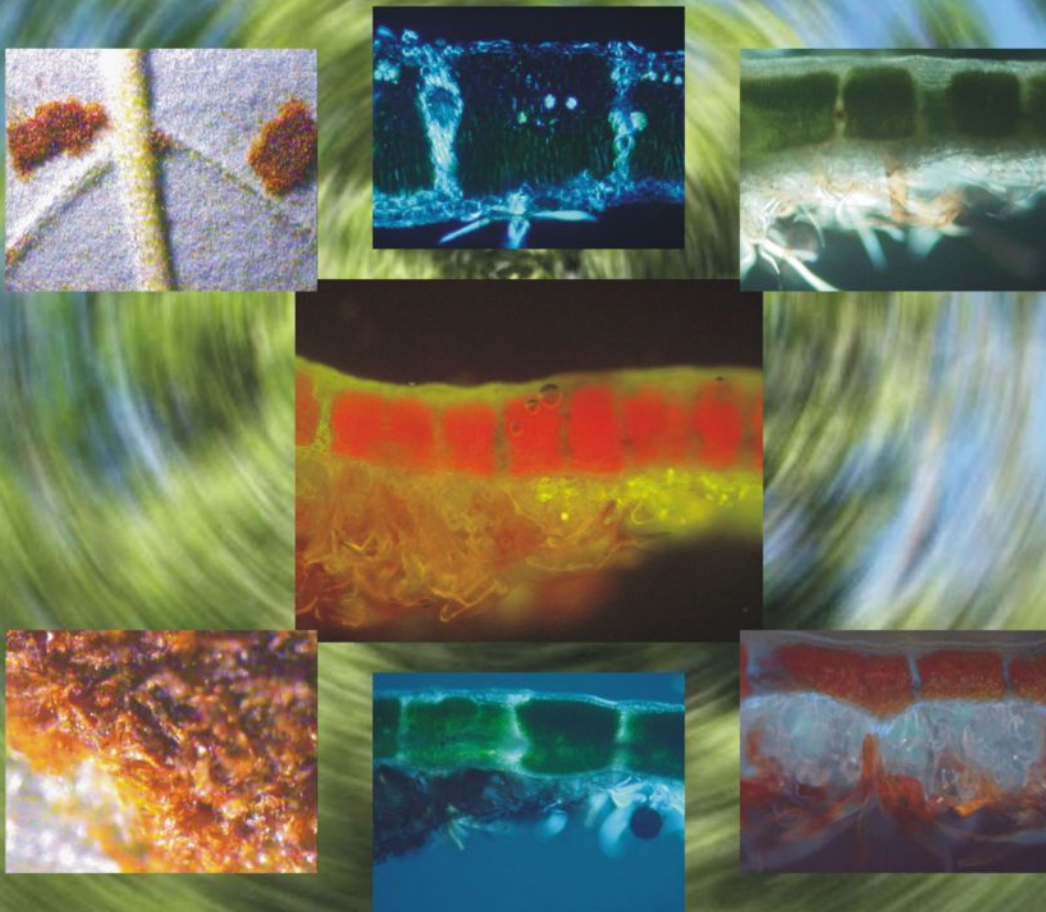


Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών
Τμήμα Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας
Εργαστήριο Φυσιολογίας και Μορφολογίας Φυτών

Φυσιολογικές και Ανατομικές Μεταβολές στα
Χαρακτηριστικά του Τριχώματος των Φύλλων της
Αριάς (*Quercus ilex* L.) που Προκαλούνται από
Φυτοφάγους Εχθρούς



Πτυχιακή Μελέτη της Φοιτήτριας
Γεωργίας Χρ. Τοουλάκου

Αθήνα 2004

ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Η εκπόνηση μιας πτυχιακής μελέτης είναι μια περιπέτεια που ξεκινάει από την πρώτη στιγμή της εισαγωγής ενός φοιτητή στο πανεπιστήμιο. Στην τελική επιλογή σημαντικό ρόλο διαδραματίζουν αρκετοί παράγοντες. Σε προσωπικό επίπεδο δύο ήταν οι παράγοντες οι οποίοι αρχικά με έκαναν να σκέφτομαι την εκπόνηση πτυχιακής μελέτης στο Εργαστήριο Φυσιολογίας και Μορφολογίας Φυτών. Από το πρώτο έτος της φοίτησης μου στο Γ.Π.Α διαπίστωνα ότι ο κόσμος των φυτών μέσα από το φακό ενός μικροσκοπίου είναι πραγματικά μοναδικός και σε καλεί να τον εξερευνήσεις. Με το πέρασμα των χρόνων το ενδιαφέρον μου γύρω από την φυσιολογία, την ανατομία και την μορφολογία των φυτικών ιστών γινόταν όλο και μεγαλύτερο. Ταυτοχρόνως μου φαινόταν αξιοθαύμαστο το πως τα φυτά χωρίς να έχουν την δυνατότητα μετακίνησης καταφέρνουν τις περισσότερες φορές να αντιμετωπίζουν επιτυχώς βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες καταπόνησης. Αυτοί οι δύο λόγοι σε συνδυασμό με το ήθος και την καλή διάθεση του Αναπληρωτή Καθηγητή κ. Γεώργιου Καραμπουρνιώτη οδήγησαν τελικά στην εκπόνηση αυτής της πτυχιακής μελέτης.

Η πτυχιακή μου μελέτη είχε ως σημείο αναφοράς ένα δέντρο χαρακτηριστικό του μεσογειακού οικοσυστήματος, την αριά σε συνδυασμό με την προσβολή αυτής από φυτοφάγους εχθρούς. Με αυτή την αφορμή οι επισκέψεις στον εθνικό δρυμό της Πάρνηθας για δειγματοληψίες ήταν συχνές και έτσι μου δόθηκε η ευκαιρία να γνωρίσω από κοντά ένα από τους σημαντικότερους πνεύμονες πρασίνου της Αττικής. Οφείλω να ομολογήσω ότι μέσα από τις επισκέψεις αυτές αγάπησα το δάσος.

Στο σημείο αυτό που η δική μου περιπέτεια τελειώνει θα ήθελα να ευχαριστήσω θερμά πρώτα τον άνθρωπο και έπειτα τον Αναπληρωτή Καθηγητή κ.Γεώργιο Καραμπουρνιώτη για την εμπιστοσύνη που μου έδειξε με την ανάθεση της πτυχιακής αυτής μελέτης, για όλα όσα με δίδαξε, όλα όσα αποκόμισα με την εκπόνηση αυτής της μελέτης αλλά κυρίως για την σεμνότητα την αμεσότητα και το φιλικό κλίμα που καλλιέργησε. Η δική του υπομονή, η συνεχής συνδρομή και η συμπαράσταση αποτέλεσαν σημαντικούς αρωγούς για την ολοκλήρωση αυτής της πτυχιακής μελέτης. Ευχαριστώ!

Θερμές ευχαριστίες και στον αναπληρωτή καθηγητή κ.Κωνσταντίνο Φασσέα τόσο για την συμμετοχή του στην τριμελή επιτροπή και την προσεκτική διόρθωση της πτυχιακής μου όσο και για την παραχώρηση του στερεοσκοπίου του εργαστηρίου ηλεκτρονικής μικροσκοπίας, την φιλική του συμπεριφορά και την βοήθεια του.

Επίσης θα ήθελα να εκφράσω την εκτίμηση και τις ευχαριστίες μου στον Αναπληρωτή Καθηγητή κ.Γεώργιο Παπαδούλη για την βοήθεια του, την προθυμία του καθώς και για την συμμετοχή του στην τριμελή εξεταστική επιτροπή και την σχολαστική διόρθωση της μελέτης αυτής.

Ευχαριστώ επίσης τον καθηγητή κ. Γεώργιο Ψαρά του τομέα Βιολογίας φυτών τμήματος Βιολογίας του Πανεπιστημίου Πατρών για την βοήθεια του και την φωτογράφιση δειγμάτων στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης (ΗΜΣ).

Θα ήθελα να ευχαριστήσω επίσης θερμά τον υποψήφιο μεταδιδάκτορα κ. Γεώργιο Λιακόπουλο που συνέβαλε ουσιαστικά με την υπομονή και τις ουσιαστικές υποδείξεις του στην απόκτηση εργαστηριακής εμπειρίας, για την βοήθεια που έδωσε απλόχερα σε όποιο τομέα χρειάστηκε στην εκπόνηση αυτής της εργασίας καθώς επίσης για την μετάγγιση γνώσης και καλής διάθεσης. Επιπλέον ευχαριστώ τον δρ. Δήμο Νικολόπουλο μέλος Ε.Ε.Δ.Ι.Π για την θετική του ενέργεια και την βοήθεια του, την υποψήφια διδάκτορα Βασιλική Σταυρουλάκη και την δρ.Βάλλυ Λιάκουρα για την φιλική διάθεση και τις συμβουλές τους. Θα ήθελα να ευχαριστήσω και όλους όσους συνέβαλαν στην δημιουργία καλού κλίματος στο εργαστήριο και βοήθησαν στην ομαλή προσαρμογή μου.

Οι φίλοι είναι πολύτιμοι συμπαραστάτες σ' όλα τα στάδια ζωής ενός ανθρώπου. στο σημείο αυτό θα ήθελα να ευχαριστήσω τον κάθε φίλο μου ξεχωριστά για την συμπαράσταση και την βοήθεια που μου προσέφεραν τα πέντε αυτά χρόνια στο πανεπιστήμιο.

Τελειώνοντας αν και πιστεύω ότι το ευχαριστώ είναι λίγο για να εκφράσει την ευγνωμοσύνη μου και την αγάπη μου προς την οικογένεια μου, ευχαριστώ πολύ για την στήριξη την φροντίδα και την αγάπη της όλα αυτά τα χρόνια. Ιδιαίτερες ευχαριστίες στον πατέρα μου που μου εμφύσησε την αγάπη του για τη φύση και στον αδερφό μου που είχε την τεχνική επιμέλεια αυτής της μελέτης .

Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών
Τμήμα Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας
Εργαστήριο Φυσιολογίας και Μορφολογίας Φυτών

*Φυσιολογικές και ανατομικές μεταβολές στα χαρακτηριστικά του
τριχώματος των φύλλων της αριάς (Quercus ilex L.) που προκαλούνται
από φυτοφάγους εχθρούς*

Τριμελής συμβουλευτική επιτροπή

Επιβλέπων

Καραμπουρνιώτης Γεώργιος
Αναπληρωτής Καθηγητής

Μέλη

Φασσέας Κωνσταντίνος
Αναπληρωτής Καθηγητής
Παπαδούλης Γεώργιος
Επίκουρος Καθηγητής

*Πτυχιακή μελέτη της φοιτήτριας
Γεωργίας Χρ. Τσουλακου*

ΑΘΗΝΑ 2004

Στην μνήμη της μητέρας μου.

Στον πατέρα μου και στον αδελφό μου.

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ	3
1. Βοτανικά χαρακτηριστικά του πειραματόφυτου	3
2. Το τρίγωνο των φυτών	5
2.1. Γενικά.....	5
2.2. Μορφολογικά χαρακτηριστικά των τριχών.....	6
2.3. Ανατομικά χαρακτηριστικά.....	7
2.3.1. Γενικά	7
2.3.2. Ταξινόμηση τριχών	8
2.4. Αδενώδεις και μη αδενώδεις τρίχες.....	12
2.4.1. Αδενώδεις τρίχες.....	12
2.4.2. Μη αδενώδεις τρίχες	14
2.4.2.1. Γενικά.....	14
2.4.2.2. Λειτουργίες	15
2.4.2.3. Μη αδενώδεις τρίχες αριάς	16
3. Δευτερογενείς μεταβολίτες	18
3.1. Γενικά.....	18
3.2. Φαινολικές ενώσεις	19
3.2.1. Γενικά.....	19
3.2.2. Φλαβονοειδή	19
3.2.2.1. Ρόλοι φλαβονοειδών	20
3.2.3. Λιγνίνη	24
3.2.4. Φουρανοκουμαρίνες.....	24
3.3. Τερπένια	25
3.3.1. Γενικά	25
3.3.2. Ρόλος των τερπενίων στην άμυνα των φυτικών ειδών	26
3.4. Αζωτούχες ενώσεις	26
3.4.1. Γενικά	26
3.4.2. Αλκαλοειδή	27
3.4.3. Κυανογόνα γλυκοσίδια, θειογλυκοσίδια	27
4. Άμυνα των φυτών έναντι παθογόνων και εντόμων	29
4.1. Γενικά.....	29
4.2. Προϋπάρχουσα θεμελιώδης άμυνα	29
4.2.1. Η εφυμενίδα και οι κηροί συνιστούν την πρώτη γραμμή άμυνας.....	30
4.2.2. Τα κυτταρικά τοιχώματα ενισχύονται με δευτερογενείς μεταβολίτες.....	30
4.2.3. Το σκληρόγυμνα ενισχύει την αμυντική θωράκιση.....	31
4.2.4. Τα επιδερμικά εξαρτήματα έχουν σημαντικό ρόλο στην προστασία των φυτών	31

4.2.5. Οι γαλακτοφόροι σωλήνες αποτελούν ένα εκτεταμένο αμυντικό σύστημα σε ορισμένα φυτά	32
4.2.6. Οι ρητινοφόροι αγωγοί αποτελούν το κύριο αμυντικό σύστημα των κωνοφόρων	32
4.2.7. Το εγκάρδιο ξύλο είναι ένα νεκρός, αλλά ισχυρά θωρακισμένος ιστός με αμυντικό ρόλο	33
4.3. Επαγόμενη άμυνα έναντι εντόμων	33
5. Αλληλεπιδράσεις ακάρεων και φυτών	35
5.1. Γενικά.....	35
5.2. Συμπτώματα φυτών-ξενιστών	35
5.2.1. Κηκίδες	36
5.2.1.1. Κηκίδες φύλλων.....	36
5.3. Μορφολογικές αλλαγές των φυτικών ειδών.....	37
5.4. Φυσιολογικές μεταβολές των φυτικών ιστών	39
5.5. Είδη ακάρεων στην οικ. <i>Fagaceae</i>	40
II. ΣΚΟΠΟΣ ΤΗΣ ΜΕΛΕΤΗΣ	42
III. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ	43
1. Συλλογή φυτικού υλικού.....	43
2. Παρατήρηση στο οπτικό μικροσκόπιο και στο μικροσκόπιο φθορισμού	43
3. Παρατήρηση στο στερεοσκόπιο	43
4. Μέτρηση άλλων παραμέτρων	44
4.1. Απομόνωση τριχών	44
4.2. Μέτρηση πυκνότητας	44
4.3. Μέτρηση της περιεκτικότητας των τριχών σε επεφυμενιδικούς κηρούς και λήψη φασμάτων απορρόφησης.....	44
4.4. Ποιοτική εκχύλιση των συστατικών των τριχών.....	44
4.5. Υδρόλυση των τριχών	45
IV. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ.....	47
1. Μορφολογικές παρατηρήσεις.....	47
2. Ανατομικές παρατηρήσεις	47
3. Προσδιορισμός πυκνότητας τριχώματος και βάρους κηρών. Φάσματα απορρόφησης κηρών και διαλυτών συστατικών σε φυσιολογικές ή υπερτροφικές τρίχες	56
V. ΣΥΖΗΤΗΣΗ.....	63
VI. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ.....	67

I. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

1. ΒΟΤΑΝΙΚΑ ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ ΤΟΥ ΠΕΙΡΑΜΑΤΟΦΥΤΟΥ

Quercus ilex L. (κν.αριά)

Είναι θαμνόμορφο δενδρύλλιο ή υψηλό δένδρο, αειθαλές με πυκνή κόμη. Ανήκει στην οικογένεια Fagaceae η οποία περιλαμβάνει εκτός από το γένος *Quercus* τα γένη *Fagus* και *Castanea*. Στο γένος *Quercus* περιλαμβάνονται τα είδη *Q.cerris*, *Q.coccifera*, *Q.macrolepis*, *Q.alnifolia*, *Q.aegilops*. Όλα τα είδη τους γένους *Quercus* είναι δασικά και συγκροτούν τα δάση του βόρειου ημισφαιρίου τους γνωστούς δρυμούς (Σαρλής, 1999).

Η αριά είναι είδος κοινό της ελληνικής χλωρίδας και απαντάται στην ψυχροϋγρότερη περιοχή των αείφυλλων σκληρόφυλλων (Βολιώτης και Αθανασιάδης, 1993). Συχνά παρουσιάζεται ως υπόροφος σε μικτά δάση μεταξύ 300μ και 900μ (Strid, 1980). Κύριο προϊόν του είναι ο πλούσιος σε δεψικές ουσίες φλοιός της, που λαμβάνεται κυρίως την άνοιξη. Το ξύλο που απομένει μετά την αποφλοιώση αν και είναι σκληρό, χρησιμοποιείται για θέρμανση και στην ανθρακοποιία παρέχοντας άριστης ποιότητας άνθρακα (άγρια κάρβουνα) (Καββάδας, 1956; Γεννάδιος, 1959). Επίσης δύναται να χρησιμοποιηθεί ως καλλωπιστικό σε πάρκα κήπους και δενδροστοιχίες (Σαρλής, 1999).



Εικόνα 1. Δέντρο αριάς στο πεδίο.

Τα φύλλα της είναι κατ' εναλλαγή, μήκους 2-4πλάσιου του πλάτους τους, δερματώδη, τραχεία, λεία ή οδοντωτά με άφθονες τρίχες στην απόαξονική επιφάνεια που έχει χρώμα υπόλευκο (Βολιώτης και Αθανασιάδης, 1993). Τα νεαρά φύλλα φέρουν χαρακτηριστικές, αστεροειδείς τρίχες και στις δύο επιφάνειες, αλλά τα ώριμα παρουσιάζουν τρίχες κυρίως στην αποαξονική επιφάνεια (Urhof, 1962; Skaltsa *et al*, 1994).

Δέντρο μόνονικο δίκλινο. Τα άρρενα άνθη φύονται σε επιμήκεις ιούλους ενώ τα θήλεα φύονται μασχαλιαία μονήρη ή ανά 2. Ανθίζει Απρίλιο-Μάιο. Ο καρπός της είναι κυπελλοφόρο κάρυο σχεδόν επιφυής, με κύπελλο ημισφαιρικό που περιβάλλει κατά το ήμισυ τη βάλανο (Βολιώτης και Αθανασιάδης, 1993).

2. ΤΟ ΤΡΙΧΩΜΑ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ

2.1. Γενικά

Παρά το γεγονός ότι οι τρίχες αποτελούν βασικό ανατομικό χαρακτηριστικό των φυτών και αναφέρονται σ' όλα τα βιβλία μορφολογίας φυτών, υπήρξαν αντικείμενο συστηματικής μελέτης μόνο στις αρχές του 20^{ου} αιώνα. Στη συνέχεια με την εξέλιξη της επιστήμης, οι ερευνητές ασχολήθηκαν με λιγότερο εμφανή χαρακτηριστικά και λειτουργίες και έτσι η έρευνα γύρω από το τρίχωμα των φυτών αμελήθηκε. Ωστόσο τα τελευταία χρόνια παρατηρείται έντονο ενδιαφέρον ως προς τη μελέτη του ιστού αυτού, λόγω του σημαντικού ρόλου που διαδραματίζει στην αμυντική θωράκιση του φυτού.

Με τον όρο τρίχες περιγράφονται οι μονοκύτταρες και πολυκύτταρες αποφύσεις των επιφανειών των φυτικών οργάνων. Πρόκειται για όρο γενικό, ο οποίος περιλαμβάνει εξαρτήματα της επιδερμίδας διαφόρων τύπων, κατασκευών και λειτουργιών (Esau, 1965; Fahn, 1991). Οι ογκώδεις κατασκευές που αναφέρονται με τον όρο *emergences* (αδένες, αγκάθια κ.τ.λ.) διαφέρουν από τις τρίχες, επειδή προέρχονται τόσο από επιδερμικούς όσο και από υποεπιδερμικούς ιστούς, σε αντίθεση με τις τρίχες που προέρχονται κυρίως από επιδερμικούς ιστούς (Fahn, 1991;). Ούτε όμως αυτός ο ορισμός δεν είναι ακριβής αφού σε ορισμένες περιπτώσεις η βάση της τρίχας προέρχεται από τη διαίρεση υποδερμικών κυττάρων (Δροσόπουλος, 1992). Στη βιβλιογραφία απαντώνται και οι όροι *τριχώμα* και *indumentum* που αναφέρονται στο σύνολο των ανατομικών μονάδων (τριχών) που διαθέτει ένα όργανο και επομένως στην άμεση ορατή εντύπωση του στρώματος των τριχών (Fahn, 1991).

Τρίχες μπορεί να βρίσκονται σε όλα τα μέρη του φυτού και είναι είτε μόνιμες είτε εφήμερες. Ορισμένες μόνιμες τρίχες παραμένουν ζωντανές σ' όλη τη διάρκεια της ζωής του φυτού ενώ άλλες χάνοντας τον πρωτοπλάστη τους νεκρώνονται.

Οι τρίχες εμφανίζουν σημαντικές παραλλαγές μεταξύ οικογενειών, γενών, ειδών, ακόμα και εντός του ίδιου φυτού (π.χ στο φυτό *Jankea*). Ωστόσο σε ορισμένες περιπτώσεις παρατηρείται σταθερότητα στην μορφολογία των τριχών, στα πλαίσια μιας φυτικής οικογένειας (Metcalf and Chalk, 1979).

Για αυτόν το λόγο ορισμένες μορφολογικές κατηγορίες τριχών έχουν κατά καιρούς χρησιμοποιηθεί επιτυχημένα στην ταξινόμηση γενών, ακόμη και ειδών σε ορισμένες οικογένειες, όπως επίσης και στην αναγνώριση συγκεκριμένων υβριδίων (interspecific hybrids) (Metcalf and Chalk, 1979; Carlquist, 1961; Hummel and Staesche, 1962).

2.2. Μορφολογικά χαρακτηριστικά των τριχών

Στα σημαντικότερα μορφολογικά χαρακτηριστικά περιλαμβάνονται το μήκος, το πλάτος, η διάμετρος και ο αριθμός των κυττάρων που συγκροτούν τις τρίχες. Πολλές φορές οι τρίχες που καλύπτουν το ίδιο όργανο ενός φυτού διαφέρουν σημαντικά στις πιο πάνω διαστάσεις ενώ οι διαφορές είναι ακόμα μεγαλύτερες όταν εξετάζονται διαφορετικά όργανα του φυτού.

Στη βιβλιογραφία αναφέρονται τρίχες μικρών διαστάσεων με μήκος μεταξύ 0.01mm (*Astrocephalus*) και 0.08mm (*Geranium phaeum*). Οι μεγαλύτερων διαστάσεων έχουν μήκος 5 ως 8mm ή και περισσότερο (*Anemone halleri*, *Caryolopha sempervirens*, *Pentstemon sp.*) (Uphof, 1962). Παρά τις σημαντικές διαφορές στο μήκος των τριχών, η διάμετρος τους παραμένει γενικώς σταθερή. Για παράδειγμα οι τρίχες του *Gossypium* με μήκος 10-50mm και της *Ceiba pentandra* με μήκος 10-200mm έχουν διάμετρο που κυμαίνεται μεταξύ 0.01-0.03mm ενώ οι τρίχες της *Anemone halleri* με μήκος 5-8mm έχουν επίσης διάμετρο περίπου 0.01mm (Uphof, 1962). Γενικά η μέση διάμετρος των τριχών είναι της τάξης των 0.01mm.

Ο αριθμός των κυττάρων που συμμετέχουν στην κατασκευή της τρίχας ποικίλλει. Ορισμένες τρίχες αποτελούνται από ένα και μόνο κύτταρο (μονοκύτταρες) (π.χ Μουσμουλιά και Κυδωνιά) ενώ άλλες αποτελούνται από πολλά κύτταρα (πολυκύτταρες). Πολυκύτταρες τρίχες συναντάμε στην ελιά και στην αριά και αποτελούνται συνήθως από ένα κύτταρο βάσης που στηρίζει το πολυκύτταρο τμήμα της τρίχας. Τα γειτονικά επιδερμικά κύτταρα διαφέρουν συνήθως από το κύτταρο της βάσης στο μέγεθος, στο σχήμα, στο πάχος του κυτταρικού τοιχώματος ή στο περιεχόμενο τους. Σε ορισμένες οικογένειες όπως Boraginaceae, Proteaceae και Dilleniaceae τα επιδερμικά κύτταρα που περιβάλλουν το βασικό τμήμα της τρίχας διαφοροποιούνται σε μορφή και μέγεθος και ονομάζονται βοηθητικά κύτταρα

(Accessory cells) ενώ στο *Potentilla gaudeni* διαφοροποιούνται σχηματίζοντας εξογκώματα (papillae).

Τέλος ένα άλλο πολύ σημαντικό μορφολογικό χαρακτηριστικό είναι η πυκνότητα των τριχών δηλαδή ο αριθμός των τριχών ανά μονάδα επιφάνειας ή το ξηρό βάρος των τριχών ανά μονάδα επιφάνειας. Ορισμένα όργανα στα αρχικά στάδια της ανάπτυξης τους φέρουν πυκνό στρώμα τριχών το οποίο συνήθως αποβάλλεται μέχρι την ενηλικίωση τους. Οι τρίχες της προσαξονικής επιφάνειας συνήθως απορρίπτονται στη διάρκεια της ανάπτυξης του φύλλου ενώ εκείνες της αποαξονικής επιφάνειας παραμένουν (Fahn, 1986; Urfhof, 1962; Karabourniotis *et al*, 1994). Οι τρίχες της προσαξονικής επιφάνειας των φυτών των γενών *Quercus*, *Fagus*, *Callistemon* συνήθως αποβάλλονται μέσα σε μερικές βδομάδες ενώ στην αποαξονική επιφάνεια μπορεί να παραμείνουν για όλη τη διάρκεια της ζωής του φύλλου (Neinhuis and Barthott, 1997).

2.3. Ανατομικά χαρακτηριστικά

2.3.1. Γενικά

Τα κυτταρικά τοιχώματα των τριχών αποτελούνται από κυτταρίνη και καλύπτονται από εφυμενίδα. Σε ορισμένες περιπτώσεις παρατηρείται εναπόθεση λιγνίνης ενώ αναπτύσσονται και παχιά δευτερογενή τοιχώματα, π.χ στις τρίχες του βαμβακιού και της αριάς. Τα τοιχώματα ορισμένων τριχών είναι εμποτισμένα με πυρίτιο ή οξαλικό ασβέστιο (Urfhof, 1962). Το περιεχόμενο των κυττάρων τους ποικίλλει ανάλογα με τη λειτουργία την οποία προσφέρουν.

Χλωροπλάστες, οι οποίοι είναι μικροί σε μέγεθος και όχι μόνιμοι (Bosabalidis and Tsekos, 1982) παρατηρούνται στο κεντρικό τμήμα ορισμένων αδενωδών τριχών. Τα κύτταρα των μη αδενωδών τριχών διαθέτουν χαρακτηριστικά ογκώδη χυμοτόπια. Παρατηρούνται επίσης κρύσταλλοι οξαλικού ασβεστίου και κυστόλιθοι (Urfhof, 1962). Σε ορισμένα φυτά έχει αναφερθεί έντονη παρουσία πλασμοδεσμών, απλών και διακλαδιζόμενων, ανάμεσα σε κύτταρα των τριχών και των γειτονικών επιδερμικών κυττάρων (Inambar *et al*, 1973). Οι πλασμοδεσμοί αυτοί συμβάλλουν στην επικοινωνία του κυττάρου της βάσης με τα γειτονικά επιδερμικά και παρεγχυματικά κύτταρα. Τέτοιοι πλασμοδεσμοί έχουν αναφερθεί και στις αδενώδεις τρίχες του

δίκτημου (Bosabalidis and Tsekos, 1982).

Στις αδενώδεις τρίχες του *Mentha piperita* είναι χαρακτηριστική η έντονη παρουσία δικτυοσωμάτων καθώς και συμπαγούς ενδοπλασματικού δικτύου με ιδιαίτερα αυξημένο αριθμό ριβοσωμάτων (Amelunxen, 1964). Παρόμοια έντονη ανάπτυξη δικτυοσωμάτων παρατηρείται και στις τρίχες των *Rumex*, *Rheum* και *Monard* (Schnepf, 1968; Heinrich, 1973).

Η εφυμενίδα, η οποία καλύπτει την επιδερμίδα, καλύπτει και την επιφάνεια των τριχών, χωρίς ωστόσο να εμφανίζει ομοιόμορφο πάχος (Esau, 1965; Uphof, 1962). Η θέση του πυρήνα και το τελικό του μέγεθος, έχει ιδιαίτερη σημασία στα κύτταρα των πολυκύτταρων τριχών ιδιαίτερα κατά την ανάπτυξη τους.

2.3.2. Ταξινόμηση τριχών

Η παρατηρούμενη πολυμορφία των ανατομικών, αλλά και λειτουργικών χαρακτηριστικών των τριχών οδήγησε στη θέσπιση ορισμένων συστημάτων ταξινόμησης (Solereder, 1908; Hummel and Staesche, 1962; Uphof, 1962; Metcalfe and Chalk, 1979; Fahn, 1991). Απαραίτητη προϋπόθεση για ικανοποιητική περιγραφή και κατάταξη αποτελεί ο συνδυασμός μορφολογικών και ιστολογικών χαρακτηριστικών (Theopald *et al*, 1979).

Σύμφωνα με τους Theopald *et al* 1979 η κατάταξη των τριχών βασίζεται στα παρακάτω τέσσερα κύρια κριτήρια :

1. Η εξωτερική εμφάνιση του τριχώματος (*indumentum*).

Οι παρατηρήσεις αυτές έχουν περισσότερο ποιοτικό παρά ποσοτικό χαρακτήρα, είναι εμπειρικές και περιλαμβάνουν περιγραφικούς όρους οι οποίοι μπορούν να έχουν ποικίλες ερμηνείες. Έτσι ανάλογα με την οπτική εικόνα (πυκνότητα, προσανατολισμό των τριχών) και την υφή που έχει το τρίχωμα χρησιμοποιούνται όροι όπως χνουδωτό πυκνό, αραιό, δασύτριχο.

2. Η μορφολογία της ιδιαίτερης ανατομικής μονάδας δηλαδή της τρίχας.

Η περιγραφή της μορφολογίας της ανατομικής μονάδας, αποτελεί το δυσκολότερο βήμα της ταξινόμησης των τριχών. Ορισμένες τρίχες διαθέτουν ανατομικά χαρακτηριστικά τα οποία δύσκολα κατατάσσονται σε μια ορισμένη κατηγορία, ενώ άλλες διαθέτουν κοινά χαρακτηριστικά με περισσότερες της μίας

κατηγορίες. Στις περιπτώσεις αυτές κατατάσσονται στην κατηγορία εκείνη, με την οποία έχουν τα περισσότερα κοινά χαρακτηριστικά. Οι κατηγορίες στις οποίες χωρίζονται οι τρίχες είναι οι εξής:

α. Θηλές (Papillae)

Πρόκειται για μικρών διαστάσεων αποφύσεις της επιδερμίδας, οι οποίες αναφέρονται και ως κυστοειδείς τρίχες. Συχνά δεν κατατάσσονται στις τρίχες, ωστόσο χρησιμοποιούνται στη συστηματική κατάταξη και για αυτό αναφέρονται ως ξεχωριστή κατηγορία των τριχών. Ωστόσο ο διαχωρισμός μεταξύ των θηλών και των μικρότερων απλών τριχών, με παρόμοια χαρακτηριστικά, καθίσταται δύσκολος.

β. Απλές τρίχες (Simple, unbranched)

Σ' αυτές συμπεριλαμβάνονται οι μονοκύτταρες ή πολυκύτταρες μη διακλαδιζόμενες τρίχες. Η κατηγορία αυτή είναι μεγάλη και μπορεί να χωριστεί σε δύο υποκατηγορίες τις **κοντές** και τις **μακρές**. Αν και οι όροι αυτοί δεν είναι τόσο ακριβείς, σε ορισμένες περιπτώσεις αποδίδουν την εξωτερική εμφάνιση και την υφή του τριχώματος. Ταυτόχρονα κάθε μία από τις υποκατηγορίες περιλαμβάνει άλλες δύο υποκατηγορίες τις **πεπαχυσμένες** (Thickened), οι οποίες είναι τρίχες με περισσότερες από μία σειρές κυττάρων και τις **λεπτές** (Thin), οι οποίες είναι τρίχες με μονή σειρά κυττάρων.

γ. Διακλαδιζόμενες τρίχες με δύο ως πέντε βραχίονες (Two-to five-armed)

Η κατηγορία αυτή χωρίζεται σε δύο μεγάλες υποκατηγορίες:

1. Στις τρίχες με δύο βραχίονες. Σ' αυτή την υποκατηγορία περιλαμβάνονται μονοκύτταρες ή πολυκύτταρες τρίχες των οποίων οι βραχίονες μπορεί να είναι ίσοι ή άνισοι ή μπορεί να σχηματίζουν μεταξύ τους διάφορα σχήματα όπως T, V, U, J ή Y.

2. Στις τρίχες με τρεις ως πέντε βραχίονες. Σ' αυτή την υποκατηγορία παρουσιάζεται σημαντική ποικιλομορφία και οι τρίχες μοιάζουν με τις αστεροειδείς και δενδρώδεις τρίχες. Μπορεί να είναι μονοκύτταρες ή πολυκύτταρες, έμμισχες ή άμισχες, να παρουσιάζουν κανονικότητα ή όχι στη διάταξη των βραχιόνων τους.

δ. Αστεροειδείς τρίχες (Stellate)

Σε αυτή την κατηγορία περιλαμβάνονται τρίχες που έχουν μεγάλο αριθμό βραχιόνων (πάνω από πέντε) και σχήμα αστερία. Λόγω της ποικιλίας στη διάταξη των βραχιόνων, η δομή τους μπορεί να παρουσιάζει σημαντικές αποκλίσεις. Μπορεί να βρίσκονται σε ένα (rotate) ή περισσότερα επίπεδα (multiangulate) και να στρέφονται προς όλες τις κατευθύνσεις. Οι τρίχες τύπου rotate παρουσιάζουν κοινά χαρακτηριστικά με τις ασπιδοειδείς. Ο κεντρικός βραχίονας μπορεί να είναι μεγαλύτερος από τους υπόλοιπους (τρίχες τύπου project) και να είναι έμμισχες ή άμισχες. Οι τρίχες τύπου multiangulate διαθέτουν συνήθως μίσχο και σπάνια παρουσιάζονται ως άμισχες. Οι αστεροειδείς τρίχες σε πολλές περιπτώσεις επικαλύπτουν στρώμα τριχών άλλης ταξινομικής ομάδας, και τότε συνήθως είναι ογκωδέστερες και με περισσότερες διακλαδώσεις.

ε. Ασπιδοειδείς τρίχες

Όπως υποδηλώνει και το όνομα της οι τρίχες της κατηγορίας αυτής είναι συνήθως πεπλατυσμένες και μοιάζουν με ασπίδα. Είναι μονοκύτταρες ή πολυκύτταρες, έμμισχες ή άμισχες και σε ορισμένες περιπτώσεις αδενώδεις. Παρουσιάζουν ομοιότητες με τις αστεροειδείς τρίχες τύπου rotate από τις οποίες ο διαχωρισμός είναι πολλές φορές δύσκολος.

στ. Τρίχες δενδρώδους μορφής (dendritic, branched)

Χαρακτηρίζονται από την ύπαρξη βραχιόνων οι οποίοι διακλαδίζονται γύρω από ένα κεντρικό άξονα. Οι τρίχες είναι μονοκύτταρες ή πολυκύτταρες, και οι βραχίονες τους τοποθετούνται σε ένα ή περισσότερα επίπεδα. Ορισμένες μορφές των αστεροειδών και των τριχών με τρεις έως πέντε βραχίονες μοιάζουν πολύ με αυτές τις δενδρώδους μορφής.

ζ. Τρίχες εξειδικευμένων τύπων

Στην κατηγορία αυτή ανήκουν εξειδικευμένες τρίχες με τις οποίες δεν θα ασχοληθούμε σ' αυτή την εργασία.

3. Η συνύπαρξη διαφορετικών τύπων ανατομικών μονάδων στον ίδιο ιστό ή όργανο

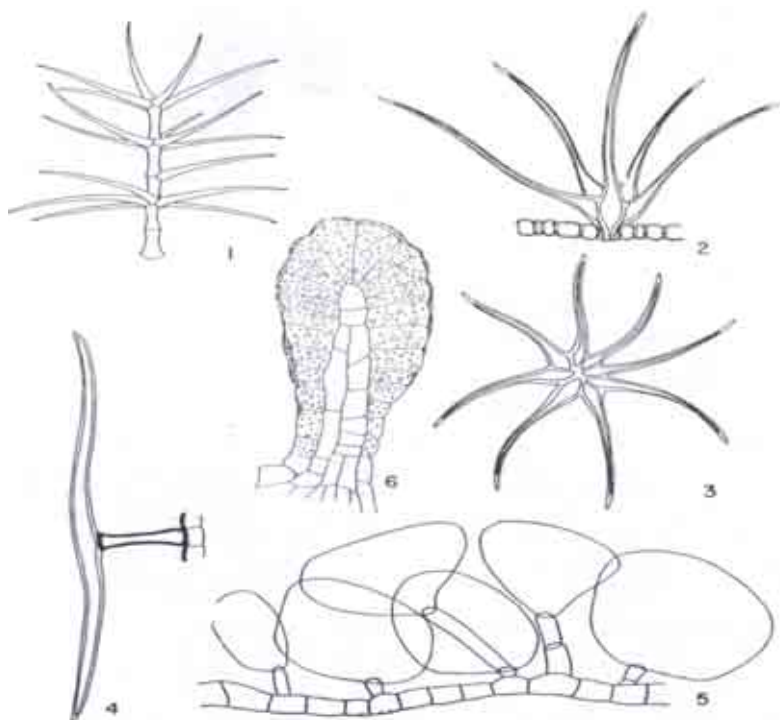
Η παρουσία περισσότερων του ενός τύπου τριχών είναι συνήθης όχι μόνο σε επίπεδο φυτικού είδους αλλά ακόμη και οργάνου. Η συνύπαρξη τριχών με διαφορετικά ανατομικά χαρακτηριστικά αποτελεί ένα πρόσθετο ταξινομικό χαρακτήρα (Carlquist, 1961; Faust and Jones, 1973).

4. Η ανατομική-ιστολογική συγκρότηση της μονάδας δηλαδή η ανατομία της τρίχας

Τα ανατομικά χαρακτηριστικά των τριχών ταξινομούνται (υπό μορφή κλείδας) κατά σειρά σπουδαιότητας ως εξής :

- I. Αδενώδης ή μη αδενώδης.
- II. Μονοκύτταρη ή πολυκύτταρη.
- III. Μονόστρωμη ή πολύστρωμη.
- IV. Ύπαρξη ή όχι επιφανειακών δομών (εξογκώματα, θηλές, ραβδώσεις).
- V. Παρουσία συσφίξεων ή κρυμμένου τμήματος του κυττάρου.
- VI. Ύπαρξη διαφορετικών ειδών κυττάρων στην ίδια τρίχα (βάση, σώμα, κορυφή).
- VII. Πάχος κυτταρικού τοιχώματος.
- VIII. Λιγνινοποίηση κυτταρικών τοιχωμάτων.
- IX. Πάχος εφουμενίδας.
- X. Παρουσία κυστολίθων ή κρυστάλλων.
- XI. Άλατα πυριτίου ή οξαλικού ασβεστίου στα κυτταρικά τοιχώματα.
- XII. Είδος κυτταρικών συστατικών.

Επίσης είναι απαραίτητο να σημειώνονται οι διαφορές μεταξύ των γειτονικών κυττάρων καθώς και η σχέση της τρίχας σε σχέση με την επιφάνεια.



Εικόνα 2. Διάφοροι τύποι τριχωμάτων. **1.** Διακλαδισμένη τρίχα πολυκύτταρη τρίχα από φύλλο φυτού του γένους *Verbascum*. **2.** Αστεροειδής πολυκύτταρη τρίχα από το φύλλο του φυτού *Styrax officinalis*. **3.** Κάτοψη της προηγούμενης τρίχας **4.** Διακλαδιζόμενη με δύο βραχίονες τρίχα από φύλλο του φυτού *Corokia buddleioides* **5.** Φλυκταινώδεις τρίχες του φυτού *Artiplex portulacoides*. **6.** Συστάδα αδενωδών τριχών (colleters) στο φυτό *Viola sp.* (Δανεισμένη από Fahn, 1991).

2.4. Αδενώδεις και μη αδενώδεις τρίχες

Η ικανότητα σύνθεσης και απέκκρισης ουσιών αποτελεί το πιο σημαντικό χαρακτηριστικό όχι μόνο σε ταξινομικό αλλά και σε ανατομικό και κυρίως λειτουργικό επίπεδο.

2.4.1. Αδενώδεις τρίχες

Οι αδενώδεις τρίχες ή αδένες, αφορούν δομές οι οποίες διατηρούν ενεργό τον πρωτοπλάστη τους και εκκρίνουν ευρύ φάσμα ουσιών, στο οποίο περιλαμβάνονται πολυσακχαρίτες, πρωτεΐνες, λιπίδια, αιθέρια έλαια, άλατα, νέκταρ, πρωτεολυτικά ένζυμα, φλαβονοειδή και τερπένια (Peterson and Vermeer, 1984; Fahn, 1991).

Οι ουσίες οι οποίες απεκκρίνονται από τις δομές αυτές έχουν όχι μόνο σημαντικούς αμυντικούς ρόλους έναντι φυτοφάγων εχθρών και παθογόνων αλλά λειτουργούν και ως μόρια προσέλκυσης επικονιαστών και διασπορέων σπερμάτων με σημαντική συμβολή στην επικονίαση και αναπαραγωγή του είδους (Fanh, 1991).

Δευτερογενείς μεταβολίτες (κυρίως τερπένια και φαινολικές ενώσεις) οι οποίοι απεκκρίνονται χρησιμοποιούνται στην άμυνα των φυτών ως αποθητικών λήψης τροφής και με τοξική δράση έναντι εντόμων (Dietmar, 1984; Kelsey *et al*, 1984; Lewin, 1973; Taiz and Zeiger, 1991; Swain, 1977). Απλές φαινολικές ενώσεις παρουσιάζουν σημαντική αλληλοπαθητική δράση, ενώ ορισμένα ισοφλαβονοειδή είναι γνωστά για το ρόλο τους ως φυτοαλεξίνες (Swain, 1977; Taiz and Zeiger, 1991).

Ορισμένα χαρακτηριστικά παραδείγματα εξειδικευμένων λειτουργιών των αδενωδών τριχών είναι τα παρακάτω:

Ορισμένες από τις νήσους τρίχες ειδών της οικογένειας *Urticaceae* και *Euphorbiaceae* συμπεριφέρονται ως υποδερμικές σύριγγες δηλαδή διατρύπουν το δέρμα φυτοφάγων οργανισμών που έρχονται σε επαφή με την επιφάνεια των φύλλων αυτών των ειδών και εκχέουν το περιεχόμενό τους το οποίο προκαλεί κνησμό και ερεθισμό στους ιστούς των φυτοφάγων (Haberland, 1914; Fanh, 1979).

Ορισμένα είδη *Stylosanthes* διαθέτουν τρίχες οι οποίες εκκρίνουν κολλώδες έκκριμα στο οποίο παγιδεύονται οι λάρβες του *Boophilus microplus* οι οποίες θανατώνονται σε σύντομο χρονικό διάστημα λόγω των τοξικών χαρακτηριστικών του εκκρίματος (Wager, 1991). Οι τρίχες του *Nicotiana sp.* εκκρίνουν ουσίες ιδιαίτερα τοξικές ουσίες έναντι της πράσινης αφίδας. Επίσης, τα τερπένια των αδενωδών τριχών που υπάρχουν στο τρίχωμα του φυτού *Mentha piperita* παρουσιάζουν αποθητική δράση έναντι των λαρβών του εντόμου *Bombyx morii* (Kelsey *et al*, 1984). Μίγματα τερπενίων των αδενωδών τριχών αρωματικών φυτών παρεμποδίζουν την ανάπτυξη μυκήτων. Οι αδενώδεις τρίχες της τομάτας (*Lycopersicon esculentum*) εκκρίνουν γλυκοζίδια φλαβονοειδών τα οποία παρεμποδίζουν ισχυρά την ανάπτυξη των λαρβών του *Heliothis zea*. Φαινολικά εκκρίματα του *Solanum polademium* σχηματίζουν πολυμερή με δράση παρόμοια με αυτή των ταννινών μειώνοντας την πεπτικότητα των τροφών (Kelsey *et al*, 1984).

Ένας ακόμα τύπος αδενωδών τριχών εμφανίζεται σε συστάδες (colleters). Οι δομές αυτές εμφανίζονται στη βάση παράφυλλων ή πετάλων και είναι υπεύθυνες για την έκκριση βλεννωδών υλικών. Στην περίπτωση αυτή ικανότητα έκκρισης, παρουσιάζουν συνήθως και τα γειτονικά επιδερμικά κύτταρα.

Τέλος ενδιαφέρον παρουσιάζουν οι αδένες των σαρκοφάγων φυτών, π.χ. του *Pinguicula*. Στο φυτό αυτό υπάρχουν δύο τύποι αδένων, οι έμμισχοι και οι άμισχοι. Οι έμμισχοι εκκρίνουν ένα πολυσακχαρίδιο που χρησιμεύει στην παγίδευση του θηράματος ενώ οι άμισχοι αδένες εκκρίνουν πρωτεολυτικά ένζυμα, τα οποία θανατώνουν το θήραμα και βοηθούν στην προσρόφηση των προϊόντων πέψης.

2.4.2. Μη αδενώδεις τρίχες

2.4.2.1. Γενικά

Σε πολλές περιπτώσεις η ωρίμανση των μη αδενωδών τριχών συνοδεύεται και από νέκρωση των κυττάρων τους και πλήρωση του νεκρού πλέον κυττάρου με αέρα (δημιουργία lumen). Στην ύπαρξη του αέρα, που έχει διαφορετικό δείκτη διάθλασης απ' ότι τα κυτταρικά τοιχώματα, οφείλεται και η ασημίζουσα ή λευκή απόχρωση που παρουσιάζουν οι επιφάνειες διαφόρων οργάνων των φυτών. Παρουσιάζει ιδιαίτερο ενδιαφέρον το γεγονός της απόθησης του νερού από τα φυτικά μέρη όταν το τρίχωμα είναι πυκνό λόγω της ύπαρξης του αέρα στις τρίχες και της εφυμενίδας στην επιφάνεια τους (Uphof, 1962).

Η ύπαρξη των μη αδενωδών τριχών θεωρείται ξηροθερμική προσαρμογή (Fahn, 1991; Uphof, 1962; Johnson, 1975). Οι τρίχες αυτές παίζουν αποφασιστικό ρόλο στη βελτίωση του θερμικού ισοζυγίου του ελάσματος και στην αποφυγή απωλειών νερού δίνοντας στα φυτά ορισμένα φυσιολογικά και οικολογικά πλεονεκτήματα, ιδιαίτερα σε ξηρά ή υψηλής ακτινοβολίας περιβάλλοντα (Johnson, 1975; Ehleringer, 1984).

Σε πολλές περιπτώσεις η απονέκρωση των μη αδενωδών τριχών ολοκληρώνεται πριν από την πλήρη έκπτυξη ελάσματος (*Sorbus*, *Mespilus*, *Salix*). Συνήθως οι τρίχες που διαθέτουν παχύτερα κυτταρικά τοιχώματα παραμένουν ζωντανές για μεγαλύτερο χρονικό διάστημα από αυτές που έχουν λεπτά. Οι αστεροειδείς τρίχες τις προσαξονικής επιφάνειας των φύλλων των οικογενειών Malvaceae, Tiliaceae και του γένους *Quercus* απονεκρώνονται νωρίτερα από εκείνες της αποαξονικής επιφάνειας.

Οι μη αδενώδεις τρίχες μπορούν να χωριστούν στις εξής ομάδες:

α. Απλές μονοκύτταρες ή πολυκύτταρες μονόστρωμες, μη πεπλατυσμένες τρίχες, που παρατηρούνται στις οικογένειες Lauraceae και Moraceae καθώς και στα γένη *Triticum*, *Hordeum*, *Pelargonium* και *Gossypium*. Η ομάδα αυτή περιλαμβάνει θηλές (papillae) και κύστες (bladders) γνωστές και ως φλυκταινώδεις τρίχες (vesicular hairs). Οι ίνες του *Gossypium* που χρησιμοποιούνται στο εμπόριο αποτελούν μονοκύτταρες επιδερμικές τρίχες, μήκους έως 6 cm, που βρίσκονται στο περίβλημα του σπέρματος.

β. Πλακόμορφες (squamiform) τρίχες. Είναι πεπλατυσμένες και πολυκύτταρες. Μπορεί να είναι άμισχες οπότε χαρακτηρίζονται ως λεπιοειδείς ή εμμίσχες οπότε ονομάζονται ασπιδοειδείς (π.χ. στο γένος *Olea*) ή δενδρώδους μορφής (π.χ. στα Cruciferae).

γ. Διακλαδιζόμενες, πολυκύτταρες τρίχες που μπορεί να έχουν μορφή στιλέτου (stellate) (π.χ. στο *Styrax*) ή μορφή πολύφωτου (candelabrum-like) (π.χ. στα *Platanus* και *Verbascum*).

δ. Πυκνές, πολύστρωμες, τραχιές τρίχες που αποτελούνται, τουλάχιστον στη βάση, από δύο ή περισσότερες παρακείμενες σειρές κυττάρων. Τέτοιες τρίχες υπάρχουν στο *Portulaca oleracea*, στο *Schizanthus*, και σε ορισμένα είδη Compositae (Fahn, 1986).

2.4.2.2. Λειτουργίες

Η ύπαρξη των μη αδενωδών τριχών θεωρείται κυρίως ξηροθερμική προσαρμογή (Fahn, 1991; Fahn and Cutler 1992; Uphof, 1962; Johnson, 1975). Οι σημαντικότερες λειτουργίες που έχουν αποδοθεί σε αυτές είναι:

α. Ανάκλαση της ηλιακής ακτινοβολίας και ρύθμιση του θερμικού ισοζυγίου των φύλλων (Ehleninger, 1984; Bonggi *et al*, 1987).

β. Προστασία από έντονες διαπνευστικές απώλειες νερού (Miller, 1931; Nobel, 1983; Fahn and Cutler, 1992).

γ. Προστασία των νεαρών κυρίως φύλλων από υψηλής έντασης ορατής

ακτινοβολίας (Haberlandt, 1914; Karabourniotis *et al*, 1998).

δ. Προστασία των φυτών από την υπεριώδη ακτινοβολία (Karabourniotis *et al*, 1992; Skaltsa *et al*, 1994; Grammatikopoulos *et al*, 1994).

ε. Προστασία έναντι εχθρών και παθογόνων (Stavrianakou *et al*, 2001).

Οι τρίχες αποτελούν μηχανικό φράγμα έναντι εντόμων (Johnson, 1975; Woodman and Fernadez, 1991) και παθογόνων μικροοργανισμών (Allen *et al*, 1991; Steadman and Saik, 1988). Η αποτελεσματικότητα της άμυνας σχετίζεται άμεσα με την πυκνότητα του τριχώματος. Τα ώριμα φύλλα που έχουν χαμηλή πυκνότητα τριχών προσβάλλονται ευκολότερα και συχνότερα από τα νεαρά φύλλα που έχουν υψηλότερη πυκνότητα τριχών (Woodman and Fernadez, 1991; Pillemer and Tingey, 1978). Ένα πολύ χαρακτηριστικό παράδειγμα, είναι περίπτωση των τριχών του φυτού *Verbascum thapsus* στο οποίο η αποτελεσματικότητα των τριχών στην μηχανική θωράκιση των φύλλων διαφοροποιείται με την πάροδο του χρόνου. Τα γηραιότερα και με αραιότερο τρίχωμα φύλλα προσβάλλονται πιο συχνά από φυτοφάγους εχθρούς σε σχέση με τα νεαρότερα φύλλα (Woodman and Fernadez, 1991).

Ο χαμηλός λόγος C/N και κατά συνέπεια η φτωχή θρεπτική τους αξία είναι ένας επιπλέον λόγος που κάνει τις τρίχες ως μέσα προστασίας έναντι παθογόνων. Τα κυτταρικά τοιχώματα των τριχών είναι δύσπεπτα έτσι δεν αποτελούν προσφιλές υπόστρωμα για έντομα και παθογόνα (Uphof, 1962; Steadman and Saik, 1988).

2.4.2.3. Μη αδενώδεις τρίχες αριάς

Με βάση τα μορφολογικά και ανατομικά τους χαρακτηριστικά οι τρίχες της αριάς κατατάσσονται στις μη αδενώδεις αστεροειδείς τρίχες (Fahn, 1991). Στην κατηγορία αυτή ανήκουν πολυκύτταρες τρίχες με χαρακτηριστικό σχήμα αστερία και μεγάλο αριθμό βραχιόνων (άνω των 5) που εκτείνονται προς διαφορετικές κατευθύνσεις (Theopald *et al*, 1979; Fahn, 1991).

Η ανάπτυξη της πολυκύτταρης τρίχας ξεκινά από το σχηματισμό μιας θηλής (papilla) στην οποία το αρχικό τοίχωμα που σχηματίζεται είναι αντικλινές. Η σταδιακή πάχυνση των κυτταρικών τοιχωμάτων γίνεται όταν οι βραχίονες

αποκτήσουν το τελικό τους μέγεθος. Το κυτόπλασμα περιορίζεται κοντά στο κυτταρικό τοίχωμα, το οποίο τελικά καταλαμβάνει σχεδόν όλο το βραχίονα αφήνοντας εντός αυτού μια μικρής διαμέτρου κοιλότητα (lumen) που εκτείνεται σε όλο το μήκος του βραχίονα (Karabourniotis *et al*, 1998).

Παρά το γεγονός ότι οι βραχίονες δεν δίνουν εμφανή αντίδραση προσδιορισμού λιγνίνης, το κύτταρο της βάσης είναι λιγνινοποιημένο. Στο άνω μέρος του κυτταρικού τοιχώματος της βάσης εναποτίθεται σταδιακά σουβερίνη με αποτέλεσμα να διακόπτεται η επικοινωνία των βραχιόνων από το υπόλοιπο φύλλο. Ο μηχανισμός αυτός έχει ως αποτέλεσμα οι τρίχες να νεκρώνονται και μάλιστα σε αρχικό στάδιο ανάπτυξης του φύλλου. Οι τρίχες της προσαξονικής επιφάνειας του φύλλου απονεκρώνονται πολύ νωρίτερα από αυτές της αποαξονικής επιφάνειας (Urhof, 1962).

Νεότερες έρευνες δίδουν πληροφορίες σχετικά με τη διάταξη των κρυστάλλων των κηρών του γένους *Quercus*. Ενώ συνήθως οι τρίχες δεν περιέχουν επιεφυμενιδικούς κρυστάλλους κηρών, στο γένος αυτό παρατηρούνται ακανόνιστα κατανεμημένοι κρύσταλλοι. Στο είδος *Quercus robur*, σχηματίζονται επιεφυμενιδικοί κρύσταλλοι κηρών αφότου το φύλλο αποκτήσει το τελικό του μέγεθος. Οι κρύσταλλοι αυτοί διασπώνται σύντομα μετά το σχηματισμό τους, οδηγώντας σε μια άμορφη κηρώδη μάζα η οποία προσβάλλεται έντονα από παθογόνα κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού, παρόλο που μετά τη διάσπαση των κηρών αυξάνεται το πάχος της εφυμενίδας (Neinhuis and Bartlhott, 1997).

Η πυκνότητα του τριχώματος των φύλλων της αριάς μειώνεται θεαματικά τόσο στην προσαξονική όσο και στην αποαξονική επιφάνεια κατά τη διάρκεια ανάπτυξης του φύλλου (Karabourniotis *et al*, 1995). Η μείωση είναι μεγαλύτερη στην προσαξονική επιφάνεια με αποτέλεσμα τα ώριμα φύλλα να μην διαθέτουν εμφανές τρίχωμα στην επιφάνεια αυτή. Παρόμοιες τάσεις παρουσιάζει η αποαξονική επιφάνεια ωστόσο η επιφάνεια αυτή παρουσιάζει σημαντική πυκνότητα τριχών καθόλη τη διάρκεια της ζωής του φύλλου.

3. ΔΕΥΤΕΡΟΓΕΝΕΙΣ ΜΕΤΑΒΟΛΙΤΕΣ

3.1. Γενικά

Τα φυτά παράγουν ένα μεγάλο αριθμό οργανικών μορίων των οποίων η σύνθεση δεν σχετίζεται ευθέως με την αύξηση και ανάπτυξη τους. Γι' αυτό το λόγο η μεταβολική αυτή διαδικασία χαρακτηρίστηκε δευτερεύουσας σημασίας δραστηριότητα και τα μόρια που παράγονται ονομάστηκαν μέσω αυτής δευτερογενείς μεταβολίτες ή προϊόντα του δευτερογενούς μεταβολισμού. Τα πιο σημαντικά χαρακτηριστικά των δευτερογενών μεταβολιτών είναι:

- α.** Ο συνολικός αριθμός τους είναι πολύ μεγαλύτερος από αυτόν των πρωτογενών μεταβολιτών.
- β.** Προέρχονται από ενδιάμεσες ενώσεις του πρωτογενούς μεταβολισμού.
- γ.** Η συσσώρευση και σύνθεση τους είναι μια συντονισμένη διαδικασία των φυτικών κυττάρων που συνδέεται άμεσα με τη ικανότητα διαφοροποίησης τους.
- δ.** Πολλά παρακλάδια του δευτερογενούς μεταβολισμού λειτουργούν ειδικευμένα σε ορισμένες οικογένειες φυτών.

Λόγω του ότι αρχικά δεν ήταν κατανοητός ο ρόλος των δευτερογενών μεταβολιτών, οι ενώσεις αυτές χαρακτηρίστηκαν ως απόβλητα ή παραπροϊόντα της μεταβολικής δραστηριότητας. Με την πάροδο των ετών και των ερευνών επιβεβαιώθηκε ότι όχι μόνο δεν αποτελούν απόβλητα αλλά παίζουν και ένα ζωτικής σημασίας ρόλο στους φυτικούς οργανισμούς. Η συσσώρευση δευτερογενών μεταβολιτών συνδέεται με τους αμυντικούς μηχανισμούς των φυτών έναντι βιοτικών κυρίως καταπονήσεων (παθογόνα, έντομα, ακάρεα). Ταυτόχρονα συνδέεται και με άλλες σημαντικές λειτουργίες όπως οι συμβιωτικές σχέσεις, ο ανταγωνισμός μεταξύ των φυτών, η αναπαραγωγή κ.α

Ανάλογα με τη βιοσυνθετική οδό μέσω της οποίας παράγονται οι δευτερογενείς μεταβολίτες και τη δομή του μορίου τους χωρίζονται στις εξής τρεις μεγάλες κατηγορίες:

- α.** Φαινολικές ενώσεις
- β.** Τερπένια
- γ.** Αζωτούχες ενώσεις

3.2. Φαινολικές ενώσεις

3.2.1. Γενικά

Φαινολικές ενώσεις χαρακτηρίζονται οι μεταβολίτες εκείνοι που έχουν στο μόριο τους έναν τουλάχιστο αρωματικό δακτύλιο ο οποίος φέρει μία ή περισσότερες υδροξυλικές ομάδες. Το όνομα της ομάδας οφείλεται στο απλούστερο μόριο της, την φαινόλη. Αντιδράσεις πολυμερισμού, προσθήκης ή συμπύκνωσης οδηγούν στο σχηματισμό πολλών παραγώγων. Συνεπώς τα φαινολικά αποτελούν μια ετερόλογη ομάδα η οποία επιτελεί πολλαπλούς ρόλους στα φυτά. Συνεισφέρουν στη μηχανική ενίσχυση των ιστών, στο περιορισμό της ανάπτυξης τόσο παθογόνων και φυτοφάγων εχθρών, όσο και ανταγωνιστικών φυτών, στη προσέλκυση επικονιαστών και διασπορέων σπερμάτων και στην προστασία από την υπεριώδη ακτινοβολία. Σημαντικό ρόλο έχουν πολλές φαινολικές ενώσεις στην άμυνα έναντι παθογόνων και φυτοφάγων εχθρών (Taiz και Zeiger, 1991).

Τα φυτικά φαινολικά συντίθενται μέσω δύο βιοσυνθετικών οδών, του σικιμικού και του μαλονικού οξέος. Μέσω της οδού του σικιμικού μετατρέπονται απλά ενδιάμεσα μόρια υδατανθράκων της γλυκόλυσης και του κύκλου των φωσφοπεντοζών σε αρωματικά αμινοξέα. Μ' αυτό τον τρόπο παράγονται οι περισσότερες φυτικές φαινολικές ενώσεις ενώ με την συνεργασία των οδών σικιμικού και μαλονικού παράγονται φλαβονοειδή. Η βιοσυνθετική οδός του μαλονικού είναι σημαντική πηγή φαινολικών ενώσεων κυρίως στους μύκητες και τα βακτήρια (Taiz και Zeiger, 1991).

Στη συνέχεια αναφέρονται ορισμένες κατηγορίες φαινολικών ενώσεων ιδιαίτερα σημαντικών για τα φυτά.

3.2.2. Φλαβονοειδή

Τα φλαβονοειδή είναι μια κατηγορία φαινολικών ενώσεων με ιδιαίτερο ενδιαφέρον και συναντώνται σε υψηλές συγκεντρώσεις στα χυμοτόπια των κυττάρων. Ο βασικός τους σκελετός αποτελείται από 2 αρωματικούς δακτυλίους που συνδέονται με μια γέφυρα τριών ατόμων άνθρακα ($C_6C_3C_6$). Όπως προαναφέρθηκε τα φλαβονοειδή προέρχονται από τη συνεργασία των μεταβολικών μονοπατιών του σικιμικού και του μαλονικού.

Η παρουσία των φλαβονοειδών σε διάφορους ιστούς και όργανα του φυτού μπορεί να διαπιστωθεί με μικροσκόπιο φθορισμού. Κάτω από ειδικές συνθήκες σε νεαρά φύλλα ελιάς και αριάς, στα οποία χρησιμοποιήθηκαν ως επαγωγείς φθορισμού ατμοί αμμωνίας, παρατηρήθηκε έντονος κιτρινοπράσινος φθορισμός, ο οποίος εκπέμπεται μόνο από το παχύ στρώμα των τριχών ενώ η στοιβάδα των επιδερμικών κυττάρων δε φαίνεται να φθορίζει. Παρεμβολή φθορισμού από το στρώμα των τριχών δε συμβαίνει, αφού αποτριχωμένα νεαρά φύλλα δεν εκπέμπουν έντονο φθορισμό από τα επιδερμικά κύτταρα. Φαίνεται λοιπόν ότι σε νεαρά φύλλα, η προστασία παρέχεται κυρίως από το στρώμα των τριχών, καθώς η επιδερμίδα δεν έχει ακόμη αναπτύξει δικό της μηχανισμό (Karabourniotis and Fasseas, 1996).

3.2.2.1. Ρόλοι φλαβονοειδών

Τα φλαβονοειδή συμμετέχουν σε μια σειρά σημαντικές λειτουργίες με πιο σημαντική τη συμβολή τους στην αμυντική προστασία των φυτικών ιστών έναντι βιοτικών και αβιοτικών παραγόντων καταπόνησης. Στη συνέχεια αναφέρονται οι πιο σημαντικές λειτουργίες.

1. Συμμετέχουν στην άμυνα των φυτών έναντι βακτηρίων και μυκήτων.

Η θεμελιώδης προϋπάρχουσα άμυνα αποτελεί την πρώτη γραμμή άμυνας των φυτών σε βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες, ωστόσο σε πολλές περιπτώσεις η άμυνα αυτή δεν είναι επαρκής και τα φυτά προσβάλλονται από παθογόνα. Στην περίπτωση αυτή προκαλείται η ενεργοποίηση των μηχανισμών επαγόμενης άμυνας. Μέσω ενός συστήματος επιτήρησης ενδεχόμενων προσβολών και μηχανισμών μεταγωγής σήματος επάγεται η μεταγραφή αμυντικών γονιδίων και η σύνθεση δευτερογενών μεταβολιτών ιδιαίτερα τοξικών για τα παθογόνα. Τέτοιοι μεταβολίτες είναι και οι φυτοαλεξίνες. Οι φυτοαλεξίνες είναι ουσίες χαμηλού μοριακού βάρους, οι οποίες παρουσιάζουν ισχυρή αντιμικροβιακή δράση. Πρόκειται για μια ετερογενή ομάδα ενώσεων στην οποία περιλαμβάνονται ουσίες όπως τα ισοφλαβονοειδή. Τα ισοφλαβονοειδή έχουν ρόλο φυτοαλεξινών στα *Leguminosae* ενώ σε άλλες οικογένειες αυτό το ρόλο τον έχουν άλλες ενώσεις (Καραμπουρνιώτης, 2003) Οι φυτοαλεξίνες, δεν ανιχνεύονται σε υγιή φυτά, παράγονται όμως ταχύτατα και σε υψηλές συγκεντρώσεις με την έναρξη της προσβολής (Walker, 1975).

2. Διαδραματίζουν σημαντικό ρόλο στη διαδικασία αναπαραγωγής και διασπορά των σπερμάτων

Οι ανθοκυανίνες είναι χρωστικές οι οποίες ανήκουν στα φλαβονοειδή. Οι ανθοκυανίνες προσδίδουν στα άνθη και στους καρπούς τους χαρακτηριστικούς χρωματισμούς, μέσω των οποίων προσελκύνονται οι επικονιαστές, οι καταναλωτές και οι διασπορείς σπερμάτων. Οι χρωστικές αυτές αποθηκεύονται με τη μορφή γλυκοσιδίων, τα οποία ονομάζονται ανθοκυανίνες, στα χυμοτόπια των επιδερμικών κυρίως κυττάρων. Τα άγλυκα μόρια των ανθοκυανών ονομάζονται ανθοκυανιδίνες. Η τελική απόχρωση που δίνουν οι ανθοκυανίνες στα άνθη ή τους καρπούς εξαρτάται από το pH του χυμοτοπίου στο οποίο αποθηκεύεται, τη δομή και τους υποκατάστατες του μορίου της χρωστικής, την παρουσία ορισμένων μεταλλικών ιόντων (π.χ. σιδήρου) ή άλλων χρωστικών (π.χ. καροτενοειδών). Η κατάλληλη κατανομή στα πέταλα ορισμένων ουσιών οι οποίες απορροφούν στην υπεριώδη περιοχή του φάσματος (κυρίως φλαβονοειδών) δημιουργεί περιοχές τους άνθους εμφανείς μόνο στα έντομα, τα οποία παρουσιάζουν ευαίσθητη όραση στην φασματική αυτή περιοχή. Οι περιοχές αυτές ονομάζονται οδηγοί νέκταρος. Τα πέταλα εμφανίζονται σκοτεινότερα στο υπεριώδες φως προς το κέντρο του άνθους δίδοντας την εντύπωση στόχου ο οποίος υποδεικνύει την ύπαρξη και τη θέση της γύρης (Καραμπουρνιώτης, 2003).

Η συμβολή των φλαβονοειδών στην αναπαραγωγή δεν είναι σημαντική μόνο στην προσέλκυση των επικονιαστών. Ορισμένα φλαβονοειδή παράγονται στις σπερματικές βλάστες στον ύπερο και χρησιμεύουν ως εξειδικευμένα σήματα τα οποία προσανατολίζουν την προβολή του γυρεόκοκκου προς τη σπερματική βλάστη (Koes *et al.* 1994).

3. Λειτουργούν ως εξειδικευμένα σήματα για την εγκαθίδρυση των συμβιωτικών σχέσεων

Τα φλαβονοειδή εμπλέκονται επίσης σε αμοιβαία επωφελείς σχέσεις φυτών-μικροοργανισμών. Βακτήρια των ειδών *Bradyrhizobium* και *Rhizobium* και *Azorhizobium* δημιουργούν συμβιωτικές σχέσεις με φυτά της οικογένειας Leguminosae (ψυχανθή). Η δημιουργία φυματίων στις ρίζες των φυτών από τα αζωτοβακτήρια αποτελεί μια αυστηρά εξειδικευμένη διαδικασία δηλαδή ένα είδος βακτηρίου μολύνει ένα είδος φυτού (Yang *et al.* 1992). Έχει διαπιστωθεί ότι ορισμένα

φλαβονοειδή μεσολαβούν ως εξειδικευμένα σήματα για την εγκαθίδρυση των συμβιωτικών σχέσεων, επειδή τα συμβιωτικά βακτήρια παρουσιάζουν χημειοτακτική συμπεριφορά έναντι των φλαβονοειδών τα οποία απεκκρίνονται από τη ρίζα των ψυχανθών. Ένα τέτοιο παράδειγμα είναι οι ουσίες χρυσοεριοίλη και η λουτεολίνη οι οποίες εντοπίζονται στην επιφάνεια των σπερμάτων της μηδικής (*Medicago sativa*) και επάγουν τα γονίδια nod των αζωτοδεσμευτικών βακτηρίων. Τα γονίδια αυτά έχουν τον πρώτο ρόλο στην εγκαθίδρυση των συμβιωτικών αυτών σχέσεων. Τα φλαβονοειδή διαδραματίζουν ανάλογο ρόλο στις μυκόρριζες (Καραμπουρνιώτης, 2003).

4. Τα φλαβονοειδή και ο ρόλος τους στην άμυνα έναντι εντόμων και ακάρεων

Σε αυτή την περίπτωση τα φυτά δρουν παρόμοια προκαλώντας την ενεργοποίηση του επαγόμενου μηχανισμού άμυνας όπως και στην περίπτωση των παθογόνων μικροοργανισμών. Ορισμένοι γλυκοζίτες των φλαβονοειδών, όπως η ρουτίνη, η κερκιτρίνη και η ισοκερκιτρίνη οι οποίες δεν είναι τοξικές στα ανώτερα ζώα, παρουσιάζουν τοξική δράση έναντι πολλών εντόμων, όπως τα *Heliothis zea*, *H. virescens* και *Pectinophora gossypiella* (Harborne, 1989). Επίσης τα ροτενοειδή, που ανήκουν στα ισοφλαβονοειδή, παρουσιάζουν ισχυρά εντομοκτόνο δράση. Χαρακτηριστικά παραδείγματα τέτοιων ενώσεων είναι η ροτενόνη, η ελλιπτόνη και η ντεκουελλίνη οι οποίες παράγονται από μέλη της οικογένειας Leguminosae. Οι ουσίες αυτές σε συνδυασμό και με το τρίχωμα που καλύπτει πολλά μέρη του φυτού, αποτελούν την πρώτη γραμμή άμυνας απέναντι στα έντομα.

5. Σχέση φλαβονοειδών και παράσιτων φυτών

Πολλά είδη φυτών παρασιτούν σε βάρος άλλων φυτών. Ορισμένα αναπτύσσονται και απουσία ξενιστή (ημιπαρασιτικά), ενώ για άλλα η παρουσία του ξενιστή είναι απαραίτητη (υποχρεωτικά παρασιτικά). Το παράσιτο επιλέγει το φυτό-ξενιστή του και αναπτύσσει τον μυζητήρα του μέσω εξειδικευμένων μορίων-σημάτων τα οποία συνθέτει ο ξενιστής. Οι ενώσεις αυτές είναι παράγωγα των στυλβενίων, φλαβονοειδών, και p-υδροξυϊκών οξέων τα οποία συντίθενται μέσω ενζύμων που υπάρχουν στους εξωτερικούς ιστούς τόσο του παρασίτου όσο και του ξενιστή φυτού (Lynn and Chang, 1990).

6. Πολυμερή των φλαβονοειδών συμμετέχουν στο μηχανισμό άμυνας του φυτού

Οι ταννίνες ή προανθοκυανιδίνες αποτελούν πολυμερή δομικών μονάδων φαινολικών ουσιών. Οι συμπυκνωμένες ταννίνες προκύπτουν από πολυμερισμό φλαβονοειδών ή ανθοκυανιδινών. Οι υδρολυόμενες ταννίνες είναι ετερογενή πολυμερή τα οποία αποτελούνται από απλά φαινολοξέα που συνδέονται με σάκχαρα. Με ήπια υδρόλυση του μορίου τους απελευθερώνονται τα σάκχαρα. Οι ταννίνες αν χρησιμοποιηθούν για τη διατροφή των ζώων προκαλούν αναστολή της ανάπτυξης, πιθανόν και το θάνατο. Αυτό συμβαίνει λόγω της ιδιότητας τους να αντιδρούν και να κατακρημνίζουν αδιάκριτα πρωτεΐνες. Εκτός αυτού λειτουργούν ως απωθητικά αφού προσδίδουν στυφή γεύση στη τροφή. (Καραμπουρνιώτης, 2003). Οι ενώσεις αυτές βρίσκονται σε υψηλές συγκεντρώσεις σε πολλούς ιστούς και όργανα, όπως στα περιβλήματα σπερμάτων πολλών φυτών, στο μετάξυλο και φλοιό των δέντρων, στα φύλλα και τις ρίζες. Επίσης οι ταννίνες παίζουν σημαντικό ρόλο στην μηχανική αλλά και βιοχημική ενίσχυση των ιστών του φυτού. Για παράδειγμα, μεταλλαγμένα σπέρματα φασολιού, τα οποία δεν παράγουν προανθοκυανιδίνες είναι περισσότερο ευαίσθητα στη μηχανική και υδατική καταπόνηση από ότι τα άγριου τύπου σπέρματα (Moore, 1972). Η αριά χαρακτηρίζεται από την παρουσία μεγάλου ποσού ταννινών κυρίως στα φύλλα τους βλαστούς και στους καρπούς.

7. Τα φλαβονοειδή διαδραματίζουν σημαντικό ρόλο στην προστασία από την υπεριώδη ακτινοβολία

Η υπεριώδης ακτινοβολία (U.V) ιδιαίτερα η Β περιοχή της (320-280 nm) έχει καταστροφικά αποτελέσματα τόσο για τα ζώα όσο και για τα φυτά που ζουν και αναπτύσσονται στην επιφάνεια της Γης. Τα φυτά, ως αυτότροφοι οργανισμοί, αναγκαστικά είναι εκτεθειμένα σε ηλιακή ακτινοβολία υψηλής έντασης ώστε να δεσμεύουν την απαραίτητη ενέργεια για την λειτουργία της φωτοσύνθεσης. Το γεγονός αυτό αναδεικνύει τον πιο σημαντικό ρόλο του επιδερμικού ιστού και των εξαρτημάτων του ως προς την απορρόφηση της ακτινοβολίας. Η επιδερμίδα απορρόφα εκλεκτικά την ηλιακή ακτινοβολία που προσπίπτει στα φύλλα κατακρατώντας την UV-B και αφήνοντας να περάσει η ορατή. Η εκλεκτική αυτή απορρόφηση οφείλεται κατά κύριο λόγο σε φλαβονοειδή τα οποία εντοπίζονται είτε στα χυμοτόπια των επιδερμικών κυττάρων (Tevini *et al*, 1991; Tevini, 1994; Day *et*

al, 1993; Middleton and Teramura, 1993; Caldwell *et al*, 1983), είτε στην εφυμενίδα (Wollenweber and Dietz, 1980; Tomas-Barberan and Wollenweber, 1990; Liakopoulos and Karabourniotis, 2004). Οι μη αδενώδεις τρίχες ορισμένων φυτών, όπως της ελιάς (Karabourniotis *et al*, 1992) και της αριάς (Skaltsa *et al*, 1994), περιέχουν φλαβονοειδή κι άλλες φαινολικές ουσίες, συνεπώς δρουν κι αυτές ως φίλτρα, προστατεύοντας τους υποκείμενους ιστούς από την καταστροφική UV-B (Karabourniotis *et al*, 1993; Grammatikopoulos *et al*, 1994; Skaltsa *et al*, 1994). Σημαντικός φαίνεται να είναι ο ρόλος των τριχών, στα πρώιμα στάδια ανάπτυξης των φύλλων, που τόσο η συγκέντρωση φαινολικών ουσιών όσο και η πυκνότητα τριχώματος είναι ιδιαίτερα υψηλές (Karabourniotis *et al*, 1994). Η προστασία αυτή των τριχών έναντι της UV-B ακτινοβολίας συνεπάγεται και μείωση των ζημιών στο φωτοσύστημα II στους χλωροπλάστες που προκαλούνται από την UV-B (Karabourniotis *et al*, 1993).

3.2.3. Λιγνίνη

Η λιγνίνη αποτελεί το αφθονότερο προϊόν του δευτερογενούς μεταβολισμού. Υπολογίζεται ότι το 15-20% του άνθρακα που αφομοιώνεται από τα φυτά χρησιμοποιείται για την σύνθεση της λιγνίνης. Οφείλει το όνομα της στη λατινική λέξη lignum που σημαίνει ξύλο. Σημαντικό χαρακτηριστικό της προϋπάρχουσας θεμελιώδους άμυνας είναι η εναπόθεση λιγνίνης στα κυτταρικά τοιχώματα, που τα καθιστά πιο ισχυρά έναντι καταπονήσεων (Καραμπουρνιώτης, 2003). Περισσότερα στοιχεία για τον ρόλο της λιγνίνης στην προϋπάρχουσα άμυνα αναφέρονται στο σχετικό κεφάλαιο.

3.2.4. Φουρανοκουμαρίνες

Πρόκειται για μη πολυμερισμένες φαινολικές ενώσεις που έχουν ενεργό ρόλο στην αμυντική θωράκιση των φυτικών ιστών έναντι παθογόνων και φυτοφάγων οργανισμών. Εμφανίζουν ισχυρή τοξικότητα όταν διεγείρονται από ακτινοβολία κατάλληλου μήκους κύματος (UV-A, 320-400 nm). Τα διεγερμένα μόρια προσδένονται στις βάσεις πυριμιδίνης του DNA παρεμποδίζοντας έτσι τη μεταγραφή και αυτό έχει ως αποτέλεσμα το θάνατο των κυττάρων. Επιπλέον δρουν ως παράγοντες που ευνοούν το σχηματισμό ελεύθερων μορφών οξυγόνου. Είναι

διαδεδομένες κυρίως σε μέλη της οικογένειας Umbelliferae, στα οποία περιλαμβάνονται και καλλιεργούμενα φυτά, όπως ο μαϊντανός και το σέλινο (Καραμπουρνιώτης, 2003).

3.3.Τερπένια

3.3.1. Γενικά

Τα τερπένια ή τερπενοειδή αποτελούν την μεγαλύτερη ομάδα δευτερογενών μεταβολιτών. Όλες οι ενώσεις αυτού του τύπου προέρχονται από τη βασική μονάδα του ισοπεντανίου (ή το 2-μέθυλο-βουταδιένιο). Οι ενώσεις αυτές αναλόγως με τον αριθμό των ατόμων C που υπάρχουν στο μόριο των τερπενίων υποδιαιρούνται σε μονοτερπένια (C_{10} , δέκα άτομα άνθρακα στο μόριο), σεσκιτερπένια (C_{15}), διτερπένια (C_{20}), σεστερτερπένια (C_{25}), τριτερπένια (C_{30}) (Κωνσταντινίδης, 2002). Σε πολλές περιπτώσεις με θερμική διάσπαση των πιο πάνω ομάδων παράγεται ένα αλκένιο, το αέριο ισοπρένιο. Επίσης με πολυμερισμό του ισοπρενίου σε κατάλληλες συνθήκες μπορεί να πραγματοποιηθεί χημική σύνθεση των τερπενίων. Γι' αυτό τα τερπένια ονομάζονται και ισοπρενοειδή.

Οι πρόδρομες ενώσεις, των τερπενίων είναι ουσιαστικά φωσφορικοί εστέρες αλκοολών που έχουν στο μόριο τους αριθμό ατόμων C πολλαπλάσιο του 5. Τα τερπένια μπορεί να είναι κυκλικές ενώσεις ή όχι και η σύνθεση τους καταλύεται από ειδικά ένζυμα. Για την βιοσύνθεσή τους συχνά ακολουθείται η μεταβολική οδός του μεβαλονικού οξέος ή εναλλακτικά, η οδός φωσφογλυκεριναλδεΐδης /πυροσταφυλικού οξέος. Το πυροφωσφορικό ισοπεντενύλιο (IPP) και το πυροφωσφορικό διμεθυλαλλύλιο (DMAPP) προϊόντα της βιοσυνθετικής οδού του μεβαλονικού αποτελούν τις πρόδρομες ενώσεις σύνθεσης όλων των τερπενίων (Καραμπουρνιώτης, 2003; Taiz και Zeiger, 1991).

Η ομάδα των τερπενίων εκτός από τους δευτερογενείς μεταβολίτες περιλαμβάνει και ενώσεις του πρωτογενούς μεταβολισμού, με σημαντικούς ρόλους σε ζωτικές λειτουργίες, όπως οι χλωροφύλλες, τα καροτενοειδή και ορισμένες φυτορμόνες (Καραμπουρνιώτης, 2003).

3.3.2. Ρόλος των τερπενίων στην άμυνα των φυτικών ειδών

Πολλά μονοτερπένια και παράγωγά τους αποτελούν τοξικούς παράγοντες για έντομα. Τέτοιες ουσίες είναι οι πυρεθρίνες από το χρυσάνθεμο οι οποίες παρουσιάζουν εντομοκτόνο δράση σε διάφορα έντομα όπως *Pieris rapae*, *Bombyx mory*, *Aedes aegypti*, *Musca domestica*. Ορισμένα σесκιτερπένια δρουν ως φυτοαλεξίνες ιδιαίτερα στην οικογένεια Solanaceae, άλλα ως ρυθμιστές ανάπτυξης των φυτών ενώ οι σесκιτερπενικές λακτόνες είναι ισχυρά αποθητικά μόρια με πικρή και δυσάρεστη γεύση για τα έντομα και τα ζώα. Ορισμένα πτητικά μόνο και σέσκι -τερπένια αποτελούν συστατικά των αιθερίων ελαίων, τα οποία έχουν σημαντική συμβολή τόσο στην άμυνα των φυτικών ιστών έναντι βιοτικών παραγόντων καταπόνησης όσο και στην προσέλκυση επικονιαστών.

Τα τριτερπένια αποτελούν ίσως την πιο πολυπληθή ομάδα και περιλαμβάνουν ουσίες όπως

α. Τα στεροειδή με χαρακτηριστικό εκπρόσωπο τις φυτοεκδυσόνες οι οποίες μετά την κατανάλωση τους από τα έντομα προκαλούν διαταραχές στην έκδυση των εντόμων και τον θάνατο τους.

β. Τα καρδενολίδια που είναι εξαιρετικά τοξικά μόρια που επηρεάζουν τις αντλίες K/Na στους καρδιακούς μύες. Σε χαμηλές συγκεντρώσεις χρησιμοποιούνται ως καρδιοτονωτικά.

γ. Τα λιμονοειδή που είναι αποθητικά λόγω της πικρής τους γεύσης και υπάρχουν στο αιθέριο έλαιο της λεμονιάς.

δ. Τις σαπωνίνες, γλυκοσίδια τα οποία παρουσιάζουν τοξική δράση επειδή αποδιατάσσουν τις μεμβράνες και προκαλούν αιμόλυση των ερυθρών αιμοσφαιρίων των ζώων (Taiz και Zeiger, 1991).

3.4. Αζωτούχες ενώσεις

3.4.1. Γενικά

Σ' αυτή την ομάδα περιλαμβάνονται ενώσεις με διαφορετική δομή και δράση. Το

κοινό χαρακτηριστικό αυτών των ενώσεων είναι ότι ο βασικός ανθρακικός σκελετός τους ή και το N προέρχονται κυρίως από αμινοξέα. Σε ορισμένες όμως περιπτώσεις οι πρόδρομες ενώσεις, μόρια του πρωτογενούς μεταβολισμού, είναι διαφορετικής δομής από τα αμινοξέα ενώ σε άλλες περιπτώσεις ο ανθρακικός σκελετός προέρχεται από τις βιοσυνθετικές οδούς των τερπενίων.

3.4.2. Αλκαλοειδή

Τα αλκαλοειδή είναι η πιο μεγάλη υποοικογένεια των αζωτούχων ενώσεων και η πιο διαδεδομένη ομάδα αμυντικών μορίων (αριθμεί περισσότερα από 50.000 ενώσεις). Τα αλκαλοειδή παρουσιάζονται αποκλειστικά στα αγγειόσπερμα αφού στα βακτήρια, στα γυμνόσπερμα και στα περιδόφυτα δεν εμφανίζονται παρά με ελάχιστες εξαιρέσεις (Κωνσταντινίδης, 2002). Παρουσιάζουν τοξική δράση έναντι ζωικών οργανισμών, συμπεριλαμβανομένου και του ανθρώπου. Η τοξική δράση εξαρτάται από το είδος του αλκαλοειδούς και από το είδος του ζωικού οργανισμού. Ορισμένα αλκαλοειδή επηρεάζουν την περατότητα των μεμβρανών, άλλα την σύνθεση των πρωτεϊνών, την δραστηριότητα ενζύμων και αντλιών των μεμβρανών. Άλλες ενώσεις επηρεάζουν το κεντρικό νευρικό σύστημα λόγω της ικανότητας τους να προσδένονται σε θέσεις νευροδιαβιβαστών. Φαρμακευτικά φυτά τα οποία περιέχουν αλκαλοειδή ήταν γνωστά από την αρχαιότητα για τη φαρμακολογική τους δράση. Για παράδειγμα ο μανδραγόρας είχε χρησιμοποιηθεί ως αναισθητικό, η μορφίνη, η κωδεΐνη και η εφεδρίνη χρησιμοποιούνται ακόμα και σήμερα σε χαμηλή δοσολογία ως φάρμακα, ενώ η καφεΐνη, η νικοτίνη, κ.ά. ως διεγερτικά ή καταπραϋντικά (Καραμπουρνιώτης, 2003). Η νικοτίνη έχει χρησιμοποιηθεί και ως εντομοκτόνο σε διαλύματα που περιέχουν 10-20 g/L νικοτίνη (Κωνσταντινίδης, 2002). Η κοκαΐνη παλαιότερα είχε θεραπευτικές εφαρμογές σήμερα ωστόσο απαγορεύεται η χρήση της γιατί προκαλεί ψυχολογική εξάρτηση. Σε υψηλές συγκεντρώσεις ορισμένα αλκαλοειδή, όπως η στρυχνίνη, η ατροπίνη, η σολανίνη και η κωνίνη, αποτελούν ισχυρά δηλητήρια (Taiz και Zeiger, 1991). Ο θάνατος του Σωκράτη επήλθε από τη λήψη κωνίνης, που είναι δραστικό συστατικό των φύλλων του φυτού *Conium maculatum*.

3.4.3. Κυανογόνα γλυκοσίδια, Θειογλυκοσίδια

Πρόκειται για αζωτούχες ενώσεις οι οποίες ενισχύουν τη θεμελιώδη άμυνα

των φυτών. Οι δύο αυτές ομάδες αζωτούχων ενώσεων δεν συνυπάρχουν στο ίδιο φυτικό είδος αλλά παρουσιάζουν κοινά χαρακτηριστικά δράσης. Τα μόρια αυτά δεν παρουσιάζουν ιδιαίτερη τοξικότητα παρά μόνο όταν υποστούν ενζυμική διάσπαση. Η διάσπαση αυτή δεν γίνεται σε άθικτους ιστούς, διότι τα ένζυμα που είναι υπεύθυνα γι' αυτή βρίσκονται σε διαφορετικά υποκυτταρικά διαμερίσματα ή κύτταρα. Κατά τον τραυματισμό ή κατά την κατανάλωση των ιστών, τα υδρολυτικά ένζυμα έρχονται σε επαφή με τα κυανογόνα γλυκοσίδια ή τα θειογλυκοσίδια οπότε παράγονται πτητικά προϊόντα που είναι εξαιρετικά τοξικά όπως το HCN. Τα κυανογόνα γλυκοσίδια απαντώνται κυρίως σε μέλη της οικογένειας Rosaceae, καθώς και σε ψυχανθή, ενώ τα θειογλυκοσίδια σε μέλη της οικογένειας Brassicaceae (Καραμπουρνιώτης, 2003).

4. ΑΜΥΝΑ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ ΕΝΑΝΤΙ ΠΛΗΘΟΤΟΝΩΝ, ΕΝΤΟΜΩΝ ΚΑΙ ΑΚΑΡΕΩΝ

4.1. Γενικά

Τα φυτά για να αμυνθούν έναντι των βιοτικών παράγοντων καταπόνησης χρησιμοποιούν δύο κυρίως στρατηγικές.

1. Αποφυγή

Τα φυτά επιλέγοντας την στρατηγική αυτή ενισχύουν αμυντικά τους ιστούς τους έτσι ώστε να αποκλείσουν προσβολή από φυτοφάγους εχθρούς και παθογόνα. Η στρατηγική της αποφυγής είναι συνυφασμένη με την ύπαρξη της θεμελιώδους προϋπάρχουσας άμυνας. Η θεμελιώδης προϋπάρχουσα άμυνα αποτελείται από ένα σύνολο αμυντικών μηχανισμών οι οποίοι προστατεύουν μόνιμα τους φυτικούς ιστούς και τα όργανα. Σ' αυτούς περιλαμβάνονται εξαρτήματα τα οποία παρέχουν μηχανική προστασία, δομές που έχουν πολλαπλό ρόλο καθώς και ένα σύνολο δευτερογενών μεταβολιτών.

2. Ανθεκτικότητα

Τα φυτά της κατηγορίας αυτής διαθέτουν την ικανότητα να αντιμετωπίζουν την καταπόνηση στο εσωτερικό των ιστών ενεργοποιώντας μια σειρά από αμυντικούς μηχανισμούς. Πρόκειται για βιοχημικούς κυρίως αμυντικούς μηχανισμούς της επαγομένης άμυνας, οι οποίοι ενεργοποιούνται μέσα από ένα σύστημα επιτήρησης το οποίο ανιχνεύει προσβολές.

4.2. Προϋπάρχουσα θεμελιώδης άμυνα

Μια από τις σημαντικότερες προτεραιότητες των φυτών είναι η αμυντική θωράκιση των κυττάρων και των ιστών έναντι βιοτικών παραγόντων καταπόνησης και ιδιαίτερα των επιφανειακών ιστών τους που είναι εκτεθειμένοι στο εξωτερικό περιβάλλον. Η επιδερμίδα και τα εξαρτήματά της, η υμενίνη, η κουτίνη και οι κηροί, το εγκάρδιο ξύλο καθώς και περισσότερο εξειδικευμένοι αμυντικοί μηχανισμοί όπως οι γαλακτοφόροι σωλήνες και οι ρητινοφόροι αγωγοί συγκροτούν την προϋπάρχουσα θεμελιώδη άμυνα. Επίσης πολυάριθμοι δευτερογενείς μεταβολίτες εντοπίζονται σε

επιμέρους ιστούς και ενισχύουν την άμυνα των φυτικών οργάνων. Στις περισσότερες περιπτώσεις η επένδυση στην άμυνα σχετίζεται και με τη διάρκεια ζωής των οργάνων. Συνεπώς όργανα με μεγάλη διάρκεια ζωής θωρακίζονται περισσότερο απ' ότι πιο προσωρινά όργανα. Παρακάτω αναφέρονται οι πιο σημαντικοί μηχανισμοί που αποτελούν την προϋπάρχουσα θεμελιώδη άμυνα των φυτών έναντι παθογόνων και εντόμων.

4.2.1. Η εφυμενίδα και οι κηροί συνιστούν την πρώτη γραμμή άμυνας

Η εφυμενίδα είναι ένα συνεχές υδρόφοβο στρώμα το οποίο καλύπτει τα υπέργεια φυτικά όργανα εκτός από τους ξυλώδεις βλαστούς και τις τραυματισμένες περιοχές (Καραμπουρνιώτης, 2003). Αποτελεί την πρώτη γραμμή άμυνας κάθε φυτού. Από χημική άποψη η εφυμενίδα αποτελείται από ένα λιπαρό πολυμερές αδιάλυτο στο νερό, την κουτίνη ή υμενίνη. Σε πολλά φυτά στην εξωτερική πλευρά της εφυμενίδας εναποτίθενται κηροί. Πρόκειται για ένα μίγμα αλκανίων, αλκοολών, τριτερπενίων, φλαβονοειδών και εστέρων λιπαρών οξέων με εξαιρετικά λιπόφιλο χαρακτήρα (Taiz and Zeiger, 1991; Nenhuis and Barthlott, 1997). Με την εφυμενίδα περιορίζεται την υπερβολική απώλεια νερού και μειώνεται η παραμονή του νερού στις επιφάνειες που καλύπτει αφού παρεμποδίζεται η διαβροχή τους (Δροσόπουλος, 1992). Κατά συνέπεια περιορίζεται βλάστηση των σπορίων, η επιβίωση των μικροοργανισμών, η επικάθηση ρυπαντών, σκόνης κλπ. Η εφυμενίδα παρουσιάζει αυξημένη αντοχή και προστατεύει τους ιστούς από μηχανικές καταπονήσεις, ενώ εμποδίζει την εισχώρηση των υφών των μυκήτων και των μυζητήρων των εντόμων (Καραμπουρνιώτης, 2003). Η είσοδος των βακτηρίων παρεμποδίζεται πλήρως αφού δεν διαθέτουν τα απαραίτητα ένζυμα για την αποδόμηση των συστατικών της εφυμενίδας (Goodman, 1982). Επιπλέον η εφυμενίδα και γενικότερα η επιδερμίδα περιορίζει την είσοδο βλαβερής ακτινοβολίας μέσω ανάκλασης και απορρόφησης. Τέλος, αποτελεί την επιφάνεια μέσω της οποίας τα φυτά αντιλαμβάνονται τα εξωτερικά ερεθίσματα (π.χ την άφιξη μικροοργανισμών και εντόμων) μέσω εξειδικευμένων σημάτων (Καραμπουρνιώτης, 2003).

4.2.2. Τα κυτταρικά τοιχώματα ενισχύονται με δευτερογενείς μεταβολίτες

Το κυριότερο συστατικό του κυτταρικού τοιχώματος είναι η κυτταρίνη η οποία δεν αποδομείται από τα περισσότερα βακτήρια αλλά αποδομείται από τους μύκητες

(Goodman, 1982). Επομένως η ισχυροποίηση των κυτταρικών τοιχωμάτων με δευτερογενείς μεταβολίτες, ιδιαίτερα με λιγνίνη, αποτελεί χαρακτηριστικό μηχανισμό θεμελιώδους άμυνας. Η λιγνίνη όπως αναφέρθηκε είναι το αφθονότερο προϊόν του δευτερογενούς μεταβολισμού και ανήκει στις φαινολικές ενώσεις. Η εναπόθεση της λιγνίνης, ιδιαίτερα κατά τη δευτερογενή πάχυνση, κάνει τα κυτταρικά τοιχώματα ανθεκτικά στις μηχανικές καταπονήσεις, στη διείσδυση παθογόνων και μειώνει τις απώλειες νερού (Καραμπουρνιώτης, 2003). Η ύπαρξη της λιγνίνης, της κυτταρίνης και της πηκτίνης μειώνει την ικανότητα πέψης των φυτικών ιστών από τα φυτοφάγα.

Η λιγνίνη των αγγειοσπέρμων αποτελεί προϊόν πολυμερισμού κυρίως της κονιφερυλικής και σιναπικής αλκοόλης σε αναλογία περίπου 1:1. Ωστόσο οι λεπτομέρειες της βιοσύνθεσης της λιγνίνης δεν είναι πλήρως γνωστές αν και πιστεύεται ότι πραγματοποιείται σε δύο στάδια. Στο πρώτο παράγονται ελεύθερες ρίζες των δομικών μονάδων (π.χ. κονιφερυλικής αλκοόλης) ενώ κατά το δεύτερο στάδιο, παράγονται διμερή τα οποία στη συνέχεια οξειδώνονται και πολυμερίζονται μεταξύ τους (Καραμπουρνιώτης, 2003).

4.2.3. Το σκληρόγυμνα ενισχύει την αμυντική θωράκιση

Ο ιστός αυτός αποτελείται από κύτταρα με παχιά κυτταρικά τοιχώματα τα οποία κατά την ωρίμανση τους χάνουν συνήθως το πρωτόπλασμα τους και νεκρώνονται (Δροσόπουλος, 1992). Οι ιστοί αυτοί οι οποίοι λειτουργούν κυρίως ως μηχανικά φράγματα, συμβάλλουν σημαντικά στην αμυντική θωράκιση των φυτικών ιστών αποτρέποντας τη διείσδυση των παθογόνων, των εντόμων και των ακάρεων. Η σκληρότητα τους, η μηχανική τους αντοχή και η υψηλή περιεκτικότητά τους σε κυτταρίνη και λιγνίνη τους καθιστά δύσπεπτους και ως εκ τούτου αποτρέπεται η κατανάλωσή τους από τα φυτοφάγα. Επίσης, χαρακτηρίζονται από φτωχή θρεπτική αξία, λόγω της έλλειψης αζώτου.

4.2.4. Τα επιδερμικά εξαρτήματα έχουν σημαντικό ρόλο στην προστασία των φυτών

Τα επιδερμικά εξαρτήματα παρουσιάζουν τεράστια ποικιλία μορφής, πρόκειται δε για ανατομικούς σχηματισμούς με καθαρά αμυντικό προορισμό. Η επιφάνεια των οργάνων μπορεί να καλύπτεται από περισσότερα του ενός είδη επιδερμικών

εξαρτημάτων φαίνεται δε ότι κάθε ένα από αυτά έχει έναν ιδιαίτερο αμυντικό προορισμό. Τέτοια εξαρτήματα είναι οι αδενώδεις και μη αδενώδεις τρίχες με τις οποίες ασχοληθήκαμε εκτεταμένα στο σχετικό κεφάλαιο.

4.2.5. Οι γαλακτοφόροι σωλήνες αποτελούν ένα εκτεταμένο αμυντικό σύστημα σε ορισμένα φυτά

Οι γαλακτοφόροι σωλήνες είναι μια ετερογενής ομάδα εκκριτικών ιστών οι οποίοι παράγουν τον γαλακτώδη χυμό (latex). Σε ορισμένα φυτά ο χυμός αυτός απαντά και σε παρεγχυματικά κύτταρα (Δροσόπουλος, 1992). Πολυάριθμα φυτικά είδη περιέχουν γαλακτώδη χυμό, με χαρακτηριστικούς εκπροσώπους τα *Euphorbia* sp., *Ficus carica* κ.ν συκιά. Φαίνεται ότι αποτελεί ένα μηχανισμό προστασίας από τους φυτοφάγους οργανισμούς. Ο χυμός είναι ένα παχύρευστο ελαιώδη κόμμα, κυρίως τερπενίων, των οποίων η δράση ενισχύεται από άλλες τοξικές ουσίες. Οι διτερπενικοί εστέρες που περιέχονται στον γαλακτώδη χυμό ειδών της οικογένειας Euphorbiaceae παρουσιάζουν τοξική δράση έναντι ζώων και προκαλούν ερεθισμό στο δέρμα τους. Το καουτσούκ είναι πολυτερπένιο, προϊόν των γαλακτοφόρων σωλήνων του φυτού *Hevea brasiliensis* και έχει αμυντικό ρόλο.

4.2.6. Οι ρητινοφόροι αγωγοί αποτελούν είναι το κύριο αμυντικό σύστημα των κωνοφόρων

Οι ιστοί αυτοί απαντώνται κυρίως στα κωνοφόρα. Η παρουσία τους είναι έντονη στο φλοιό, στα φύλλα, πολλές φορές και στο ξύλο και διασχίζουν ολόκληρο το φυτικό σώμα (Σαρλής, 1999). Εκκρίνουν ρητίνη, η οποία είναι μίγμα πτητικών και μη τερπενίων, με χαρακτηριστικούς εκπροσώπους τα α-πινένιο, β-πινένιο, λιμονένιο, μυρκένιο κ.ά. Οι ουσίες αυτές παρουσιάζουν τοξική δράση κυρίως έναντι εντόμων, αλλά και φυτοπαθογόνων μικροοργανισμών των οποίων οι φορείς είναι τα έντομα. Όταν τα έντομα με τα μασητικά τους μόρια διατρυπήσουν τους αγωγούς αυτούς, η ρητίνη εκχέεται και παρεμποδίζει την κατανάλωση του ιστού. Επιπλέον, με την έκθεση της ρητίνης στον αέρα, αυτή σκληραίνεται και επουλώνει το τραύμα. Σε ορισμένα είδη η παραγωγή της ρητίνης επάγεται ή ενισχύεται από την ύπαρξη προσβολών εντόμων, επομένως αποτελεί και ένα μηχανισμό επαγόμενης άμυνας (Καραμπουρνιώτης, 2003).

4.2.7. Το εγκάρδιο ξύλο είναι ένα νεκρός, αλλά ισχυρά θωρακισμένος ιστός με αμυντικό ρόλο

Το παραγόμενο ξύλο διαφοροποιείται με την παρέλευση των ετών στο σομφό και το εγκάρδιο ξύλο. Το εγκάρδιο ξύλο αποκτά ένα χαρακτηριστικό χρώμα, ανάλογα με το φυτικό είδος ως αποτέλεσμα της βραδείας οξειδωσης των φαινολικών ουσιών. Η οξείδωση των φαινολικών ουσιών ακολουθεί την εξαφάνιση του αμύλου. Πολλές φορές παρουσιάζεται τύλωση στα αγγεία (Δροσόπουλος, 1992). Επιπλέον γίνεται εναπόθεση δευτερογενών μεταβολιτών (κυρίως λιγνάνες, στιλβένια, φλαβονοειδή, ταννίνες, όπως επίσης τερπένια ή αλκαλοειδή) στα νεκρά κύτταρα αγγείων του ξύλου, στα οποία έχει ήδη εναποτεθεί λιγνίνη. Η εναπόθεση των δευτερογενών μεταβολιτών στο εγκάρδιο ξύλο έχει ιδιαίτερο ενδιαφέρον επειδή πραγματοποιείται σε κύτταρα τα οποία είναι ήδη νεκρά. Με την εναπόθεση της λιγνίνης στο σομφό ξύλο και τη σταδιακή απονέκρωση των κυττάρων, τα κύτταρα των εντεριώνων ακτινών παραμένουν για ένα διάστημα ζωντανά. Στο χρονικό αυτό διάστημα, λίγο νεκρωθούν, συσσωρεύουν μίγματα δευτερογενών μεταβολιτών τα οποία απεκκρίνουν στα λιγνινοποιημένα αγγεία του ξύλου μέσω βοθρίων.

Οι διεργασίες αυτές έχουν ως αποτέλεσμα το εγκάρδιο ξύλο να παύει να λειτουργεί ως αγωγός ιστός και να μετατρέπεται σε μια προστατευτική δομή ανθεκτική στη σήψη. Κατά συνέπεια η αμυντική αυτή θωράκιση αποτελεί ένα χαρακτηριστικό παράδειγμα μηχανισμού θεμελιώδους άμυνας. Ανάλογη εναπόθεση ίδιων ή παρεμφερών μορίων παρατηρείται σε περιοχές του σομφού ξύλου οι οποίες έχουν υποστεί προσβολή παθογόνων ή εντόμων. Η αντίδραση αυτή όμως έχει τοπικό χαρακτήρα και αποτελεί τμήμα της επαγόμενης άμυνας (Καραμπουρνιώτης, 2003).

4.3. Επαγόμενη άμυνα έναντι εντόμων

Η κατανάλωση φυτικών ιστών από έντομα όπως συμβαίνει και με τα παθογόνα, προκαλεί την ενεργοποίηση μηχανισμών επαγόμενης άμυνας. Η ενεργοποίηση των αμυντικών μηχανισμών μπορεί να είναι είτε τοπική, είτε διασυστηματική. Οι αντιδράσεις αυτές είναι είτε άμεσες, ανάπτυξη βιοχημικών χαρακτήρων που αποτρέπουν επόμενη προσβολή ή περιορίζουν το έντομο, είτε έμμεσες, μέσω της προσέλκυσης «των εχθρών του εχθρού» (Καραμπουρνιώτης, 2003).

1. Αντιδράσεις άμεσου χαρακτήρα

α. *De novo* σύνθεση παρεμποδιστών των πρωτεϊνών (proteinase inhibitors, Pis) και τραυματικών πρωτεϊνών (systemic wound response proteins, SWRPs)

Οι Pis δρουν εξειδικευμένα έναντι των πρωτεολυτικών ενζύμων των εντόμων, όπως της τρυψίνης και της χυμοτρυψίνης. Έτσι ελαττώνεται η ικανότητα πέψης και μεταβολισμού των φυτικών πρωτεϊνών από το έντομα, έχουμε αλλοίωση της γεύσης και της πεπτικής τους ικανότητας. Αποτέλεσμα αυτού είναι η αναχαίτιση της προσβολής (Καραμπουρνιώτης, 2003).

β. Επαγωγή της σύνθεσης τοξικών ουσιών

Τέτοιες ουσίες είναι για παράδειγμα αλκαλοειδή του τύπου της νικοτίνης (νεονικοτίνη, νορνικοτίνη, νικοτίνη) στο φυτό *Nicotiana sylvestris*, μονοτερπενίων στα κωνοφόρα και θειογλυκοσιδίων σε φυτά της οικογένειας Brassicaceae καθώς και τερπενίων όπως οι πυρερυθρίνες στο *Chrysanthemum spp.* Οι ουσίες αυτές ανιχνεύονται σε χαμηλές συγκεντρώσεις πριν από την προσβολή, αλλά συσσωρεύονται μόλις το φυτό αντιληφθεί την προσβολή (Καραμπουρνιώτης, 2003).

2. Αντιδράσεις έμμεσου χαρακτήρα

Σύνθεση πτητικών μορίων στην περιοχή προσβολής τα οποία προσελκύουν τους εχθρούς των εντόμων-εισβολέων

Τέτοιες ενώσεις είναι εξειδικευμένα σήματα του δευτερογενούς μεταβολισμού, και φαίνεται ότι ο μηχανισμός αυτός είναι ευρέως διαδεδομένος στα ανώτερα φυτά.

Ο τραυματισμός του φυτικού ιστού από τα έντομα ενεργοποιεί μια πορεία μεταγωγής σήματος η οποία έχει ως τελικό στόχο την ενεργοποίηση αμυντικών γονιδίων τα οποία είναι υπεύθυνα για την παραγωγή των παρεμποδιστών των πρωτεϊνών, των πτητικών σημάτων και των δευτερογενών μεταβολιτών (Καραμπουρνιώτης, 2003).

5. ΑΛΛΗΛΕΠΙΔΡΑΣΕΙΣ ΑΚΑΡΕΩΝ ΚΑΙ ΦΥΤΩΝ

5.1. Γενικά

Η πολυπλοκότητα και η ποικιλομορφία των παραμορφώσεων που προκαλούνται από τα Eriophyoidea είχαν ως συνέπεια μια εκτενέστερη ακαρεολογική και βοτανική έρευνα. Καμιά άλλη οικογένεια ακάρεων δεν δημιουργεί τέτοια ποικιλία συμπτωμάτων τόσο χαρακτηριστικών όσο τα ακάρεα της υπεροικογένειας οικ. Eriophyoidea. Η οικογένεια περιλαμβάνει περισσότερα από 2000 είδη τα οποία αλληλεπιδρούν με φυτικούς ιστούς, ωστόσο το μικρό τους μέγεθος δυσχεραίνει την ανίχνευση και την παρατήρηση τους, ειδικά όταν οι δραστηριότητες τους δεν προκαλούν ορατά συμπτώματα στα φυτά-ξενιστές. Εντούτοις ορισμένα είδη προκαλούν εμφανή χαρακτηριστικά συμπτώματα στα φυτά τα οποία προσβάλλουν. Στις περισσότερες περιπτώσεις η προσβολή είναι αναγνωρίσιμη με γυμνό μάτι, υπάρχουν όμως και εξαιρέσεις στις οποίες η χρήση μικροσκοπίου επιβάλλεται. Τα ακάρεα Eriophyoidea παρουσιάζουν συνήθως υψηλή εξειδίκευση ως προς το φυτό ξενιστή. Ανάλογα με τη μορφή των συμπτωμάτων και το είδος του προσβεβλημένου ιστού χαρακτηρίζονται ως κηκίδες, ερινώσεις, σκούπα της μάγισσας, κατσάρωμα φύλλων, παραμόρφωση των καρπών κ.α. (Westphal and Manson., 1996).

Αν και στα φυτά παρουσιάζεται ένα ευρύ φάσμα παραμορφώσεων ή δυσμορφιών ως αποτέλεσμα της προσβολής από Eriophyoidea, στις περισσότερες προσβολές παρουσιάζονται ορισμένα χαρακτηριστικά συμπτώματα. Τα Eriophyoidea προσβάλλουν και τρέφονται με μεριστωματικούς και παρεγχυματικούς ιστούς, λόγω της υψηλής θρεπτικής αξίας των κυττάρων τους και του μικρού μήκους των χηληκεράτων τους. Τα ακάρεα προσβάλλουν κυρίως τις περιοχές των φυτικών οργάνων οι οποίες τους παρέχουν ευνοϊκό μικροκλίμα αβιοτικού περιβάλλοντος καθώς και προστασία από αρπακτικά. Σε αυτές περιλαμβάνονται οφθαλμοί, κολεοί, νευρώσεις φύλλων, κάλυκες καρπών κ.α. Επιπλέον, έχουν παρατηρηθεί ομοιότητες στις ανατομικές και φυσιολογικές αλλοιώσεις που προκαλούνται στα φυτά από διαφορετικά είδη Eriophyoidea (Westphal and Manson, 1996).

5.2. Συμπτώματα φυτών ξενιστών

Όπως έχει ήδη αναφερθεί, τα Eriophyoidea προκαλούν μια μεγάλη ποικιλία

συμπτωμάτων για αυτό παρακάτω αναφέρονται μόνο τα συμπτώματα που μας ενδιαφέρουν στην περίπτωση της αριάς.

5.2.1. Κηκίδες

Πρόκειται για μορφολογικές και ανατομικές μεταβολές που συμβαίνουν στο σημείο προσβολής μετά από προσβολή από ακάρεα. Παρουσιάζονται ως μη φυσιολογικές υπερανεπτυγμένες συνήθως κλειστές δομές οι οποίες δημιουργούνται ως εξής: αρχικά, η κανονική ανάπτυξη, και διαφοροποίηση του προσβεβλημένου ιστού παρεμποδίζεται στο σημείο προσβολής. Στη συνέχεια αναπτύσσονται οι ιστοί ή τα κύτταρα που περιβάλλουν το σημείο προσβολής και δημιουργούν ένα "καταφύγιο" για τα ακάρεα. Επιπλέον μέσα στην κηκίδα ο ιστός και τα κύτταρα διαφοροποιούνται έτσι ώστε να ικανοποιήσουν τις διατροφικές ανάγκες των ακάρεων. Ένα θηλυκό άτομο είναι σε θέση να προκαλέσει την ανάπτυξη μιας κηκίδας η οποία προσφέρει καταφύγιο για το ίδιο και αργότερα για όλους τους απογόνους του. Σε ορισμένες περιπτώσεις σχηματισμό κηκίδας μπορούν επίσης να προκαλέσουν και ανώριμα άτομα, αν και λιγότερο αποτελεσματικά από τα ενήλικα θηλυκά. Συνήθως σε κάθε είδος ακάρεων προκαλεί χαρακτηριστικά και ευδιάκριτα συμπτώματα και ως εκ τούτου τα συμπτώματα αυτά να χρησιμοποιούνται για τον προσδιορισμό του είδους του ακάρεως. Οι κηκίδες μπορούν να ταξινομηθούν ανάλογα με το φυτικό μέρος που γίνεται η προσβολή και το βαθμό πολυπλοκότητας της προσβολής από μορφολογική και κυτταρολογική άποψη (Westphal and Manson, 1996).

5.2.1.1. Κηκίδες φύλλων

Από τις κηκίδες που δημιουργούνται στα φύλλα θα αναφερθούν μόνο οι ερινώσεις αφού αυτές μελετώνται στην περίπτωση της αριάς.

1. Ερινώσεις

Οι ερινώσεις είναι επίπεδες δομές και χαρακτηρίζονται κυρίως από μη φυσιολογική ανάπτυξη των τριχών των φυτικών οργάνων και ιδιαίτερα των φύλλων. Ανάλογα με τα είδη των ακάρεων, οι ερινώσεις παρουσιάζονται είτε στην αποαξονική είτε στην προσαξονική επιφάνεια των φύλλων και έχουν χαρακτηριστικό χρωματισμό. Το μέγεθος τους ποικίλλει και σε ορισμένες περιπτώσεις μπορεί να

επεκτείνονται και να καλύπτουν ολόκληρη την επιφάνεια των φύλλων ή και να εμφανίζουν παραμορφώσεις. Οι μη φυσιολογικές αυτές τρίχες, ποικίλλουν σε μορφή. Μπορεί να είναι επιμηκυσμένες, σφαιροειδείς, διακλαδιζόμενες, μόνο ή πολυκύτταρες, ανάλογα με τα είδη των ακάρεων. Υπάρχουν ενδείξεις ότι οι υπερτροφικές αυτές τρίχες προσφέρουν θρεπτικά συστατικά και κάλυψη στα ακάρεια (Westphal and Manson,, 1996).

Συχνά οι ερινώσεις συνδέονται με το σχηματισμό προεξοχών στα φύλλα όπως στην περίπτωση των *Colomerus vitis* (Pagenstecher) στο αμπέλι, ή με εμφανή κυρτά οιδήματα στην αντίθετη πλευρά των φύλλων από εκείνη που προσβάλλεται όπως στην περίπτωση του *Aceria erineae* (Nalepa) στην καρυδιά. Το *Aceria litchii* (Keifer) προκαλεί μια κοκκινωπή ερίνωση στην κατώτερη επιφάνεια των φύλλων του *Litchi chinensis* (Westphal and Manson, 1996).

5.3. Μορφολογικές αλλαγές των φυτικών ειδών

Τα Eriophyoidea ανάλογα με τη συμπεριφορά τους χαρακτηρίζονται ως ελευθέρως διαβιούντα ή δημιουργοί κηκίδων. Ανεξαρτήτως κατηγορίας και οι δύο τύποι των ακαρέων Eriophyoidea και τρέφονται κυρίως με το περιεχόμενο των επιδερμικών κυττάρων. Πολλαπλές προσβολές από διαφορετικά είδη ακάρεων ή παρατεταμένες προσβολές από ένα και μόνο είδος ακάρεως προκαλούν πλήρη καταστροφή του επιδερμικού ιστού. Στην περιοχή προσβολής παρατηρείται εναπόθεση καλλόζης ενώ τα προσβεβλημένα κύτταρα αποκτούν συχνά παχιά, λιγνινοποιημένα κυτταρικά τοιχώματα. Οι μηχανικές βλάβες που προκαλούνται από προσβολή από Eriophyoidea περιορίζονται συνήθως στα επιδερμικά κύτταρα των φυτών ξενιστών. Λόγω του περιορισμένου μήκους των χηληκεράτων των Eriophyoidea, το μέγεθός τους συνήθως δεν ξεπερνά το πάχος ενός κοινού επιδερμικού κυττάρου (Royalty and Perring, 1996).

1. Ελεύθερος διαβιούντα

Τα ελευθέρως διαβιούντα, με χαρακτηριστικούς εκπροσώπους το *Phyllocoptruta oleivora* και το *Aculops pelecasis* (Keifer) που προσβάλλει τα εσπεριδοειδή, το *Aculus schlechtendali* στη μηλιά και το *Aceria sacchari* στο ζαχαροκάλαμο, τρέφονται συνήθως με ένα συγκεκριμένο επιδερμικό κύτταρο για ένα μικρό χρονικό διάστημα,

στη συνέχεια αποσύρουν τα χηληκέρατά τους και αναζητούν ταχέως ένα νέο κύτταρο. Παρατεταμένη προσβολή από ελευθέρως διαβιούντα προκαλεί καταστροφή της επιδερμίδας. Στις περιοχές όπου τα επιδερμικά κύτταρα καταστρέφονται σχηματίζεται ένα στρώμα πλούσιο σε λιγνίνη. Η οξείδωση του στρώματος αυτού προκαλεί μεταχρωματισμό, χαρακτηριστικό των συμπτωμάτων που προκαλούνται από τα ελευθέρως διαβιούντα ακάρεα (Royalty and Perring, 1996).

2. Δημιουργοί κηκίδων

Οι δημιουργοί κηκίδων, με χαρακτηριστικούς εκπροσώπους το *Aceria lycopersici* που προσβάλλει τα φυτά της οικ. *Solanaceae* και το *Colomerus vitis* που παρασιτεί το αμπέλι, σε αντίθεση με τα ελευθέρως διαβιούντα, τρέφονται με ένα συγκεκριμένο επιδερμικό κύτταρο για ώρες ή ακόμα και ημέρες. Το προσβεβλημένο κύτταρο συνήθως θανατώνεται, αλλά στα επιδερμικά και στα παρεγχυματικά κύτταρα που το περιβάλλουν σημειώνονται μορφολογικές και φυσιολογικές μεταβολές που έχουν ως αποτέλεσμα τη μη φυσιολογική ανάπτυξη των ιστών. Αρχικά στα προσβεβλημένα επιδερμικά κύτταρα εναποτίθεται καλλόζη γύρω από την προσβολή και στη συνέχεια συμβαίνουν αλλαγές στα οργανίδια. Ο πυρήνας διογκώνεται, διαθλά εντονότερα το φως, γίνεται οπτικά ορατός και μεταναστεύει προς το σημείο προσβολής. Παρατηρούνται επίσης μορφολογικές μεταβολές του DNA των προσβεβλημένων κυττάρων, πιθανώς λόγω της σύνδεσης του με chitosan (χιτοσίνη) ή άλλες εξοσαμίνες. Το μέγεθος των χυμοτόπιων των επιδερμικών και των δρυφρακτοειδών κυττάρων που περιβάλλουν το σημείο προσβολής μειώνεται, ενώ το pH των χυμοτοπίων αυξάνεται. Οι πυρήνες και οι πυρηνίσκοι των κυττάρων αυτών διογκώνονται και παρατηρείται έντονη μιτωτική δραστηριότητα με παραγωγή καινούργιων κυττάρων τα οποία πιθανόν θα αποτελέσουν τροφή για τα ακάρεα. Έχει παρατηρηθεί επίσης υπερπλασία αδενωδών και μη τριχών. Η υπερβολική αύξηση και διακλάδωση των δομών αυτών μπορεί να παρέχει στα ακάρεα ένα ευνοϊκό μικροοικοσύστημα (Royalty and Perring, 1996).

Στο σημείο αυτό θα πρέπει να αναφερθεί ότι οι αναφορές στη διεθνή βιβλιογραφία σχετικά με τις μορφολογικές και φυσιολογικές μεταβολές των φυτικών ιστών στην προσβολή Eriophyoidea είναι ελάχιστες, παρά το γεγονός ότι τα συμπτώματα είναι εντυπωσιακά. Μετά από παρατηρήσεις περιγράφηκαν οι

μορφολογικές αλλαγές στο *Prunus radus* σε απάντηση στη προσβολή από Eriophyoidea. Στα αρχικά συμπτώματα περιλαμβάνονται η παρεμπόδιση της αύξησης του μεγέθους των επιδερμικών κυττάρων, η αποτυχία των κυττάρων που διαιρούνται μιτωτικά να διαφοροποιηθούν σε αμυντικά κύτταρα, και η λέπτυνση των κυτταρικών τοιχωμάτων. Προσβολή από το *Eriophyes padi* για μια παρατεταμένη χρονική περίοδο προκαλεί τον προοδευτικό σχηματισμό και την αύξηση επιδερμικών θηλών στις επόμενες ημέρες. Τα κύτταρα της προσαξονικής επιδερμίδας διαιρούνται ταχέως, αμέσως μετά την προσβολή και στη συνέχεια οι επιδερμικές θηλές επιμηκύνονται και καλύπτουν ως τρίχωμα την επιφάνεια σχηματίζοντας κηκίδα (Royalty and Perring, 1996).

5.4. Φυσιολογικές μεταβολές των φυτικών ιστών

Τα ελευθέρως διαβιούντα Eriophyoidea προκαλούν διαταραχές στην ανταλλαγή των αερίων και σε παραμέτρους που σχετίζονται με τη φωτοσύνθεση. Παρατηρείται συνήθως αρνητική συσχέτιση μεταξύ φωτοσυνθετικής δραστηριότητας-αγωγιμότητας των στοματίων των φύλλων του *Prunus persica* Batsch, και των ημερών προσβολής από το άκαρι των ροδάκινων, *Aculus cornutus*. Η ένταση του φαινομένου εξαρτάται από το μέγεθος του πληθυσμού. Μεγάλοι πληθυσμοί Eriophyoidea μπορούν να προκαλέσουν μείωση της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας περισσότερο από 70% και της αναπνευστικής δραστηριότητας περισσότερο από 50% (Royalty and Perring, 1996).

Τα Eriophyoidea προκαλούν διαταραχές στην περιεκτικότητα σε θρεπτικά συστατικά των φυτών ξενιστών τους. Η συγκέντρωση των υδατανθράκων στα προσβεβλημένα φύλλα του *Jasminum auriculatum* Vahl, από *Aceria jasmini* ChannaBasavanna ήταν κατά 21% μειωμένη έναντι αυτής που βρέθηκε στα υγιή φύλλα, ενώ η συγκέντρωση των διαλυτών σακχάρων μειώθηκε κατά 31%. Το φαινόμενο αυτό αποδόθηκε στην παρεμπόδιση της φωτοσύνθεσης στα προσβεβλημένα φύλλα. Αντιθέτως, στα προσβεβλημένα φύλλα οι συγκεντρώσεις αζώτου και των ελεύθερων αμινοξέων βρέθηκαν αυξημένες κατά 14% και 97% αντίστοιχα έναντι αυτών των υγιών φύλλων. Οι αυξήσεις αυτές ενδεχομένως οφείλονται στην αποδόμηση των πρωτεϊνών που προκαλείται λόγω της προσβολής από τα ακάρια. Σε προσβεβλημένα φύλλα παρουσιάζεται επίσης πτώση των

συγκεντρώσεων του Ca^{2+} , του Na^+ , του K^+ και της χλωροφύλλης. Διαταράσσονται επίσης και τα επίπεδα ορισμένων ορμονών και των ρυθμιστών τους. Το ινδολοξικό οξύ (IAA) σε φυσιολογικούς ιστούς αποδομείται με τη δράση της υπεροξειδάσης και των IAA-οξειδασών. Οι διυδροξυφαινόλες, οι κουμαρίνες κ άλλες πολυφαινόλες πιθανότατα και οι γιββερελίνες δρουν ανταγωνιστικά με την υπεροξειδάση και τις IAA-οξειδάσες παρεμποδίζοντας την αποδόμηση του IAA και συνεπώς συμβάλλουν στην ομαλή ανάπτυξη του φυτού. Λόγω της αύξησης των ουσιών αυτών σε συνθήκες προσβολής από Eriophyoidea παρατηρείται παρεμπόδιση της δραστηριότητας της υπεροξειδάσης και των IAA-οξειδασών έχει ως αποτέλεσμα τη συσσώρευση IAA στα προσβεβλημένα κύτταρα και τελικά τη μη φυσιολογική αύξηση του ιστού. (Royalty and Perring, 1996).

Φυσιολογικές δυσλειτουργίες των φυτικών κυττάρων μπορεί να προκληθούν και από τη σίελο την οποία εκκρίνουν τα Eriophyoidea. Η σίελος περιέχει ουσίες οι οποίες παρουσιάζουν φυτοτοξική δράση, διαταράσσοντας την ομαλή ανάπτυξη των φυτικών ιστών. Δεν υπάρχουν όμως τεκμηριωμένες αναφορές για το φαινόμενο αυτό.

Συνοψίζοντας, οι μορφολογικές και οι φυσιολογικές ανωμαλίες που παρατηρούνται στους φυτικούς ιστούς κατά την προσβολή από Eriophyoidea έχουν ως αποτέλεσμα τη δημιουργία ευνοϊκών προϋποθέσεων τόσο για την απομόνωση θρεπτικών συστατικών όσο και για τη δημιουργία ευνοϊκού μικροπεριβάλλοντος για την προστασία των ακάρεων από βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες.

5.5. Είδη ακάρεων στην οικ. *Fagaceae*

Όσον αφορά τα ακάρεα που προκαλούν συμπτώματα στα είδη του γένους *Quercus* δεν υπάρχουν επαρκείς πληροφορίες. Υπάρχουν αναφορές για ακάρεα της οικ. Tetranychidae όπως το *Eotetranychus auranti* Targ. Τοz το οποίο αναφέρεται στις δρυς στην Ιταλία και *Tetranychus viennensis* Zacher το οποίο εντοπίζεται σε διάφορα πλατύφυλλα και τη δρυ. Επίσης υπάρχουν αναφορές για ορισμένα ακάρεα της υπεροικ. Eriophyoidea, προκαλούν μη φυσιολογική αύξηση οργάνων και ιστών της δρυός. Για παράδειγμα το *Var. quercina* προκαλεί τριχωτούς όγκους στη χνοώδη δρυ, το *Aceria ilicis cerrea* Nal., προκαλεί κηκίδες στην απόαξονική επιφάνεια των φύλλων του *Q. cerris*, το *Cecidophyes tristernalis* Nal., προκαλεί τριχωτές κηκίδες, τα *Phyllocoptes cerriphilus* Farkas *Coptophylla cerriqueri* Farkas *Achaetocoptes*

quercifolii Farkas προσβάλλουν επίσης την *Q. cerris*, και το *Rhyncaphytoptus mas-salongoianus* Nal., δημιουργεί μη φυσιολογικές άσπρες κηλίδες στα φύλλα της δρυός. (Schwenke et al. 1974; Καϊλίδης, 1991.)

Σχετικά πρόσφατα έγινε προσπάθεια καταγραφής των φυτοпараσιτικών και αρπακτικών ακάρεων στην Ελλάδα των *Quercus* spp (Μαλανδράκη και συν, 2000). Η αρθροποδοπανίδα των *Quercus* spp. αποτελείται από πολλά είδη μεταξύ των οποίων τα ακάρεα κατέχουν σημαντικό ποσοστό. Ενώ όμως για τα έντομα υπάρχουν αναφορές στην χώρα μας (Καλαπανίδα και Μαρκάλας 1999), ελάχιστα έχουν αναφερθεί για τα ακάρεα των φυτών αυτών (Papadoulis and Emmanouel 1993, 1997). Κατά την εξέταση δειγμάτων *Quercus* spp. έδειξε παρατηρήθηκαν 12 ειδών φυτοпараσιτικών ακάρεων τα οποία ανήκουν σε 2 οικογένειες, τις: Eriophyidae (10 είδη) και Diptilomioridae (2 είδη). Τα είδη της οικογένειας Eriophyidae που μας ενδιαφέρει ανήκουν σε 8 γένη, *Cecidophyes* (2 είδη), *Aceria* (2 είδη), *Bariella* (1 είδος), *Achaetocopias* (1 είδος), *Acaricalus* (1 είδος), *Acarttllptus* (1 είδος), *Caliphyiopiui* (1 είδος) και *Glypiacus* (1 είδος). Μαζί με τα φυτοпараσιτικά είδη βρέθηκαν και 19 είδη αρπακτικών ακάρεων τα οποία ανήκουν σε 3 οικογένειες, τις Phytoseiidae (14 είδη), Stigmaeidae (3 είδη) και Cunaxidae (2 είδη). Τα φυτοпараσιτικά είδη των οικογενειών Eriophyidae (κυρίως) και Diptilomioridae (δευτερευόντως) αποβαίνουν ζημιογόνα σε φυτά *Quercus* spp. Τα συμπτώματα που προκαλούν είναι ερινώσεις, παραμορφώσεις και μεταχρωματισμούς των φύλλων καθώς και νεκρώσεις οφθαλμών. Σημαντικό γεγονός είναι παρουσία των αρπακτικών ακάρεων της οικ. Phytoseiidae στις ερινώσεις που προκαλούν τα Eriophyoidea (Μαλανδράκη και συν, 2000) Η παρουσία των Phytoseiidae σε ερινώσεις σχετίζεται άμεσα με την παρουσία Eriophyoidea, των οποίων αποτελούν σημαντικό εχθρό (Sabelis, 1996). Στην Ελλάδα το σημαντικότερο είδος Eriophyoidea της αριάς είναι το *Aceria ilicis* το οποίο προκαλεί επίπεδες ερινώσεις στην αποαξονική επιφάνεια των φύλλων.

II. ΣΚΟΠΟΣ ΤΗΣ ΜΕΛΕΤΗΣ

Η παρατήρηση στο πεδίο των προσβεβλημένων δέντρων αριάς και των εντυπωσιακών συμπτωμάτων που παρουσιάζονται σ' αυτά μετά την προσβολή από φυτοφάγους εχθρούς αποτέλεσαν την αφορμή για την εκπόνηση αυτής της μελέτης. Σκοπός της μελέτης αυτής είναι να μελετηθεί ο τρόπος αντίδρασης της αριάς στην προσβολή από φυτοφάγους εχθρούς καθώς και οι επιπτώσεις της προσβολής στα φυσιολογικά ανατομικά και μορφολογικά χαρακτηριστικά του τριχώματος των φύλλων.

III. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

1. Συλλογή φυτικού υλικού

Το υλικό συλλέχτηκε από συστάδες αριάς στην περιοχή της Πάρνηθας στις θέσεις Άγιος Γεώργιος και Άγιος Μερκούριος σε υψόμετρο 500 m περίπου από αρχές Μαΐου ως μέσα Ιουλίου 2004. Πυκνές συστάδες αριάς αναπτύσσονται κατά προτίμηση σε χαράδρες με υψηλή σχετική υγρασία και βόρειο συνήθως προσανατολισμό. Στις συστάδες εντοπίστηκαν κατά τη διάρκεια της άνοιξης υγιή και προσβεβλημένα άτομα αριάς. Κλαδιά αριάς συλλέχτηκαν και τοποθετήθηκαν σε αεροστεγείς σακούλες και μεταφέρθηκαν το συντομότερο δυνατό στο εργαστήριο για περαιτέρω μελέτη.

2. Παρατήρηση στο οπτικό μικροσκόπιο και στο μικροσκόπιο φθορισμού

Για όλες τις παρατηρήσεις χρησιμοποιήθηκε μικροσκόπιο Zeiss Axiolab (Carl Zeiss, Jena, Germany). Οι μικροφωτογραφίες καταγράφηκαν σε κάμερα CCD τύπου DSC-S75 (SONY Corporation, Japan) και αποθηκεύτηκαν σε ψηφιακή μορφή.

Τα μικροσκοπικά παρασκευάσματα για το οπτικό μικροσκόπιο αφορούσαν σε νωπές τομές με ξυράφι και παρατηρήθηκαν σε νερό με διελαύνοντα φωτισμό (πεδίο ορατού ή πολωμένου φωτός). Για την παρατήρηση στο μικροσκόπιο φθορισμού και την επαγωγή φθορισμού τα φύλλα τοποθετήθηκαν σε ατμούς αμμωνίας για 60 sec. Στην συνέχεια εγκάρσιες νωπές τομές και απομονωμένες τρίχες των φύλλων αυτών παρατηρήθηκαν στο μικροσκόπιο φθορισμού με προσπίπτον υπεριώδες φως (μέγιστη ενέργεια στα 365 nm φίλτρο διέγερσης G-365 και φίλτρο φραγής FT-395).

3. Παρατήρηση στο στερεοσκόπιο

Παρατήρηση ακέραιων φύλλων ώριμων και νεαρών και λήψη φωτογραφιών πραγματοποιήθηκε στο στερεοσκόπιο του Εργαστηρίου Ηλεκτρονικής Μικροσκοπίας του Γ.Π.Α. Οι μικροφωτογραφίες καταγράφηκαν σε κάμερα CCD τύπου SSC-DC 38P/45 (SONY Corporation, Japan) και αποθηκεύτηκαν σε ψηφιακή μορφή.

4. Μέτρηση άλλων παραμέτρων

4.1. Απομόνωση τριχών

Η απομόνωση των φυσιολογικών και των υπερτροφικών τριχών έγινε προσεκτικά με τη βοήθεια ξυραφιού και ανατομικής βελόνας. Οι απομονωμένες τρίχες χρησιμοποιήθηκαν για τη μέτρηση παραμέτρων όπως η πυκνότητα τριχώματος και η παρουσία συστατικών με απορροφητικότητα στην υπεριώδη περιοχή του φάσματος.

4.2. Μέτρηση πυκνότητας

Με τη βοήθεια φελλοτρυπητήρα πάρθηκαν 18 δίσκοι διαμέτρου $0,83 \text{ cm}^2$ από πλήρως εκπτυγμένα φύλλα τρέχουσας βλάστησης προσβεβλημένα ή μη. Οι τρίχες απομονώθηκαν από τους δίσκους και τοποθετήθηκαν όπως και οι εναπομείναντες δίσκοι στο φούρνο για ξήρανση στους $60 \text{ }^\circ\text{C}$ για 48 h. Έγιναν έξι επαναλήψεις για κάθε τύπο τριχώματος φυσιολογικό ή υπερτροφικό. Υπολογίστηκε η πυκνότητα τριχώματος ως ξηρό βάρος (ΞΒ) τριχών ανά μονάδα επιφάνειας (Tdens), ή ως ΞΒ τριχών % ΞΒ του φύλλου. Υπολογίστηκε επίσης η ειδική φυλλική επιφάνεια SLA (μονάδα επιφάνειας/μονάδα ΞΒ) των φυσιολογικών και των προσβεβλημένων φύλλων.

4.3. Μέτρηση της περιεκτικότητας των τριχών σε επιεφυμενιδικούς κηρούς και λήψη φασμάτων απορρόφηση

Για τον υπολογισμό των εφυμενιδικών κηρών πραγματοποιήθηκε διήθηση με χλωροφόρμιο υπό κενό γνωστής ποσότητας φυσιολογικών και υπερτροφικών τριχών. Έγιναν δύο επαναλήψεις για κάθε περίπτωση. Το διήθημα συμπυκνώθηκε σε περιστροφικό συμπυκνωτή κενού. Το βάρος των κηρών εκφράστηκε ως βάρος κηρών % του ΞΒ των τριχών.

Για την λήψη του φάσματος απορρόφησης οι κηροί που απέμειναν μετά την συμπύκνωση επαναδιαλύθηκαν σε 10 ml χλωροφορμίου. Για λήψη του φάσματος 200μl δείγματος αραιώθηκαν με 3 ml διαλύτη και τα φάσματα απορρόφησης των κηρών ελήφθησαν σε φασματοφωτόμετρο διπλής δέσμης Shimadzu UV 160A.

4.4. Εκχύλιση των διαλυτών συστατικών των τριχών

Χρησιμοποιήθηκαν οι τρίχες που απέμειναν μετά την απομάκρυνση των κηρών.

Τα διαλυτά συστατικά παραλήφθηκαν σε διαλύτες μειούμενης πολικότητας (νερό, 50% μεθανόλη, μεθανόλη, ακετόνη). Τα εκχυλίσματα καθαρίστηκαν με φυγοκέντρηση και τα φάσματα απορρόφησης των υπερκειμένων καταγράφηκαν όπως παραπάνω.

4.5. Υδρόλυση των τριχών

Τα υπολείμματα των τριχών φυσιολογικών και υπερτροφικών που έμειναν μετά την απομάκρυνση των κηρών και την εκχύλιση των διαλυτών συστατικών τους εναιωρήθηκαν σε 10 ml H₂O. Κατόπι στο διάλυμα προστέθηκαν 2 ml NaOH 20N αργά μέσα σε παγόλουτρο έτσι ώστε η τελική συγκέντρωση στο διάλυμα υδρόλυσης να είναι 4N. Η υδρόλυση έγινε για 4 ώρες υπό κενό αέρα στο σκοτάδι. Μετά το πέρας της υδρόλυσης το μίγμα οξινίστηκε με HCl 8N έως pH 1-2 και εκχυλίστηκε 3 φορές από 20 ml οξικού αιθυλεστέρα. Οι δύο φάσεις υδατική και οξικό-αιθυλ-εστερική καθαρίστηκαν με φυγοκέντρηση και τα φάσματα απορρόφησης ελήφθησαν όπως παραπάνω.

IV. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

1. Μορφολογικές παρατηρήσεις

Παρατηρήσεις στο πεδίο έδειξαν ότι ένας μεγάλος αριθμός δέντρων αριάς στο φυσικό περιβάλλον διαθέτει φύλλα προσβεβλημένα από φυτοφάγους εχθρούς. Τα φύλλα μετά την προσβολή εμφανίζουν χαρακτηριστικά συμπτώματα στην αποαξονική επιφάνεια υπό μορφή καστανών περιοχών. Τα συμπτώματα αυτά είναι γνωστά ως ερινώσεις. Αρχικά ορισμένες περιοχές της αποαξονικής επιφάνειας του φύλλου εμφανίζονται μακροσκοπικά πιο λευκές από την υπόλοιπη επιφάνεια του φύλλου, ενώ με την σταδιακή ωρίμανση του ελάσματος αποκτούν πορτοκαλί και στη συνέχεια καφέ χρωματισμό (Εικόνα 1(α), 2(α),(γ),(ε)). Περαιτέρω παρατηρήσεις στο στερεοσκόπιο επιβεβαίωσαν ότι οι περιοχές αυτές δημιουργούνται από υπερτροφία τριχώματος καθώς και μεταχρωματισμό του σε σχέση με το φυσιολογικό. Στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης εκτός από την μεγάλη διαφορά στις διαστάσεις μεταξύ υγιών και υπερτροφικών τριχών που γίνεται ακόμη πιο αντιληπτή, φαίνεται καθαρά ότι οι υπερτροφικές τρίχες παρουσιάζουν και πεπλατυσμένες πλευρές (Εικόνα 2(β),(δ)). Είναι χαρακτηριστική επίσης η φαιά απόχρωση που αποκτούν σταδιακά οι προσβεβλημένες περιοχές, η οποία οφείλεται στον εποικισμό των περιοχών αυτών από μύκητα ο οποίος παράγει αναπαραγωγικές δομές φαιού χρώματος. Ο μύκητας αυτός δεν αποικίζει υγιείς περιοχές του ελάσματος (Εικόνα 2(δ),(ε),(ζ)). Σε ορισμένες περιπτώσεις η υπερτροφία τριχώματος συνοδεύεται και από το σχηματισμό προεξοχών στην αντίθετη πλευρά του ελάσματος από αυτή που προσβάλλεται. Στην επιφάνεια των προσβεβλημένων φύλλων ήταν έντονη η παρουσία τουλάχιστον δύο ειδών ακάρεων. Το ένα είδος είναι το άκαρι *Aceria ilicis* (υπεροικ. Eriophyoidea) που προκαλεί τα συμπτώματα στην αριά (Εικόνα 3 (α),(β)) ενώ το άλλο είδος είναι αρπακτικό ακάρι και ανήκει στην οικ Phytoseiidae (Εικόνα 3 (γ),(δ)).

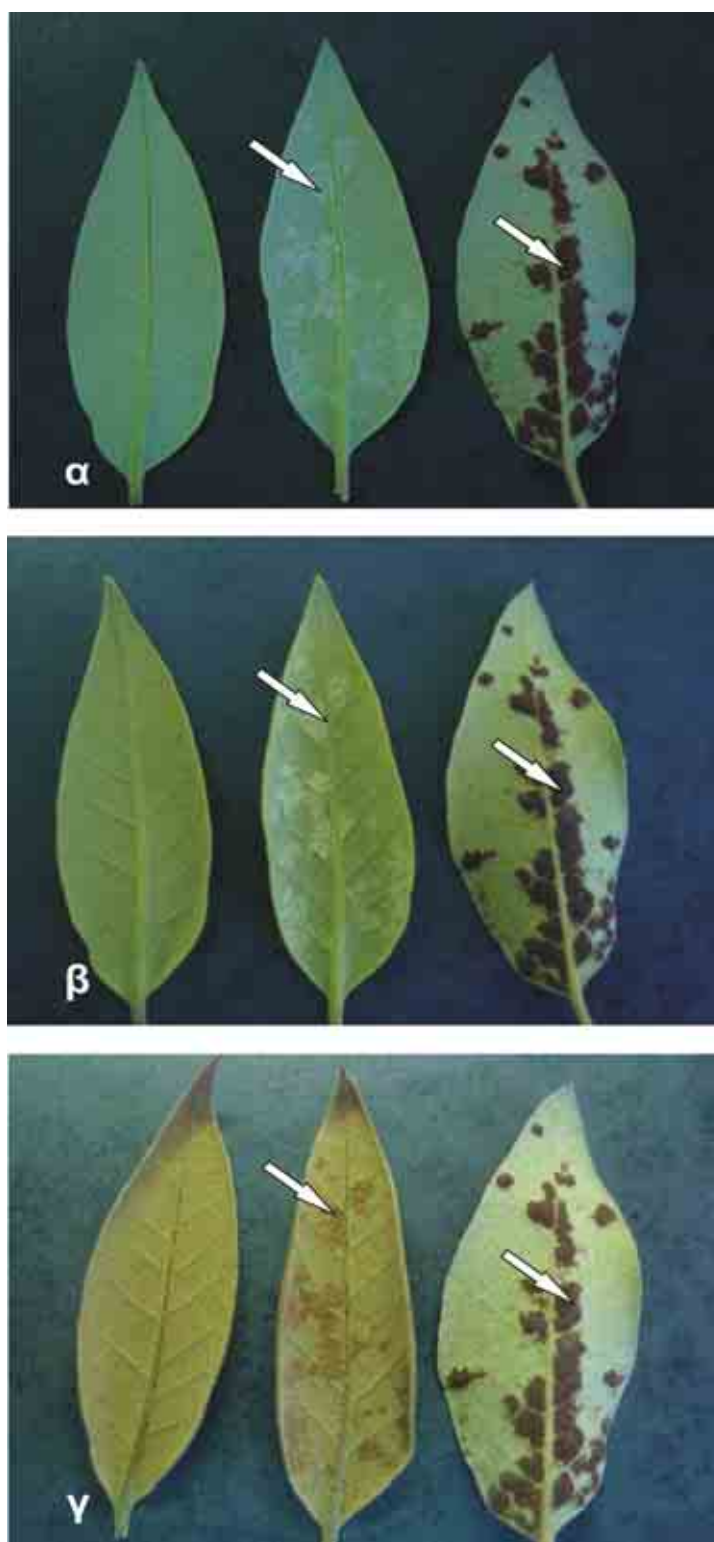
2. Ανατομικές παρατηρήσεις

Παρατηρήσεις σε κοινό οπτικό μικροσκόπιο κάτω από διερχόμενο φωτισμό ή πεδίο πολωμένου φωτός εγκάρσιων τομών φύλλων στα σημεία προσβολής καθώς και απομονωμένων τριχών καθιστούν εμφανείς ορισμένες πολύ σημαντικές διαφορές ανάμεσα στις φυσιολογικές τρίχες και τις υπερτροφικές. Αρχικά γίνεται ακόμη πιο

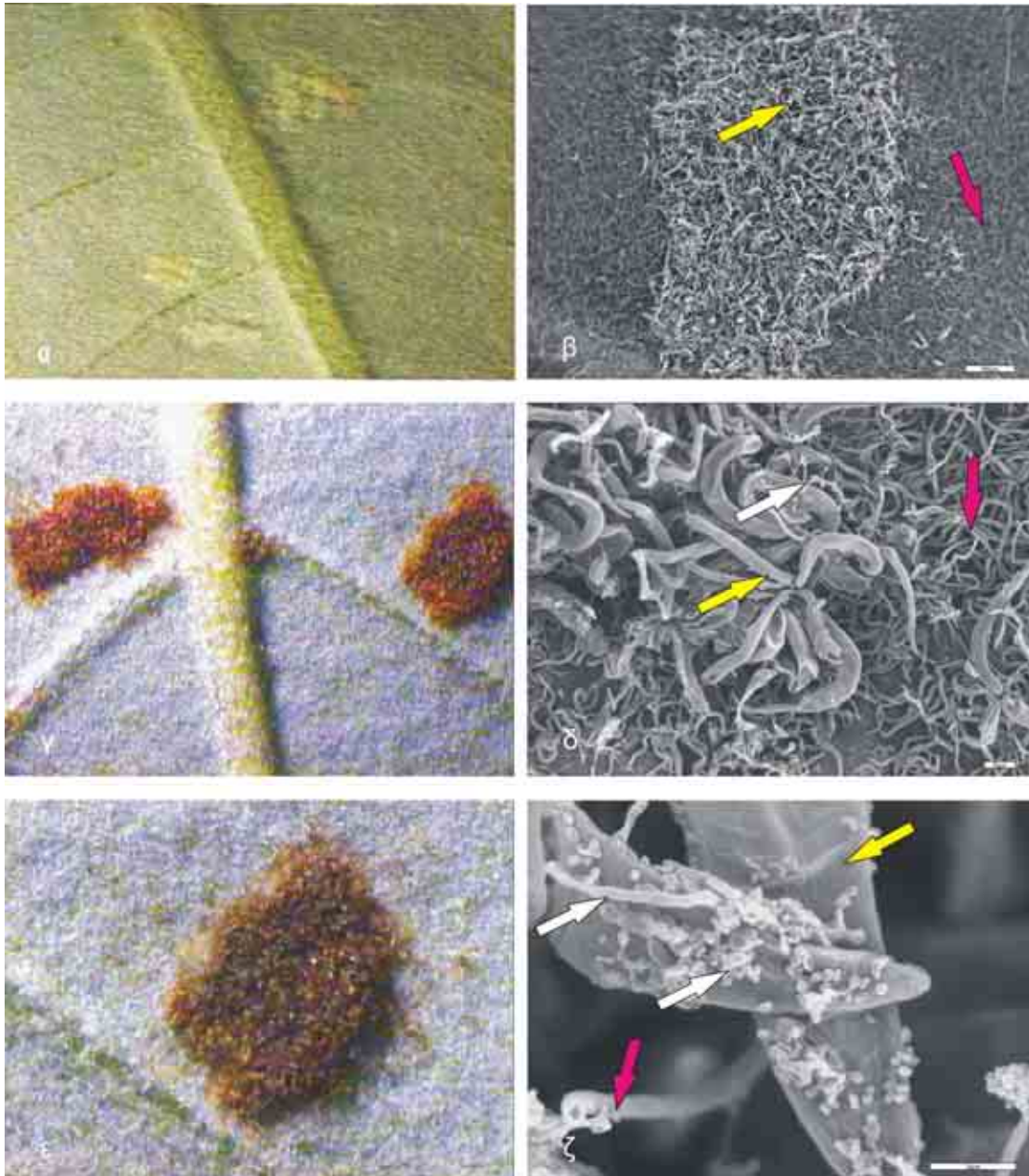
εμφανής η μεγάλη διαφορά στις διαστάσεις (Εικόνες 4&5(α),(β),(γ)). Οι ώριμες φυσιολογικές τρίχες διαθέτουν δευτερογενές κυτταρικό τοίχωμα, λεπτό lumen και είναι νεκρές ενώ αντιθέτως οι υπερτροφικές τρίχες έχουν λεπτό κυτταρικό τοίχωμα πιθανόν μόνο πρωτογενές. Επιπλέον οι υπερτροφικές τρίχες δεν αποπολώνουν το πολωμένο φως, παρέχοντας αρκετές ενδείξεις ότι δεν ολοκληρώνεται ο σχηματισμός του δευτερογενούς τοίχωματος (Εικόνα 4(α),(β),(δ)&5(α),(β)). Αξίζει να σημειωθεί ότι οι τρίχες αρχικά αυξάνουν υπερβολικά σε μέγεθος και στη συνέχεια καθώς το φύλλο ωριμάζει συμβαίνει σταδιακά ο μεταχρωματισμός τους (Εικόνες 2(α),(γ)&6(γ),(δ)). Αν και η σύνθεση των άγνωστων χρωστικών φαίνεται ότι συμβαίνει από τα πρώτα στάδια ανάπτυξης των υπερτροφικών τριχών η συσσώρευση γίνεται περισσότερο εμφανής σε επόμενα στάδια ανάπτυξης του φύλλου (Εικόνα 4(δ)&6(γ),(δ)). Σε αρκετές περιπτώσεις δεν παρατηρείται υπερτροφία του συνόλου των βραχιόνων της τρίχας αλλά μόνο ενός ή ορισμένων εξ αυτών (Εικόνα 4(α),(ε),(ζ)). Κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης των φύλλων και καθώς ο μεταχρωματισμός των υπερτροφικών τριχών είναι σε εξέλιξη, παρατηρείται συσσώρευση των ουσιών που προκαλούν τον μεταχρωματισμό όχι μόνο στις τρίχες αλλά και στα επιδερμικά κύτταρα και στα κύτταρα του ηθμού. Σε ορισμένες περιπτώσεις συσσώρευση αυτών των ουσιών παρατηρείται και στα παρεγχυματικά κύτταρα το φύλλου (Εικόνα 5(δ),(ε),(ζ)). Σταδιακά καθώς το φύλλο ωριμάζει παρατηρείται συσσώρευση χρωστικών σε όλα τα κύτταρα του μεσόφυλλου (Εικόνα 5(δ)&6(δ),(ε),(ζ)). Σε αρκετές περιπτώσεις σε φύλλα προηγούμενης περιόδου στην εγκάρσια τομή στο σημείο προσβολής δεν είναι διακρίνονται εύκολα οι υπερτροφικές τρίχες λόγω της έντονης αύξησης των υφών του μύκητα (Εικόνα 5(α)).επιπλέον φαίνεται ότι στο σημείο προσβολής το πάχος του φύλλου μειώνεται (Εικόνα 5(α),(δ)&6(γ),(δ)).

Είναι γνωστό από προηγούμενες μελέτες της ερευνητικής μας ομάδας ότι οι φυσιολογικές τρίχες μετά από έκθεσή τους σε ατμούς αμμωνίας και κατά την παρατήρησή τους με προσπίπτον υπεριώδες φως στο μικροσκόπιο φθορισμού εκπέμπουν κιτρινοπράσινο φθορισμό ο οποίος οφείλεται στην παρουσία φλαβονοειδών στα κυτταρικά τοιχώματα των τριχών (Skaltsa et al 1994). Πιο συγκεκριμένα τα επικρατέστερα φλαβονοειδή που υπάρχουν στα κυτταρικά τοιχώματα των μη αδενωδών τριχών των φύλλων της αριάς είναι ακυλιωμένα γλυκοσίδια της καιμπφαιρόλης (Skaltsa et al 1994). Μετά την έκθεση

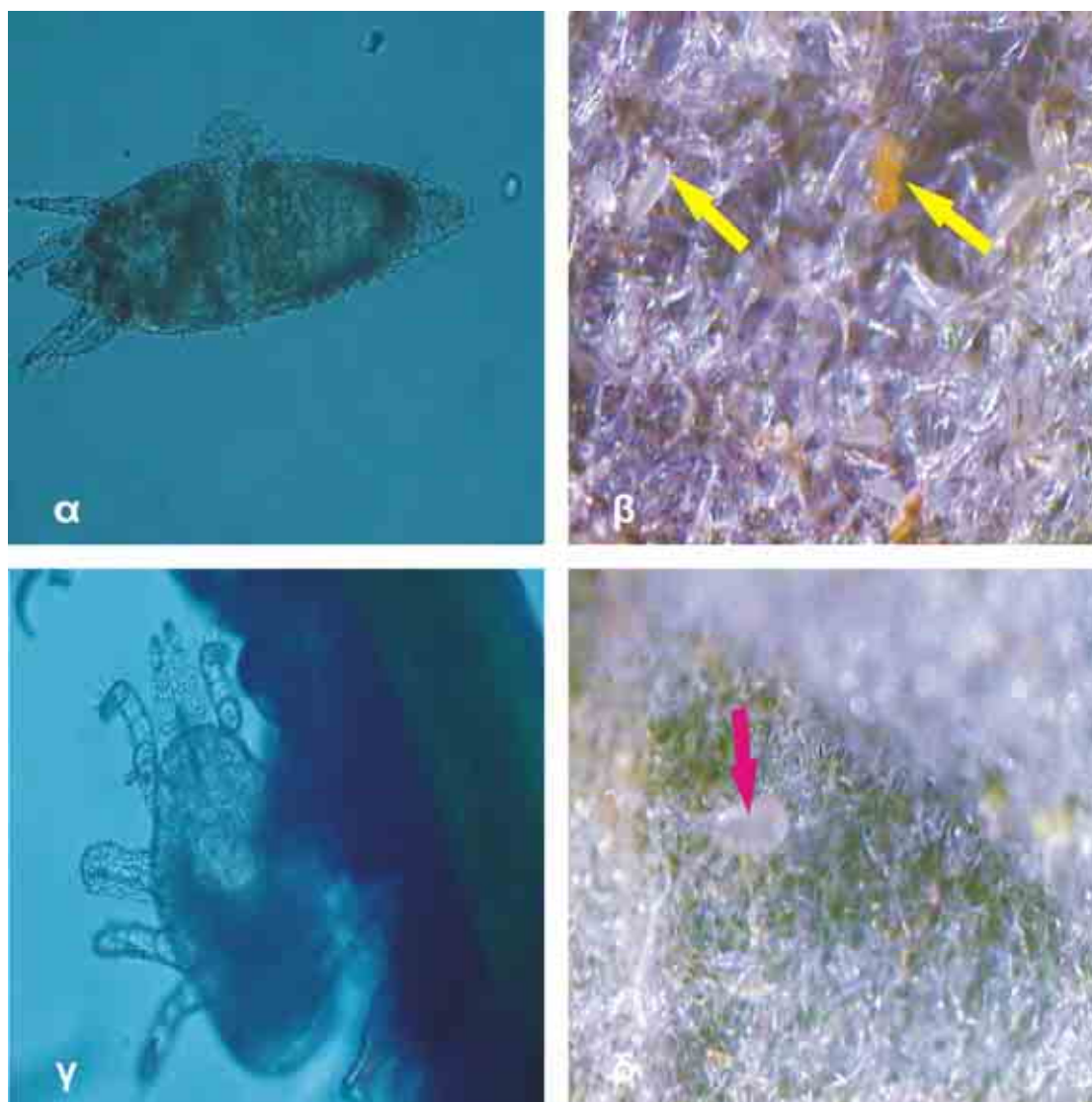
προσβεβλημένων φύλλων σε αμμωνία και την παρατήρηση εγκάρσιων τομών στο μικροσκόπιο φθορισμού κιτρινοπράσινο φθορισμό εξέπεμπαν μόνο οι φυσιολογικές τρίχες και όχι οι υπερτροφικές. Η παρατήρηση αυτή συνεπώς δείχνει ότι στα κυτταρικά τοιχώματα των υπερανεπτυγμένων τριχών δεν εντοπίζονται φλαβονοειδή ή βρίσκονται σε συγκεντρώσεις που δεν ανιχνεύονται με εκπομπή φθορισμού ή υπάρχει παρεμβολή κάποιων άλλων χρωστικών. Φαίνεται η συσσώρευση της άγνωστης χρωστικής στα κύτταρα της επιδερμίδας και του μεσόφυλλου. Τα φωτοσυνθετικά κύτταρα εκπέμπουν κόκκινο φθορισμό υποδεικνύοντας ότι παραμένουν ζωντανά (Εικόνα 6(δ),(ε),(ζ)).



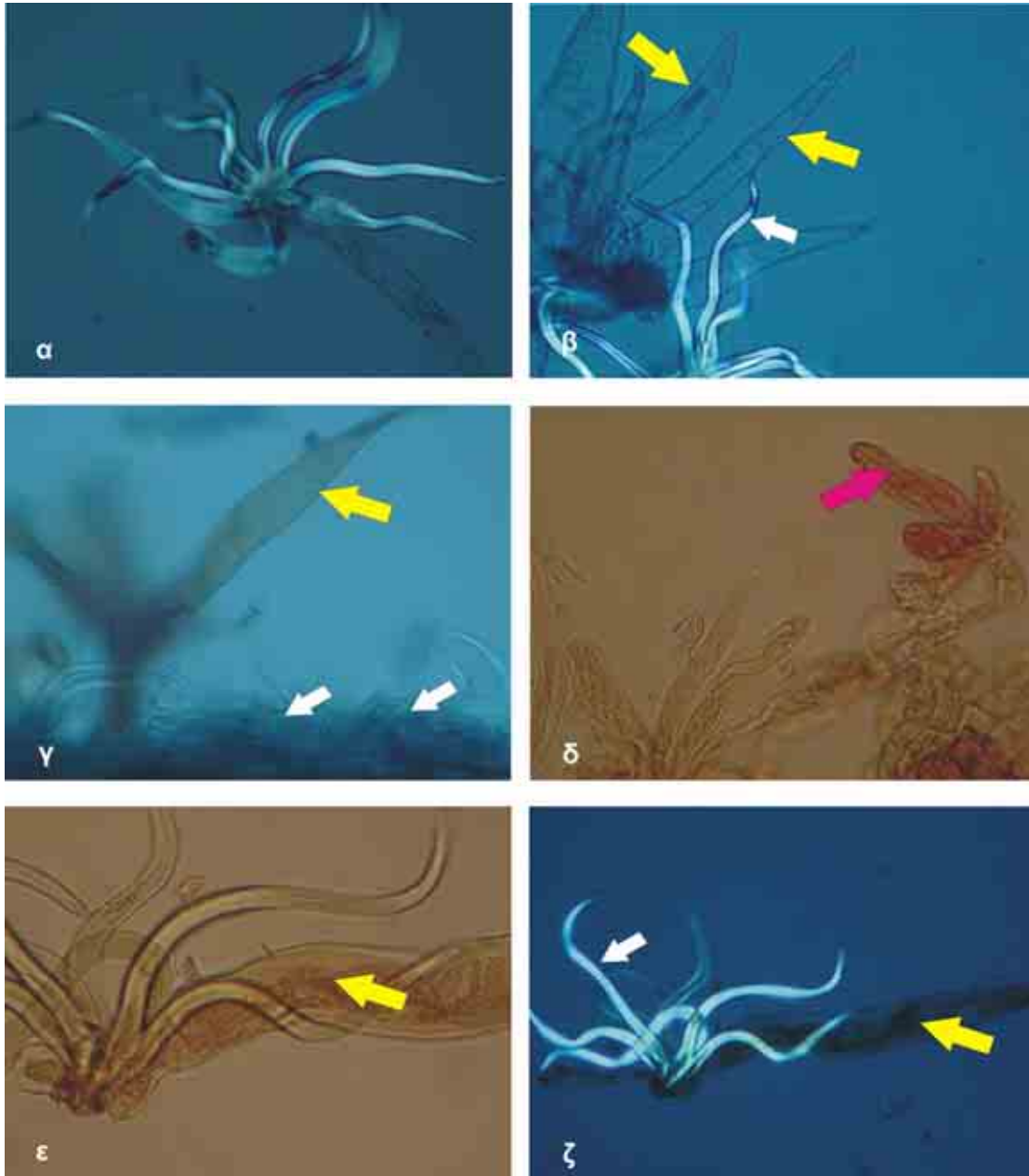
Εικόνα 1 Η αποαζονική επιφάνεια φύλλων αριάς. **(α)** Πλήρως εκπτυγμένο φύλλο υγιές φύλλο τρέχουσας βλάστησης (αριστερά), πλήρως εκπτυγμένο προσβεβλημένο φύλλο τρέχουσας βλάστησης (κέντρο) και ώριμο φύλλο προηγούμενης βλάστησης (δεξιά). **(β)** Τα ίδια φύλλα μετά από παραμονή 60 sec σε αμούς αμμωνίας **(γ)** Τα ίδια φύλλα μετά από παραμονή 60 sec σε αμμωνία και παρέλευση 30 min σε συνθήκες περιβάλλοντος. Τα βέλη υποδεικνύουν υπερτροφικές περιοχές τριχώματος.



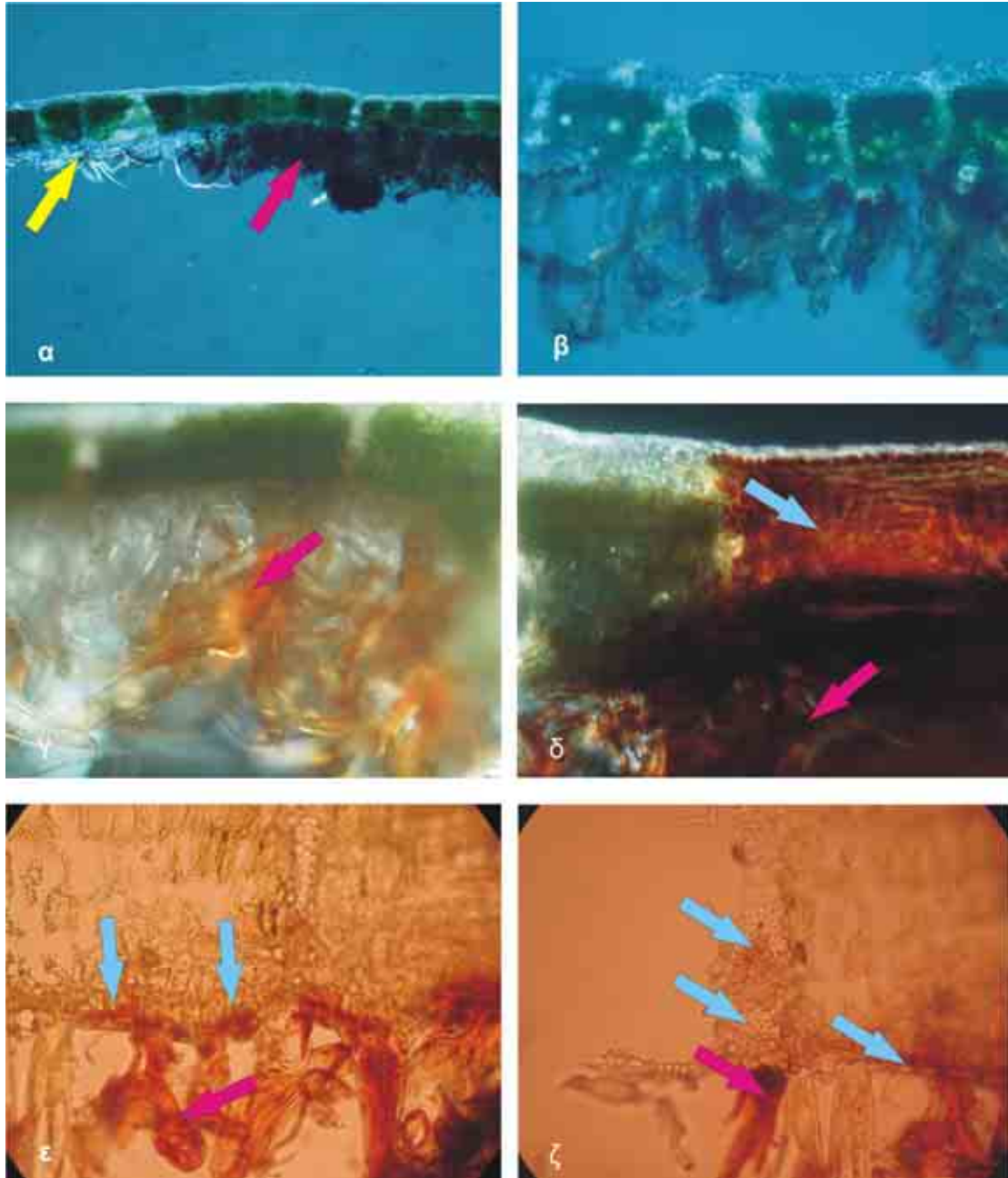
Εικόνα 2 (α),(γ),(ε) Η εξέλιξη των συμπτωμάτων τα οποία προκαλεί το *Aceria ilicis* στο τρίχωμα της αποαξονικής επιφανείας των φύλλων της αριάς. (α) νεαρό φύλλο (γ) ώριμο φύλλο τρέχουσας βλάστησης (ε) ώριμο φύλλο προηγούμενης βλαστικής περιόδου. (β),(δ),(ζ) Αντίστοιχες μικροφωτογραφίες από ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης, διακρίνονται οι υπερτροφικές τρίχες (κίτρινα βέλη) οι φυσιολογικές τρίχες (ροζ βέλος) καθώς και οι υφές και οι αναπαραγωγικές δομές του μύκητα (άσπρα βέλη) (φωτογράφιση: καθηγητής Γ.Ψαράς). Κλίμακα 500 μm (β), 50 μm (δ), 20 μm (ζ).



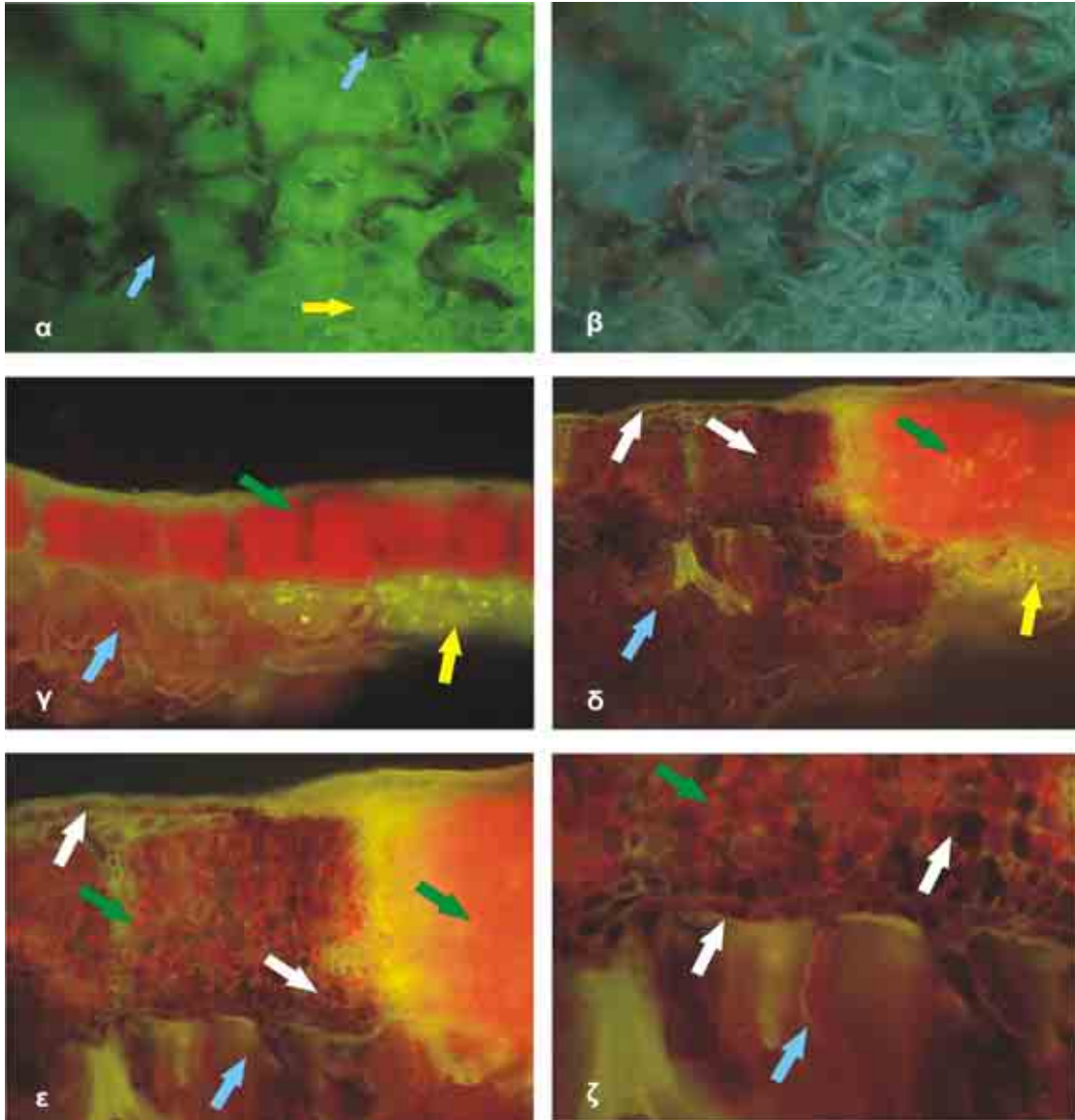
Εικόνα 3 Μικροφωτογραφίες ακάρεων τα οποία εντοπίστηκαν στην αποαξονική επιφάνεια προσβεβλημένων φύλλων αριάς. **(α),(β)** Το άκαρι που προκαλεί τα συμπτώματα στην αριά *Aceria ilicis* (Canestrini) (υπεροικ. Eriophyoidae) όπως αυτό εμφανίζεται σε οπτικό μικροσκόπιο **(α)** και σε στερεοσκόπιο **(β)** (κίτρινο βέλος). **(γ),(δ)** Αρπακτικά ακάρεα της οικ. Phytoseiidae όπως αυτά εμφανίζονται σε οπτικό μικροσκόπιο **(γ)** και σε στερεοσκόπιο **(δ)** (ροζ βέλος).



Εικόνα 4 (α),(β),(δ) Μικροφωτογραφίες απομονωμένων φυσιολογικών (άσπρα βέλη) και υπερτροφικών (κίτρινα βέλη) τριχών φύλλων αριάς όπως εμφανίζονται σε πεδίο πολωμένου φωτός. **(γ)** Εγκάρσια τομή φύλλου αριάς όπως εμφανίζεται σε πεδίο πολωμένου φωτός. Σε όλες τις περιπτώσεις οι φυσιολογικές τρίχες αποπολώνουν το φως ενώ αντίθετα οι υπερτροφικές δεν παρουσιάζουν την ιδιότητα αυτή αφού τα λεπτά κυτταρικά τους τοιχώματα εμφανίζονται ως σκοτεινές περιοχές. Στην εικόνα (δ) εμφανίζεται νεαρή υπερτροφική τρίχα στην οποία δημιουργούνται υπερτροφικοί βραχίονες. Στο στάδιο αυτό είναι ήδη εμφανής η συσσώρευση των άγνωστων χρωστικών (ροζ βέλος). **(ε),(ζ)** Μικροφωτογραφίες απομονωμένων τριχών όπως εμφανίζονται στο κοινό οπτικό μικροσκόπιο κάτω από διερχόμενο φωτισμό. Στην εικόνα (ε) φαίνεται μια τρίχα η οποία εμφανίζει μόνο ένα υπερτροφικό βραχίονα(πρόκειται για την ίδια τρίχα της εικόνας (ζ)).



Εικόνα 5. (α) Εγκάρσια τομή προσβεβλημένου ώριμου φύλλου όπως εμφανίζεται σε πεδίο πολωμένου φωτός . Φαίνεται καθαρά η υγιής περιοχή (κίτρινο βέλος) και η προσβεβλημένη περιοχή (ροζ βέλος). (β) Εγκάρσια τομή νεαρού προσβεβλημένου φύλλου κάτω από τις ίδιες συνθήκες παρατήρησης. (γ) Εγκάρσια τομή νεαρού προσβεβλημένου φύλλου αριάς όπως εμφανίζεται σε κοινό οπτικό μικροσκόπιο με διερχόμενο φωτισμό. Εμφανής είναι η συσσώρευση των άγνωστων χρωστικών στις υπερτροφικές τρίχες (ροζ βέλη). (δ) Εγκάρσια τομή ώριμου προσβεβλημένου φύλλου αριάς στις ίδιες συνθήκες παρατήρησης. Η συσσώρευση των χρωστικών στις υπερτροφικές τρίχες είναι έντονη (ροζ βέλος) ενώ παρατηρείται συσσώρευσή τους και στους ιστούς του μεσόφυλλου. (ε),(ζ) Εγκάρσια τομή νεαρού προσβεβλημένου φύλλου αριάς στις ίδιες συνθήκες παρατήρησης. Παρατηρείται συσσώρευση χρωστικών όχι μόνο στις υπερτροφικές τρίχες (ροζ βέλη) αλλά στα επιδερμικά και παρεγχυματικά κύτταρα καθώς και στα αγγεία του ηθμού (γαλάζια βέλη).



Εικόνα 6 Μικροφωτογραφίες φύλλων αριάς στο μικροσκόπιο φθορισμού. **(α)** Αποαζονική επιφάνεια μετά από παραμονή του σε ατμούς NH_3 . Το δείγμα διεγείρεται με μπλε φως. Κάτω απ' αυτές τις συνθήκες παρατήρησης οι υγιείς τρίχες (κίτρινο βέλος) εκπέμπουν κιτρινοπράσινο φθορισμό, ενώ οι υπερτροφικές (γαλάζια βέλη) εμφανίζονται ως σκούρες περιοχές. **(β)** Η ίδια περιοχή του φύλλου όταν διεγείρεται από υπεριώδη ακτινοβολία (365 nm). Οι υγιείς τρίχες εκπέμπουν μπλε φθορισμό ενώ οι υπερτροφικές εμφανίζονται πάλι ως σκούρες περιοχές. **(γ)** Εγκάρσια τομή προσβεβλημένου νεαρού φύλλου μετά από παραμονή του σε ατμούς NH_3 (ακτινοβολία διέγερσης: μπλε). Οι υγιείς τρίχες εκπέμπουν κιτρινοπράσινο φθορισμό (κίτρινα βέλη) ενώ οι υπερτροφικές καφέ. Τα φωτοσυνθετικά κύτταρα εκπέμπουν κόκκινο φθορισμό λόγω της παρουσίας χλωροφύλλης. Φαίνεται επίσης καθαρά το μειωμένο πάχος του φύλλου στην περιοχή προσβολής. **(δ),(ε),(ζ)** Εγκάρσιες τομές ώριμου φύλλου. Συνθήκες παρατήρησης ίδιες με εικόνα (γ). Φαίνεται η συσσώρευση της άγνωστης χρωστικής στα κύτταρα της επιδερμίδας και του μεσόφυλλου (άσπρα βέλη). Τα φωτοσυνθετικά κύτταρα (πράσινα βέλη) εκπέμπουν κόκκινο φθορισμό υποδεικνύοντας ότι παραμένουν ζωντανά. Φαίνονται επίσης οι υγιείς (κίτρινα βέλη) και οι υπερτροφικές τρίχες (γαλάζια βέλη).

3. Προσδιορισμός πυκνότητας τριχώματος και βάρους κηρών. Φάσματα απορρόφησης κηρών και διαλυτών συστατικών σε φυσιολογικές ή υγιείς τρίχες

Η πυκνότητα του τριχώματος όπως φαίνεται από τα αποτελέσματα στον πίνακα 1 παρουσιάζεται αυξημένη στα προσβεβλημένα φύλλα σε σχέση με τα φυσιολογικά. Αυτό ίσως οφείλεται όχι στην αύξηση του αριθμού των τριχών αλλά στην αύξηση των διαστάσεων των τριχών που παρουσιάζεται στις τρίχες μετά την προσβολή. Αντίθετα το ΞΒ των τριχών εκφρασμένο % του ΞΒ του φύλλου δεν παρουσιάζει διαφορές πιθανόν λόγω του μειωμένου πάχους που παρουσιάζουν τα φύλλα στην περιοχή προσβολής. Η ειδική φυλλική επιφάνεια (SLA) παρουσιάζεται ελαφρώς μειωμένη στα προσβεβλημένα φύλλα προφανώς λόγω της εντονότερης ανάπτυξης σκληροεργχυματικών ιστών σ' αυτά (Πίνακας I). Τόσο οι φυσιολογικές όσο, και οι υπερτροφικές τρίχες επικαλύπτονται από επιεφυμενιδικούς κηρούς οι οποίοι απομακρύνονται με χλωροφόρμιο. Το βάρος των κηρών είναι σημαντικό και φθάνει ή και ξεπερνά το 1/3 του ΞΒ των τριχών. Οι φυσιολογικές τρίχες καλύπτονται με κηρούς το βάρος των οποίων είναι αυξημένο σε σύγκριση με αυτό των υπερτροφικών τριχών (Πίνακας II).

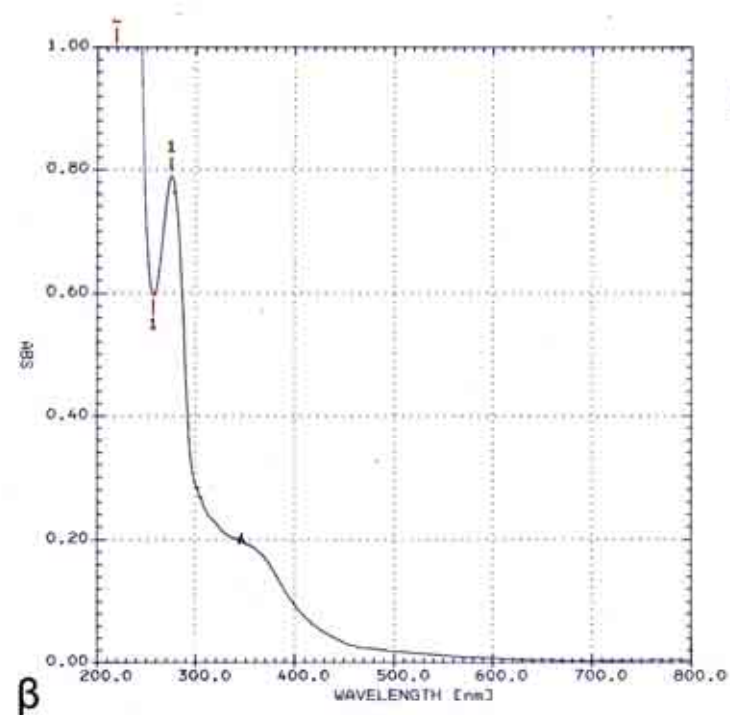
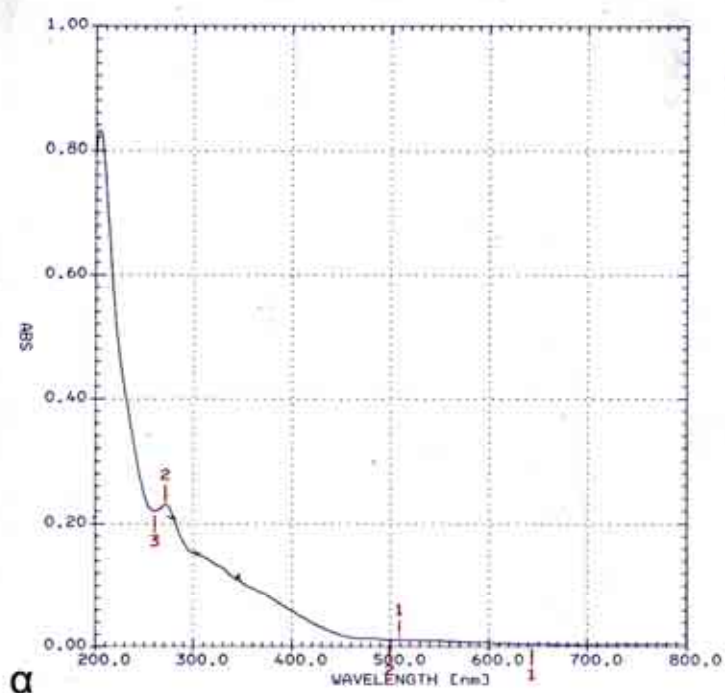
Έγινε προσπάθεια να εκχυλιστούν οι άγνωστες χρωστικές από τις υπερτροφικές τρίχες με τη χρήση ορισμένων διαλυτών. Ωστόσο η εκχύλιση των χρωστικών αυτών με τη χρήση H₂O, 100% μεθανόλης, ακετόνης και 50% μεθανόλης δεν κατέστη δυνατή. Είναι όμως χαρακτηριστικό ότι η συγκέντρωση των ουσιών που απορροφούν στα 280 nm (κυρίως φαινολικά συστατικά) εκφρασμένη ως A₂₈₀ / mg τριχών ml⁻¹ εκχυλιστικό παρουσιάζεται εξαιρετικά υψηλή στις υπερτροφικές τρίχες, εφόσον ως διαλύτης χρησιμοποιηθεί H₂O (Πίνακας II και Διάγραμμα 1).

Πίνακας I. Μέτρηση ορισμένων φυσιολογικών παραμέτρων σε φυσιολογικές και προσβεβλημένες περιοχές πλήρως εκπτυγμένων φύλλων αριάς.

	Πυκνότητα τριχώματος mg/cm ²	ΞΒ τριχών % συνολικού ΞΒ φύλλου	Ειδική φυλλική επιφάνεια των επιμέρους περιοχών (SLA) cm ² / g ΞΒ
Φυσιολογικές περιοχές του φύλλου	2,785±0,612	12,108±1,769	43,973 ±3,699
Προσβεβλημένες περιοχές του φύλλου	3,433±0,581	11,941±2,214	39,774±3,114

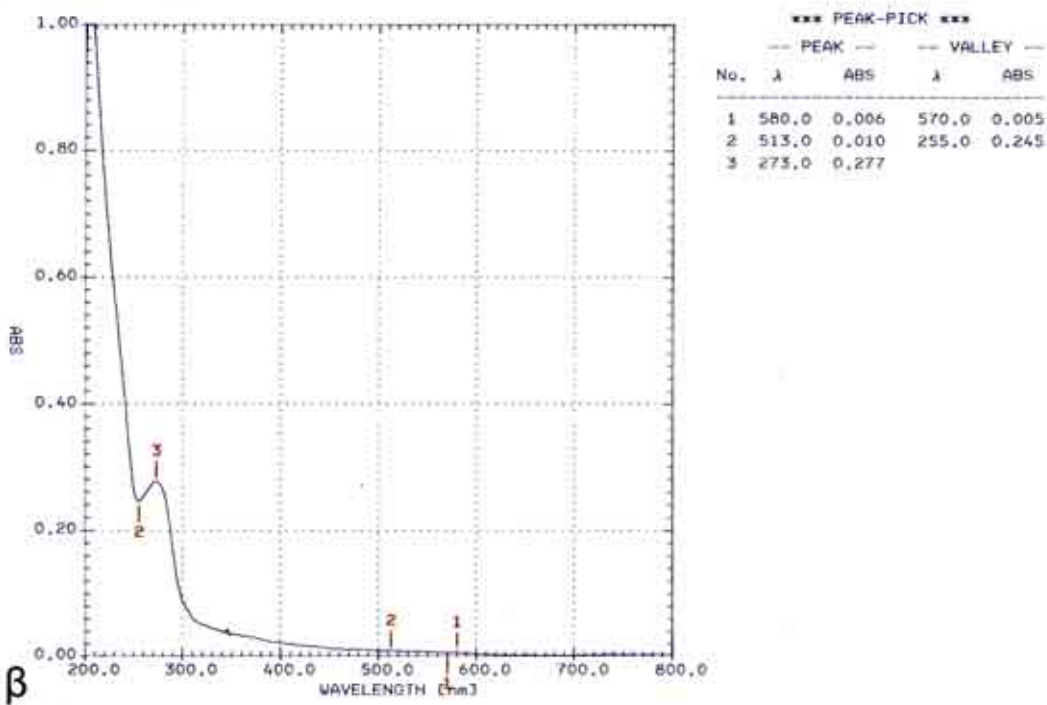
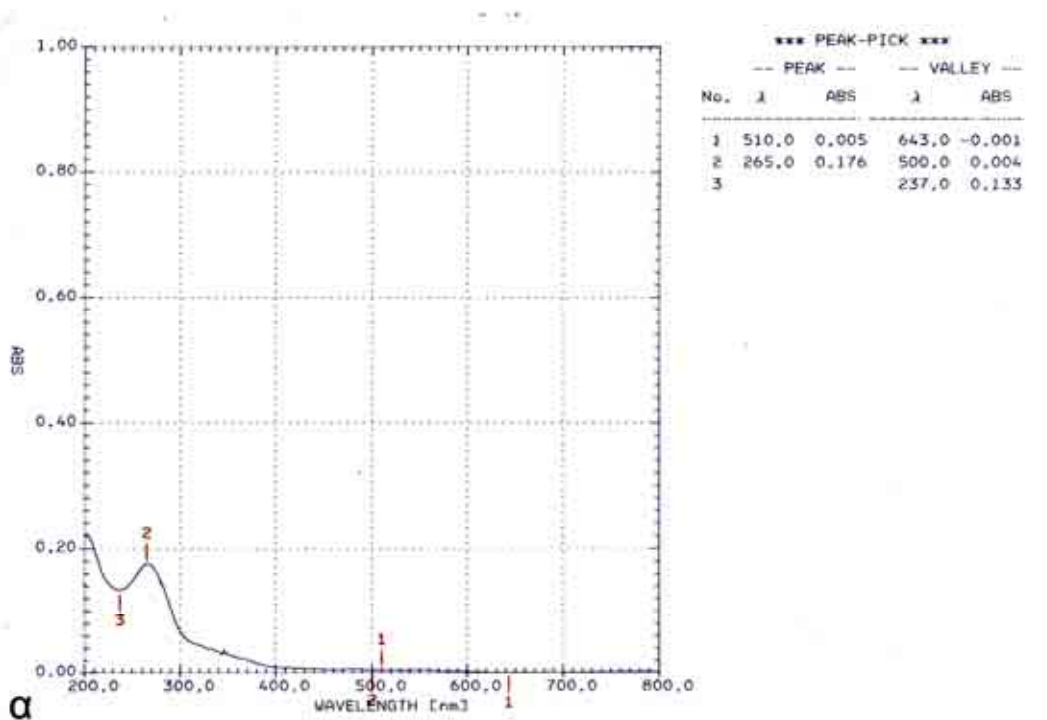
Πίνακας II. Απορροφητικότητα των διαλυτών συστατικών των φυσιολογικών και των υπερτροφικών τριχών στα 280 nm σε διάφορους διαλύτες, περιεκτικότητα των τριχών σε επιεφυμενιδικούς κηρούς, η απορροφητικότητα των επιεφυμενιδικών κηρών και η απορροφητικότητα των συστατικών του αδιάλυτου κλάσματος των τριχών μετά από αλκαλική υδρόλυση. Η απορρόφηση είναι εκφρασμένη ανά mg τριχών σε 1 ml διαλύτη. Οι τιμές είναι μέσοι όροι δύο επαναλήψεων ± τυπική απόκλιση. ** στατιστικά σημαντικές διαφορές σε επίπεδο P<1%.

Διαλυτά συστατικά			
Διαλύτης	Φυσιολογικές τρίχες		Υπερτροφικές τρίχες
νερό	0,189±0,018	**	0,879±0,030
μεθανόλη	0,649±0,025		0,581±0,035
50% μεθανόλη	0,214±0,092		0,324±0,054
ακετόνη	0		0
Επιεφυμενιδικοί κηροί			
Διαλύτης	Φυσιολογικές τρίχες		Υπερτροφικές τρίχες
χλωροφόρμιο	1,260±0,146		0,952±0,171
Διαλυτά συστατικά αλκαλικού υδρολύματος			
Διαλύτης	Φυσιολογικές τρίχες		Υπερτροφικές τρίχες
υδατική φάση	0,049±0,021		0,047±0,021
οξικό-αιθυλ- εστερική φάση	0,574±0,066		0,249±0,110
Περιεκτικότητα τριχών σε επιεφυμενιδικούς κηρούς			
Βάρος κηρών % ΞΒ τριχών	34,85±2,60		28,51±3,20



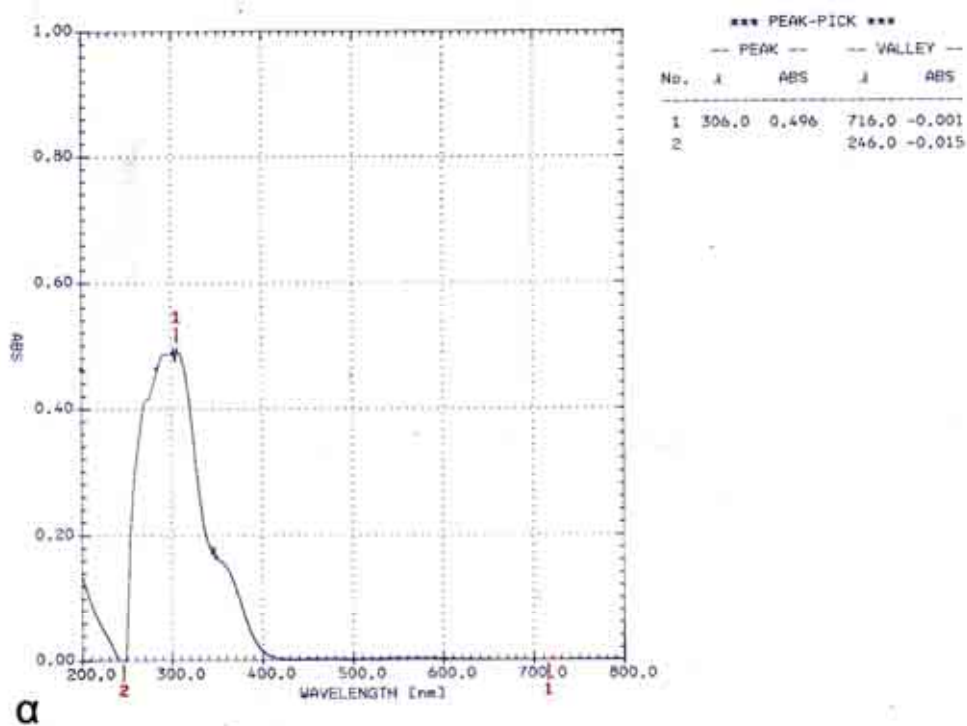
Διάγραμμα 1. Φάσματα απορρόφησης των διαλυτών συστατικών των τριχών σε δ.Η₂O. (α) φάσμα απορρόφησης των φυσιολογικών τριχών (β) φάσμα απορρόφησης των υπερτροφικών τριχών.

Αποτελέσματα

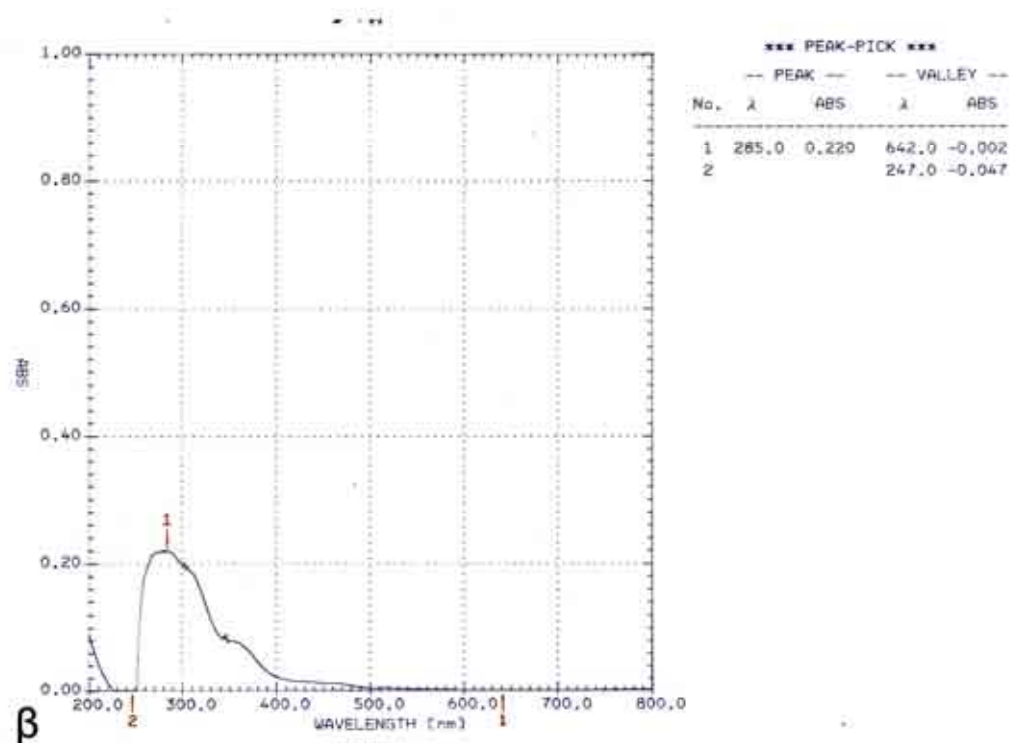


Διάγραμμα 2. Φάσματα απορρόφησης των διαλυτών συστατικών των τριχών σε δ.50% μεθανόλη. (α) φάσμα απορρόφησης των φυσιολογικών τριχών (β) φάσμα απορρόφησης των υπερτροφικών τριχών

Αποτελέσματα



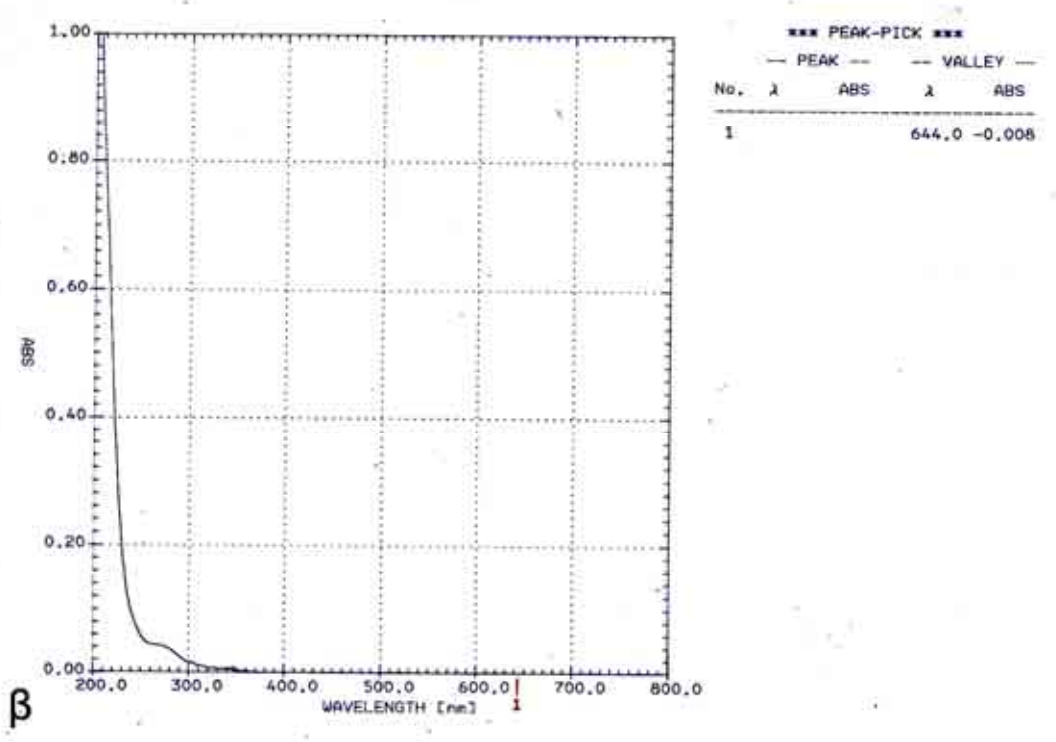
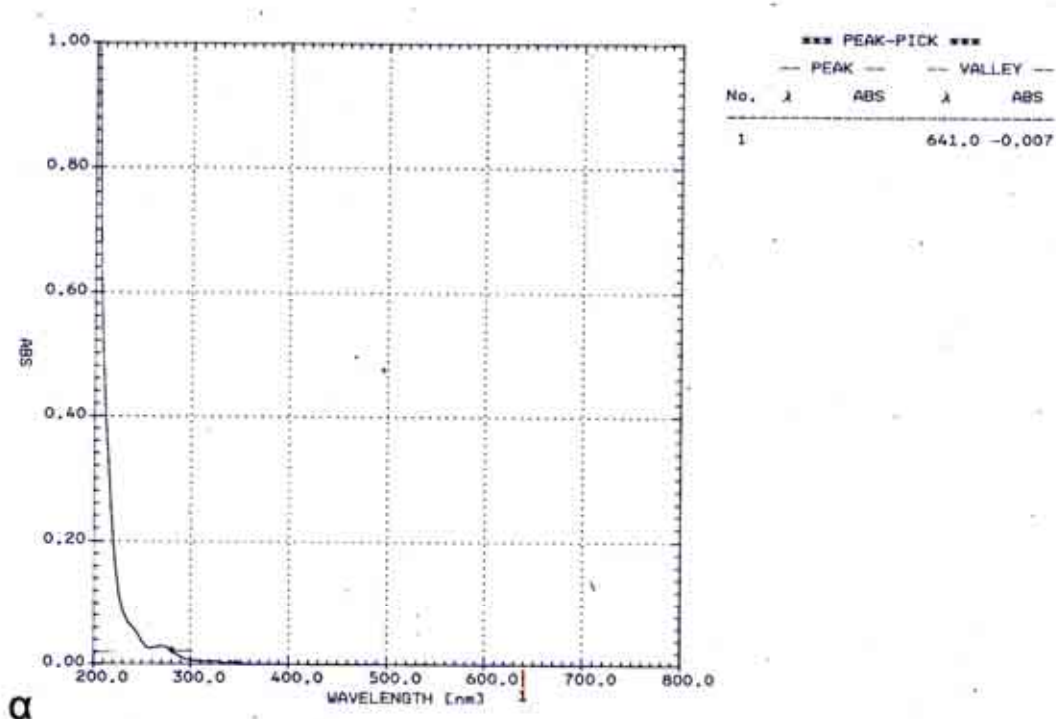
α



β

Διάγραμμα 3. Φάσματα απορρόφησης των διαλυτών συστατικών των τριχών μετά από υδρόλυση και εκχύλιση με οξικό αιθυλεστέρα σε. (α) φάσμα απορρόφησης των φυσιολογικών τριχών (β) φάσμα απορρόφησης των υπερτροφικών τριχών.

Αποτελέσματα



Διάγραμμα 4. Φάσματα απορρόφησης των διαλυτών συστατικών των τριχών μετά από υδρόλυση και εκχύλιση με οξικό αιθυλεστέρα. υδατική φάση.(α) φάσμα απορρόφησης των φυσιολογικών τριχών (β) φάσμα απορρόφησης των υπερτροφικών τριχών.

V. ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Οι σχέσεις φυτών εντόμων σε λειτουργικό επίπεδο δεν έχουν μελετηθεί μέχρι σήμερα επαρκώς σε επίπεδο μεσογειακό φυσικών οικοσυστημάτων. Στη παρούσα εργασία με επίκεντρο ένα χαρακτηριστικό εκπρόσωπο του μεσογειακού οικοσυστήματος, την αριά (*Quercus ilex* L.), καταβλήθηκε προσπάθεια να μελετηθούν οι μορφολογικές και οι ανατομικές μεταβολές που παρουσιάζονται στα φύλλα της μετά την προσβολή της από το φυτοφάγο άκαρι *Aceria ilicis* της υπερκογένειας Eriophyoidea . Οι μεταβολές αυτές που παρουσιάζονται στο τρίχωμα των φύλλων αφορούν υπερτροφία τριχών και μεταχρωματισμό τους. Εύλογα λοιπόν τέθηκαν παρακάτω τα ερωτήματα: Τι προσφέρει στο φυτό και τι στο άκαρι υπερτροφία των τριχών και ποιες είναι οι ουσίες που προκαλούν τον μεταχρωματισμό των τριχών; Η δημιουργία ης υπερτροφίας είναι αντίδραση του φυτού δηλαδή είναι μορφή επαγομένης άμυνας για την αντιμετώπιση της προσβολής ή προκαλείται από τα ακάρεα με ουσίες που υπάρχουν στη σίελο τους; Προηγούμενες εργασίες της ερευνητικής μας ομάδας έδειξαν ότι το πυκνό στρώμα τριχών το οποίο καλύπτει την επιφάνεια των φύλλων πολλών φυτικών ειδών της μεσογειακής χλωρίδας συμπεριφέρεται ως ένα επιλεκτικό οπτικό φίλτρο το οποίο δεν επιτρέπει τη διέλευση της ζημιογόνου υπεριώδους-B ακτινοβολίας προς τους ευαίσθητους φωτοσυνθετικούς ιστούς του μεσοφύλλου (Karabourniotis *et al*, 1993; Grammatikopoulos *et al*, 1994; Karabourniotis *et al*, 1999; Karabourniotis and Bornman, 1999; Liakoura *et al*, 1997; Karabourniotis and Fasseas, 1996). Παρεμποδίζει επίσης την είσοδο υψηλών εντάσεων ορατού ακτινοβολίας, αποτρέποντας με τον τρόπο αυτόν φαινόμενα φωτοπαρεμπόδισης (Karabourniotis *et al* 1999; Karabourniotis and Bornman 1999). Ο οπτικός ρόλος του τριχώματος αποδίδεται στην εναπόθεση φαινολικών ουσιών, κυρίως φλαβονοειδών, στα κυτταρικά τοιχώματα των τριχών κατά τα αρχικά στάδια ανάπτυξης των φύλλων (Skaltsa *et al*, 1994; Karabourniotis *et al*, 1998; Karabourniotis *et al*, 1992). Παράλληλα η εναπόθεση των ουσιών αυτών στα κυτταρικά τοιχώματα των τριχών δημιουργεί ένα χημικά αντίξοο περιβάλλον για την διείσδυση φυτοπαθογόνων μικροοργανισμών στο εσωτερικό του μεσοφύλλου (Stavrianakou *et al*, 2001). Είναι επίσης γνωστό από τη διεθνή βιβλιογραφία ότι η ύπαρξη στρώματος μη αδενωδών τριχών σε φυτικά όργανα συνδέεται με αυξημένη ανθεκτικότητα των φυτών έναντι

προσβολών εντόμων (Smith 1989; Juniper and Jeffree 1983; Dickison 2000). Οι τρίχες αποτελούν μηχανικό φράγμα έναντι εντόμων (Johnson, 1975; Woodman and Fernandez, 1991). Η αποτελεσματικότητα της άμυνας σχετίζεται άμεσα με την πυκνότητα του τριχώματος. Τα ώριμα φύλλα που έχουν χαμηλή πυκνότητα τριχών προσβάλλονται ευκολότερα και συχνότερα από τα νεαρά φύλλα που διαθέτουν υψηλότερη πυκνότητα τριχών (Woodman and Fernandez, 1991; Pillemer and Tingey, 1978). Η φτωχή θρεπτική τους αξία είναι ένα πρόσθετο μέσο προστασίας έναντι εντόμων και ακάρεων. Η υπερτροφία του τριχώματος που παρουσιάζεται στα φύλλα της αριάς μετά την προσβολή από τα ακάρεα ίσως αποτελεί μορφή επαγομένης άμυνας. Υπάρχουν ωστόσο ενδείξεις ότι οι υπερτροφικές τρίχες που δημιουργούνται μετά την προσβολή ίσως από τις αυξητικές ουσίες που υπάρχουν στην σίελο των ακάρεων προσφέρουν σ' αυτά θρεπτικά συστατικά και καταφύγιο .

Η συσσώρευση των καστανών ουσιών στις προσβεβλημένες περιοχές προκαλεί ερωτήματα σχετικά με την δομή και τον ρόλο τους. Η σύνθεση και η συσσώρευση των ουσιών αυτών ίσως να είναι το αποτέλεσμα της ενεργοποίησης της επαγομένης άμυνας μετά την προσβολή. Ωστόσο στην παρούσα μελέτη δεν κατέστη δυνατή η εκχύλιση και ο προσδιορισμός των ουσιών αυτών. Προκαταρκτικά πειράματα έδειξαν ότι οι ουσίες αυτές είναι πιθανόν να ανήκουν στην κατηγορία των ταννινών. Η αριά, όπως και πολλά άλλα είδη δρυός, χαρακτηρίζεται από την ύπαρξη υψηλών συγκεντρώσεων ταννινών σε όργανα όπως τα φύλλα, ο βλαστός και η ρίζα. Για τις ταννίνες έγινε εκτενέστατη αναφορά στο κεφάλαιο που αφορούσε τους δευτερογενείς μεταβολίτες.

Τα ακάρεα προσβάλλουν ικανό αριθμό καλλιεργούμενων φυτών προκαλώντας ερινώσεις. Οι ερινώσεις χαρακτηρίζονται από μη φυσιολογική ανάπτυξη των τριχών των φυτικών οργάνων και ιδιαίτερα των φύλλων. Εξ όσων γνωρίζουμε οι πληροφορίες που υπάρχουν σχετικά με τα είδη των εντόμων και ακάρεων που προσβάλλουν την αριά δεν είναι επαρκείς. Είναι ωστόσο γνωστό ότι τα δάση δρυός χαρακτηρίζονται από την ύπαρξη πλούσιας εντομοπανίδας και ακαρεοπανίδας. Οι πληροφορίες αυτές αφορούν κυρίως τα δάση δρυός της Κεντρικής Ευρώπης (Meyrick, 1968; Patocka, 1980). Όσον αφορά τη χώρα μας οι πληροφορίες είναι σποραδικές και τα στοιχεία συστηματικής κατάταξης και βιολογίας των εντόμων που προσβάλλουν τα είδη δρυός είναι περιορισμένα

(Καϊλίδης, 1962; 1964; 1991; Πιεράκου, 1990;). Σχετικά πρόσφατα ανακοινώθηκε η καταγραφή και μελέτη της βιολογίας των φυλλοφάγων εντόμων του δάσους δρυός Χολομώντα Χαλκιδικής (Καλαπανίδα και Μαρκάλας, 1999). Έγινε επίσης καταγραφή των φυτοπαρασιτικών και αρπακτικών ακάρεων των *Quercus spp.* στην Ελλάδα (Μαλανδράκη Ε. και συν., 2001). Επιπλέον δεν υπάρχουν δημοσιευμένες αναφορές γύρω από την ανατομία, την μορφολογία και την φυσιολογία των προσβεβλημένων περιοχών των οργάνων.

Παρουσιάζει επίσης ενδιαφέρον το γεγονός ότι οι παρατηρήσεις στο στερεοσκόπιο και στο μικροσκόπιο έδειξαν ότι τα ώριμα φύλλα αριάς τα οποία παρουσιάζουν τα προαναφερθέντα συμπτώματα αποικίζονται από μύκητα, του οποίου οι υφές και οι αναπαραγωγικές δομές εξαπλώνονται στην επιφάνεια του φύλλου. Ωστόσο η εξάπλωση του μύκητα περιορίζεται κυρίως στις περιοχές στις οποίες το τρίχωμα παρουσιάζει υπερτροφία και όχι στις υγιείς γειτονικές. Γι αυτό το λόγο σε ορισμένα τουλάχιστον προσβεβλημένα φύλλα οι περιοχές με το υπερτροφικό τρίχωμα παρουσιάζουν όχι καστανή, αλλά φαιά απόχρωση. Δημιουργείται έτσι πολυτροφική σχέση ανάμεσα στην αριά, τα ακάρεα (αρπακτικά και φυτοφάγα) και τον μύκητα. Είναι πιθανό ότι ο μύκητας αυτός ανήκει σε ένα από τα είδη τα οποία έχουν ήδη αναφερθεί ότι προσβάλλουν την αριά (Παντίδου, 1973). Ενδεχομένως οι χρωστικές που συσσωρεύονται να αποτελούν θρεπτικά υποστρώματα για την ανάπτυξη του μύκητα.

Η μελέτη αυτή είναι μια προσπάθεια παρατήρησης των προσβεβλημένων περιοχών από φυσιολογική, ανατομική και μορφολογική σκοπιά. Υπάρχουν όμως πολλά ακόμα που πρέπει να διερευνηθούν γύρω από τις σχέσεις ακάρεων και των φυτών-ξενιστών τους.

VI. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Allen, E.A., Hoch, H.C., Steadman, J.R. and Stavely, R.J. 1991. Influence of leaf surface features on spore deposition and the epiphytic growth of phytopathogenic fungi. In: Microbial ecology of leaves (eds. J.H.Andrews and S.S.Hirano). Brock/Springer series in Contemporary Bioscience.
- Amelunxen, F. 1964. Elektronen mikroskopische untersuchungen an den drusenhaaren von *Mentha piperita*. Planta med. 12: 121-139.
- Βολιώτης, Δ., και Αθανασιάδης, Ν. 1993. Δέντρα και Θάμνοι. Αθήνα: Εκδόσεις Γ.Π.Α.
- Bongi, G., Mencuccini, M. and Fontanazza, G. 1987. photosynthesis of olive leaves: effect of light flux density, leaf age, temperature, peltates, and H₂O vapor pressure deficit on gas exchange. J. Amer. Soc. Hort. Science 112(1): 143-148.
- Bosabalidis, A. and Tsekos, I. 1982. Grandular scale development and essential oil secretion in *Origanum Dictamnus* L. Planta 156: 496-504.
- Caldwell , M.M., Robbercht, R. and flint, S.D. 1983. Internal filters: prospects for UV-acclimation in higher plants. Physiologia Plantarium 58: 445-450.
- Carlquist, S. 1961. Comparative Plant Anatomy. Holt,Rinehart and Winston, New York.
- Chowdhury, A., Mukherjee, N. and Adityachaudhury, A. 1974. Sensitivity of some plant pathogenic fungi towards plant metabolites: antifungal activity of some chalcones, dihydrochalcones and flavanones. Experientia, 30: 1022-1024.
- Day, T.A., Martin, G. and Vogelmann, T.C. 1993. Penetration of UV-radiation in foliage: evidense that the epidermis behave as a non-uniform filter. Plant Cell and Environ. 16: 735-741.
- Dickison W.C. 2000. Intergrative plant anatomy. Harcourt-academic press. London

- Dietmar, H.B. 1984. Plant trichomes-structure and ultrastructure: general terminology, taxonomic applications and aspects of trichome bacteria interaction in leaf tips of *Dioscorea*. In: *Biology and Chemistry of plant trichomes*. Plenum Press, New York. pp. 1-21.
- Δροσόπουλος, Β.Ι. 1992. *Η Μορφολογία και η Ανατομία των Φυτών*. Αθήνα: Εκδόσεις Γ.Π.Α.
- Ehleringer, J.R. 1984. Ecology and ecophysiology of leaf pubescence in north american desert plants. In: *Biology and Chemistry of plant trichomes* (eds. E. Rodriguez, P.L. Healy and I. Mehta), 113-132. Plenus Press, New York.
- Esau, K. 1965. *Plant Anatomy*. John Wiley and sons, New York.
- Fahn, A. 1979. *Secretory tissues in plants*. Academic press. London.
- Fahn, A. 1986. Structure and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. *Ann. Bot.* 57: 631-637.
- Fahn, A. 1991. *Plant Anatomy*. Pergamon press, Oxford.
- Fahn, A. and Cutler, D.F. 1992. Xerophytes. In: *encyclopedia of plant anatomy*, Gebruder Borntraeger, Berlin.
- Faust W,Z. and Jones, S.B. 1973. The systematic value of trichome complements in the North American group of *Vernonia* (Compositae). *Rhodora* 75: 517-528.
- Γεννάδιος . 1959. *Λεξικόν Φυτολογικόν*. Αθήνα. Τομος Ι. σελ. 253-241.
- Grammatikopoulos, G., Karabourniotis, G., Kyparissis, A., Petropoulou, Y. and Manetas, Y. 1994. leaf hairs of olive (*olea europea*) prevent stomatal closure by UV-B radiation. *Aust. J. plant physiol.* 21: 293-301.
- Goodman, N.R. 1982. The infection process. In: *Phytopathogenic prokarotes*. Vol.1, Academic Press, New York. pp. 32-62
- Haberland, G. 1914. *Physiological Plant Anatomy*. Mcmillan, London.

- Harborne, J.B. 1989. General procedures and measurement of total phenolics. In: Methods of Plant Biochemistry, vol.1. Edited by J. B. Harborne. Academic Press, London.
- Heinrich, G. 1973. Entwicklung, feinaufbau und ölgehalt der drüsenhaare von *moranda fisyulosa*. *planta med.* 23: 154-166
- Hummel, K. and Staesche, K.1962. die verbreitung der haararten in den natürlichen verwandtschaftsgruppen. in: k.linsbauer, handbuch der pflanzenanatomie.
- Inambar, J.A., Patel, K.S. and Ratel, R.C. 1973. Studies on plasmodesmata in the trichomes and leaf epidermis of some Asclepiadaceae. *Ann. Bot.* 37: 657-660.
- Johnson, H.B. 1975. Plant Pubescence: an ecological perspective. In: Botanical Review. 41: 233-258.
- Juniper, B.E. and Jeffree, C.E. 1983. Plant surfaces. Edward Arnold. London.
- Καββάδας. 1956. Εικονογραφημένο Βοτανικόν-Φυτολογικόν Λεξικόν. Αθήνα.
- Καϊλίδης, Δ.Σ. 1962. *Lymantria dispar* L. Ένας νέος-παλαιός εχθρός των δρυοδασών της Ελλάδος. *Δασικά Χρονικά.* 4: 468-476.
- Καϊλίδης, Δ.Σ. 1964. *Lymantria dispar* L. Βιολογία-εχθροί αυτής εν Ελλάδι καταπολέμησης. *Δάσος* 35: 53-60.
- Καϊλίδης, Δ.Σ. 1991. Δασική εντομολογία και ζωολογία. Θεσσαλονίκη: εκδόσεις κ. Χριστοδουλιδη.
- Καλαπανίδα Μ, Μαρκαλάς, Σ. 1999. Τα φυλλοφάγα έντομα της δρυός στο Χολομώντα Χαλκιδικής. 8^ο Πανελλήνιο Εντομολογικό Συνέδριο. Χαλκίδα.
- Karabourniotis, G. and Bornman J. F. 1999. Penetration of UV-A, UV-B and blue light through the leaf trichome layers of two xeromorphic plants, olive and oak, measured by optical fibre microprobes. *Physiologia Plantarum* 105: 655-661.
- Karabourniotis, G., Bornman J. F. and Liakoura, V. 1999. Different leaf surface

- characteristics of three grape cultivars affect leaf optical properties as measured with fibre optics. Possible implication in stress tolerance. *Australian Journal of Plant Physiology* 26: 47-53.
- Karabourniotis, G., Kotsabassidis, D. and Manetas, Y. 1995. Trichome density and its protective potential against ultraviolet-B radiation damage during leaf development. *Can. J. Bot.* 73:376-383.
- Karabourniotis, G., Kofidis, G., Fasseas, C., Liakoura, V. and Drossopoulos, I. 1998. Polyphenol deposition in leaf hairs of *Olea europea* (Oleaceae) and *Quercus ilex* (Fagaceae). *Amer. J. Bot.* 85(7): 1007-1012.
- Karabourniotis, G., Kyparissis, A. and Manetas, Y. 1993. Leaf hairs of *Olea europaea* L. protect underlying tissues against ultraviolet-B radiation damage. *Environmental and Experimental Botany*. 33: 341-345.
- Karabourniotis, G., Papadopoulos, K., Papamarkou, M. and Manetas, Y. 1992. Ultraviolet-B radiation absorbing capacity of leaf hairs. *Physiologia Plantarum*. 86:414-418.
- Karabourniotis, G., Papastergiou, N., Kabanopoulou, E., Fasseas, C. 1994. Foliar sclereids of *Olea europaea* L. may function as optical fibers. *Canadian Journal of Botany* 72 : 330-336.
- Karabourniotis, G. and Fasseas, C. 1996. The dense indumentum with its polyphenol content may replace the protective role of the epidermis in some young xeromorphic leaves. *Canadian Journal of Botany* 74: 347-351.
- Καραμπουρνιώτης, Γ. 2003. Φυσιολογία Καταπονήσεων των Φυτών. Αθήνα: Εκδόσεις Έμβρυο.
- Kelsey, G.R., Reynolds, W.G. and Rodrigez, E. 1984. The chemistry of biologically active constituents secreted and stored in lant glandular trichomes. In: *Biology and Chemistry of plant trichomes*. (Rodriguez, e., healey, p., mehta, i., eds.) Plenum Press, New York pp. 187-241.

- Koes, R.E., Quattrocchio, F. and Mol, J.N.M. 1994. The flavonoid biosynthetic pathway in plants: Function and evolution. *Bioessays*, 16: 123-132
- Κωνσταντινίδης, Θ. 2002. Σημειώσεις του μαθήματος Φυσικά βιοδραστικά προϊόντα-Φαρμακευτικά φυτά. Γ.Π.Α.
- Lewin, D.A.1973. The role of trichomes in plant defence. *Quart. Rev. Biol.* 48: 3-12.
- Liakopoulos G. and Karabourniotis G. 2004. Effects of boron deficiency on the concentrations and composition of phenolic compounds in *Olea europaea* leaves: a combined growth chamber and field study, *Tree Physiology* (accepted).
- Liakoura, V., Stefanou, M., Manetas, Y., Cholevas, C. and Karabourniotis, G. 1997. Trichome density and its UV-B protective potential are affected by shading and leaf position on the canopy. *Environmental and Experimental Botany*38: 223-229.
- Λιακόπουλος, Γ. 2003. Ανατομικές και φυσιολογικές μεταβολές στα φύλλα της ελιάς (*Olea europaea* L.) υπό συνθήκες τροφοπενίας βορίου. Διδακτορική διατριβή. Εργαστήριο Φυσιολογίας και Μορφολογίας Φυτών Γ.Π.Α.
- Lynn, D.G and Chang, M. 1990. Phenolic signals in cohabitation: implications for plant development. *Annu. Rev. Plant Phytopathol. Plant Mol. Bol.*, 41: 497-526.
- Μαλανδράκη, Ε., Παπαδούλης, Γ., Εμμανουήλ, Ν., Καπαξίδη, Ε. και Σαρλής, Γ. 2000. Φυτοπαρασιτικά και αρπακτικά ακάρεα των *Quercus* spp.στην Ελλάδα. Πρακτικά 2^ο λιβαδοπονικού συνεδρίου σ.153-159
- Meyrick E. 1968. A revised handbook of British Lepidoptera. E.W. Classey. Middlesex.
- Metcalfé, C.R. and Chalk, I. 1979. Anatomy of the dicotyledons. Vol 1. 2nd edn. Clarendon Press. Oxford.
- Middleton, E.M. and Teramura, A.H. 1993. The role of flavonol glycosides and carotenoids in protecting soybean from ultraviolet-B damage. *Plant Physiology*. 103: 741-752.

- Miller, C.E. 1931. Plant Physiology. McGraw-Hill book company, inc, New York. pp.342-344.
- Moore, R.P. 1972. Effects of mechanical injuries on viability. In Viability of seeds (ed. E.H.Roberts) pp.100-120. Chapman and hall Ltd: London.
- Μποζαμπαλίδης, Α. 1993. Βοτανική, μορφολογία και ανατομία φυτών. Εκδόσεις Art & Text.
- Nenhuis, C. and Bartlhott, W. 1997. The tree leaf surfase; structure and function. In: Trees-Contributions to Modern Tree physiology (Rennenberg, H., Eschrich, W. and Ziegler, H. eds.) Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands. pp.3-18.
- Nobel, P.S. 1983. Biophysical Plant Physiology and Ecology. Freeman and co., San Fransisco.
- Papadoulis, G.Th and N.G Emmanouel.1993. New records of phytoseid mites from Greece withdescriptions of two new species of Typhlodromus scheuten (Acarina: phytoseiidae). Internat. J. Acarol. 19(4): 321-328.
- Papadoulis, G.Th and N.G Emmanouel.1997. New records of phytoseid mites from Greece withdescription of Typhlodromus kimbasi sp. Nov.Acarologia 38(1): 21-28.
- Patocka J. 1980. Die Raupen und Puppen der Eichenschmetterlinge Mitteleuropas. Paul Parey.
- Παντίδου Μ. Ε. 1973. Κατάλογος μυκήτων και ξενιστών της Ελλάδας. Μπενάκειο Φυτοπαθολογικό Ινστιτούτο, Κηφισιά, Αθήνα.
- Peterson, R.L. and Vermeer, J. 1984. Histochemistry of trichomes. In: Biology and Chemistry of Plant trichomes. Plenum Press, New York. pp.71-94.
- Πελεκάσης, Κ. 1986. Μαθήματα Γεωργικής ζωολογίας, Β΄ μέρος, Ειδική ζωολογία. 5^η έκδοση. Αθήνα: Εκδόσεις Γ.Π.Α.
- Pillemer, E.A and Tingey, W.A. 1978. Hooked trichomes and resistance of Phaseolus

- vulgaris to *Emboasca fabae* (harris). Ent, Exp.& Appl. 24: 83-94.
- Πιεράκου Δ. 1990. Επιδημία του φυλλοφάγου εντόμου της δρυός *Lymantria dispar* L. σε βοσκότοπους της Αρκαδίας και καταπολέμηση με ψεκασμούς. Διδακτορική διατριβή, Θεσσαλονίκη.
- Royalty, R.N. and Perring, T.M. 1996. Nature of damage and its assessment. p.483-512. In: *Eriophyes mites-Their biology, natural enemies and control* (E.E. Lindquist, M.W. Sabelis and J. Bruin, eds). Elsevier Science Publ., Amsterdam. The Netherlands.
- Sabelis, M.W. 1996. Phytoseiidae, p.427-456. In: *Eriophyes mites-Their biology, natural enemies and control* (E.E. Lindquist, M.W. Sabelis and J. Bruin, eds). Elsevier Science Publ., Amsterdam. The Netherlands.
- Σαρλής, Γ. 1999. Συστηματική Βοτανική. Αθήνα: Εκδόσεις Αθην. Σταμούλης.
- Schnepf, E. 1968. Zur Feinstruktur der schleimsezernierenden Drüsenhaare auf der Ochrea von *Rumex* and *Rheum*. *Planta* 79: 22-34.
- Schwenke, W. et al. 1974. Die forstschädlinge Europas. 2 Band. Parey. S. 1-500.
- Skaltsa, H., Verykokidou, E., Harvala, C., Karabourniotis, G. and Manetas, Y. 1994. UV-B protective potential and flavonoid content of leaf hairs of *Quercus ilex*. *Phytochem.* Vol. 37, no. 4, pp. 987-990.
- Smith, C.M. 1989. *Plant resistance to insects*. John Wiley. New York.
- Solereider, H. 1908. *Systematic anatomy of the dicotyledons*. English edition, translated by L.A Boodle and F.E Fritsch. 2 vols. Clarendon press, Oxford.
- Stavrianakou S., Liakopoulos G., Liakoura V., Kanara V., and Karabourniotis G. Allelopathic potential of non-glandular hairs of *Olea europaea* against some phytopathogenic microorganisms. First European Allelopathy Symposium, Vigo, Spain 2001.
- Steadman, J.R. and Shaik, M. 1988. Leaf pubescence cinters apparent race-non

specific rust resistance in bean (*Phaseolus vulgaris*). *Phytopathology*. 78: 1566.

Strid, A. 1980. Φυτά του Ολύμπου. (μετάφραση: Οικονομίδου Ευαγγελία). Μουσείο Γουλιανδρή Φυσικής ιστορίας, Αθήνα.

Swain, T. 1977. Secondary compounds as protective agents. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28: 479-501.

Taiz, L. and Zieger, E. 1991. *Plant Physiology*. Bengamin/ Cummings Publ. Co. Inc., Redwood City.

Tevini, M. 1994. UV-B effects on terrestrial plants and aquatic organisms. *Progr. Bot.* 55: 174-190

Tevini, M., Brann, J. and Fieser, G. 1991. The protective function of the epidermal layer of rye seedlings against ultraviolet-B radiation. *Photochem. Photobiol.* 53: 329-333.

Theopald, W.L., Kraulik, J.L. and Rollins, R.C. 1979. Trichome description and classification. In: *Anatomy of the dicotyledons, Vol.I* (eds. Metcalfe and Chalk), pp.40-52. Clavendon press, Oxford.

Tomas-Barberan, F.A. and Wollenweber, E. 1990. Flavonoid aglycones fom leaf surfaces of some Labiatae species. *Pl. Syst. Evol.* 173: 109-118.

Uphof, J.C.T. 1962. Plant hairs. In: *Encyclopedia of plant anatomy*, (eds.W. Zimmermann and P.G. Ozenda), Vol 5,pp 1-206. Gebruder Norntreager, Berlin.

Wager G.J. 1991. Secretory gradular trichomes: more than just hairs. *Plant Physiol.* 96: 675-679

Walker, J.R.L. 1975. *The biology of plant phenolics*. Edward Arnold, London.

Westphal, E. and Manson, D.C.M. 1996. Feeding Effects on Host Plants: Gall formation and Other Distortions. p.231-242. In: *Eriophyes mites-Their biology*,

natural enemies and control (E.E. Lindquist, M.W. Sabelis and J. Bruin, eds). Elsevier Science Publ., Amsterdam. The Netherlands.

Wollenweber, E. and Dietz, V.H. 1980. Occurrence and distribution of free flavonoid aglycones in plants. *Phytochemistry* 20: 869-932.

Woodman, R.L. and Fernandez, G.W. 1991. Differential mechanical defense: herbivory, evapotranspiration and leaf hairs. *Οίκος*, 60: 11-19.

Yang, W.C., Carter Cremers, H.C.J., Hogendijk, P., Katinakis, P., Wijffelman, C.A., Franssen, H., Van Kammen, A. and Bisseling, T. 1992. In situ localization of chalcone synthase mRNA in pea root nodule development. *Plant J.* 2: 143-151.

