέσεις των κυτταρικών τοιχωμάτων στις οποίες υπάρχουν αρνητικά φορτισμένες ομάδες. Δέσμευση των κατιόντων σε αρνητικά φορτισμένες ομάδες δεν παρατηρείται μόνο στα κυτταρικά τοιχώματα που συνιστούν τα αγγεία του ξύλου αλλά και σε αυτά που περιβάλλουν τα κύτταρα του ξυλώδους παρεγχύματος. Για το κάθε ιόν, ο βαθμός προσρόφησης εξαρτάται εκτός από το σθένος του και από την συγκέντρωση και ιδιαίτερα από την ενεργότητα τόσο του συγκεκριμένου ιόντος όσο και των υπολοίπων ιόντων που περιέχονται στον ανιόντα χυμό. Το κατιόν που ακινητοποιείται σε μεγαλύτερο βαθμό λόγω προσρόφησης του σε αρνητικά φορτισμένες θέσεις του αποπλάστη κατά την διαδρομή του ανιόντος χυμού μέσω των αγγείων του ξύλου είναι το ασβέστιο και ακολουθεί το μαγνήσιο. Σημαντική όμως μπορεί να είναι η ακινητοποίηση και ορισμένων

ιχνοστοιχείων και ιδιαίτερα του σιδήρου καθώς και του χαλκού και του ψευδαργύρου. Σε κάθε περίπτωση, η ύπαρξη χηλικών ενώσεων στον ανιόντα χυμό οι οποίες δεσμεύουν ορισμένα κατιόντα ελαττώνοντας την ενεργότητά τους μπορεί να περιορίσει σημαντικά την προσρόφηση θρεπτικών στοιχείων στα κυτταρικά τοιχώματα κατά την μετακίνησή τους από τις ρίζες προς την κόμη του φυτού μέσω των αγγείων του ξύλου.

### 3.5. Αναρρόφηση θρεπτικών στοιχείων από το ξύλο

Όπως έχει ήδη αναφερθεί, τα αγγεία του ξύλου σχηματίζονται από συνεχόμενα κυτταρικά τοιχώματα απονεκρωμένων κυττάρων (δηλαδή κυττάρων που στερούνται πρωτοπλάστη) κυλινδρικού σχήματος. Επομένως, η μετακίνηση των ανοργάνων θρεπτικών στοιχείων από την ρίζα προς την κόμη των φυτών μέσω των αγγείων του ξύλου είναι αποπλασματική και οφείλεται στην μαζική ροή του ρεύματος της διαπνοής (ανιών χυμός). Εντούτοις, μολονότι ο ανιών χυμός κινείται αποπλασματικά, η σύστασή του μεταβάλλεται σημαντικά στην πορεία της διαδρομής του λόγω αναρρόφησης ιόντων από το σύμπλασμα του ξυλώδους παρεγχύματος. Συνήθως η προσρόφηση ιόντων του ανιόντος χυμού από το ξυλώδες παρέγχυμα είναι εκλεκτική και συντελείται μέσω ενεργού μεταφοράς με κατανάλωση μεταβολικής ενέργειας.



Σχ. 3.1. Σχηματική απεικόνιση της οδού που ακολουθούν τα θρεπτικά στοιχεία όταν προσροφώνται από τα αγγεία του ξύλου και μέσω των συνοδών κυττάρων (T) μεταφέρονται στον ηθμό.

Πίνακας 3.1. Συγκεντρώσεις οργανικών και ανόργανων διαλυτών συστατικών στο αφομοιωτικό ρεύμα που κινείται μέσω του ηθμού αφενός και στον ανιόντα χυμό που κινείται μέσω του ξύλου αφετέρου (Hocking, 1980). Τα στοιχεία προέρχονται από το φυτό *Nicotiana glauca*.

Συστατικό	Συγκέντρωση στον χυμό του ηθμού ( $\mu\text{g ml}^{-1}$ )	Συγκέντρωση στον χυμό του ξύλου ( $\mu\text{g ml}^{-1}$ )
Ξηρή ουσία	170.000-196.000	1.100-1.200
Σακχαρόζη	155.000-168.000	Δεν ανιχνεύθηκε
Γλυκόζη, φρουκτόζη	Δεν ανιχνεύθηκαν	Δεν μετρήθηκε
Αμινοενώσεις	10.800	238
Νιτρικά	Δεν ανιχνεύθηκαν	Δεν μετρήθηκε
Αμμώνιο	45,3	9,7
Κάλιο	3.673	204
Φώσφορος	435	68
Χλωριόντα	486	64
Θείο	139	43
Ασβέστιο	83	189
Μαγνήσιο	104	34
Νάτριο	116	46
Σίδηρος	9,4	0,6
Ψευδάργυρος	15,9	1,5
Μαγγάνιο	0,87	0,23
Χαλκός	1,20	0,11

Τα ιόντα του ανιόντος χυμού που αναρροφώνται από το ξυλώδες παρέγχυμα ακολουθούν μία από τις εξής τρεις εναλλακτικές πορείες:

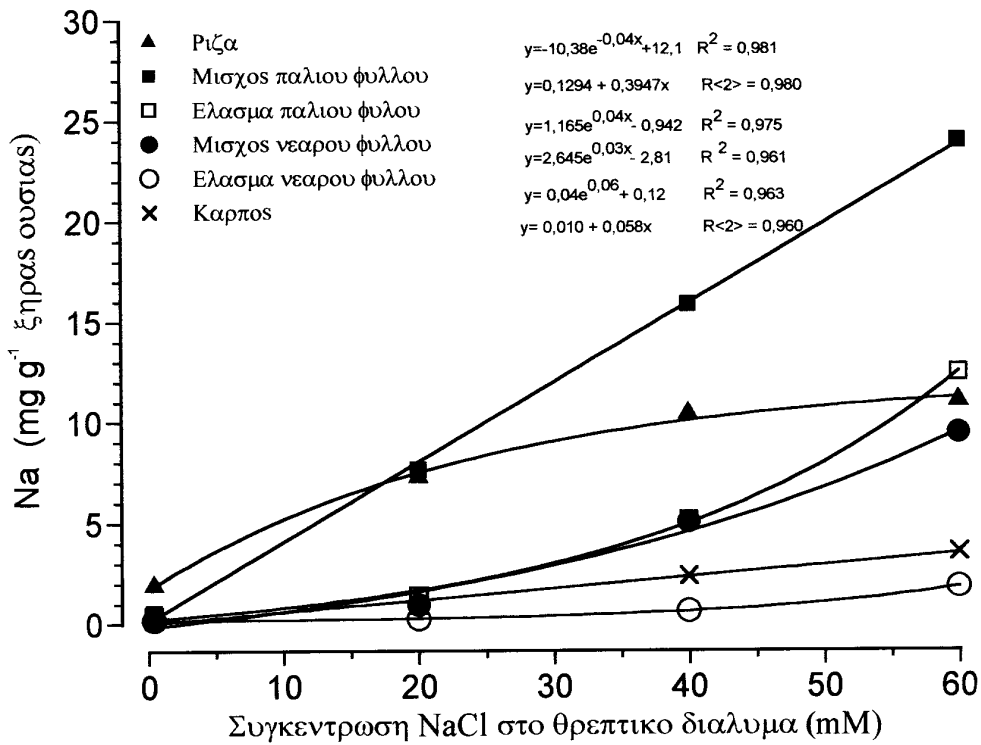
- Μέρος των αναρροφημένων θρεπτικών ιόντων είτε μεταφέρεται συμπλασμικά στα κύτταρα των γειτονικών ιστών με στόχο την κάλυψη των διατροφικών τους αναγκών

είτε χρησιμοποιείται από τα ίδια τα κύτταρα του ξυλώδους παρεγχύματος για τον ίδιο σκοπό.

- Μία άλλη σκοπιμότητα που εξυπηρετεί η αναρρόφηση κάποιων ιόντων του ανιόντος χυμού από το ξυλώδες παρέγχυμα είναι η μεταφορά τους στα συνοδά κύτταρα δια μέσου του συμπλασμικού δικτύου. Από εκεί, μέσω του φυσιολογικού μηχανισμού που είναι γνωστός ως **φόρτωμα του ηθμού** (βλέπε παρ. 4.8.3) εισέρχονται στους ηθμοσωλήνες. Αφού εισέλθουν στον χυμό του ηθμού, μεταφέρονται μέσω αυτού προς διάφορες κατευθύνσεις με στόχο την ανακατανομή τους μέσα στο φυτό και την τροφοδότηση οργάνων που εμφανίζουν χαμηλούς ρυθμούς διαπνοής και δεν τροφοδοτούνται επαρκώς με ανόργανα θρεπτικά στοιχεία μέσω των αγγείων του ξύλου. Η μεταφορά ανόργανων θρεπτικών στοιχείων από τα αγγεία του ξύλου στον ηθμό κατά την διαδρομή του ανιόντος χυμού από τις ρίζες προς τα φύλλα, η οποία απεικονίζεται στο Σχ. 4.1, είναι εκτεταμένη και παίζει πολύ σημαντικό ρόλο στην θρέψη των φυτών. Στον Πίνακα 4.1 παρατίθενται οι συγκεντρώσεις ανόργανων και οργανικών ενώσεων που περιέχονται τόσο στον ηθμό όσο και στο ξύλο. Από την σύγκριση των δεδομένων προκύπτει ότι, με εξαίρεση το ασβέστιο (για το βόριο δεν παρατίθενται στοιχεία), όλα τα άλλα ανόργανα και οργανικά συστατικά περιέχονται σε σημαντικά υψηλότερες συγκεντρώσεις στους ηθμοσωλήνες σε σύγκριση με τα αγγεία του ξύλου. Από τα δεδομένα αυτά καθίσταται προφανές ότι η μεταφορά των ανόργανων θρεπτικών στοιχείων από τα αγγεία του ξύλου στον ηθμό (φόρτωμα φλοιού) κατά την διαδρομή του ανιόντος χυμού από τις ρίζες προς τα φύλλα είναι αποτέλεσμα κατανάλωσης μεταβολικής ενέργειας.
- Μία τρίτη εναλλακτική πορεία για τα ιόντα του ανιόντος χυμού που αναρροφώνται είναι η αποθήκευσή τους στα κύτταρα του ξυλώδους παρεγχύματος και συγκεκριμένα στα χυμοτόπιά τους. Αυτό το τελευταίο συμβαίνει κυρίως με ιόντα τα οποία βρίσκονται σε υπερβολικές συγκεντρώσεις μέσα στον ανιόντα χυμό, οπότε η αποθήκευσή τους στο ξυλώδες παρέγχυμα αποσκοπεί στην προστασία των υπερκείμενων οργάνων και ιδιαίτερα των φωτοσυνθετικά ενεργών φύλλων από τοξικές συγκεντρώσεις. Το φαινόμενο αυτό παρατηρείται συχνά με το νάτριο σε φυτά που αναπτύσσονται σε εδάφη ή σε θρεπτικά διαλύματα με υψηλή περιεκτικότητα χλωριούχου νατρίου. Στην περίπτωση αυτή, η αναρρόφηση του Na και η συσσώρευσή του στο ξυλώδες παρέγχυμα έχει σαν συνέπεια την δραστική μείωση της



συγκέντρωσής του στον ανιόντα χυμό καθώς αυτός πλησιάζει προς τα φύλλα, με συνέπεια να αποφεύγεται η εμφάνιση τοξικότητας Na στην κόμη του φυτού. Πρόκειται δηλαδή για έναν πρωταρχικό μηχανισμό προστασίας των φυτών από την υψηλή συγκέντρωση αλάτων στο μέσο ανάπτυξης των ριζών τους. Το αποτέλεσμα της αναρρόφησης Na από το ξυλώδες παρέγχυμα των χαμηλότερα ευρισκόμενων φυτικών οργάνων που φιλοξενούν κεντρικούς κλάδους των αγγείων του ξύλου (ρίζες, βλαστοί, μίσχοι) με στόχο την ελαχιστοποίηση της συσσώρευσής τους στα νεαρά, φωτοσυνθετικά ενεργά φύλλα φυτών μελιτζάνας φαίνεται στο Σχήμα 3.2.



Σχ. 3.2. Περιεκτικότητα διαφόρων φυτικών ιστών μελιτζάνας σε νάτριο, σε εξάρτηση από την συγκέντρωση NaCl στο θρεπτικό διάλυμα με το οποίο τροφοδοτήθηκαν σε μία καλλιέργεια σε αδρανή κρυσταλλική άμμο (Savvas and Lenz, 1996).

### 3.6. Απελευθέρωση θρεπτικών στοιχείων στο ξύλο

Η σύνθεση του ανιόντος χυμού μεταβάλλεται καθώς κινείται από την ρίζα προς την κόμη του φυτού όχι μόνον λόγω αναρρόφησης αλλά και λόγω απελευθέρωσης διαλυτών συστατικών σε αυτό. Κατά κανόνα, σε φυτά που τρέφονται ισορροπημένα, η συνηθέστερη αλλαγή στην σύνθεση του ανιόντος χυμού που οφείλεται σε απέκκριση ουσιών από τους πρωτοπλάστες παρακείμενων κυττάρων είναι η αύξηση της περιεκτικότητάς του σε διαλυτές ενώσεις οργανικού αζώτου (αμίδια, αμινοξέα). Κάτω όμως από συνθήκες σχετικής έλλειψης ενός οποιουδήποτε ανόργανου θρεπτικού συστατικού στην περιοχή των ριζών, είναι δυνατή η κινητοποίηση αποθεμάτων αυτού που ενδεχομένως υπάρχουν σε παλαιότερους ιστούς (π.χ. κατώτερα φύλλα) με στόχο την μεταφορά τους στα νέα, αναπτυσσόμενα όργανα. Σε αυτές τις περιπτώσεις, τα κύτταρα του ξυλώδους παρεγχύματος απελευθερώνουν στον ανιόντα χυμό σημαντικές ποσότητες από εκείνα τα θρεπτικά ιόντα τα οποία βρίσκονται σε ανεπάρκεια στο ριζόστρωμα.

### 3.7. Διακίνηση θρεπτικών στοιχείων στα φύλλα

Όσα θρεπτικά στοιχεία δεν δεσμεύονται στον αποπλάστη του ξύλου ούτε απορροφώνται από τα κύτταρα του ξυλώδους παρεγχύματος ή από τον ηθμό κατά την διαδρομή τους από τις ρίζες προς το υπέργειο μέρος του φυτού, τελικά φθάνουν στα φύλλα. Καθώς τα ανόργανα θρεπτικά στοιχεία είναι διαλυμένα στο νερό, μέσω του ρεύματος της διαπνοής φθάνουν τελικά στον αποπλάστη, δηλαδή στα κυτταρικά τοιχώματα και στους μεσοκυττάρους χώρους των κυττάρων του μεσοφύλλου, Μερικά ιόντα παραμένουν στο διαπνεόμενο νερό που κινείται μέσω του αποπλάστη φθάνοντας έτσι τελικά στις κύριες θέσεις απώλειας υγρασίας από τα φύλλα, δηλαδή τα στομάτια και τα επιδερμικά κύτταρα. Εκεί, λόγω της εξάτμισης του νερού τα ανόργανα ιόντα τείνουν να συσσωρεύονται στα κυτταρικά τοιχώματα. Τα περισσότερα ιόντα όμως και ιδιαίτερα αυτά των θρεπτικών στοιχείων εισέρχονται τελικά στους πρωτοπλάστες των κυττάρων του φύλλου. Η είσοδός τους στον πρωτοπλάστη πιθανότατα πραγματοποιείται με μηχανισμούς ενεργού μεταφοράς μέσω φορέων οι οποίοι είναι παρόμοιοι με εκείνους των ριζών. Μέσα στον πρωτοπλάστη τα ιόντα μπορούν είτε να μεταβολισθούν άμεσα, συμβάλλοντας έτσι στην κάλυψη των διατροφικών αναγκών των κυττάρων του φυλλώματος, είτε να εισέλθουν στα αγγεία του ηθμού και μέσω αυτού να μεταφερθούν σε άλλα μέρη του φυτού (π.χ. καρποί). Για τον τρόπο με τον οποίο τα ανόργανα ιόντα απομακρύνονται από τα αγγεία του

ξύλου και από τον αποπλάστη του μεσοφύλλου και εισέρχονται στον ηθμό (φόρτωμα ηθμού) καθώς και για την σκοπιμότητα της διακίνησής τους μέσω του ηθμού γίνεται αναλυτική αναφορά στην επόμενη παράγραφο (4.8.3)

Πρέπει να σημειωθεί ότι τα κύτταρα των φύλλων μπορούν να απορροφήσουν μικρές ποσότητες θρεπτικών στοιχείων που βρίσκονται στην εξωτερική τους επιφάνεια. Στη συνέχεια αυτές οι ποσότητες θρεπτικών στοιχείων είτε εισάγονται στον πρωτοπλάστη των κυττάρων των φύλλων οπότε χρησιμοποιούνται στον μεταβολισμό τους είτε φορτώνονται στον ηθμό και μέσω αυτού κατανέμονται σε άλλα τμήματα του φυτού. Συνεπώς, όταν υπάρχει επείγουσα ανάγκη χορήγησης ενός θρεπτικού στοιχείου σε μία καλλιέργεια, επειδή έχει διαγνωσθεί ή εικάζεται ότι τα επίπεδά του μέσα στους φυτικούς ιστούς είναι υπερβολικά χαμηλά, είναι εφικτή η απευθείας εφαρμογή του μέσω ψεκασμού του υπέργειου μέρους του φυτού. Η πρακτική αυτή είναι συνηθισμένη στην γεωργική πράξη και είναι γνωστή με τον όρο «διαφυλλική λίπανση».

### **3.8. Μεταφορά θρεπτικών στοιχείων μέσω του ηθμού**

#### **3.8.1. Σημασία μεταφοράς θρεπτικών στοιχείων μέσω του ηθμού**

Η μεταφορά των θρεπτικών στοιχείων μέσω του ηθμού συμβάλλει στην ανακατανομή τους μέσα στο φυτό με βάση τις ανάγκες κάθε επιμέρους οργάνου. Όπως είναι γνωστό, η κατεύθυνση του ρεύματος του φλοιώδους χυμού είναι ακροπέταλη, δηλαδή ξεκινά από τα φύλλα και τις κορυφές αύξησης του φυτού και κινείται προς τα κάτω. Η ακροπέταλη κίνηση των θρεπτικών στοιχείων μέσω του ηθμού είναι θεμελιώδους σημασίας για την ορθολογική κατανομή τους μέσα στον φυτικό οργανισμό. Όπως έχει ήδη εξηγηθεί, η μεταφορά τους από την ρίζα στο υπέργειο μέρος του φυτού μέσω των αγγείων του ξύλου οφείλεται στο ρεύμα της διαπνοής. Κατά συνέπεια, τα όργανα εκείνα τα οποία έχουν πολύ μεγάλη επιφάνεια ανά μονάδα φυτικής μάζας (φύλλα) δέχονται πολύ μεγάλες ποσότητες θρεπτικών στοιχείων και άλλων ιόντων αφού από αυτά εξατμίζεται το συντριπτικά μεγαλύτερο μέρος του νερού που καταναλώνει ένα φυτό. Αντίθετα, το νερό που καταναλώνουν μέσω της διαπνοής ογκώδη φυτικά όργανα με μεγάλη μάζα και μικρή αναλογία εξωτερικής επιφάνειας προς φυτική μάζα (π.χ. καρποί) είναι πολύ λίγο σε σχέση με το μέγεθός τους και επομένως η τροφοδότησή τους με θρεπτικά στοιχεία μέσω των αγγείων του ξύλου είναι ανεπαρκής. Συνεπώς, για να καλυφθούν οι ανάγκες αυτών των

οργάνων σε θρεπτικά στοιχεία είναι αναγκαία η μεταφορά τους σε αυτά από το ξύλο μέσω των ηθμοσωλήνων.

Πρέπει να διευκρινισθεί ότι η κίνηση των ανοργάνων ιόντων μέσω των ηθμοσωλήνων είναι συμπλασμική δεδομένου ότι τα κύτταρα του ηθμού είναι ζωντανά σε αντίθεση με τα κύτταρα που συνιστούν τα αγγεία του ξύλου τα οποία είναι απονεκρωμένα. Θα πρέπει επίσης να αναφερθεί ότι η κίνηση μέσω του ηθμού μολονότι θεωρείται ακροπέταλη δεν είναι μονοσήμαντη, δηλαδή με φορά από τα ανώτερα τμήματα του φυτού προς τα κατώτερα, αλλά αμφιμονοσήμαντη. Πραγματικά, τμήμα των ηθμοσωλήνων που καταλήγουν στα φύλλα ή άλλα όργανα του φυτού μεταφέρουν σάκχαρα, οργανικούς μεταβολίτες και ανόργανα θρεπτικά στοιχεία όχι σε υποκείμενα αλλά σε υπερκείμενα μέρη του φυτού (π.χ. υπερκείμενα φύλλα, άνθη και κορυφές αύξησης). Προφανώς αυτό είναι απολύτως αναγκαίο για να είναι σε θέση το φυτό να αυξηθεί και να αναπτυχθεί, αφού τα φωτοσυνθετικά ενεργά φύλλα, τα οποία βρίσκονται πάντοτε χαμηλότερα από τις κορυφές αύξησης, παράγουν σάκχαρα σε ποσότητες υπερεπαρκείς για τις ανάγκες τους και τροφοδοτούν με προϊόντα της αφομοίωσης και τα υπόλοιπα μέρη του φυτού.

Όπως αναφέρθηκε παραπάνω, σημαντικές ποσότητες ανόργανων ιόντων που φθάνουν στα φύλλα με το ρεύμα της διαπνοής μέσω των αγγείων του ξύλου προωθούνται σε άλλα όργανα του φυτού μέσω του ηθμού. Μέσω του ηθμού κινούνται κυρίως σάκχαρα, κατά κύριο λόγο σε μορφή σακχαρόζης. Η σακχαρόζη προέρχεται από τα φωτοσυνθετικά ενεργά φύλλα (πηγές ή κέντρα παραγωγής προϊόντων της αφομοίωσης) και κατανέμεται στα ετερότροφα όργανα του φυτού, δηλαδή εκείνα τα φυτικά τμήματα τα οποία δεν παράγουν καθόλου ή παράγουν ανεπαρκείς ποσότητες προϊόντων της αφομοίωσης. Τέτοια όργανα είναι οι επάκριες κορυφές αύξησης των νεαρών αναπτυσσόμενων βλαστών, τα επάκρια τμήματα των ριζών καθώς και όλα τα μέρη στα οποία παρατηρείται αποθήκευση αποθησαυριστικών ουσιών, όπως οι καρποί, τα σπέρματα τα αποταμιευτικό παρέγχυμα βλαστών και ριζών, κ.λπ. Το διάλυμα της σακχαρόζης και των άλλων οργανικών και ανοργάνων συστατικών που κινούνται μέσω του ηθμού καλείται **αφομοιωτικό ρεύμα**, δεδομένου ότι μέσω αυτού μεταφέρεται η ηλιακή ενέργεια που αφομοιώθηκε από το φυτό και μετατράπηκε σε χημική ενέργεια (σάκχαρα) κατά την διαδικασία της φωτοσύνθεσης. Εκτός από την μεταφορά μέσω του ξύλου και της αρχικής ανακατανομής μέσω του ηθμού, τα θρεπτικά στοιχεία συχνά ανακυκλώνονται μέσα στο φυτό. Έτσι, συχνά μετά την άφιξή τους στις ρίζες με το κατερχόμενο αφομοιωτικό ρεύμα, μεταφέρονται ξανά προς το

υπέργιο μέρος του φυτού με το ανερχόμενο ρεύμα της διαπνοής μέσω των αγγείων του ξύλου.

Ορισμένα θρεπτικά στοιχεία παρουσιάζουν ανεπαρκή κινητικότητα μέσω του ηθμού. Τέτοια στοιχεία είναι το ασβέστιο και το βόριο και σε μικρότερο βαθμό το θείο και τα περισσότερα ιχνοστοιχεία. Τα στοιχεία αυτά καλούνται **μη διακινήσιμα θρεπτικά στοιχεία**. Επομένως, η τροφοδότηση των διαφόρων οργάνων του φυτού με τα μη διακινήσιμα θρεπτικά στοιχεία γίνεται κατά κύριο λόγο μέσω των αγγείων του ξύλου και όχι μέσω του ηθμού. Αντίθετα, άλλα θρεπτικά στοιχεία μεταφέρονται εύκολα και σε μεγάλες ποσότητες μέσω του ηθμού, όπως π.χ. το κάλιο, το άζωτο, ο φώσφορος, και το μαγνήσιο. Τα θρεπτικά αυτά στοιχεία τα οποία μέσω του ηθμού ανακατανέμονται με ευκολία μεταξύ των διαφόρων οργάνων του φυτού ονομάζονται **διακινήσιμα θρεπτικά στοιχεία**.

Μόλις εμφανισθεί έλλειψη σε ένα διακινήσιμο θρεπτικό στοιχείο, το φυτό κινητοποιεί τις αναγκαίες ποσότητες αυτού από τα κατώτερα φύλλα και μέσω του φλοιού τις μεταφέρει στα νεώτερα όργανά του και ιδιαίτερα στις κορυφές αύξησης. Η διεργασία αυτή τίθεται σε λειτουργία από τους μηχανισμούς προσαρμογής του φυτού οι οποίοι δίνουν προτεραιότητα στα νέα του όργανα. Έτσι, τα νέα φύλλα και οι κορυφές αύξησης συνεχίζουν να αναπτύσσονται κανονικά, ενώ τα συμπτώματα έλλειψης παρουσιάζονται στα παλιά φύλλα. Αντίθετα, τα μη διακινήσιμα θρεπτικά στοιχεία δεν μεταφέρονται σε επαρκείς ποσότητες μέσω του ηθμού οπότε δεν μπορεί να γίνει κινητοποίηση αποθεμάτων από τα παλιά φύλλα. Έτσι, όταν πρόκειται για μη διακινήσιμα θρεπτικά στοιχεία, τα συμπτώματα τροφοπενίας εμφανίζονται στα νεώτερα φύλλα και στις κορυφές αύξησης των φυτών.

### **3.8.2. Μεταφορά μέσω ηθμού και σχέσεις πηγής-καταβόθρας**

Η κίνηση των προϊόντων της αφομοίωσης θεωρείται ότι ακολουθεί το πρότυπο πηγή - καταβόθρα (δέκτης). Αυτό σημαίνει ότι τα προϊόντα της αφομοίωσης κινούνται από τα σημεία παραγωγής τους (πηγές) προς τα σημεία κατανάλωσής τους (καταβόθρες ή δέκτες). Οι κύριες πηγές των προϊόντων της αφομοίωσης είναι τα φύλλα που φωτοσυνθέτουν. Σε δεδομένες φάσεις ανάπτυξης των φυτών όμως, κατά την διάρκεια των οποίων κινητοποιούνται αποθηκευμένες αποθησαυριστικές ουσίες από κάποιους αποταμιευτικούς ιστούς, τα δεδομένα αντιστρέφονται και οι τελευταίοι από καταβόθρες υποδοχής μετατρέπονται σε πηγές παροχής. Οι αποταμιευτικοί ιστοί δηλαδή λειτουργούν ως καταβόθρες όταν εισάγονται σ' αυτούς προϊόντα της αφομοίωσης για να αποθηκευτούν

εκεί και ως πηγές όταν τα εξάγουν για να μεταφερθούν σε άλλα όργανα όπου προέκυψαν επείγουσες ανάγκες σε ενέργεια και πιθανόν και σε κάποιους μεταβολίτες. Γενικά όμως, με βάση το συνολικό ισοζύγιο εισόδου και εξόδου προϊόντων της αφομοίωσης. όλα τα φυτικά μέρη που δεν είναι σε θέση να ικανοποιήσουν από μόνα τους τις θρεπτικές τους ανάγκες λειτουργούν ως δέκτες και χαρακτηρίζονται ως καταβόθρες κατανάλωσης.

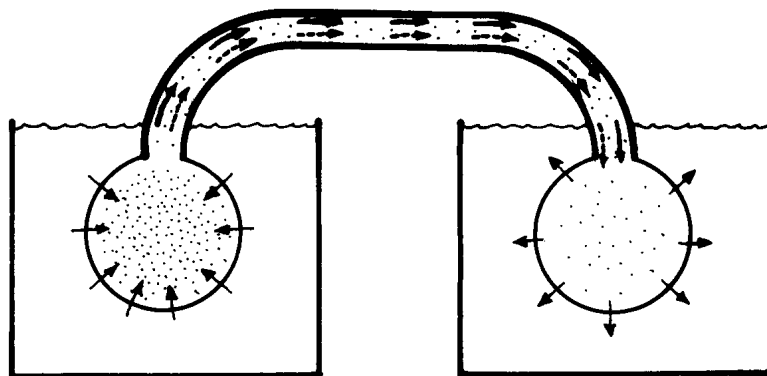
Οι σχέσεις πηγής – καταβόθρας (source–sink relationships) μπορεί να είναι απλές όπως στα νέα φυτάρια αμέσως μετά το φύτεμα τα οποία ακόμη δεν έχουν σχηματίσει πραγματικά φύλλα. Έτσι, στα νεαρά φυτάρια οι κοτυληδόνες με τις αποθησαυριστικές ουσίες που περιέχουν αποτελούν την κύρια πηγή τροφοδότησης της κορυφής αύξησης του φυτού με σάκχαρα, ανόργανα θρεπτικά ιόντα και άλλους μεταβολίτες, ενώ οι αναπτυσσόμενες ρίζες τον κύριο δείκτη. Στα μεγαλύτερης ηλικίας φυτά όμως, τα πλέον νεαρά πλήρως ανεπτυγμένα φύλλα συνήθως εξάγουν προϊόντα αφομοίωσης κυρίως προς τις κορυφές αύξησης, τα κατώτερα φωτοσυνθετικά ενεργά φύλλα τροφοδοτούν κυρίως τις ρίζες, ενώ τα ενδιάμεσα τα κατανέμουν και προς τις δύο κατευθύνσεις. Το παραπάνω πρότυπο της κατανομής των προϊόντων αφομοίωσης μεταβάλλεται σημαντικά με την μετάβαση του φυτού από την βλαστική στην αναπαραγωγική ανάπτυξη. Οι αναπτυσσόμενοι καρποί είναι εξαιρετικά ανταγωνιστικές καταβόθρες με συνέπεια να έλκουν το συντριπτικά μεγαλύτερο μέρος των προϊόντων αφομοίωσης όχι μόνο από τα πλησιέστερα φύλλα, αλλά και από φύλλα που βρίσκονται αρκετά πιο μακριά, προκαλώντας συχνά ανάσχεση της βλαστικής ανάπτυξης. Έτσι, για παράδειγμα, αποδείχθηκε ότι η παρουσία καρπών σε φυτά μελιτζάνας ελαττώνει την παραγωγή βλαστικής φυτικής μάζας (ρίζες, βλαστοί και φύλλα) στο 15% ενώ το υπόλοιπο 85% της αύξησης του φυτού, μετρημένο σε συσσώρευση ξηράς ουσίας, πραγματοποιείται στους καρπούς.

Όσον αφορά τα ανόργανα θρεπτικά στοιχεία και την μεταφορά τους μέσω του ηθμού, οι πηγές και οι καταβόθρες κατανάλωσης δεν ταυτίζονται με τις αντίστοιχες που ισχύουν για τα προϊόντα της αφομοίωσης. Ειδικότερα, ως πηγές των ανόργανων θρεπτικών στοιχείων στα φυτά θεωρούνται α) στις ρίζες ο αποπλάστης εσωτερικά της ενδοδερμίδας, β) στους βλαστούς και τις νευρώσεις των φύλλων τα αγγεία του ξύλου και γ) στα μεσονεύρια τμήματα των φύλλων όλοι οι φυτικοί ιστοί που τα απαρτίζουν. Ο αποπλάστης εσωτερικά της ενδοδερμίδας στην ρίζα αποτελεί πηγή κυρίως για την μεταφορά προς τις κορυφές των ριζών, δηλαδή προς την αντίθετη κατεύθυνση από αυτή του ρεύματος της διαπνοής. Η περιοχή των αγγείων του ξύλου αποτελεί την σημαντικότερη πηγή ανόργανων

θρεπτικών στοιχείων που μετακινούνται μέσω του ηθμού τόσο σε έκταση όσο και σε όγκο διακινούμενων θρεπτικών στοιχείων. Οι μεσονεύριες περιοχές των φύλλων αποτελούν πηγές κυρίως στα παλιότερα φύλλα στις φάσεις της γήρανσης, όταν κινητοποιούνται ανόργανα θρεπτικά στοιχεία ώστε μέσω του φλοιού να μεταφερθούν σε άλλα όργανα του φυτού που βρίσκονται σε φάση ανάπτυξης. Όσον αφορά τις καταβόθρες κατανάλωσης των θρεπτικών στοιχείων που μεταφέρονται μέσω του ηθμού, αυτές είναι κυρίως οι κορυφές αύξησης ριζών και των βλαστών, τα άνθη και οι καρποί (μαζί με τα σπέρματα).

### 3.8.3. Εισαγωγή και μεταφορά θρεπτικών στοιχείων μέσω του ηθμού

Κατά καιρούς έχουν προταθεί πολλοί μηχανισμοί για την εξήγηση της μεταφοράς των θρεπτικών στοιχείων και των προϊόντων αφομοίωσης από τον αποπλάστη ή τον πρωτοπλάστη των γειτονικών ιστών στους ηθμοσωλήνες. Ο πρώτος μηχανισμός που προτάθηκε απέδιδε την μετακίνηση σε φαινόμενα διάχυσης ενώ ένας άλλος την ερμήνευε ως αποτέλεσμα των κυτοπλασμικών ρευμάτων. Η απλή διάχυση και τα κυτοπλασμικά ρεύματα όμως σύντομα απορρίφθηκαν ως πιθανοί μηχανισμοί μετακίνησης από άλλα σημεία των φυτικών ιστών προς το εσωτερικό των ηθμοσωλήνων. Αυτό έγινε γιατί διαπιστώθηκε ότι οι ταχύτητες μεταφοράς των προϊόντων της αφομοίωσης (συνήθως  $50-100 \text{ cm h}^{-1}$ ) ήταν πολύ μεγαλύτερες από αυτές που παρατηρούνται όταν λαμβάνει χώρα απλή διάχυση.



Σχ. 4.3. Φυσικό ανάλογο του τρόπου κίνησης του αφομοιωτικού ρεύματος μέσω των ηθμοσωλήνων.

Όταν έγινε αντιληπτό ότι οι προηγούμενες ερμηνείες δεν ευσταθούν, διατυπώθηκαν διάφορες εναλλακτικές θεωρίες. Από αυτές όμως μόνο μία υπόθεση φαίνεται να ερμηνεύει αξιόπιστα το φαινόμενο της μεταφοράς των προϊόντων της φωτοσύνθεσης καθώς και των ανόργανων θρεπτικών στοιχείων μέσω του ηθμού. Η θεωρία αυτή η οποία είναι γνωστή ως «υπόθεση ροής μέσω πίεσης» (pressure flow hypothesis) φαίνεται να δικαιολογεί ικανοποιητικά τα δεδομένα που προκύπτουν από πειραματικές και ανατομικές μελέτες του ηθμού.

Η θεωρία της ροής μέσω πίεσης προτάθηκε για πρώτη φορά από τον Münch (1930) με τον όρο Druckstromtheorie. Μολονότι έχουν εγερθεί και κάποιες απόψεις που την αμφισβητούν (Spanner, 1975) η θεωρία αυτή είναι μέχρι και σήμερα η πλέον αποδεκτή εξήγηση για τον τρόπο μετακίνησης των θρεπτικών στοιχείων και των προϊόντων της αφομοίωσης από τις πηγές προς τις καταβόθρες κατανάλωσης μέσω των ηθμοσωλήνων (Marschner, 1995). Επιγραμματικά μπορεί να λεχθεί ότι, σύμφωνα με την θεωρία της ροής μέσω πίεσης η μεταφορά από την πηγή στο δέκτη οφείλεται σε διαφορά στην πίεση σπαργής που δημιουργείται στα κύτταρα του ηθμού ανάμεσα στις πηγές και στις καταβόθρες. Η διαφορά πίεσης έχει ωσμωτική προέλευση. Η αρχή στην οποία στηρίζεται η θεωρία της ροής μέσω πίεσης είναι η ίδια με αυτή του ωσμωμέτρου. Η αρχή μπορεί να περιγραφεί χρησιμοποιώντας ένα φυσικό ανάλογο αποτελούμενο από δύο φλάσκες που είναι συνδεδεμένες μεταξύ τους με έναν γυάλινο σωλήνα (Σχ. 4.3). Οι φλάσκες συνίστανται από ημιπερατή μεμβράνη η οποία όπως είναι γνωστό είναι περατή μόνο από το νερό αλλά όχι και από τις ουσίες που είναι διαλυμένες σε αυτό. Αρχικά η πρώτη φλάσκα (Α) περιέχει διάλυμα σακχάρου, ενώ η δεύτερη (Β) αποσταγμένο νερό. Όταν οι δύο συνδεδεμένες φλάσκες βυθισθούν μέσα σε αποσταγμένο νερό, το νερό εισέρχεται στην Α λόγω ώσμωσης και αυξάνει την πίεση σπαργής στη φλάσκα αυτή. Η πίεση αυτή θα μεταφερθεί μέσω του σωλήνα στη δεύτερη φλάσκα προκαλώντας μετακίνηση του διαλύματος σακχάρου από την Α προς τη Β λόγω μαζικής ροής και αναγκάζοντας ένα μέρος του νερού να εξέλθει από αυτή. Αν η δεύτερη φλάσκα συνδέεται με μια τρίτη που περιέχει νερό ή σάκχαρο σε μικρότερη συγκέντρωση από εκείνη της δεύτερης φλάσκας θα προκληθεί ροή του διαλύματος από τη δεύτερη προς την τρίτη φλάσκα με την ίδια διαδικασία. Εφόσον υπάρχει και τέταρτη και πέμπτη κ.ο.κ. φλάσκα συνδεδεμένες σε σειρά με τις τρεις πρώτες, λόγω διαφοράς στην πίεση σπαργής η μετακίνηση του σακχάρου θα συνεχισθεί μέχρι την τελευταία φλάσκα για όσο χρόνο η συγκέντρωσή του θα είναι χαμηλότερη από την Α.



Στο φυτό, η σακχαρόζη που παράγεται στα φύλλα με την φωτοσύνθεση εκκρίνεται ενεργά στους ηθμοσωλήνες των μικρών νεύρων με συνέπεια η συγκέντρωσή της μέσα σε αυτούς να αυξάνεται πάρα πολύ. Η ενεργός αυτή μετακίνηση η οποία είναι γνωστή ως **φόρτωμα του ηθμού** (phloem loading), μειώνει το ωσμωτικό δυναμικό εντός των ηθμοσωλήνων αναγκάζοντας έτσι το νερό να εισέλθει μέσα σε αυτούς λόγω ώσμωσης.

Με την είσοδο νερού σε έναν ηθμοσωλήνα στην περιοχή της πηγής, το περιεχόμενο διάλυμα σακχαρόζης και θρεπτικών στοιχείων ωθείται από ηθμοκύτταρο σε ηθμοκύτταρο λόγω διαφοράς στην πίεση σπαραγγής σύμφωνα με το προαναφερόμενο φυσικό ανάλογο. Τελικά από ηθμοκύτταρο σε ηθμοκύτταρο η σακχαρόζη και τα άλλα διαλυτά συστατικά φθάνουν σε άλλα όργανα τα οποία έχουν ανάγκες σε μεταβολική ενέργεια και θρεπτικά στοιχεία (καταβόθρες), οπότε λαμβάνει χώρα ενεργός απέκκρισή τους από τον ηθμό στους γύρω ιστούς. Η απομάκρυνση της σακχαρόζης και των υπολοίπων διαλυτών από τον ηθμοσωλήνα στην περιοχή του δέκτη έχει ως αποτέλεσμα την αύξηση του υδατικού δυναμικού στο εξωτερικό χώρο και κατά συνέπεια την έξοδο νερού από τον ηθμοσωλήνα. Αυτή η συνεχής απέκκριση της σακχαρόζης, θρεπτικών στοιχείων και νερού από τους ηθμοσωλήνες στις καταβόθρες (ξεφόρτωμα φλοιού), σε συνδυασμό με το συνεχές φόρτωμα στα όργανα-πηγές, συμβάλλει στην συνεχή διατήρηση μίας διαφοράς (κλίσης) ωσμωτικού δυναμικού με συνέπεια την συνέχιση της κίνησης του αφομοιωτικού ρεύματος. Η σακχαρόζη μπορεί είτε να χρησιμοποιηθεί άμεσα στον μεταβολισμό του οργάνου-καταβόθρας είτε να αποθηκευθεί εκεί, ενώ το μεγαλύτερο μέρος του νερού που φθάνει μέσω του ηθμού εισέρχεται στα αγγεία του ξύλου και ανακυκλώνεται.

Σύμφωνα με νεώτερα δεδομένα των Tanner (1980) και Schussler *et al.*, (1984) , η απέκκριση της σακχαρόζης και των υπολοίπων διαλυτών συστατικών από τους ηθμοσωλήνες στα όργανα-καταβόθρες φαίνεται ότι δεν επιτυγχάνεται μέσω ενεργοποιούμενων φορέων αλλά μέσω σημαντικής αύξησης της περατότητας των κυτταρικών μεμβρανών τους η οποία είναι το αποτέλεσμα της επίδρασης ορμονικών παραγόντων και ειδικότερα του αμπισισικού οξέως (ABA).

Σύμφωνα με την υπόθεση ροή μέσω πίεσης οι ηθμοσωλήνες κατά το μεγαλύτερο μέρος τους έχουν παθητικό ρόλο στην κίνηση του αφομοιωτικού ρεύματος μέσω αυτών. Η ενεργός μεταφορά εμπλέκεται μόνο στο φόρτωμα και το ξεφόρτωμα της σακχαρόζης και των άλλων διαλυτών συστατικών στα τμήματα των ηθμοσωλήνων που βρίσκονται στα

όργανα-πηγές και στα όργανα καταβόθρες αντίστοιχα. Η απαιτούμενη ενέργεια για το φόρτωμα και ξεφόρτωμα φαίνεται ότι δαπανάται είτε από τα συνοδά κύτταρα είτε από τα παρεγχυματικά κύτταρα που γειτνιάζουν με τους ηθμοσωλήνες. Φαίνεται μάλιστα ότι η σακχαρόζη και οι άλλες διαλυτές ουσίες που εισέρχονται στον φλοιό κατά την διαδικασία του φορτώματος αρχικά απορροφώνται ενεργά από τα συνοδά κύτταρα και τα παρεγχυματικά κύτταρα που γειτνιάζουν με τους ηθμοσωλήνες και μετά εισέρχονται στα κύτταρα του ηθμού μέσω των πλασμοδεσμών που τα συνδέουν.

Υπέρ της υπόθεσης της ροής μέσω πίεσης συνηγορούν μεταξύ άλλων αποτελέσματα μετρήσεων σε φυτά σόγιας που έδειξαν ότι η συγκέντρωση της σακχαρόζης στον φλοιώδη χυμό ήταν 336 mM στα φύλλα αλλά μόλις 155 mM στις ρίζες (Fisher, 1978). Άλλοι ερευνητές (Minchin and Thorpe, 1982) έδειξαν ότι κατά την διαδικασία του φορτώματος του ηθμού στα φύλλα παρατηρείται πλευρική μετακίνηση νερού από το μεσόφυλλο προς τους ηθμοσωλήνες.

Εκτός από τον πολύ σημαντικό ρόλο που παίζει η σακχαρόζη, η οποία είναι το κύριο διαλυτό συστατικό που φορτώνεται στον ηθμό, πολύ σημαντικό ρόλο φαίνεται να παίζει και το κάλιο. Το κάλιο είναι εκείνο το ανόργανο ιόν το οποίο περιέχεται στις μεγαλύτερες ποσότητες από όλα τα ανόργανα ιόντα στον ηθμό, με μεγάλη διαφορά από τα υπόλοιπα. Ας σημειωθεί ότι τα ιόντα του καλίου που περιέχονται στους ηθμοσωλήνες δεν συνοδεύονται από ανόργανα ανιόντα αλλά τα ηλεκτρικά τους φορτία αντισταθμίζουν αρνητικά φορτισμένες ομάδες οργανικών οξέων, αμινοξέων και διαφόρων άλλων πολικών οργανικών ενώσεων. Φαίνεται επομένως ότι ο ρόλος του καλίου στην μεταφορά των διαφόρων μεταβολιτών μέσω του ηθμού συνίσταται ακριβώς στην εξισορρόπηση των ηλεκτρικών φορτίων των οργανικών ανιόντων που πρέπει να μετακινηθούν μέσω των ηθμοσωλήνων. Κατά συνέπεια, η επαρκής τροφοδότηση των φυτών με κάλιο είναι προϋπόθεση για την απρόσκοπτη μεταφορά των προϊόντων της φωτοσύνθεσης από τα φύλλα προς τα όργανα-καταβόθρες μέσω του ηθμού.

## 4. Ασβέστιο

### 4.1. Το ασβέστιο στο έδαφος

Το ασβέστιο είναι το πέμπτο κατά σειρά πιο άφθονο χημικό στοιχείο στον στερεό φλοιό της γης με μία περιεκτικότητα που κυμαίνεται περίπου στο 3% της συνολικής του μάζας. Γι' αυτό και η περιεκτικότητα των εδαφών σε ασβέστιο κατά κανόνα είναι σχετικά υψηλή. Η υψηλή περιεκτικότητα των εδαφών σε ασβέστιο οφείλεται στο γεγονός ότι το χημικό αυτό στοιχείο είναι συστατικό των ασβεστολιθικών πετρωμάτων τα οποία είναι πολύ διαδεδομένα στον στερεό φλοιό της γης. Τα κυριότερα ορυκτά που περιέχουν σημαντικές ποσότητες ασβεστίου είναι ο ασβεστίτης ( $\text{CaCO}_3$ ), ο δολομίτης ( $\text{CaCO}_3 \cdot \text{MgCO}_3$ ), το φωσφορικό διασβέστιο ( $\text{CaHPO}_4$ ), το φωσφορικό οκτασβέστιο ( $(\text{Ca}(\text{HPO}_4)_3 \cdot 3\text{H}_2\text{O})$ ), ο υδροξυαπατίτης ( $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{OH}$ ), ο φθοριοαπατίτης ( $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{F}$ ), κ.λπ.

Τα άλατα από τα οποία αποτελούνται τα παραπάνω πετρώματα είναι δυσδιάλυτα με συνέπεια το ασβέστιο που περιέχουν να μην είναι άμεσα διαθέσιμο για τα φυτά. Βαθμιαία όμως, κάτω από την επίδραση του διοξειδίου του άνθρακα που είναι διαλυμένο στο εδαφικό νερό (το οποίο αντιστοιχεί σε ανθρακικό οξύ) το ανθρακικό ασβέστιο διαλυτοποιείται σύμφωνα με την παρακάτω αντίδραση:



Το όξινο ανθρακικό ασβέστιο όμως, σε αντίθεση με το ανθρακικό ασβέστιο είναι αρκετά ευδιάλυτο στο νερό με συνέπεια μέσω της αντίδρασης (5.3) να απελευθερώνονται ιόντα ασβεστίου και όξινων ανθρακικών στο νερό του εδάφους. Είναι προφανές ότι στα πιο θερμά κλίματα, λόγω αυξημένης μικροβιακής δραστηριότητας, η συγκέντρωση  $\text{CO}_2$  στο νερό του εδάφους είναι αυξημένη με συνέπεια και ο ρυθμός διαλυτοποίησης του εδαφικού ασβεστίου να είναι αυξημένος. Αν το θερμό κλίμα είναι και ξηρό, η αυξημένη διαλυτοποίηση του εδαφικού ασβεστίου οδηγεί σε υψηλές συγκεντρώσεις ασβεστίου στο εδαφικό νερό οι οποίες γίνονται ακόμη ψηλότερες λόγω της έντονης εξάτμισης του νερού από τα ανώτερα εδαφικά στρώματα. Η αυξημένη συγκέντρωση  $\text{Ca}$  και  $\text{HCO}_3^-$  στο εδαφικό νερό όμως επιβραδύνει την διαδικασία της περαιτέρω διαλυτοποίησης του ασβεστίου με αποτέλεσμα τα εδάφη αυτά να παραμένουν πλούσια σε ασβέστιο. Αντίθετα, αν το θερμό κλίμα είναι και υγρό τα ιόντα ασβεστίου που απελευθερώνονται σύμφωνα με την (5.3) εκπλύνονται λόγω των συχνών βροχοπτώσεων με συνέπεια η διαδικασία της διαλυτοποίησης του εδαφικού ασβεστίου να συνεχίζεται με αμείωτους ρυθμούς. Κάτω από

αυτές τις συνθήκες τα εδάφη αυτά μακροπρόθεσμα καθίστανται φτωχά σε ασβέστιο και τείνουν να οξινίζονται.

Ένα μεγάλο μέρος των ιόντων ασβεστίου που απελευθερώνονται σύμφωνα με την (5.3) προσροφώνται σε αρνητικά φορτισμένες θέσεις των κolloειδών του εδάφους. Η προσρόφηση του ασβεστίου είναι πιο ισχυρή στις αρνητικά φορτισμένες θέσεις της οργανικής ουσίας παρά στην επιφάνεια των αργιλικών ορυκτών. Στα κανονικά εδάφη τα οποία δεν είναι ούτε πολύ όξινα ούτε αλκαλιωμένα το ασβέστιο αντιστοιχεί περίπου στο 65-85% των κατιόντων που είναι προσροφημένα στα κolloειδή του εδάφους (Chapman, 1966). Το άθροισμα του ασβεστίου που βρίσκεται σε μορφή ελευθέρων ιόντων στο εδαφικό νερό συν το ασβέστιο που είναι προσροφημένο στην επιφάνεια των εδαφικών κolloειδών αντιστοιχούν στο ανταλλάξιμο ασβέστιο του εδάφους το οποίο θεωρείται εύκολα διαθέσιμο για τα φυτά. Σε γενικές γραμμές, τα κανονικά εδάφη περιέχουν περίπου 15-60 meq Ca/100 g εδάφους ενώ η συγκέντρωση του διαλυτού ασβεστίου στο εδαφικό νερό κυμαίνεται μεταξύ 3,4-14 mM (Fried and Shapiro, 1961).

Όπως εύκολα γίνεται αντιληπτό από όσα έχουν ήδη αναφερθεί, τα κανονικά εδάφη είναι πολύ καλά εφοδιασμένα με ανταλλάξιμο ασβέστιο και επομένως το θρεπτικό αυτό στοιχείο δεν χρειάζεται να συμπεριλαμβάνεται στα προγράμματα λίπανσης. Στα όξινα ή τα αλκαλιωμένα εδάφη όμως όπου το κυρίαρχο προσροφημένο κατιόν είναι το  $H^+$  ή το  $Na^+$  αντίστοιχα, η προσθήκη ασβεστίου μέσω της λίπανσης είναι επιβεβλημένη.

#### 4.2. Απορρόφηση και κατανομή ασβεστίου μέσα στο φυτό

Η περατότητα των κυτταρικών μεμβρανών ως προς το ασβέστιο είναι πολύ μικρή. Όπως θα εξηγηθεί παρακάτω, ο φυσιολογικός ρόλος του ασβεστίου σχετίζεται κυρίως με διεργασίες που λαμβάνουν χώρα είτε στα κυτταρικά τοιχώματα είτε στην εξωτερική και ίσως και την εσωτερική επιφάνεια των κυτταρικών μεμβρανών. Γι' αυτό τα φυτά δεν έχουν αναπτύξει μηχανισμούς ενεργού μεταφοράς για την πρόσληψη του ασβεστίου μέσω των κυτταρικών μεμβρανών και την μεταφορά του στον πρωτοπλάστη όπως συμβαίνει με το κάλιο και τον φώσφορο. Σύμφωνα με τον Marmé (1983) η είσοδος του ασβεστίου στον πρωτοπλάστη μέσω της κυτταρικής μεμβράνης λαμβάνει χώρα παθητικά, ενώ κατά πάσα πιθανότητα λαμβάνει χώρα ενεργή απέκκριση του ασβεστίου από τον πρωτοπλάστη στο εξωτερικό μέσο με στόχο την διατήρηση χαμηλών συγκεντρώσεων ασβεστίου μέσα στο κυτόπλασμα.

Λόγω της χαμηλής περατότητας των κυτταρικών μεμβρανών ως προς το ασβέστιο η μετακίνηση αυτού από το εξωτερικό περιβάλλον της ρίζας προς τα αγγεία του ξύλου γίνεται κυρίως μέσω της αποπλασμικής οδού. Η κίνηση όμως μέσω αυτής της οδού δεν μπορεί να συνεχιστεί πέρα από τον φλοιό γιατί παρεμποδίζεται από την λωρίδα του Caspari. Γι' αυτό η μόνη οδός ανεμπόδιστης προώθησης του ασβεστίου προς τον κεντρικό κύλινδρο είναι ο αποπλάστης στην περιοχή των κορυφών των ριζών όπου ακόμη δεν έχει ολοκληρωθεί ο σχηματισμός της αποφελωμένης λωρίδας του Caspari (Marschner und Richter, 1974, Bangerth, 1979). Είναι όμως προφανές ότι, όταν η επιφάνεια της ρίζας που απορροφά ασβέστιο περιορίζεται μόνον στα τμήματα που γειτνιάζουν με τις κορυφές των ριζών, οι ρυθμοί πρόσληψης ασβεστίου από τα φυτά είναι σχετικά χαμηλοί. Επομένως, για να διασφαλισθεί η τροφοδότηση των φυτών με επαρκείς ποσότητες ασβεστίου, η συγκέντρωση του τελευταίου στο εδαφικό διάλυμα θα πρέπει να είναι σχετικά υψηλή (ψηλότερη από αυτή που απαιτείται για το κάλιο και τον φώσφορο). Κατά κανόνα η αναλογία πρόσληψης ασβεστίου προς νερό είναι μικρότερη από την συγκέντρωση του Ca στο εδαφικό διάλυμα. Το αποτέλεσμα αυτής της κατάστασης είναι η αύξηση της συγκέντρωσης Ca στις περιοχές του εδάφους γύρω από τις ρίζες σε επίπεδα σημαντικά υψηλότερα από αυτά που επικρατούν στα πιο απομακρυσμένα σημεία του εδάφους. Γι' αυτό η μεταφορά του ασβεστίου από το έδαφος προς τις ρίζες των φυτών κατά κανόνα δεν γίνεται με διάχυση αλλά μόνον με μαζική ροή.

Λόγω της χαμηλής περατότητας του ασβεστίου μέσω των κυτταρικών μεμβρανών η διακίνηση του ασβεστίου μέσα στο φυτό γίνεται μόνον ακροπέταλα, μέσω των αγγείων του ξύλου. Μέσα στα αγγεία του ξύλου το ασβέστιο απαντάται κυρίως σε μορφή ιόντων ασβεστίου. Αντίθετα με το ξύλο, η κινητικότητα του ασβεστίου μέσω του ηθμού είναι σχεδόν μηδαμινή (Bangerth, 1979, Marschner, 1995). Η αδυναμία μετακίνησης του ασβεστίου μέσω του ηθμού έχει ως συνέπεια να μην μπορεί να γίνει κινητοποίηση αποθεμάτων ασβεστίου από τα παλιότερα φύλλα προς τα νεώτερα της κορυφής. Έτσι, σε περίπτωση που εμφανισθεί έλλειψη ασβεστίου στο περιβάλλον των ριζών των φυτών τα συμπτώματα τροφοπενίας ασβεστίου στο φυτό εμφανίζονται στα νεαρά φύλλα και τις κορυφές αύξησης.

Μία άλλη συνέπεια της μη διακίνησης του ασβεστίου μέσω του ηθμού είναι ότι οι ποσότητες Ca που φθάνουν στους καρπούς και τα λοιπά αποθηκευτικά όργανα των φυτών είναι ιδιαίτερα μικρές σε σύγκριση με τα φύλλα και τους βλαστούς (Mix and Marschner,

1976a). Οι καρποί και τα λοιπά υπέργεια αποθηκευτικά όργανα, λόγω της μικρής εξωτερικής τους επιφάνειας ανά μονάδα φυτικής μάζας έχουν χαμηλούς ρυθμούς διαπνοής. Επειδή λοιπόν οι ποσότητες νερού που καταναλώνουν τα φυτικά αυτά όργανα μέσω της διαπνοής είναι πολύ μικρές, οι ποσότητες θρεπτικών στοιχείων που φθάνουν σε αυτά μέσω των αγγείων του ξύλου είναι και αυτές περιορισμένες. Εφόσον λοιπόν μέσω του ηθμού δεν μπορεί να μεταφερθεί επιπλέον ασβέστιο, οι τελικές ποσότητες Ca με τις οποίες εφοδιάζονται οι καρποί και τα λοιπά υπέργεια αποθηκευτικά όργανα είναι περιορισμένες (Mix and Marschner, 1976, a, b). Γι' αυτό κάτω από ορισμένες συνθήκες εύκολα εμφανίζονται συμπτώματα τροφopenίας ασβεστίου στους καρπούς. Τέτοια παραδείγματα είναι η ξηρή σήψη κορυφής στην τομάτα (Mason *et al.*, 1957) και την πιπεριά (Hamilton and Ogle, 1962, De Kreij, 1999), η εσωτερική σήψη των καρπών μελιτζάνας (Savvas and Lenz, 1994), η πικρή κηλίδωση στα μήλα (Drake *et al.*, 1966) καθώς και αρκετές άλλες ακόμη (Shear, 1976). Οι παραπάνω διαταραχές της θρέψης οφείλονται περισσότερο σε προβλήματα κατανομής του ασβεστίου μέσα στο φυτό παρά σε απόλυτη έλλειψη ασβεστίου στο περιβάλλον των ριζών (Bangerth, 1979, Battey, 1990) και γι' αυτό συνήθως χαρακτηρίζονται ως φυσιολογικές ανωμαλίες σχετιζόμενες με το ασβέστιο.

Όπως έχει αποδειχθεί, όταν επικρατούν συνθήκες που δυσχεραίνουν την μεταφορά του νερού στους καρπούς, η παροχή ασβεστίου στα όργανα αυτά ελαττώνεται ακόμη περισσότερο, με συνέπεια η συχνότητα εμφάνισης των προαναφερόμενων φυσιολογικών ανωμαλιών να αυξάνεται. Τέτοιες συνθήκες υφίστανται π.χ. όταν επικρατεί χαμηλή ατμοσφαιρική υγρασία η οποία προκαλεί έντονους ρυθμούς διαπνοής (Adams and Holder, 1992) ή όταν τα φυτά είναι εκτιθεμένα σε αλατότητα (Cerda *et al.*, 1979, Bradfield and Guttridge, 1984, Savvas and Lenz, 1994) ή ξηρασία (Pill and Lambeth, 1980). Κάτω από συνθήκες χαμηλής ατμοσφαιρικής υγρασίας το νερό που εισέρχεται στο φυτό μέσω των αγγείων του ξύλου έλκεται πολύ ισχυρά από τα φύλλα ακόμη και την νύχτα ενώ έχει διαπιστωθεί ότι και ένα σημαντικό μέρος του νερού και του ασβεστίου των καρπών αναρροφάται και μεταφέρεται στα φύλλα (Mix and Marschner, 1976b). Γι' αυτό όταν επικρατούν συνθήκες χαμηλής ατμοσφαιρικής υγρασίας οι ρυθμοί συσσώρευσης νερού και ασβεστίου στους καρπούς ελαττώνονται. Αντίθετα, κάτω από συνθήκες κανονικής ή και υψηλής ατμοσφαιρικής υγρασίας η τροφοδότηση των καρπών με νερό και ασβέστιο συναντά λιγότερα εμπόδια τόσο την ημέρα όσο κυρίως την νύχτα. Ειδικά για την νύχτα, η αυξημένη μεταφορά ασβεστίου στους καρπούς κάτω από συνθήκες υψηλής

ατμοσφαιρικής υγρασίας φαίνεται ότι σε μεγάλο βαθμό οφείλεται στο φαινόμενο που είναι γνωστό ως “πίεση ρίζας” (Ho, 1989, βλ. επίσης και παρ. 4.3).

Σε αντίθεση με τα προβλήματα που παρατηρούνται όταν επικρατούν ξηροθερμικές συνθήκες, η υψηλή ατμοσφαιρική υγρασία μπορεί να προκαλέσει συμπτώματα τροφοπενίας ασβεστίου κυρίως στα νεαρά φύλλα και τις κορυφές αύξεσης (Armstrong and Kirkby, 1979, Bakker and Sonneveld, 1988, Adams and Holder, 1992). Αιτία γι’ αυτό είναι έντονη μείωση του ρυθμού διαπνοής που παρατηρείται κάτω από αυτές τις συνθήκες και επομένως η σημαντική ελάττωση του ρυθμού μεταφοράς ασβεστίου στα νεαρά, αναπτυσσόμενα όργανα του φυτού μέσω του ανιόντος χυμού η οποία όπως εξηγήθηκε παραπάνω δεν μπορεί να αντισταθμιστεί με μεταφορά Ca μέσω του ηθμού.

### 4.3. Φυσιολογικός ρόλος Ca

Η περιεκτικότητα των φυτικών ιστών σε ασβέστιο κυμαίνεται μεταξύ 0,1-5% ανάλογα με το είδος του φυτού, το φυτικό όργανο και την ηλικία του (Marschner, 1995). Σε γενικές γραμμές τα δικότυλα φυτά περιέχουν αρκετά μεγαλύτερες ποσότητες ασβεστίου (περίπου εικοσαπλάσιες) σε σύγκριση με τα μονοκότυλα. Οι διαφορές αυτές οφείλονται κυρίως στις σημαντικά μεγαλύτερες ανάγκες που έχουν τα δικότυλα φυτά σε κατιόντα για να κορεσθούν τα σταθερά αρνητικά φορτία των κολλοειδών των κυτταρικών τους τοιχωμάτων (βλ. παρ. 3.2.3 και 4.4). Όσον αφορά το είδος των φυτικών οργάνων, τις μικρότερες συγκεντρώσεις Ca τις παρουσιάζουν οι καρποί και τα αποθηκευτικά όργανα (κόνδυλοι, ριζοκόνδυλοι, κ.λπ.) για λόγους που έχουν ήδη εξηγηθεί παραπάνω. Αντίθετα, οι μεγαλύτερες συγκεντρώσεις Ca υφίστανται στα ελάσματα των φύλλων όπου καταλήγει το ρεύμα της διαπνοής, ενώ σημαντικές ποσότητες ασβεστίου περιέχονται και στους μίσχους των φύλλων αφού μέσω αυτών διέρχονται τα αγγεία του ξύλου. Τέλος, όσον αφορά την ηλικία, στην περίπτωση των φύλλων τα κατώτερα και παλιότερα περιέχουν κατά κανόνα περισσότερο ασβέστιο αφού έχουν δεχθεί και καταναλώσει μέσω της διαπνοής σημαντικά μεγαλύτερες ποσότητες νερού. Αντίθετα, στην περίπτωση των καρπών, με την πάροδο της ηλικίας η περιεκτικότητα σε ασβέστιο συνήθως ελατώνεται (Mix and Marschner, 1976a).

Οι βασικές λειτουργίες των φυτών στις οποίες υπεισέρχεται το ασβέστιο μπορούν σύμφωνα με τον Bangerth (1979) να ταξινομηθούν στις εξής 4 κατηγορίες: α) σταθεροποίηση κυτταρικών μεμβρανών, β) επίδραση στην λειτουργία ενζύμων γ) επίδραση στον σχηματισμό των κυτταρικών τοιχωμάτων και δ) επίδραση στην διακίνηση και δράση

ορισμένων φυτορμονών. Οι επιδράσεις αυτές του ασβεστίου στα φυτά αναλύονται εκτενέστερα παρακάτω:

#### **4.3.1. Σταθεροποίηση κυτταρικών μεμβρανών**

Όλες οι λιποπρωτεϊνικές μεμβράνες των φυτικών κυττάρων έχουν ανάγκη από ιόντα ασβεστίου για να διατηρήσουν την ιδιάζουσα δομή τους και τις ιδιότητές τους όσον αφορά την εκλεκτικότητα στην απορρόφηση και αποβολή των διαφόρων ιόντων και λοιπών διαλυτών συστατικών που έρχονται σε επαφή μαζί τους (Erstein, 1961). Ο ειδικός αυτός ρόλος του ασβεστίου έχει επανειλημμένα καταδειχθεί πειραματικά. Για παράδειγμα, έχει αποδειχθεί ότι η επαρκής τροφοδότηση των φυτών με ασβέστιο τα προστατεύει καλύτερα από υψηλές συγκεντρώσεις νατρίου στο περιβάλλον των ριζών, μέσω περιορισμού του ρυθμού εισόδου του νατρίου εντός των φυτικών κυττάρων (LaHaye and Erstein, 1969). Έχει επίσης αποδειχθεί ότι η ανεπαρκής τροφοδότηση των φυτικών ιστών με ασβέστιο οδηγεί σε διαρροή χρήσιμων διαλυτών συστατικών από τα κύτταρα προς το εξωτερικό τους περιβάλλον (Van Goor, 1968). Σύμφωνα επίσης με τους Faust και Shear (1968), η ανεπάρκεια ασβεστίου καθιστά τον τονοπλάστη των κυττάρων περατό στις φαινόλες που βρίσκονται στο εσωτερικό του χυμοτοπίου με αποτέλεσμα αυτές να διαρρέουν στο κυττοπλάσμα και εκεί να οξειδώνονται με την επίδραση πολυφαινολοξειδασών οπότε τελικά οι φυτικοί αυτοί ιστοί αποκτούν έναν καστανό μεταχρωματισμό. Σύμφωνα με πολλούς ερευνητές, κάτω από συνθήκες έλλειψης ασβεστίου οι καρποί ωριμάζουν γρηγορότερα και συντηρούνται λιγότερο (Bangerth *et al.*, 1972, Bramlage *et al.*, 1974, κ.λπ.). Η συμπεριφορά αυτή αποδίδεται στην αυξημένη διαρροή από το χυμοτόπιο προς το κυτόπλασμα διαφόρων ουσιών που συνιστούν αναπνευστικά υποστρώματα λόγω ανεπάρκειας Ca στον τονοπλάστη. Τα αναπνευστικά υποστρώματα εισέρχονται στο κυτόπλασμα και καταβολίζονται αυξάνοντας τον ρυθμό αναπνοής του καρπού και επομένως την ταχύτητα γήρανσής του (Sharples and Johnson, 1977). Η διαταραχή της δομής των λιποπρωτεϊνικών μεμβρανών των κυττάρων κάτω από συνθήκες έλλειψης ασβεστίου έχει αποδειχθεί και με μελέτες της υπομικροσκοπικής τους δομής με την βοήθεια ηλεκτρονικού μικροσκοπίου (Hecht-Buchholz, 1979).

Ο ειδικός ρόλος του ασβεστίου στην σταθεροποίηση της δομής των λιποπρωτεϊνικών μεμβρανών των κυττάρων αποδίδεται στην ικανότητά του να λειτουργεί ως γέφυρα μεταξύ φωσφορικών και καρβοξυλικών ομάδων στα φωσφορολιπίδια και τις πρωτεΐνες που



απαρτίζουν τις μεμβράνες (Williams, 1976, Marschner, 1995). Σύμφωνα με τον Bangerth (1979) ο σχηματισμός αυτών των γεφυρών είναι πιθανόν να οδηγεί σε αλλαγές του μεγέθους των μικροπόρων των μεμβρανών με αποτέλεσμα να επηρεάζεται και η περατότητά τους. Σε κάθε περίπτωση, μέρος του ασβεστίου που ρυθμίζει την δομή των κυτταρικών μεμβρανών φαίνεται ότι βρίσκεται ελεύθερο σε μορφή ιόντων στο εξωτερικό διάλυμα που περιβάλλει τις μεμβράνες (Marschner, 1995), πιθανότατα σε ισορροπία με το Ca που είναι δεσμευμένο πάνω στην μεμβράνη. Τέλος, θα πρέπει να ειπωθεί ότι το Ca μπορεί να υποκατασταθεί στον ρόλο που παίζει στην σταθεροποίηση των κυτταρικών μεμβρανών μόνο από το στρόντιο (Sr) και το μαγγάνιο, όχι όμως από το K, το Na, ή το Mg (Bangerth, 1973). Τα δύο αυτά κατιόντα όμως (Sr και Mn) μπορεί να δρουν ανασταλτικά σε άλλες λειτουργίες του φυτού ή και να είναι τοξικά σε σχετικά υψηλές συγκεντρώσεις ανάλογες με αυτές που απαιτούνται για την σταθεροποίηση των κυτταρικών μεμβρανών και επομένως δεν μπορούν να θεωρηθούν γενικά ως υποκατάστατα του ασβεστίου.

#### **4.3.2. Ρύθμιση ενζυμικής δραστηριότητας**

Το ασβέστιο συνδέεται με 70 περίπου διαφορετικές πρωτεΐνες μέσα στους φυτικούς ιστούς. Αυτό όμως δεν σημαίνει και ότι ο μεταβολισμός ή η ενζυμική δραστηριότητα (στις περιπτώσεις που πρόκειται για ένζυμα) των ουσιών αυτών εξαρτάται ή επηρεάζεται από την παρουσία του ασβεστίου. Κατ αρχήν θα πρέπει να διευκρινισθεί ότι το ασβέστιο μέσα στα φυτικά κύτταρα παρουσιάζει έντονη διαμερισματοποίηση. Μέσα στο κυτόπλασμα η συγκέντρωση ιόντων ασβεστίου είναι πολύ χαμηλή (0,01-1,0  $\mu\text{M}$ ), ένα χαρακτηριστικό το οποίο φαίνεται ότι είναι κοινό για όλα τα ευκαρυωτικά κύτταρα (Bygrave, 1978). Χαμηλή επίσης είναι η συγκέντρωση του ασβεστίου και στους χλωροπλάστες ενώ αντίθετα τα μιτοχόνδρια και το χυμοτόπιο χαρακτηρίζονται από σχετικά υψηλές συγκεντρώσεις Ca (Marschner, 1995). Πιστεύεται ότι η διατήρηση χαμηλών συγκεντρώσεων ασβεστίου στο κυτόπλασμα διασφαλίζεται μέσω ειδικών φορέων οι οποίοι εδράζονται τόσο στο πλασμαλλήμμα όσο και στην μεμβράνη που περιβάλλει τα μιτοχόνδρια και το ενδοπλασμικό δίκτυο και πιθανόν και στον τονοπλάστη. Οι ειδικοί αυτοί φορείς αντλούν το ασβέστιο από το κυτόπλασμα προς το εξωτερικό του κυττάρου ή προς το εσωτερικό του οργανιδίου ή του χυμοτοπίου αντίστοιχα (Marmé, 1983). Τέλος, στην ελάττωση της συγκέντρωσης ασβεστίου στο κυτόπλασμα είναι πιθανόν να συμβάλλει και η αδρανοποίησή ενός μέρους αυτού σε μορφή αδιάλυτων αλάτων (οξαλικό ασβέστιο, φωσφορικό ασβέστιο, κ.λπ.).

Η διατήρηση χαμηλών συγκεντρώσεων ασβεστίου στο κυτόπλασμα δεν συνηγορεί υπέρ ενός ρόλου του ασβεστίου ως παράγοντα ενεργοποίησης ενζύμων. Σε μελέτες που είχαν γίνει παλιότερα *in vitro* είχε διαπιστωθεί ότι το Ca ενεργοποιούσε ορισμένα ένζυμα (α-αμυλάση, φωσφορολιπιδάσες, ATPάσες), αλλά μόνον όταν η συγκέντρωσή του στο μέσο ήταν πολύ μεγαλύτερη από το επίπεδο των  $10^{-6}$  έως  $10^{-8}$  M Ca που πιστεύεται ότι επικρατεί στο κυτόπλασμα (Marmé, 1983). Τα τελευταία χρόνια όμως, διαπιστώθηκε η ύπαρξη αρχικά στα ζωικά και κατόπιν και στα φυτικά κύτταρα ενός πρωτεϊνικού παράγοντα που είναι γνωστός με το όνομα καλμοδουλίνη (calmodulin) η δράση της οποίας φαίνεται ότι εξαρτάται από την παρουσία ασβεστίου (Means and Dedman, 1980). Ο παράγοντας αυτός υπεισέρχεται σε αρκετές βιοχημικές αντιδράσεις μέσα στα κύτταρα δια μέσου της ενεργοποίησης συγκεκριμένων ενζύμων, ενώ η δράση του εκδηλώνεται σε πολύ μικρές συγκεντρώσεις ασβεστίου, αντίστοιχες με αυτές που εκτιμάται ότι επικρατούν στο κυτόπλασμα των κυττάρων (Dieter, 1984). Ήδη έχει αποδειχθεί ότι στα φυτικά κύτταρα η καλμοδουλίνη ενεργοποιεί ορισμένα ένζυμα, όπως την κινάση του NAD (Marmé, 1983), την α-αμυλάση (Mitsui *et al.*, 1984), την φωσφορολιπάση (Leshem *et al.*, 1984), κ.λπ. Γενικά η καλμοδουλίνη φαίνεται ότι έχει έναν πολύπλευρο ρόλο όσον αφορά την διακίνηση και την φυσιολογική δράση του ασβεστίου στα κύτταρα. Σύμφωνα με τον Marmé (1983) η καλμοδουλίνη φαίνεται ότι, εκτός από την ενεργοποίηση ενζύμων, συμβάλλει στην απέκκριση ιόντων ασβεστίου στο χυμοτόπιο διατηρώντας έτσι χαμηλές συγκεντρώσεις Ca στο κυτόπλασμα και τους χλωροπλάστες, στην συμπλασμική μεταφορά του ασβεστίου από κύτταρο σε κύτταρο, κ.λπ.

Σύμφωνα με τους Rensing and Cornelius (1980) γενικά το ασβέστιο ενεργοποιεί κυρίως ένζυμα που είναι συνδεδεμένα με την κυτταρική μεμβράνη. Πιστεύεται ότι η επίδραση του ασβεστίου στην ενεργοποίηση ορισμένων τουλάχιστον από τα ένζυμα που είναι συνδεδεμένα στις κυτταρικές μεμβράνες σχετίζεται κυρίως με τον ρόλο του στην ρύθμιση της δομής της μεμβράνης και όχι με άμεση συμμετοχή του Ca στο ενεργό κέντρο του ενζύμου (Clarkson and Hanson, 1980).

Εκτός από την ενεργοποίηση ορισμένων ενζύμων, το ασβέστιο έχει αποδειχθεί ότι δρα παρεμποδιστικά στην δραστηριότητα ορισμένων άλλων ενζύμων. Τέτοια παραδείγματα είναι η εξοζοδιφωσφατάση (Baier and Latzko, 1976) η καρβοξυλάση του φωσφοροενολοπυροσταφυλικού οξέως (Gavalas and Manetas, 1980), κ.λπ.. Προφανώς η διατήρηση χαμηλών συγκεντρώσεων Ca στο κυτόπλασμα και στους χλωροπλάστες

αποσκοπεί ακριβώς στην μη παρεμπόδιση της δραστηριότητας τέτοιων ενζύμων. Ειδικά για τους χλωροπλάστες, η ανάγκη διατήρησης χαμηλών συγκεντρώσεων Ca απορρέει από το γεγονός ότι εκεί δραστηριοποιείται η καρβοξυλάση του φωσφοροενολοπυροσταφυλικού οξέως η οποία είναι ένα καθοριστικής σημασίας ένζυμο για την δέσμευση του CO<sub>2</sub> μέσω της φωτοσύνθεσης.

#### **4.3.3. Σταθεροποίηση κυτταρικών τοιχωμάτων**

Ένα μεγάλο μέρος του ασβεστίου των φυτικών ιστών δεν βρίσκεται μέσα στα κύτταρα αλλά εκτός αυτών, προσροφημένο στα σταθερά αρνητικά φορτία που υπάρχουν στα κυτταρικά τοιχώματα. Τα κυτταρικά τοιχώματα περιέχουν διάφορες πηκτίνες μεταξύ των οποίων οι σημαντικότερες είναι τα πολυγαλακτουρονικά οξέα. Οι καρβοξυλικές ομάδες των πολυγαλακτουρονικών οξέων προσροφούν κατά προτίμηση τα ιόντα ασβεστίου, για τους ίδιους λόγους που αυτό συμβαίνει και στα κολλοειδή του εδάφους, με συνέπεια να σχηματίζονται πηκτινικά άλατα του ασβεστίου. Τα άλατα αυτά προσδίδουν σταθερή δομή στα κυτταρικά τοιχώματα καθιστώντας τους αντίστοιχους φυτικούς ιστούς πιο σκληρούς και με μεγαλύτερη μηχανική αντοχή. Σύμφωνα με τον Marschner (1995), το ασβέστιο των κυτταρικών τοιχωμάτων είναι προσροφημένο κυρίως στην περιοχή του μεσοτοιχίου καθώς και στην ζώνη κοντά στην διαχωριστική επιφάνεια μεταξύ κυτταρικού τοιχώματος και πλασμαλήμματος.

Σύμφωνα με την σχέση που αποδίδει τις ισορροπίες κατά Donnan (παρ. 3.2.3) υψηλός βαθμός προσρόφησης Ca στα κολλοειδή των κυτταρικών τοιχωμάτων σημαίνει και υψηλή συγκέντρωση ασβεστίου στο νερό που περιβάλλει τα κυτταρικά τοιχώματα. Η υψηλή αυτή συγκέντρωση του ασβεστίου είναι σημαντική από φυσιολογική άποψη, δεδομένου ότι το Ca παρεμποδίζει την δράση της πολυγαλακτουρονάσης (Corden, 1965). Η πολυγαλακτουρονάση είναι το ένζυμο που καταλύει την υδρολυτική αποδόμηση των πολυγαλακτουρονικών οξέων και επομένως συμβάλλει στην αποδόμηση των κυτταρικών τοιχωμάτων. Πραγματικά έχει αποδειχθεί ότι όταν η συγκέντρωση Ca στους φυτικούς ιστούς είναι χαμηλή η δραστηριότητα της πολυγαλακτουρονάσης αυξάνεται σημαντικά (Konno *et al.*, 1984), με συνέπεια τα πολυγαλακτουρονικά οξέα των κυτταρικών τοιχωμάτων να αποδομούνται. Πιθανότατα κάτω από αυτές τις συνθήκες ένα μέρος του πηκτινικού ασβεστίου μετατρέπεται σε πηκτινικά (πολυγαλακτουρονικά) οξέα τα οποία είναι ευπαθή στην υδρολυτική δράση της πολυγαλακτουρονάσης. Η παραπάνω ιδιότητα

του ασβεστίου όσον αφορά την δομή των κυτταρικών τοιχωμάτων χρησιμοποιείται από το φυτό τόσο για τον έλεγχο της αύξησης του μεγέθους των κυττάρων όσο και για την ρύθμιση του χρόνου ωρίμανσης των καρπών.

Όσον αφορά το μέγεθος των κυττάρων, όταν οι φυτικοί ιστοί βρίσκονται σε φάση αύξησης με στόχο την μεγέθυνση του αντίστοιχου φυτικού οργάνου, το ασβέστιο των κυτταρικών τοιχωμάτων είναι λιγότερο (όχι όμως σε επίπεδα έλλειψης) σε όφελος των ιόντων υδρογόνου. Η σχετικά χαμηλή συγκέντρωση του Ca στον αποπλάστη οδηγεί σε αυξημένη δραστηριότητα της πολυγαλακτουρονάσης με συνέπεια τα κυτταρικά τοιχώματα να είναι πιο ελαστικά και το σχήμα τους να μεταβάλλεται επιτρέποντας έτσι την αύξηση του μεγέθους των κυττάρων. Αντίθετα, σε περίπτωση έκθεσης των φυτών σε πολύ υψηλές συγκεντρώσεις ασβεστίου η μεγέθυνση των κυττάρων αναστέλλεται (Cleland and Rayle, 1977). Εξαιτίας του παρεμποδιστικού ρόλου που παίζει το Ca στην μεγέθυνση των κυττάρων, όταν τα κολεόπτιλα λαμβάνουν θέση αύξησης προς τα επάνω λόγω της επίδρασης των ενδογενών μηχανισμών ελέγχου του γεωτροπισμού, σημαντικό μέρος του ασβεστίου απομακρύνεται από την βάση τους, όπου λαμβάνει χώρα μεγέθυνση των κυττάρων, και μεταφέρεται προς την κορυφή τους (Slocum and Roux, 1983). Θα πρέπει όμως να διευκρινισθεί ότι η μεγέθυνση των κυττάρων αναστέλλεται και όταν επικρατούν συνθήκες έλλειψης ασβεστίου στο μέσο ανάπτυξης (Marschner and Richter, 1974, Marschner, 1995). Η συμπεριφορά αυτή πιθανότατα οφείλεται στην αδυναμία των κυτταρικών μεμβρανών να συνθέσουν και να απεκκρίνουν δομικά συστατικά για τον σχηματισμό των κυτταρικών τοιχωμάτων (Reiss and Herth, 1979).

Αντίθετα με τα αναπτυσσόμενα όργανα, στα ώριμα, πλήρως ανεπτυγμένα φυτικά μέρη η προσρόφηση ασβεστίου στα κυτταρικά τοιχώματα είναι πολύ πιο εκτεταμένη, οπότε η δραστηριότητα της πολυγαλακτουρονάσης αναστέλλεται, με συνέπεια την σταθεροποίηση των κυτταρικών τοιχωμάτων και επομένως και του μεγέθους των κυττάρων.

Όσον αφορά την επίδραση του ασβεστίου στην ωρίμανση των καρπών, έχει αποδειχθεί ότι κατά το στάδιο της ωρίμανσης ένα μέρος του ασβεστίου που είναι προσροφημένο στα κυτταρικά τοιχώματα διαλυτοποιείται μετά από αντικατάστασή του από άλλα ιόντα και κυρίως από ιόντα υδρογόνου. Το ασβέστιο που ελευθερώνεται μεταφέρεται με την βοήθεια της καλμοδουλίνης στα χυμοτόπια όπου ένα μέρος του καταβυθίζεται σε μορφή αδιάλυτων αλάτων, όπως το οξαλικό και το φωσφορικό ασβέστιο και έτσι αδρανοποιείται (Marschner, 1995). Το αποτέλεσμα της πτώσης της συγκέντρωσης

Ca στις περιοχές εξωτερικά της κυτταρικής μεμβράνης είναι να αυξάνεται σημαντικά η δραστηριότητα της πολυγαλακτονουράσης, οπότε τα κυτταρικά τοιχώματα γίνονται πιο χαλαρά. Γι' αυτό και στο στάδιο της ωρίμανσης οι καρποί γίνονται πιο μαλακοί. Έχει αποδειχθεί ότι η παραπάνω διαδικασία συνδέεται στενά με την έναρξη της έκλυσης αιθυλενίου το οποίο όπως είναι γνωστό διαγείρει την ωρίμανση. Η παραπάνω θεώρηση βρίσκεται σε συμφωνία με πειραματικά δεδομένα που έδειξαν ότι ο ψεκασμός των καρπών με  $\text{CaCl}_2$  λίγο πριν ή και μετά την έναρξη της ωρίμανσης καθυστερεί ή ακόμη και αναστέλλει πλήρως τις διεργασίες της περαιτέρω ωρίμανσης (Cooper and Bangerth, 1976, Wills *et al.*, 1977). Επιπλέον, έχει αποδειχθεί ότι, ενώ στις τομάτες που ωριμάζουν κανονικά το ασβέστιο που είναι δεσμευμένο στα κυτταρικά τοιχώματα των καρπών ελαττώνεται δραστικά καθώς αυτοί ωριμάζουν, το αντίθετο ακριβώς συνέβαινε στους καρπούς μίας μεταλλαγής με γονότυπο που δεν επέτρεπε την ωρίμανση των καρπών (Roonaiah, 1979).

#### 4.3.4. Ορμονικό ισοζύγιο

Μία από τις βιοχημικές διεργασίες που παρεμποδίζονται όταν στο μέσο επικρατούν υψηλές συγκεντρώσεις Ca είναι και η δράση της αυξίνης (IAA) ως παράγοντα αύξησης του φυτού (Burström, 1968). Η συμπεριφορά αυτή φαίνεται ότι συνδέεται με τον ρόλο που παίζει το IAA στην διακίνηση του ασβεστίου στους φυτικούς ιστούς (Kubowicz *et al.*, 1982). Πιθανότατα το IAA συμβάλλει στην μεταφορά του Ca προς τα χυμοτόπια με στόχο την διατήρηση σχετικά χαμηλών συγκεντρώσεων ασβεστίου στην περιοχή των κυτταρικών τοιχωμάτων ώστε τα τελευταία λόγω της επίδρασης της πολυγαλακτουρονάσης να είναι σχετικά χαλαρά επιτρέποντας έτσι την μεγέθυνση των κυττάρων (βλ. σχετικά στην προηγούμενη παράγραφο). Ειδικότερα, φαίνεται ότι σε πολύ υψηλές συγκεντρώσεις ασβεστίου η αυξίνη δεν είναι σε θέση να επιτύχει την μεταφορά επαρκών ποσοτήτων ασβεστίου από τα κυτταρικά τοιχώματα στα χυμοτόπια ώστε η δραστηριότητα της πολυγαλακτουρονάσης να διατηρείται σε επίπεδα που επιτρέπουν την μεγέθυνση των κυττάρων. Από την άλλη, εξαιτίας του ρόλου που παίζει η αυξίνη στην μεταφορά του ασβεστίου, πολλοί φυτικοί ιστοί σε συνθήκες χαμηλών συγκεντρώσεων IAA παρουσιάζουν συμπτώματα τροφопενίας ασβεστίου (Bangerth, 1979).

Η αλληλεπίδραση ασβεστίου - αυξίνης όμως φαίνεται ότι είναι αμφίδρομη. Πραγματικά, αρκετά πειραματικά δεδομένα δείχνουν ότι η διακίνηση της αυξίνης μέσω των κυτταρικών μεμβρανών επηρεάζεται καθοριστικά από το ασβέστιο (Hertel, 1983). Σε

κάθε περίπτωση όμως, οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ αυξίνης και ασβεστίου φαίνεται να είναι πιο πολύπλοκες. Σύμφωνα με άλλα πειραματικά δεδομένα, όταν η συγκέντρωση IAA σε έναν φυτικό ιστό είναι πολύ υψηλή με αποτέλεσμα την επικράτηση έντονων ρυθμών αύξησης, είναι πιθανόν το διαθέσιμο ασβέστιο να αποδειχθεί ανεπαρκές για τον σχηματισμό σταθερών κυτταρικών μεμβρανών και κυτταρικών τοιχωμάτων με συνέπεια την εμφάνιση συμπτώματα τροφопενίας Ca (Bangerth, 1979).

Μία άλλη συσχέτιση μεταξύ ασβεστίου και φυτορμονών είναι αυτή μεταξύ Ca και αιθυλενίου. Από πειραματικά δεδομένα φαίνεται ότι η παραγωγή αιθυλενίου είναι αυξημένη σε φυτικούς ιστούς που εμφανίζουν έλλειψη ασβεστίου (Faust and Shear, 1969). Σύμφωνα με τις υπάρχουσες ενδείξεις, ο μηχανισμός παραγωγής αιθυλενίου φαίνεται ότι εδράζεται στην εξωτερική επιφάνεια της κυτταρικής μεμβράνης (Mattoo and Lieberman, 1977). Μία πιθανή εξήγηση είναι ότι η παραγωγή αιθυλενίου διαγείρεται στις χαμηλές συγκεντρώσεις ασβεστίου ενώ παρεμποδίζεται στις υψηλές συγκεντρώσεις Ca. Επειδή λοιπόν κατά την ωρίμανση η περιεκτικότητα των κυτταρικών τοιχωμάτων σε ασβέστιο μειώνεται (βλ. παρ., 5.3.3.3) επάγεται η απελευθέρωση αιθυλενίου με αποτέλεσμα την έναρξη διαφόρων βιοχημικών διεργασιών που οδηγούν στην ωρίμανση των καρπών (αύξηση ρυθμού αναπνοής, κ.λπ.). Μία άλλη εξήγηση είναι ότι η έναρξη της απελευθέρωσης αιθυλενίου επάγεται από άλλους μηχανισμούς, άσχετους με το ασβέστιο, ενώ η παρουσία του αιθυλενίου είναι αυτή που δίνει το έναυσμα για την απομάκρυνση μέρους του ασβεστίου από τα κυτταρικά τοιχώματα. Με αυτόν τον τρόπο ενεργοποιείται η πολυγαλακτουρονάση με αποτέλεσμα την χαλάρωση της δομής των κυτταρικών τοιχωμάτων, οπότε καθίσταται δυνατή η ωρίμανση των καρπών.

#### **4.3.5. Άλλες φυσιολογικές διεργασίες που επηρεάζονται από το ασβέστιο**

Εκτός από τις παραπάνω φυσιολογικές λειτουργίες, το ασβέστιο είναι απαραίτητο για τη βλάστηση των γυρεοκόκκων (Margé, 1983) καθώς και την συμβιωτική δέσμευση του ατμοσφαιρικού αζώτου στις ρίζες των ψυχανθών από τα βακτήρια του γένους *Rhizobium* (Lowther and Loneragan, 1968). Ο ρόλος του ασβεστίου στην συμβιωτική δέσμευση του αζώτου στις ρίζες των ψυχανθών από τα βακτήρια του γένους *Rhizobium* φαίνεται ότι σχετίζεται με την αρχική είσοδο των βακτηρίων στους φυτικούς ιστούς και τον σχηματισμό των φυματίων στις ρίζες.

**Επιπλέον βιβλιογραφικές πηγές για την Ενότητα «ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΚΕΣ ΔΙΑΤΑΡΧΕΣ ΚΗΠΕΥΤΙΚΩΝ ΘΕΡΜΟΚΗΠΙΟΥ».**

1. Βιβλίο «ΓΕΝΙΚΗ ΛΑΧΑΝΟΚΟΜΙΑ» (Δ. ΣΑΒΒΑΣ)

Ενότητα	Σελίδες	Αντικείμενο
11.5	502-505	Ερμηνεία ανάλυσης εδάφους - Φυλλοδιαγνωστική
11.9.2	514-516	Επίδραση αζωτούχου λίπανσης στην ξηρή σήψη κορυφής (BER)
12.4.3.	575-579	Επίδραση σχετικής υγρασίας αέρα θερμοκηπίων στην ξηρή σήψη κορυφής (BER)

2. Gianquinto, G.P., Muñoz, P., Pardossi, A., Ramazzotti, S., Savvas, D., 2013. Chapter 10: Soil fertility and plant nutrition. In: Good Agricultural Practices for Greenhouse Vegetable Crops. Principles for Mediterranean Climate Areas. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Plant Production and Protection Paper 217, Rome, pp. 205-269. (<http://www.fao.org/3/a-i3284e.pdf>).

Ενότητα	Σελίδες	Αντικείμενο
Chapter 10	227-231	Seasonal changes in crop nutrient requirements
Chapter 10	231-233	Mineral nutrition, plant health and produce quality (Nutrients and plant health , Physiological disorders)