



ΑΛΕΞΑΝΔΡΕΙΟ ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΚΟ ΕΚΠΑΙΔΕΥΤΙΚΟ
ΙΔΡΥΜΑ ΘΕΣΣΑΛΟΝΙΚΗΣ
ΣΧΟΛΗ ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ & ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ ΤΡΟΦΙΜΩΝ ΚΑΙ ΔΙΑΤΡΟΦΗΣ
ΤΜΗΜΑ ΤΕΧΝΟΛΟΓΩΝ ΓΕΩΠΟΝΩΝ

**Πρόγραμμα Μεταπτυχιακών Σπουδών
«Καινοτόμα Συστήματα Αειφόρου Αγροτικής Παραγωγής»**

**Κατεύθυνση: “ΟΡΘΟΛΟΓΙΚΗ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗ ΦΥΤΙΚΟΥ ΚΕΦΑΛΑΙΟΥ
ΚΑΙ ΕΔΑΦΟΪΔΑΤΙΚΩΝ ΠΟΡΩΝ”**

ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ

**Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΟΥ ΠΥΡΙΤΙΟΥ ΣΤΗΝ ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΦΥΤΩΝ
ΜΕΝΤΑΣ ΠΟΥ ΚΑΛΛΙΕΡΓΟΥΝΤΑΙ ΚΑΤΩ ΑΠΟ ΤΟΞΙΚΑ
ΕΠΙΠΕΔΑ ΑΡΓΙΛΙΟΥ**

ΔΕΣΠΟΙΝΑ ΜΠΟΤΣΟΓΛΟΥ
ΤΕΧΝΟΛΟΓΟΣ ΓΕΩΠΟΝΟΣ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ

ΕΞΕΤΑΣΤΙΚΗ ΕΠΙΤΡΟΠΗ:

Αναστασία Γιαννακούλα, Καθηγήτρια εφαρμογών (Επιβλέπουσα)
Στέφανος Στεφάνου, Επίκουρος Καθηγητής (Μέλος)
Αθανάσιος Γκέρτσης, Καθηγητής Αμερικανικής Γεωργικής Σχολής (Μέλος)

Θεσσαλονίκη 2017



ΑΛΕΞΑΝΔΡΕΙΟ ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΚΟ ΕΚΠΑΙΔΕΥΤΙΚΟ
ΙΔΡΥΜΑ ΘΕΣΣΑΛΟΝΙΚΗΣ
ΣΧΟΛΗ ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ & ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ ΤΡΟΦΙΜΩΝ ΚΑΙ ΔΙΑΤΡΟΦΗΣ
ΤΜΗΜΑ ΤΕΧΝΟΛΟΓΩΝ ΓΕΩΠΟΝΩΝ

**Πρόγραμμα Μεταπτυχιακών Σπουδών
«Καινοτόμα Συστήματα Αειφόρου Αγροτικής Παραγωγής»**

**Κατεύθυνση: “ΟΡΘΟΛΟΓΙΚΗ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗ ΦΥΤΙΚΟΥ ΚΕΦΑΛΑΙΟΥ
ΚΑΙ ΕΔΑΦΟΪΔΑΤΙΚΩΝ ΠΟΡΩΝ”**

ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ

**Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΟΥ ΠΥΡΙΤΙΟΥ ΣΤΗΝ ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΦΥΤΩΝ
ΜΕΝΤΑΣ ΠΟΥ ΚΑΛΛΙΕΡΓΟΥΝΤΑΙ ΚΑΤΩ ΑΠΟ ΤΟΞΙΚΑ
ΕΠΙΠΕΔΑ ΑΡΓΙΛΙΟΥ**

ΔΕΣΠΟΙΝΑ ΜΠΟΤΣΟΓΛΟΥ
ΤΕΧΝΟΛΟΓΟΣ ΓΕΩΠΟΝΟΣ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ

ΕΞΕΤΑΣΤΙΚΗ ΕΠΙΤΡΟΠΗ:

Αναστασία Γιαννακούλα, Καθηγήτρια εφαρμογών (Επιβλέπουσα)
Στέφανος Στεφάνου, Επίκουρος Καθηγητής (Μέλος)
Αθανάσιος Γκέρτσης, Καθηγητής Αμερικανικής Γεωργικής Σχολής (Μέλος)

Θεσσαλονίκη 2017

ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Ολοκληρώνοντας τη μεταπτυχιακή μου διατριβή, αισθάνομαι την ανάγκη να ευχαριστήσω και δημόσια εκείνους που ιδιαίτερα με βοήθησαν στην εκπόνηση των πειραματισμών της εν λόγω διατριβής, καθώς και στην συγγραφή της. Η εργασία αυτή διενεργήθηκε στο Εργαστήριο Βοτανικής του Αλεξάνδρειου Τεχνολογικού Ιδρύματος Θεσ/νίκης. Η καλλιέργεια των φυτών έγινε στις εγκαταστάσεις της Αμερικανικής Γεωργικής Σχολής & Perrotis College Θεσσαλονίκης, ενώ μέρος των εργαστηριακών αναλύσεων πραγματοποιήθηκε στο Εργαστήριο Βιολογικής Χημείας του Τμήματος Ιατρικής, καθώς και στο Εργαστήριο Γαλακτοκομίας του Τμήματος Κτηνιατρικής του Αριστοτελείου Πανεπιστημίου Θεσσαλονίκης. Τις μεγαλύτερες ευχαριστίες μου θα ήθελα να απευθύνω στην επιβλέπουσα καθηγήτρια εφαρμογών κα. Αναστασία Γιαννακούλα για τη συνεχή καθοδήγησή της, το ενδιαφέρον της για τη διεκπεραίωση της εργασίας μου, τις πολύτιμες συμβουλές της και την διαρκή συμπαράστασή της. Ακόμη θα ήθελα να ευχαριστήσω τον επίκουρο καθηγητή κ. Στέφανο Στεφάνου καθώς και τον καθηγητή της Αμερικανικής Γεωργικής Σχολής & Perrotis College κ. Αθανάσιο Γκέρτση, μελών της τριμελούς εξεταστικής επιτροπής της διατριβής μου, για τη σημαντική συμβολή τους σε ορισμένες εργαστηριακές αναλύσεις, τις εύστοχες υποδείξεις τους σε όλα τα στάδια της διατριβής, και την διάθεση από τον κ. Γκέρτση των υποδομών της Αμερικανικής Γεωργικής Σχολής & Perrotis College για τις καλλιεργητικές ανάγκες των πειραματισμών μου. Επίσης, ευχαριστώ θερμά τον αναπληρωτή καθηγητή του Εργαστηρίου Βιολογικής Χημείας του Τμήματος Ιατρικής κ. Σταύρο Ηλιάδη, για την χωρίς περιορισμούς διάθεση των αναλυτικών οργάνων και των αντιδραστηρίων του Εργαστηρίου, καθώς και για τις εποικοδομητικές υποδείξεις του. Ιδιαίτερα ευχαριστώ και τον καθηγητή του Εργαστηρίου Γαλακτοκομίας του Τμήματος Κτηνιατρικής κ. Δημήτριο Φλετούρη για την αμέριστη συμπαράστασή του και την χωρίς περιορισμούς διάθεση όλων των υποδομών του Εργαστηρίου του. Θα ήθελα ακόμη να ευχαριστήσω και δημόσια τον πατέρα μου, ομότιμο καθηγητή του Εργαστηρίου Διατροφής του Τμήματος Κτηνιατρικής, για τη συνεχή καθοδήγησή του, τις ανεκτίμητες επιστημονικές συμβουλές του και την αμέριστη βοήθεια του καθόλη τη διάρκεια των μεταπτυχιακών μου σπουδών.

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Σκοπός της μεταπτυχιακής αυτής διατριβής ήταν η μελέτη της επίδρασης του πυριτίου στην ανάπτυξη φυτών μέντας που καλλιεργούνται κάτω από τοξικά επίπεδα αργιλίου. Από τους πειραματισμούς που διενεργήθηκαν, προέκυψε ότι η έκθεση των φυτών στα 2 ή 4 mM Si βελτίωνε την ανάπτυξη των φυτών αφού προκαλούσε αύξηση του βάρους των νωπών βλαστών σε σχέση με τους μάρτυρες. Επιπλέον, η έκθεση αυτή προκαλούσε μείωση των συγκεντρώσεων της προλίνης σε σχέση με τους μάρτυρες. Τα αποτελέσματα αυτά υποδεικνύουν την ύπαρξη, πιθανώς, κάποιας μορφής καταπόνησης που περιοριζόταν από την προσθήκη του Si, αφού τα βάρη των νωπών βλαστών αυξάνονταν, ενώ οι συγκεντρώσεις της προλίνης μειώνονταν σταδιακά με την αύξηση της συγκέντρωσης του Si.

Σε ανάλογα συμπεράσματα οδήγησαν και οι σημαντικές αυξήσεις της παραμέτρου «Επιφάνεια (Area), που σχετίζεται με το απόθεμα των φορέων ηλεκτρονίων στην αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων. Οι μετρήσεις των συγκεντρώσεων της μηλονικής διαλδεύδης (MDA), της χλωροφύλλης των φύλλων, του ρυθμού διαπνοής (E) και της ενδοκυτταρικής συγκέντρωσης του CO₂ (Ci) δεν εμφάνισαν σημαντικές διαφορές, ενώ οι μετρήσεις της μέγιστης φωτοχημικής απόδοσης (Fv/Fo) και του δείκτη απόδοσης (PI) έδωσαν αντιφατικά αποτελέσματα, τα οποία δεν μπορούν να οδηγήσουν στην εξαγωγή τελικών συμπερασμάτων. Τα αντιφατικά αυτά αποτελέσματα πιθανώς να οφείλονται στον περιορισμένο αριθμό των πειραματικών μονάδων όλων των μεταχειρίσεων, ο οποίος επιτρέπει την εκτίμηση κάποιων τάσεων, αλλά δύσκολα επιτρέπει την εξαγωγή αξιόπιστων στατιστικών αποτελεσμάτων.

Η έκθεση των φυτών στα 350 μM Al καθώς και σε όλους τους συνδυασμούς των 200 ή 350 μM Al με τα 2 ή 4 mM Si, δεν επηρέασε στατιστικά το βάρος των νωπών βλαστών, με εξαίρεση τα 200 μM Al που προκάλεσαν μία απροσδόκητη αύξηση του βάρους. Η έκθεση των φυτών στα 200 μM Al προκάλεσε, επίσης, μείωση των συγκεντρώσεων της προλίνης κατά ποσοστό 20,7% σε σχέση με τους μάρτυρες. Ωστόσο, η επακόλουθη προσθήκη των 2 ή 4 mM Si πυροδότησε αύξηση της συγκέντρωσης της

προλίνης στα φύλλα και τους βλαστούς σε σχέση με την προηγούμενη τιμή. Αυτά υποδεικνύουν ότι η προσθήκη των 200 μM Al μόνο, δεν ήταν αρκετή για να προσφέρει τη δυνατότητα άμεσης ενεργοποίησης των μηχανισμών βιοσύνθεσης της προλίνης, η οποία μπορούσε να διευκολύνει την σταδιακή προσαρμογή των φυτών στις συνεχώς αυξανόμενες συγκεντρώσεις του Al. Αντιθέτως, η έκθεση των φυτών στα 350 μM Al απουσία Si, καθώς και η επακόλουθη προσθήκη 2 ή 4 mM Si, πυροδότησε την αύξηση της συγκέντρωσης της προλίνης στα φύλλα και τους βλαστούς σε σχέση με τους μάρτυρες. Η σταδιακή αυτή αύξηση της προλίνης με την αύξηση της συγκέντρωσης του Si πιθανώς υποδεικνύει ότι ακόμη και η συγκέντρωση των 4 mM Si δεν ήταν αρκετή υψηλή για τον περιορισμό της επαγόμενης από τα 350 μM Al τοξικότητας.

Σε αντίθεση με τους παραπάνω δείκτες καταπόνησης των φυτών, η μέτρηση της συγκέντρωσης της MDA έδειξε ότι η έκθεση των φυτών στα 200 ή 350 μM Al προκαλούσε σημαντικές καταπονήσεις που εκφράζονταν ως σημαντικές αυξήσεις της MDA σε σχέση με τους μάρτυρες. Ακόμη, η προσθήκη των 2 ή 4 mM Si προκαλούσε σταδιακή μείωση των συγκεντρώσεων της MDA στα εκτεθειμένα σε 200 ή 350 μM Al φυτά.

Καταπονήσεις από την προσθήκη 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας διαπιστώθηκαν, επίσης, από τις σημαντικές μειώσεις των τιμών του λόγου Fv/Fm σε σχέση με τους μάρτυρες. Οι μειώσεις μάλιστα αυτές, ήταν ανάλογες των επιπέδων προσθήκης του Al. Ωστόσο, όταν η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al συνοδευόταν από την προσθήκη των 4 mM Si αντί των 2, οι τιμές Fv/Fm παρουσίαζαν σημαντικές αυξήσεις με τιμές κυμαινόμενες μεταξύ 0,800 και 0,850, γεγονός που υποδεικνύει υγιή φυτά με άριστη φωτοσυνθετική δραστηριότητα.

Καταπονήσεις από την προσθήκη 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας διαπιστώθηκαν ακόμη από τις σημαντικές μειώσεις του λόγου Fv/Fo σε σχέση με τους μάρτυρες, οι οποίες ήταν ανάλογες των επιπέδων προσθήκης του Al. Ωστόσο, όταν η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al συνοδευόταν από την προσθήκη των 4 mM Si, οι τιμές Fv/Fo παρουσίασαν σημαντικές αυξήσεις σε σχέση με τους μάρτυρες, κυμαινόμενες μεταξύ 4,3 και 4,5. Σε περίπτωση όμως που η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al συνοδευόταν από προσθήκη 2 αντί 4 mM Si, οι τιμές Fv/Fo μολονότι παρουσίαζαν σημαντικές αυξήσεις εξακολουθούσαν να είναι χαμηλότερες του 4,0.

Σε αντίθεση με τις παραπάνω παραμέτρους, η «Επιφάνεια (Area)» καθώς και η συνολική χλωροφύλλη κατά SPAD δεν έδειξαν σημαντικές διαφορές στις διάφορες μεταχειρίσεις σε σχέση με την ομάδα των μαρτύρων.

Ωστόσο, από τον δείκτη απόδοσης διαπιστώθηκε ότι η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας προκάλεσε σημαντικές μειώσεις του δείκτη σε σχέση με τους μάρτυρες, οι οποίες ήταν ανάλογες των επιπέδων προσθήκης του Al. Η επακόλουθη προσθήκη των 2 ή 4 mM Si είχε όμως ως αποτέλεσμα τις σημαντικές αυξήσεις του δείκτη σε τιμές όμως οι οποίες παρέμεναν χαμηλότερες από αυτές των μαρτύρων.

Σε ό,τι αφορά τον ρυθμό αφομοίωσης του CO_2 (A) και την στοματική αγωγιμότητα (gs), η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας προκαλούσε σημαντικές μειώσεις των τιμών σε σχέση με τους μάρτυρες, οι οποίες ήταν ανάλογες των επιπέδων προσθήκης του Al. Οι μειωμένες αυτές τιμές δεν έγινε δυνατόν να αυξηθούν με την περαιτέρω προσθήκη 2 ή 4 mM Si. Αξίζει ίσως μάλιστα ιδιαίτερα να επισημανθεί το γεγονός ότι η προσθήκη 2 mM Si σε φυτά στα οποία είχαν ήδη προστεθεί 350 μM Al, προκαλούσε αντί αύξησης σημαντική μείωση των τιμών σε σχέση με τους μάρτυρες.

Σε ό,τι, πάλι, αφορά, τον ρυθμό διαπνοής (E) και την ενδοκυτταρική συγκέντρωση του CO_2 (Ci), η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας δεν προκαλούσε σημαντικές μεταβολές των τιμών E και Ci σε σχέση με τους μάρτυρες. Ωστόσο, όταν η προσθήκη των 350 μM Al συνοδευόταν από την προσθήκη των 2 mM Si, ή όταν η προσθήκη των 200 μM Al συνοδευόταν από την προσθήκη των 4 mM Si, οι τιμές E ή Ci παρουσίαζαν σημαντικές μειώσεις ή αυξήσεις, αντίστοιχα, σε σχέση με τους μάρτυρες.

ABSTRACT

The purpose of this postgraduate dissertation was to study the effect of silicon on the growth of mint plants grown under toxic aluminum levels. Experiments conducted showed that plant exposure at 2 or 4 mM Si improved plant growth causing an increase in the weight of fresh shoots compared to controls. In addition, this exposure caused a decrease in proline concentrations compared to controls. These results indicate that there might be some form of stress limited by the addition of Si, since weights of fresh shoots increased, whereas proline concentrations gradually decreased with the increase in Si concentration.

To similar findings have also led the significant increases of the parameter 'Area', which is associated with the electron donor stock in electron transport chain. The measurements of the concentrations of malondialdehyde (MDA), chlorophyll counts, transpiration rate (E) and intercellular CO₂ concentration (C_i) did not reveal any significant differences, while the maximum photochemical performance (F_v/F_m), F_v/F_o and the performance index (PI) as well have produced contradictory results, which could not lead to final conclusions. These contradictory results are probably due to the rather limited number of experimental units in all treatments, which allowed the estimation of some trends, but could not extraction of reliable statistical results.

Exposure of plants to 350 μM Al and in all combinations of 200 or 350 μM Al with 2 or 4 mM Si, did not statistically affect the weight of the fresh shoots, except for 200 μM Al, which caused an unexpected weight increase. Exposure of the plants to 200 μM Al, also caused 20.7% reduction in proline concentrations relative to controls. However, the subsequent addition of 2 or 4 mM Si triggered a considerable increase in proline concentration in leaves and shoots compared to the previous value. These indicate that the addition of only 200 μM Al was not sufficient to provide the capability of immediate activation of the proline biosynthesis mechanisms. In contrast, plant exposure to 350 μM Al in absence of Si, as well as the subsequent addition of 2 or 4 mM Si, triggered an increase in proline concentration in leaves and shoots compared to controls. This gradual

increase in proline by increasing the concentration of Si probably indicates that even the concentration of 4 mM Si was not high enough to limit the induced by 350 μ M Al toxicity.

In contrast to the above stress indicators, MDA measurements suggested that the exposure of plants to 200 or 350 μ M Al caused significant stresses that were expressed as significant increases in MDA concentrations relative to controls. Furthermore, the addition of 2 or 4 mM Si caused a gradual decrease in MDA concentrations in the 200 or 350 μ M Al-treated plants.

Stress from the addition of 200 or 350 μ M Al to mint plants were also identified by significant reductions in the Fv/Fm ratios relative to controls. These reductions were, in fact, proportional to the Al addition levels. However, when the addition of 200 or 350 μ M Al was accompanied by the addition of 4 mM Si instead of 2, the Fv/Fm ratios showed significant increases with values ranging from 0.800 to 0.850, indicating plants with excellent photosynthetic activity.

Stress from the addition of 200 or 350 μ M Al to mint plants were still discovered by the significant Fv/Fo reductions compared to controls, which were proportional to the levels of Al addition. However, when the addition of 200 or 350 μ M Al was accompanied by the addition of 4 mM Si, the Fv/Fo ratios showed significant increases ranging between 4.3 and 4.5. Nevertheless, if the addition of 200 or 350 μ M Al was accompanied by an addition of 2 instead of 4 mM Si, the Fv/Fo ratios, although showing significant increases, were still below 4.0.

In contrast to the above parameters, "Area" and the total chlorophyll content by SPAD, did not show significant differences in the different treatments relative to controls.

Nonetheless, the performance index revealed that adding 200 or 350 μ M Al to mint plants caused significant index decreases relative to controls, which were proportional to the levels of Al addition. However, the subsequent addition of 2 or 4 mM Si respectively, showed significant increases in the index over the previous values, which were, however, still lower than those of the controls.

Regarding the CO₂ assimilation ratio (A) and the stomatal conduction (gs), the addition of 200 or 350 mM Al to mint plants caused significant decreases in A values compared to controls, which were proportional to the levels of addition of Al. These reduced values could not be increased by further addition of 2 or 4 mM Si. It might be

particularly worth pointing out that the addition of 2 mM Si to plants to which 350 mM Al had been already added, caused a significant reduction in the values instead of an increase, relative to the controls.

Finally, concerning the transpiration rate (E) and the intercellular concentration of CO₂ (C_i), the addition of 200 or 350 μM Al to mint plants did not cause significant changes in E and C_i values relative to controls. However, when the addition of 350 μM Al was accompanied by the addition of 2 mM Si or when the addition of 200 μM Al was accompanied by the addition of 4 mM Si, E or C_i values presented significant reductions or increases, respectively, compared to controls.

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

| | Σελ. |
|--|------|
| Ευχαριστίες | i |
| Περίληψη | ii |
| Abstract | v |
| Περιεχόμενα | viii |
| Πίνακες | xii |
| Εικόνες /Διαγράμματα | xv |
| Εισαγωγή | 1 |
| ΑΝΑΣΚΟΠΗΣΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑΣ | 4 |
| Κεφάλαιο 1. Η μέντα και η καλλιέργειά της | 4 |
| 1.1 Εισαγωγή | 4 |
| 1.2 Ιστορικό | 5 |
| 1.3 Αναγνωρισμένα είδη του γένους μέντα | 6 |
| 1.4 Ταξινόμηση | 6 |
| 1.5 Αναγνωρισμένα υβρίδια του γένους μέντα | 7 |
| 1.6 Είδη μέντας στην Ελλάδα | 8 |
| 1.7 Καλλιέργεια μέντας | 10 |
| 1.8 Πολλαπλασιασμός μέντας | 11 |
| 1.9 Συγκομιδή και αποδόσεις | 12 |
| 1.10 Ζιζανιοκτονία | 13 |
| 1.11 Φυτοπροστασία | 13 |
| 1.12 Χρήσεις | 13 |
| 3.13 Οι προοπτικές της καλλιέργειας μέντας στην Ελλάδα | 15 |
| Κεφάλαιο 2. Το αργίλιο (Al) και η τοξικότητά του στα φυτά | 18 |
| 2.1 Εισαγωγή | 18 |
| 2.2 Το Al και η βιοδιαθεσιμότητά του στο έδαφος | 19 |
| 2.2.1 Το Al στο έδαφος | 19 |
| 2.2.2 Οι μορφές του Al στο έδαφος | 20 |
| 2.3 Φυτά που συσσωρεύουν Al | 22 |
| 2.4 Τα συμπτώματα της τοξικότητας του Al στα φυτά | 23 |
| 2.5 Κύριοι μηχανισμοί της τοξικότητας του Al στα φυτά | 25 |
| 2.6 Μηχανισμοί των φυτών για αποφυγή ή ανοχή του Al | 28 |
| 2.6.1 Μηχανισμοί των φυτών για αποφυγή του Al | 28 |
| 2.6.1.1 Η αντίδραση της ρίζας του φυτού για αποφυγή του Al | 28 |
| 2.6.1.2 Η απέκκριση οργανικών οξέων | 29 |
| 2.6.1.3 Η απέκκριση φαινολικών ουσιών | 29 |
| 2.6.1.4 Η σύζευξη με τα κυτταρικά τοιχώματα | 30 |
| 2.6.1.5 Η σύζευξη με την επιφάνεια της μεμβράνης του πλάσματος | 30 |
| 2.6.2 Μηχανισμοί των φυτών για ανοχή στο Al | 30 |
| 2.6.2.1 Η συμπλοκοποίηση με οργανικά οξέα | 31 |

| | |
|---|----|
| 2.6.2.2 Η συμπλοκοποίηση με φαινολικές ουσίες | 31 |
| 2.6.2.3 Η συμπλοκοποίηση με πυρίτιο | 31 |
| 2.6.2.4 Η παγίδευση του Al στα φυτικά κύτταρα | 32 |
| Κεφάλαιο 3. Το πυρίτιο (Si) και η δράση του στα φυτά | 33 |
| 3.1 Εισαγωγή | 33 |
| 3.2 Το Si και οι μορφές του στο έδαφος | 35 |
| 3.3 Το Si στα φυσικά νερά | 36 |
| 3.4 Το βιοδιαθέσιμο Si στα εδάφη | 38 |
| 3.4.1 Τύπος εδάφους και ιστορικό χρήσης | 39 |
| 3.4.2 Το pH του εδάφους | 40 |
| 3.4.3 Το οξειδοαναγωγικό δυναμικό του εδάφους | 40 |
| 3.4.4 Η υφή του εδάφους | 41 |
| 3.5 Η ικανότητα του εδάφους στην παροχή Si | 41 |
| 3.6 Η πρόσληψη και μετακίνηση του Si στα φυτά | 42 |
| 3.7 Η επίδραση του Si στην καλλιέργεια των φυτών | 45 |
| 3.7.1 Καλλιέργειες μονοκοτυλίδων | 45 |
| 3.7.2 Καλλιέργειες δικοτυλίδων | 47 |
| 3.7.3 Άλλες καλλιέργειες | 48 |
| 3.7 Η ποιότητα των προϊόντων | 49 |
| 3.8 Η επαγόμενη από το Si αντοχή σε ξηρασία και παγετό | 50 |
| 3.8.1 Φωτοσύνθεση και ανάπτυξη φυτών | 51 |
| 3.8.1.1 Στοματικοί και μη-στοματικοί παράγοντες | 51 |
| 3.8.1.2 Πρόσληψη θρεπτικών συστατικών και ανάπτυξη Φυτών | 54 |
| 3.8.2 Η επίδραση του Si στην περιεκτικότητα σε νερό | 56 |
| 3.8.2.1 Διαπνοή | 56 |
| 3.8.2.2 Πρόσληψη νερού από τις ρίζες | 57 |
| 3.8.2.3 Ακεραιότητα και λειτουργικότητα των μεμβρανών | 60 |
| 3.8.3 Η επαγόμενη από το Si αντιοξειδωτική άμυνα | 62 |
| 3.9 Η αντοχή των φυτών στην τοξικότητα μετάλλων παρουσία Si | 63 |
| 3.9.1 Η άμβλυνση των συμπτωμάτων τοξικότητας Mn και Al από Si | 63 |
| 3.9.2 Οι μηχανισμοί άμβλυνσης της τοξικότητας των μετάλλων μετά από την επίδραση Si | 67 |
| 3.9.2.1 Εξωτερικοί μηχανισμοί (<i>ex planta</i>) | 68 |
| 3.9.2.1.1 Η επίδραση του pH | 68 |
| 3.9.2.1.2 Η μειωμένη βιοδιαθεσιμότητα των μετάλλων | 71 |
| 3.9.2.2 Εσωτερικοί μηχανισμοί (<i>in planta</i>) | 73 |
| 3.9.2.2.1 Η πρόσληψη και μετακίνηση μετάλλων | 74 |
| 3.9.2.2.2 Η δέσμευση των μετάλλων από τα κυτταρικά τοιχώματα | 76 |
| 3.9.2.2.3 Η απέκκριση οργανικών οξέων για σύζευξη των μετάλλων | 78 |
| 3.9.2.2.4 Η επαγόμενη από το Si αντιοξειδωτική δράση | 79 |
| ΜΕΘΟΔΟΛΟΓΙΑ ΕΡΕΥΝΑΣ | |
| Κεφάλαιο 4. Υλικά και μέθοδοι | 82 |

| | |
|--|-----|
| 4.1 Φυτά, συνθήκες καλλιέργειας και πειραματικός σχεδιασμός | 82 |
| 4.2 Προσδιορισμός του βάρους της νωπής υπέργειας βιομάζας των φυτών | 86 |
| 4.3 Προσδιορισμός της συγκέντρωσης της προλίνης των φύλλων | 86 |
| 4.4 Προσδιορισμός της υπεροξειδωσης των λιπιδίων των φύλλων | 87 |
| 4.5 Προσδιορισμός της συνολικής χλωροφύλλης των φύλλων | 89 |
| 4.6 Προσδιορισμός του δείκτη βλάστησης κανονικοποιημένης διαφοράς (NDVI) | 90 |
| 4.7 Εκτίμηση του ρυθμού φωτοσύνθεσης | 92 |
| 4.7.1 Μέτρηση του φθορισμού της χλωροφύλλης | 94 |
| 4.7.1.1 Οι φάσεις επαγωγής του φθορισμού της χλωροφύλλης | 94 |
| 4.7.1.2 Διαδικασία μέτρησης | 98 |
| 4.7.2 Μέτρηση της ανταλλαγής αερίων | 103 |
| 4.8 Στατιστική ανάλυση | 107 |
| ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ ΕΡΕΥΝΑΣ | 108 |
| Κεφάλαιο 5. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ | 108 |
| 5.1 Η επίδραση του Al και του Si στο βάρος της νωπής υπέργειας βιομάζας των φυτών | 108 |
| 5.2 Η επίδραση του Al και του Si στην περιεκτικότητα των φύλλων μέντας σε προλίνη | 110 |
| 5.3 Η επίδραση του Al και του Si στις συγκεντρώσεις της μηλονικής διαλδεύδης στα φύλλα όπως αυτές μετρήθηκαν με διαφορική φασματοφωτομετρία | 111 |
| 5.4 Η επίδραση του Al και του Si στις σχετικές συγκεντρώσεις χλωροφύλλης (αυθαίρετες τιμές SPAD) στα φύλλα μέντας | 113 |
| 5.5 Η επίδραση του Al και του Si στο δείκτη βλάστησης κανονικοποιημένης διαφοράς (NDVI) των φυτών μέντας | 116 |
| 5.6 Η επίδραση του Al και του Si στη λειτουργία της φωτοσύνθεσης με τη μέθοδο φθορισμού της χλωροφύλλης | 117 |
| 5.6.1 Ελάχιστη (F _o), μέγιστη (F _m) και μεταβαλλόμενη τιμή (F _v) φθορισμού | 117 |
| 5.6.2 Μέγιστη φωτοχημική απόδοση του PSII (F _v /F _m) | 121 |
| 5.6.3 Ο λόγος της μεταβαλλόμενης τιμής φθορισμού προς την ελάχιστη τιμή φθορισμού (F _v /F _o) | 125 |
| 5.6.4. Η Επιφάνεια (Area) και ο Δείκτης Απόδοσης (Performance Index, PI) | 126 |
| 5.7 Επίδραση του Al και Si στη λειτουργία της φωτοσύνθεσης με τη μέθοδο ανταλλαγής αερίων | 130 |
| 5.7.1 Ο Ρυθμός Αφομοίωσης του CO ₂ (A) και ο Ρυθμός Διαπνοής (E) | 130 |
| 5.7.2 Η Στοματική Αγωγιμότητα (gs) και η Ενδοκυτταρική Συγκέντρωση (C _i) του CO ₂ | 130 |
| ΣΥΖΗΤΗΣΗ ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΩΝ | 134 |
| Κεφάλαιο 6. ΣΥΖΗΤΗΣΗ | 134 |
| 6.1 Η επίδραση του Al και του Si στο βάρος της νωπής υπέργειας βιομάζας των φυτών | 134 |
| 6.2 Η επίδραση του Al και του Si στην περιεκτικότητα των φύλλων μέντας σε προλίνη | 137 |
| 6.3 Η επίδραση του Al και του Si στις συγκεντρώσεις της μηλονικής διαλδεύδης στα φύλλα μέντας όπως μετρήθηκαν με διαφορική φασματοφωτομετρία | 141 |

| | |
|--|-----|
| 6.4 Η επίδραση του Al και του Si στις σχετικές συγκεντρώσεις χλωροφύλλης (αυθαίρετες τιμές spad) σε φύλλα φυτών μέντας | 145 |
| 6.5 Η επίδραση του Al και του Si στο δείκτη βλάστησης κανονικοποιημένης διαφοράς (NDVI) των φυτών μέντας | 148 |
| 6.6 Η επίδραση του Al και του Si στη φωτοσύνθεση | 149 |
| 6.6.1. Η εκτίμηση της φωτοσυνθετικής λειτουργίας με χρήση της μεθόδου φθορισμού της χλωροφύλλης | 150 |
| 6.6.2 Η εκτίμηση της φωτοσυνθετικής λειτουργίας με χρήση της μεθόδου ανταλλαγής αερίων | 155 |
| Συμπεράσματα | 159 |
| Βιβλιογραφία | 164 |

| Πίνακες | Σελ. |
|---|-------------|
| Πίνακας 1.1 Αναγνωρισμένα είδη μέντας και οι κοινές τους ονομασίες | 7 |
| Πίνακας 1.2 Αναγνωρισμένα υβρίδια μέντας και οι κοινές τους ονομασίες | 7 |
| Πίνακας 3.1 Οι συγκεντρώσεις του πυριτίου σε διάφορα είδη Φυτών που καλλιεργούνται κάτω από ίδιες συνθήκες | 43 |
| Πίνακας 4.1 Οι συνθήκες θερμοκρασίας και σχετικής υγρασίας κατά τη διάρκεια της καλλιέργειας των δύο πρώτων φάσεων του πειραματισμού | 83 |
| Πίνακας 4.2 Πρωτόκολλο διαφυλλικού ψεκασμού και ριζοποτίσματος των φυτών με ιόντα Si, Al ή μίγματος Si και Al | 84 |
| Πίνακας 5.1 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στο βάρος του υπέργειου νωπού τμήματος φυτών μέντας | 109 |
| Πίνακας 5.2. Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2, 4 mM) και των μιγμάτων τους στην περιεκτικότητα των φύλλων μέντας σε προλίνη | 110 |
| Πίνακας 5.3 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στην υπεροξειδωση των λιπιδίων φύλλων μέντας, με βάση τις συγκεντρώσεις της μηλονικής διαλδεύδης όπως αυτές μετρήθηκαν με διαφορική φασματοφωτομετρία | 112 |
| Πίνακας 5.4 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στις σχετικές συγκεντρώσεις χλωροφύλλης (αυθαίρετες τιμές SPAD) σε φύλλα φυτών μέντας (Μέτρηση στις 17 Ιουλίου 2016) | 114 |
| Πίνακας 5.5 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στις σχετικές συγκεντρώσεις χλωροφύλλης (αυθαίρετες τιμές SPAD) σε φύλλα φυτών μέντας | |

| | |
|--|-----|
| (Μέτρηση στις 26 Ιουλίου 2016) | 115 |
| Πίνακας 5.6 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στον δείκτη βλάστησης κανονικοποιημένης διαφοράς (NDVI) φυτών μέντας | 116 |
| Πίνακας 5.7 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στην ελάχιστη (F_0), μέγιστη (F_m) και μεταβαλλόμενη τιμή (F_v) φθορισμού της χλωροφύλλης φύλλων μέντας (1η μέτρηση) | 118 |
| Πίνακας 5.8 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στην ελάχιστη (F_0), μέγιστη (F_m) και μεταβαλλόμενη τιμή (F_v) φθορισμού της χλωροφύλλης φύλλων μέντας (2η μέτρηση) | 119 |
| Πίνακας 5.9 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στην ελάχιστη (F_0), μέγιστη (F_m) και μεταβαλλόμενη τιμή (F_v) φθορισμού της χλωροφύλλης φύλλων μέντας (3η μέτρηση) | 120 |
| Πίνακας 5.10 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στις παραμέτρους φθορισμού F_v/F_m και F_v/F_0 της χλωροφύλλης των φύλλων μέντας (1η μέτρηση) | 122 |
| Πίνακας 5.11 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στις παραμέτρους φθορισμού F_v/F_m και F_v/F_0 της χλωροφύλλης φύλλων μέντας (2η μέτρηση) | 123 |
| Πίνακας 5.12 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στις παραμέτρους φθορισμού F_v/F_m και F_v/F_0 της χλωροφύλλης φύλλων μέντας (3η μέτρηση) | 124 |
| Πίνακας 5.13 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στις παραμέτρους φθορισμού «Επιφάνεια (Area)» και «Δείκτη απόδοσης (Performance index, PI)», της χλωροφύλλης φύλλων μέντας (1 ^η μέτρηση) | 127 |

| | |
|--|-----|
| Πίνακας 5.14 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στις παραμέτρους φθορισμού «Επιφάνεια (Area)» και «Δείκτη απόδοσης (Performance index, PI)», της χλωροφύλλης φύλλων μέντας (2 ^η μέτρηση) | 128 |
| Πίνακας 5.15 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στις παραμέτρους φθορισμού «Επιφάνεια (Area)» και «Δείκτη απόδοσης (Performance index, PI)», της χλωροφύλλης φύλλων μέντας (3 ^η μέτρηση) | 129 |
| Πίνακας 5.16 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στο ρυθμό αφομοίωσης CO ₂ (A) και στο ρυθμό διαπνοής H ₂ O (E) σε φύλλα μέντας | 131 |
| Πίνακας 5.17 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στην στοματική αγωγιμότητα (gs) και την ενδοκυτταρική συγκέντρωση CO ₂ (Ci) σε φύλλα μέντας | 132 |

Εικόνες

| | Σελ. |
|---|------|
| Εικόνα 4.1 Άρδευση των φυτών μέντας με δίκτυο αυτομάτου ποτίσματος με ρυθμιζόμενους σταλάκτες πάνω στις γλάστρες | 82 |
| Εικόνα 4.2 Χώρος επεξεργασίας των δειγμάτων μέντας στα Εργαστήρια του ΤΕΙ Θεσσαλονίκης | 85 |
| Εικόνα 4.3 Φασματοφωτόμετρο διπλής δέσμης (Shimadu Japan) εφοδιασμένο με λογισμικό που επιτρέπει τον μετασχηματισμό συμβατικών φασμάτων απορρόφησης σε διαφορικά φάσματα. | 88 |
| Εικόνα 4.4 Φορητός μετρητής χλωροφύλλης SPAD-502 (Minolta) | 89 |
| Εικόνα 4.5 Οπτικός αισθητήρας φυλλώματος (GreenSeeker®, Trimble Navigation Ltd., Sunnyvale, CA, USA) | 92 |
| Εικόνα 4.6 Φθορισμόμετρο ρυθμιζόμενου εύρους παλμού για μέτρηση χλωροφύλλης (Plant Efficiency Analyzer, PEA) | 98 |
| Εικόνα 4.7 Αναλυτής αερίων τύπου Li-6400 | 105 |

Διαγράμματα

| | |
|--|----|
| Διάγραμμα 4.1 Γραφική απεικόνιση της κινητικής επαγωγής φθορισμού (καμπύλη Kautsky) από φύλλο που παρέμεινε προηγουμένως στο σκοτάδι | 95 |
| Διάγραμμα 4.2 Τυπική γραφική απεικόνιση τριφασικής OJIP καμπύλη επαγωγής του φθορισμού της χλωροφύλλης | 97 |

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΟΥ ΠΥΡΙΤΙΟΥ ΣΤΗΝ ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΦΥΤΩΝ ΜΕΝΤΑΣ ΠΟΥ ΚΑΛΛΙΕΡΓΟΥΝΤΑΙ ΚΑΤΩ ΑΠΟ ΤΟΞΙΚΑ ΕΠΙΠΕΔΑ ΑΡΓΙΛΙΟΥ

Η Ελλάδα θεωρείται μιά από τις πλουσιότερες χώρες σε αρωματικά και φαρμακευτικά φυτά, γεγονός που ανοίγει νέους και ελπιδοφόρους δρόμους στις αγροτικές καλλιέργειες, εφόσον υπάρξει η κατάλληλη πληροφόρηση των παραγωγών και διαμορφωθούν οι συνθήκες εκείνες που θα επιτρέπουν την καλύτερη αξιοποίηση των παραγόμενων προϊόντων. Αλλωστε, οι εδαφολογικές και κλιματικές συνθήκες της χώρας μας ευνοούν την ανάπτυξη εξαιρετικής ποιότητας αρωματικών φυτών με ιδιαίτερα ελκυστικά χαρακτηριστικά. Μεταξύ των αρωματικών αυτών φυτών, η μέντα κατέχει κυρίαρχη θέση από άποψη εμπορικού ενδιαφέροντος και, επομένως, η καλλιέργειά της στην Ελλάδα μπορεί να προσφέρει μια εναλλακτική δυναμική στον πρωτογενή αγροτικό τομέα, δίνοντας ταυτόχρονα σημαντική ώθηση και στον δευτερογενή τομέα της μεταποίησης.

Ωστόσο, η ποιοτική και ποσοτική απόδοση των καλλιεργειών είναι γενικά συνάρτηση πολλών παραγόντων, όπως το έδαφος, το κλίμα της περιοχής, η παρουσία αρδευτικού νερού, κ.ά. Η μέντα αποδίδει καλύτερα σε εδάφη αμμοπηλώδη καλά αποστραγγιζόμενα με τιμή pH 6,5, αλλά και σε pH 6-7,5 δεν παρουσιάζει προβλήματα. Σε περισσότερο όμως όξινα εδάφη (pH 4-4,5) που περιέχουν Al μπορεί να παρουσιαστούν προβλήματα ανάπτυξης.

Η τοξικότητα του Al αποτελεί σοβαρό πρόβλημα για φυτά που αναπτύσσονται σε όξινα εδάφη (Giannakoula et al. 2008), αδιαφόρως του αν η οξύτητα αυτή προκαλείται από τη φύση όπως σε πολλά τροπικά εδάφη, ή οφείλεται σε όξινη βροχή. Οι τοξικές επιδράσεις του Al στην ανάπτυξη των φυτών έχουν αποδοθεί σε διάφορους φυσιολογικούς και βιοχημικούς μηχανισμούς (Roy et al. 1998). Το κύριο σύμπτωμα της τοξικότητας του Al στα φυτά είναι η παρεμπόδιση της ανάπτυξης της ρίζας (Delhaize & Ryan 1995). Το Al παρεμβαίνει στην πρόσληψη, μεταφορά και χρησιμοποίηση των βασικών θρεπτικών συστατικών (Foy 1984, Guo et al. 2003). Η πρόσληψη του Al στον αποπλάστη και τον συμπλάστη είναι ταχεία (Lazoff et al. 1996, Vazquez et al. 1999) και επομένως μπορούν

να επηρεαστούν διάφορες παρα- και ενδοκυτταρικές περιοχές. Ωστόσο, η τοξικότητα του ΑΙ παραμένει ακόμη ένα πεδίο ευρείας επιστημονικής συζήτησης (Ryder et al. 2003).

Λαμβάνοντας υπόψη τα παραπάνω, σκεφθήκαμε να μελετήσουμε την τοξικότητα του ΑΙ σε φυτά μέντας που καλλιεργούνταν στην όξινη περιοχή του pH και, στη συνέχεια, να διερευνήσουμε τη δυνατότητα μείωσης ή εξουδετέρωσης της τοξικότητας αυτής με την προσθήκη στο έδαφος Si. Και αυτό γιατί τις δύο τελευταίες δεκαετίες, διάφοροι ερευνητές έχουν αναφέρει ότι το Si μπορεί να μειώσει τις τοξικές επιδράσεις του ΑΙ σε υδροπονικές καλλιέργειες διαφόρων ειδών (Ma et al. 1997, Cocker et al. 1998, Zsoldos et al. 2000). Οι ευεργετικές επιδράσεις του Si στην ανάπτυξη, την αύξηση, τις αποδόσεις και την ανθεκτικότητα στις ασθένειες έχουν παρατηρηθεί σε μια μεγάλη ποικιλία φυτικών ειδών (Ma 2004) και είναι περισσότερο εμφανείς σε συνθήκες καταπόνησης όπως αυτής των μετάλλων (Ma & Takahashi 2002), Έχει διατυπωθεί η άποψη ότι το Si είναι ικανό να προστατεύει τα φυτά από πολλαπλές αβιοτικές και βιοτικές καταπονήσεις (Jian & Yamaji 2006).

Μολονότι οι αναφορές για τις ευεργετικές επιδράσεις του Si στη βελτίωση της ανθεκτικότητας των φυτών στα μέταλλα πληθαίνουν τα τελευταία χρόνια, η έρευνα που έχει διεξαχθεί μέχρι σήμερα σχετικά με την αλληλεπίδραση του Si με το ΑΙ είναι σχετικά περιορισμένη, και τα αποτελέσματα είναι κάπως αντιφατικά. Η προσθήκη Si έχει προταθεί ως εναλλακτική προσέγγιση για την αντιμετώπιση της τοξικότητας του ΑΙ στη τομάτα (Peaslee et al. 1969), το σόργο (Galvez & Clark 1991, Galvez et al. 1987), τη σόγια (Baylis et al. 1994), τον αραβόσιτο (Barcelo et al. 1993), και το κριθάρι (Hammond et al. 1995). Ωστόσο, έχει επίσης αναφερθεί ότι το Si ασκεί μικρή ή καθόλου επίδραση στην τοξικότητα του ΑΙ στο σιτάρι και το μπιζέλι (Hodson & Evans 1995), καθώς και στο ρύζι (Okuda & Takahashi 1965) και το βαμβάκι (Li et al. 1989).

Από την άλλη πλευρά, οι μηχανισμοί με τους οποίους το Si ελαττώνει την τοξικότητα του ΑΙ δεν έχουν πλήρως διευκρινιστεί (Epstein 1994, 1999). Ενδεικτικά αναφέρεται η αναφορά των Liang et al. (2001), ότι το Si μειώνει τη φυτοτοξικότητα του ΑΙ που προσθέτεται σε χαμηλή συγκέντρωση σε φυτά κριθαριού, αλλά αυξάνει την φυτοτοξικότητά του όταν προσθέτεται σε υψηλότερη συγκέντρωση. Συνδυάζοντας τα ευρήματα αυτά με βιβλιογραφικές αναφορές, οι ερευνητές αυτοί συνεπέραναν ότι η επίδραση του Si σε καταπονημένα από ΑΙ φυτά εξαρτάται από το είδος του φυτού, τα

επίπεδα προσθήκης Al και Si, καθώς και τη διάρκεια έκθεσης των φυτών στο φυτοτοξικό περιβάλλον του Al. Επομένως, οι λόγοι για τα παραπάνω αντιφατικά αποτελέσματα, μπορεί ίσως να αποδοθούν στα διαφορετικά είδη φυτών και/ή στις διαφορετικές πειραματικές συνθήκες (Epstein 1994, 1999, Hodson & Evans 1995).

Η παρούσα μελέτη αποτελεί την πρώτη προσέγγιση στην τεκμηρίωση της καταπόνησης της μέντας από το Al, ένα φυτό της οικογένειας *Lamiaceae*, καθώς και της δυνατότητας χρησιμοποίησης του Si για την μείωση της καταπόνησης του Al. Η μελέτη αυτή σχεδιάστηκε έχοντας υπόψη τους παρακάτω στόχους:

- Να διερευνηθεί κατά πόσο η διαθεσιμότητα του Al ή η αύξησή του μπορεί να προκαλέσει τοξικότητα στη μέντα και εάν αυτό ισχύει, να οριοθετηθεί η τοξική συγκέντρωση του Al^{3+} για τη μέντα.
- Να αξιολογηθεί η επίδραση διαφόρων επιπέδων προσθήκης Si στα φυσιολογικά και βιοχημικά χαρακτηριστικά μέντας καταπονημένης από διάφορα επίπεδα Al.
- Να εξεταστεί κατά πόσο το Si και το Al ασκούν συνδυαστική δράση σε κάποιες βιοχημικές ενώσεις των φυτών όπως η προλίνη, η μηλονική διαλδεΐδη και η χλωροφύλλη, οι οποίες θα μπορούσαν πιθανώς να χρησιμεύσουν ως αξιόπιστοι δείκτες καταπόνησης.
- Να χρησιμεύσει η μελέτη αυτή ως μία προσέγγιση για την κατανόηση του φυσιολογικού μηχανισμού της τοξικότητας του Al στα φυτά, έτσι ώστε να διευκολυνθεί η αναγνώριση των χαρακτηριστικών εκείνων που θα μπορούσαν να ξεπεράσουν τις επιβλαβείς επιπτώσεις.

ΑΝΑΣΚΟΠΗΣΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑΣ

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1. Η ΜΕΝΤΑ ΚΑΙ Η ΚΑΛΛΙΕΡΓΕΙΑ ΤΗΣ

1.1 ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Η μέντα είναι αρωματικό φυτό της οικογένειας των Χειλανθών (*Lamiaceae*), της ομοταξίας των δικοτυλήδωνων (*Magnoliopsida*) και της συνομοταξίας των αγγειόσπερμων (*Magnoliophyta*). Τυπικό είδος είναι η Μίνθη η σταχυώδης (*Mentha spicata* L.), φυτό με κοκκινοπόρφυρους βλαστούς, σκουροπράσινα, λογχοειδή, οδοντωτά φύλλα, καθώς και μικρά ρόδινα/ιώδη ευωδιαστά άνθη που εμφανίζονται σε ακραίους κυλινδρικούς βότρεις το καλοκαίρι. Το φυτό αυτό έχει φαρμακευτικές ιδιότητες και χρησιμοποιείται κυρίως ως αφέψημα ή με την μορφή αιθερίου ελαίου, καθώς και ως καρύκευμα των φαγητών.

Η οικογένεια αυτή περιλαμβάνει σχεδόν αποκλειστικά πολυετή και σπανίως ετήσια βότανα, που ευδοκιμούν στα θερμά και ξηρά κλίματα. Έχουν ευρέως εξαπλούμενες υπόγειες και υπέργειες παραφυάδες (Abbas et al. 2005) και όρθια, τετράγωνα, διακλαδισμένα στελέχη (Rose 1981). Τα φύλλα είναι διατεταγμένα σε αντίθετα ζεύγη, από επιμήκη έως λογχοειδή, συχνά χνουδωτά και με οδοντωτό περιθώριο. Το χρώμα των φύλλων κυμαίνεται από σκούρο πράσινο και γκρι-πράσινο έως μωβ, μπλε, και μερικές φορές υποκίτρινο (Brickell & Zuk 1997).

Τα φυτά φέρουν αδενώδεις τρίχες στα φύλλα και τους βλαστούς. Οι τρίχες αυτές εκκρίνουν αιθέρια έλαια που αναδίδουν ένα χαρακτηριστικό, έντονο άρωμα, που οφείλεται σε ένα από τα κύρια συστατικά των αιθερίων ελαίων του φυτού, την μινθόλη. Η ποσότητα του ελαίου αυτού, που ποικίλλει από είδος σε είδος, αυξάνεται πολύ λίγο πριν την ανθοφορία.

Οι βλαστοί των φυτών αυτών είναι τετράγωνοι (εκτός από τα φυτά που έρπουν) και φέρουν φύλλα αντίθετα, σταυρωτά ή κατά σπονδύλους, συνήθως απλά, χωρίς παράφυλλα. Τα άνθη φέρονται μεμονωμένα ή πολλά μαζί στις μασχάλες των φύλλων (συνήθως κατά δισταχία) ή επάκρια (κατά βότρεις ή στάχεις). Τα άνθη είναι αρσενικοθήλυκα, λευκά έως μωβ, σπάνια δίκλινα, ζυγόμορφα, σπάνια ακτινόμορφα, με βράκτια ή χωρίς βράκτια. Ο κάλυκας είναι σωληνοειδής ή κωδωνοειδής, αποτελούμενος συνήθως από 5 οδόντες (σέπαλα).

Η στεφάνη είναι σωληνοειδής, συμπέταλη, αποτελούμενη από 4-5 λοβούς, δίχειλη. Είναι δυνατόν το πάνω τμήμα της στεφάνης να αποτελείται από 3,1 ή 0 πέταλα και το κάτω από 2 ή 4 πέταλα αντίστοιχα. Οι στήμονες είναι 2-4 , συχνά διδύναμοι, δηλαδή σχηματίζουν ανισοϋπή ζεύγη. Επίσης, συχνά παρατηρούνται στημονώδη άνθη. Η ωοθήκη είναι επιφυής, σύγκαρη, τετραλοβη, αποτελούμενη από 2 καρπόφυλλα τα οποία σχηματίζουν 4 χώρους. Σε κάθε χώρο περιέχεται μία ανάτροπη σπερμοβλάστη. Ο στύλος είναι απλός και καταλήγει σε ένα δισχιδές στίγμα. Συχνά στα άνθη της οικογένειας αυτής παρατηρείται ένας υπόγυνος νεκταριοφόρος δίσκος. Ο καρπός είναι σχιζοκάρπιο και αποτελείται από 4 μονόσπερμα κάρυα. Τα σπέρματα περιέχουν ευθύ έμβρυο και μικρή ποσότητα ενδοσπερμίου.

1.2 ΙΣΤΟΡΙΚΟ

Το όνομα μέντα προέρχεται από το λατινικό *mentha*, το οποίο με τη σειρά του προέρχεται από το αρχαιοελληνικό μίνθη (Quattrocchi 1947, Davidson 1999). Σύμφωνα με την Ελληνική μυθολογία, στα δάση του ομώνυμου βουνού της Ζαχάρως στην Πελοπόννησο ζούσε μία νύμφη, η Μίνθη. Όμως για κακή της τύχη την ερωτεύτηκε ο Πλούτωνας, ο θεός του Κάτω Κόσμου. Αυτό, όπως ήταν φυσικό, προκάλεσε τη ζήλεια της επίσημης συζύγου Περσεφόνης η οποία, για να απαλλαγεί από τη Μίνθη, τη μεταμόρφωσε σε φυτό. Ο Πλούτωνας μη μπορώντας να διορθώσει το κακό, τουλάχιστον φρόντισε το φυτό να σκορπά παντού μια γλυκύτατη μυρωδιά. Έτσι, κατά την ελληνική μυθολογία, γεννήθηκε η μέντα.

Η οικογένεια της μέντας περιλαμβάνει δεκάδες είδη, ανάμεσα σε αυτά και τον δυόσμο ή ηδυόσμο, όπως τον ονόμασαν οι αρχαίοι ημών πρόγονοι λόγω της γλυκιάς μυρωδιάς του, που έχει το πιο έντονο πράσινο χρώμα.

Ιδιαίτερα αγαπητός σε όλες τις χώρες της Μεσογείου, ο δυόσμος χρησιμοποιείται εδώ και αιώνες στη μαγειρική, την ιατρική, τη φαρμακοποιία και τη μυροποιία. Στην αρχαιότητα, η προσθήκη του έκανε το νερό των λουτρών να ευωδιάζει, ενώ οι Αθηναίοι λέγεται ότι τον φορούσαν ως άρωμα τρίβοντάς τον στο σώμα τους. Αξίζει να αναφερθεί ότι οι αρχαίοι Έλληνες όταν έστρωναν τραπέζι, πρώτα το αρωμάτιζαν τρίβοντας επάνω στην επιφάνειά του φυλλαράκια δυόσμου και μετά κάθονταν να γευματίσουν. Προφανώς το έκαναν για να τους ανοίξει η όρεξη (ο δυόσμος διεγείρει το πεπτικό σύστημα), για να

ηρεμήσει το πνεύμα και να δημιουργηθεί κλίμα ευφορίας (από το γλυκό του άρωμα). Και ίσως για να κρατήσουν μακριά απρόσκλητους επισκέπτες, όπως μυρμήγκια, σαρανταποδαρούσες, κουνούπια, και ποντίκια.

Ακόμη, στην Αρχαία Ελλάδα, ο Ιπποκράτης και ο Γαληνός συνιστούσαν την χρήση της μέντας κατά της δυσπεψίας, των νευρικών διαταραχών, των ιλίγγων, της αϋπνίας, της γαστρίτιδας, του βήχα, του κρυολογήματος, του πονόλαιμου και ως αντισπασμωδικό. Δεν θα πρέπει να παραληφθεί να σημειωθεί ότι ακόμη και συνταγή οδοντόκρεμας που βρέθηκε σε αρχαίο αιγυπτιακό πάπυρο στην Ελληνική γλώσσα, περιελάμβανε δυόσμο, αλάτι, πιπέρι και σκόνη ίριδας (είδος κρίνου).

Οι Άραβες, επίσης, ελάτρευαν τη μέντα και ορκίζονταν στο όνομα της. Πολλές Αραβικές φυλές από την αρχαιότητα τη χρησιμοποιούσαν σε μορφή ροφήματος για τη σεξουαλική διέγερση αλλά σε αρκετά μεγάλες ποσότητες διότι αλλιώς είχε ακριβώς αντίθετη δράση. Ακόμη και ο Σαίξπηρ την ανέφερε, μαζί με την λεβάντα και το δεντρολίβανο, σαν διεγερτικό για κυρίως της μέσης ηλικίας.

1.3 ΑΝΑΓΝΩΡΙΣΜΕΝΑ ΕΙΔΗ ΤΟΥ ΓΕΝΟΥΣ MENTA

Η μέντα είναι ιθαγενές φυτό της κεντρικής Ευρώπης, το οποίο όμως έχει πλέον προσαρμοστεί και καλλιεργείται ευρύτατα και σε άλλες περιοχές του κόσμου, όπως στις Η.Π.Α., τον Καναδά, την Ασία, την Αυστραλία και την Βόρεια Αφρική (Brickell & Zuk 1997). Το φυτό αυτό απαντάται σε πολλά είδη. Εκτιμάται ότι υπάρχουν 13 έως 18 αναγνωρισμένα είδη (Πίνακας 1.1), αλλά θα πρέπει να επισημανθεί ότι η ακριβής διάκριση μεταξύ των ειδών αυτών είναι ακόμα ασαφής (Bunsawat et al. 2004).

1.4 ΤΑΞΙΝΟΜΗΣΗ

Η μέντα είναι ένα μέλος της φυλής *Menthae* της υποοικογένειας Nepetoideae. Η φυλή περιλαμβάνει περίπου 65 γένη, αλλά οι σχέσεις μέσα στη φυλή παραμένουν ασαφείς (Harley et al. 2004). Ενδεικτικά αναφέρεται ότι αρκετοί συγγραφείς έχουν διαφωνήσει για το περίγραμμα της μέντας και έχουν αποκλείσει την *Mentha cervina* από το γένος. Η *Mentha cunninghamia* έχει επίσης αποκλειστεί από ορισμένους συγγραφείς (Tucker & Naczi 2007). Το 2004, όμως, μια σχετική μοριακή φυλογενετική μελέτη έδειξε ότι και τα δύο αυτά είδη θα πρέπει να συμπεριληφθούν στο γένος (Bunsawat et al. 2004).

Πίνακας 1.1 Αναγνωρισμένα είδη μέντας και οι κοινές τους ονομασίες

- *Mentha aquatica* – water mint, marsh mint, Μίνθη η φίλυδρος
- *Mentha arvensis* – corn mint, wild mint, Japanese peppermint, field mint, banana mint, Μίνθη η αρουραία
- *Mentha asiatica* – Asian mint, Μίνθη η ασιατική
- *Mentha australis* – Australian mint, Μίνθη η νότια
- *Mentha canadensis* – American wild mint, Μίνθη η καναδική
- *Mentha cervina* – Hart's pennyroyal
- *Mentha citrata* – bergamot mint, orange mint
- *Mentha crispata* – wrinkled-leaf mint
- *Mentha dahurica* – Dahurian thyme
- *Mentha diemenica* – slender mint
- *Mentha laxiflora* – forest mint
- *Mentha longifolia* (syn. *Mentha sylvestris*) – horse mint, Μίνθη η μακρόφυλλος
- *Mentha piperita* – peppermint, Μίνθη η πιπερώδης
- *Mentha pulegium* – pennyroyal, Μίνθη η χνοώδης
- *Mentha sachalinensis* – garden mint
- *Mentha satureioides* – native pennyroyal
- *Mentha spicata* subsp. *spicata* (Μίνθη η σταχυώδης υποείδος η σταχυώδης) ή *Mentha viridis* (Δυόσμος) *Mentha spicata* (syn. *M. viridis*, *M. cordifolia*) – spearmint, curly mint (a cultivar of spearmint)
- *Mentha suaveolens* – apple mint, pineapple mint (a variegated cultivar of apple mint, Μίνθη η ηδύοσμος
- *Mentha vagans* – gray mint
- *Mentha requienii* – Corsican mint

1.5 ΑΝΑΓΝΩΡΙΣΜΕΝΑ ΥΒΡΙΔΙΑ ΤΟΥ ΓΕΝΟΥΣ MENTHA

Πολλά άλλα υβρίδια, καθώς και πολυάριθμες καλλιέργειες, είναι επίσης γνωστές, αφού ο υβριδισμός μεταξύ διαφορετικών ειδών είναι ιδιαίτερα συχνό φαινόμενο στα αυτοφυή αλλά και στα καλλιεργούμενα φυτά, όταν αυτά είναι σε γειτνίαση με άλλα είδη του γένους (Πίνακας 1.2).

Πίνακας 1.2 Αναγνωρισμένα υβρίδια μέντας και οι κοινές τους ονομασίες

| |
|--|
| ➤ <i>Mentha</i> × <i>dalmatica</i> (<i>M. arvensis</i> × <i>M. longifolia</i>) |
| ➤ <i>Mentha</i> × <i>dumetorum</i> (<i>M. aquatica</i> × <i>M. longifolia</i>) |
| ➤ <i>Mentha</i> × <i>gracilis</i> (<i>M. arvensis</i> × <i>M. spicata</i>) – ginger mint, Scotch spearmint |
| ➤ <i>Mentha</i> × <i>maximiliana</i> (<i>M. aquatica</i> × <i>M. suaveolens</i>) |
| ➤ <i>Mentha</i> × <i>piperita</i> (<i>M. aquatica</i> × <i>M. spicata</i>) – peppermint, chocolate mint |
| ➤ <i>Mentha</i> × <i>rotundifolia</i> (<i>M. longifolia</i> × <i>M. suaveolens</i>) – false apple mint |
| ➤ <i>Mentha</i> × <i>smithiana</i> (<i>M. aquatica</i> × <i>M. arvensis</i> × <i>M. spicata</i>) – red raripila mint |
| ➤ <i>Mentha</i> × <i>verticillata</i> (<i>M. aquatica</i> × <i>M. arvensis</i>) |
| ➤ <i>Mentha</i> × <i>villosa</i> (<i>M. spicata</i> × <i>M. suaveolens</i> also called <i>M. nemorosa</i>) – large |
| ➤ Apple mint, foxtail mint, hairy mint, woolly mint, Cuban mint, mojito |
| ➤ mint, and yerba buena in Cuba |
| ➤ <i>Mentha</i> × <i>villosonervata</i> (<i>M. longifolia</i> × <i>M. spicata</i>) – sharp-toothed mint |

Σημειώνεται ότι όλα τα παραπάνω υβρίδια, εκτός από το *Mentha × rotundifolia*, είναι στείρα και αναπαράγονται αγενώς με παραφυάδες.

1.6 ΕΙΔΗ ΜΕΝΤΑΣ ΣΤΗΝ ΕΛΛΑΔΑ

Στην Ελλάδα, λόγω της μεγάλης γεωκλιματικής ποικιλομορφίας, η *Mentha* απαντάται σε όλη την έκταση της χώρας με την μορφή διαφόρων ειδών όπως,

- Η μίνθη η χνοώδης ή πουλέγιος (*Mentha pulegium L.*), κοινή ονομασία φλισκούνη, βληχώνι, φλεσκούνι ή βληχούνι.
- Η μίνθη η μακρόφυλλος υποείδος μακρόφυλλος ή μίνθη η μελανίζουσα (*Mentha longifolia subsp. longifolia syn. Mentha nigrescens K.Koch*)
- Η μίνθη η στρογγυλόφυλλος ή ο κοινός αγριοδυσόσμος (*Mentha rotundifolia*)
- Η μίνθη η αρουραία ποικ. Αρουραία ή μίνθη η μικρόφυλλος, (*Mentha arvensis var. arvensis syn. Mentha parvifolia*)
- Η μίνθη η πυραμιδοειδής ή μίνθη η ρεβερχόνειος (*Mentha × pyramidalis Ten. συν. Mentha × reverchonii Briq.*)
- Η μίνθη ή σταχυώδης ή πράσινη ή δυσόσμος (*Mentha spicata syn. Mentha viridis*)
- Η μίνθη η φίλυδρος ή υδροχαρής (*Mentha aquatica*)

Μεταξύ των ειδών αυτών της ελληνικής χλωρίδας, πλέον διαδεδομένα τόσο από μορφολογικής όσο και από χημικής άποψης είναι τα παρακάτω,

- Η Μίνθη η πιπερώδης (*Mentha x piperita*) με δυνατή ευχάριστη μυρωδιά και αρωματική, πικάντικη γεύση. Η μέντα η πιπερώδης φαίνεται ότι είναι προϊόν διασταύρωσης των ειδών μέντα η πράσινη (δυσόσμος) και μέντα η υδροχαρής που σταθεροποιήθηκε εξαιτίας του πολλαπλασιασμού της με ριζώματα, αφού πρόκειται για ποικιλόμορφο στειρό υβρίδιο. Είναι πολυετής πόα με τριχώματα ή χωρίς τριχώματα, και η οσμή του μπορεί να ποικίλλει. Τα λογχοειδή φύλλα είναι έμμισχα και τα άνθη αναπτύσσονται σε ταξιανθία στάχυ (πλατύτερη από την ταξιανθία του *M. spicata*). Το πατρικό είδος *Mentha spicata* είναι έντονα αρωματική πολυετής πόα με ριζώματα, με πυκνό ή αραιό τρίχωμα ή λεία, με ανορθωμένους και διακλαδιζόμενους βλαστούς ύψους 30-150 cm. Τα φύλλα είναι επίμηκα ή ωοειδώς λογχοειδή, με λείο ή ρυτιδωμένο έλασμα, πλατύτερα

κοντά στη μέση, με επίπεδα ή κυματιστά κράσπεδα και πριονωτούς ή σχεδόν στρογγυλούς στο άκρο οδόντες. Τα άνθη αναπτύσσονται σε σπονδυλωτή ταξιανθία στάχυ (οι πρώτοι σπόνδυλοι συχνά είναι διακριτοί). Έχουν διακριθεί τέσσερεις χημειότυποι με διαφορετική οσμή. Ανθίζει στα τέλη Ιουνίου έως τα τέλη Σεπτεμβρίου. Η *Mentha piperita* στην Ελλάδα υπάρχει ως αυτοφυές σε υγρές περιοχές σχετικά χαμηλών υψομέτρων (<800 m), όπου συνυπάρχει με τους γονείς του. Στελέχη με οσμή μινθόλης καλλιεργούνται ευρύτατα σε Ευρώπη και Αμερική για εκμετάλλευση των αιθερίων ελαίων τους που χρησιμοποιούνται στη ζαχαροπλαστική, την ποτοποιία και την ιατρική. Το πατρικό είδος *Mentha spicata* είναι πιθανότατα αυτόχθον φυτό της Βαλκανικής Χερσονήσου και του Αιγαίου και καλλιεργείται ευρύτατα στην υπόλοιπη Ευρώπη, τη νοτιοδυτική Ασία και την Αμερική όπου έχει εγκλιματιστεί.

- Η Μίνθη η σταχυώδης ή πράσινη (*Mentha spicata*) κοινώς δυόσμος ή βάλσαμο, ονομάζεται η ρωμαϊκή μέντα και χρησιμοποιείται για αφεψήματα και σιρόπια.
- Η Μίνθη η χνοώδης ή πουλέγιος (*Mentha pulegium* L.), κοινώς φλισκούνη, βληχώνη, φλεσκούνη ή βληχούνη. Χρησιμοποιείται κυρίως για να αρωματίζονται φαγητά. Στη χώρα μας είναι αυτοφυές με εξάπλωση την ηπειρωτική και νησιωτική Ελλάδα. Οι πληθυσμοί του από περιοχή σε περιοχή είναι από μέτριοι μέχρι μικροί. Είναι πολυετές φυτό με βλαστούς 20-30 εκατοστά, όρθιους ή πλάγιους, ευθείς, χνουδωτούς. Τα φύλλα του είναι μικρού μεγέθους, ωοειδή ή προμήκη (ελλειπτικά) με μικρό μίσχο, χνουδωτά. Τα άνθη βρίσκονται σε ταξιανθίες κατά μασχαλιαίους σπονδύλους με 10-70 άνθη ανά σπόνδυλο, ρόδινου ή ανοιχτού ιώδους χρωματισμού. Ανθίζει Αύγουστο με Σεπτέμβριο και απαντάται σε υγρές τοποθεσίες, σε βοσκοτόπια και σε χλοερά λιβάδια. Το συναντάμε σε υψόμετρα από 100-1.300 μέτρα.
- Η Μίνθη η αρουραία (*Mentha arvensis*) είναι διαδεδομένη στους κάμπους και στους αγρούς.
- Η Μίνθη η στρογγυλόφυλλος (*Mentha x rotundifolia*), κοινώς αγριόδουσμος, γλυφώνη ή καλαμίθρα. Είναι φυτό πολυετές, ύψους μέχρι 70 εκατοστά. Έχει βλαστό όρθιο, με πολύ άσπρο χνούδι, τετραγωνικό. Τα φύλλα είναι επιφυή, ωοειδή - επιμήκη ή λογχοειδή, πριονωτά, άσπρα χνουδωτά τουλάχιστον στην

κάτω επιφάνεια. Τα άνθη είναι σε ακραίους κυλινδρικούς βότρους, χρώματος ρόδινου ή ιώδους. Ανθίζει το καλοκαίρι αλλά συλλέγεται το φθινόπωρο. Είναι ποώδες ημιαυτόφυτο και συναντάται σε χέρσες περιοχές και αναχώματα ως αγριόχορτο, αλλά εύκολα καλλιεργείται επίσης και σε κήπους.

1.7 ΚΑΛΛΙΕΡΓΕΙΑ ΜΕΝΤΑΣ

Αν και τα είδη που συνιστούν το γένος της *Mentha* είναι ευρέως κατανεμημένα και μπορούν να ανευρεθούν σε ποικιλία κλιμάτων και εδαφών, τα περισσότερα αναπτύσσονται καλύτερα σε υγρά κλίματα και ελαφρώς υγρά εδάφη όπως κοντά σε δεξαμενές νερού, λίμνες, ποτάμια, και δροσερά υγρά σημεία σε μερική σκιά (Bradley 1992). Σε γενικές γραμμές, τα φυτά ανέχονται ένα ευρύ φάσμα συνθηκών, και μπορεί επίσης να καλλιεργηθούν και σε πλήρη ήλιο.

Τα φυτά αναπτύσσονται όλο το χρόνο, αυξάνονται σε ύψος από 10 έως 120 εκατοστά και μπορεί να καταλάβουν μια απροσδιόριστη πολλές φορές έκταση (Ortiz 1992). Λόγω της τάσης τους να εξαπλώνονται ανεξέλεγκτα, ορισμένα είδη θεωρούνται πιο επιθετικά από άλλα (Brickell & Cole 2002). Ακόμη όμως και με τα λιγότερο επιθετικά φυτά, θα πρέπει να λαμβάνεται μέριμνα κατά την ανάμιξη μιας μέντας με οποιαδήποτε άλλα φυτά, για να μην επικρατήσει η μέντα. Για τον έλεγχο των φυτών σε ανοικτό περιβάλλον, θα πρέπει να φυτεύονται σε βαθιά, απύθμενα κιβώτια βυθισμένα στο έδαφος, ή να φυτεύονται πάνω από το έδαφος σε κάδους και βαρέλια (Bradley 1992).

Τα πιο κοινά και δημοφιλή είδη μέντας για εμπορική καλλιέργεια είναι το peppermint (*Mentha x piperita*), το native spearmint (*Mentha spicata*), το Scotch spearmint (*Mentha x gracilis*), το cornmint (*Mentha arvensis*) και πιο πρόσφατα το apple mint (*Mentha suaveolens*).

Η άριστη θερμοκρασία ανάπτυξης για τη μέντα είναι 17 °C και, όταν αρδεύεται τακτικά, αντέχει και στις υψηλές θερμοκρασίες του καλοκαιριού. Αποδίδει καλύτερα σε εδάφη αμμοπηλώδη, καλά αποστραγγιζόμενα αλλά με καλή συγκράτηση νερού, πλούσια σε οργανική ουσία που δεν είναι πολύ βαριά, στραγγερά, με τιμή pH 6,5, αλλά και σε pH 6-7,5 δεν παρουσιάζει προβλήματα. Η σχέση των τριών θρεπτικών στοιχείων N, P, K είναι 1:0,4:1,6, αντίστοιχα. Το κάλιο κάνει τη μέντα πιο ανθεκτική στις μυκητολογικές ασθένειες.

Η μέντα είναι πολύ απαιτητική σε νερό και σε πολύ θερμό καιρό η καλλιέργεια μπορεί να χρειασθεί και τρία ποτίσματα την εβδομάδα. Σημαντικό είναι επίσης ότι παρόλο που τα φυτά χρειάζονται άφθονα ποτίσματα, δεν μπορούν να καλλιεργηθούν σε εδάφη που συγκρατούν πολύ υγρασία και ακόμα λιγότερο σε εδάφη βαλτώδη.

Καλό είναι να προτιμούνται για την καλλιέργεια της περιοχές με μεγάλη ηλιοφάνεια, αυτό εξασφαλίζει παραγωγή μεγαλύτερης ποσότητας αιθέριου ελαίου, δυνατή όμως είναι και η καλλιέργειά του σε μερικώς σκιερές περιοχές.

Οι κοπριές και τα οργανικά εμπορικά λιπάσματα ενδείκνυνται περισσότερο από τα ανόργανα. Το 1/3 της αναγκαίας ποσότητας του αζώτου ενσωματώνεται στο έδαφος μαζί με το φώσφορο και το κάλιο, κατά την προετοιμασία του εδάφους υπό μορφή βασικής λίπανσης. Το υπόλοιπο άζωτο προστίθεται σε 3–5 δόσεις με επιφανειακές λιπάνσεις, αρχίζοντας 30 μέρες μετά τη φύτευση. Κατά τη βασική λίπανση, ανά στρέμμα, προστίθενται 10–15kg λιπάσματος θειϊκής αμμωνίας (λίπασμα 21–0–0), 15–25kg φωσφόρου (λίπασμα 0–44–0) και 25–35kg καλίου (λίπασμα 0–0–50). Η παρουσία του φωσφόρου και της οργανικής ουσίας, ιδιαίτερα κατά τα πρώτα στάδια της ριζοβολίας, θεωρείται πολύ σημαντική, ενώ το κάλιο κάνει τη μέντα πιο ανθεκτική στις μυκητολογικές ασθένειες.

Κατά τις επιφανειακές λιπάνσεις προστίθεται, κατά προτίμηση, νιτρική αμμωνία (λίπασμα 34,5–0–0) στην ποσότητα των 15–20 kg/στρέμμα. Στις περιπτώσεις που η παραγόμενη φυτομάζα προορίζεται για χλωρή αξιοποίηση, χρησιμοποιούνται οι μεγαλύτερες δόσεις αζώτου, ενώ για την παραγωγή αιθέριων ελαίων συνιστάται η χρησιμοποίηση των χαμηλότερων δόσεων.

Μόνο στα κατάλληλα εδάφη και στις κατάλληλες, συνθήκες τα φυτά που προορίζονται για συγκομιδή μπορούν να καλλιεργηθούν περισσότερο από ένα χρόνο, διαφορετικά πρέπει να ανανεώνονται κάθε άνοιξη ή κάθε φθινόπωρο. Σε περίπτωση πολυετούς καλλιέργειας κάθε χρόνο θα πρέπει τα ήδη ριζωμένα στελέχη να παραχώνονται με ελαφρό σκάψιμο. Με τον τρόπο αυτό ευνοείται η ανάπτυξη των νέων βλαστών.

1.8 ΠΟΛΛΑΠΛΑΣΙΑΣΜΟΣ ΜΕΝΤΑΣ

Ο πολλαπλασιασμός της μέντας είναι δυνατόν να γίνει με σπόρους. Στην περίπτωση αυτή η σπορά γίνεται την άνοιξη, σε σπορείο ή απευθείας στη οριστική θέση

στον αγρό, αλλά η ανάπτυξη από σπόρους μπορεί να είναι μια αναξιόπιστη μέθοδος καλλιέργειας της μέντας, γιατί οι σπόροι της είναι εξαιρετικά ευμετάβλητοι αφού θα μπορούσαν να μην καταλήξουν σε αυτό που υποτίθεται ότι φυτεύθηκε (Bradley 1992), ενώ μερικές ποικιλίες μέντας είναι και στείρες.

Πιο αποτελεσματικός τρόπος πολλαπλασιασμού είναι η χρήση φυτικών μοσχευμάτων από υγιή ριζώματα. Με τον τρόπο αυτό διασφαλίζεται η ομοιομορφία της καλλιέργειας και η αυξημένη απόδοση. Ο πολλαπλασιασμός αυτός διενεργείται την άνοιξη όταν τα καλοκαίρια είναι δροσερά, αλλά στα μέσα Νοεμβρίου όταν τα καλοκαίρια είναι ξερά. Τα ριζώματα του φυτού φυτεύονται αμέσως και ποτίζονται με αφθονία μέχρι να ριζοβολήσουν στην νέα τους θέση. Η φύτευση γίνεται με ειδικές φυτευτικές μηχανές και χρειάζονται περίπου 150-200 κιλά ριζώματα/στρέμμα.

Ως υπόστρωμα ριζοβολίας χρησιμοποιείται μίγμα τύρφης και περλίτη (1:3), με χρήση ορμόνης ριζοβολίας IBA 1000 ppm που επιταχύνει τη διαδικασία. Συνήθως, η ριζοβολία διαρκεί 4 βδομάδες. Μετά τη φύτευση του πρώτου αγροτεμαχίου ο παραγωγός μπορεί να χρησιμοποιήσει παραφυάδες για τον περαιτέρω πολλαπλασιασμό, με την προϋπόθεση να εξασφαλίζεται η άριστη φυτοϋγεία.

1.9 ΣΥΓΚΟΜΙΔΗ ΚΑΙ ΑΠΟΔΟΣΕΙΣ

Η συγκομιδή των φύλλων μέντας μπορεί να γίνει ανά πάσα στιγμή. Τα φρέσκα φύλλα πρέπει να χρησιμοποιούνται αμέσως ή να αποθηκεύονται για λίγες μόνο ημέρες σε πλαστικές σακούλες μέσα σε ψυγείο. Προαιρετικά, τα φύλλα μπορούν να καταψυχθούν σε παγοθήκες. Τα αποξηραμένα φύλλα μέντας θα πρέπει να αποθηκεύονται σε αεροστεγές δοχείο που να τοποθετείται σε δροσερό, σκοτεινό και ξηρό χώρο (Ortiz 1992).

Στις εμπορικές καλλιέργειες, η μέντα συγκομίζεται στην αρχή της ανθοφορίας, δηλ. συνήθως αρχές Ιουλίου, ενώ από καλλιέργειες σε εύφορα αρδευόμενα χωράφια, μπορεί να γίνει και δεύτερη συγκομιδή τον Σεπτέμβριο. Η απόδοση σε νωπή χορτομάζα φθάνει ή και ξεπερνά τα 1000 κιλά/στρ. στην πρώτη συγκομιδή. Η δεύτερη συγκομιδή είναι ίσης ή μικρότερης απόδοσης.

Η απόδοση σε αιθέριο έλαιο από τις δύο συγκομιδές μπορεί να φθάσει τα 8 λίτρα ανά στρέμμα και εξαρτάται κυρίως από την καλλιεργούμενη ποικιλία, το έδαφος, τις επικρατούσες κλιματικές συνθήκες και τις καλλιεργητικές πρακτικές.

1.10 ΖΙΖΑΝΙΟΚΤΟΝΙΑ

Η καταπολέμηση των ζιζανίων αποτελεί σημαντικό καλλιεργητικό παράγοντα καθώς τα ζιζάνια ανταγωνίζονται τον δυόσμο στα απαραίτητα θρεπτικά συστατικά του εδάφους. Μεγάλη προσοχή θα πρέπει να δίνεται κατά την διάρκεια της συγκομιδής προκειμένου να μὴν ενσωματωθούν διάφορα ζιζάνια και μειώσουν την ποιότητα του αιθέριου ελαίου. Χαρακτηριστικά αναφέρουμε ότι ζιζάνια, όπως είναι η *datura amaranthus*, ετήσια αγρωστώδη, η κύπερη, κ.α., μπορούν να ανακατευτούν με το φυτό της μέντας και να οδηγήσουν σε υποβάθμιση του τελικού προϊόντος.

1.11 ΦΥΤΟΠΡΟΣΤΑΣΙΑ

Διάφορα έντομα, όπως οι αφίδες (κοινώς μελίγκρα), οι νηματώδεις σκώληκες κ.ά. προσβάλλουν τη μέντα που, αν εξαιρέσει κανείς τους νηματώδεις, δεν υφίσταται μεγάλες ζημιές. Το μεγάλο πρόβλημα για τη μέντα είναι οι μυκητιάσεις. Οι φυτείες υποφέρουν συνήθως από βερτισιλιώσεις (*Verticillium sp*) και σκωριάσεις (*Puccinia menthae*). Ένα μέτρο περιορισμού της εξάπλωσης των βερτισιλιώσεων και των σκωριάσεων είναι το ξερίζωμα και κάψιμο των προσβεβλημένων φυτών στις βιολογικές καλλιέργειες, αλλά και στις συμβατικές. Ανεξάρτητα του αν εμφανίσθηκαν στη φυτεία ασθένειες ή όχι, στο ίδιο έδαφος δεν πρέπει να καλλιεργηθεί μέντα, δυόσμος και άλλα συγγενή είδη του γένους *mentha* για 6 χρόνια.

1.12 ΧΡΗΣΕΙΣ

Οι ιδιότητες της μέντας ήταν γνωστές από αρχαιοτάτων χρόνων. Οι αρχαίοι Έλληνες χρησιμοποιούσαν τη μέντα για δαγκώματα φιδιών, σκορπιών, τσιμπήματα εντόμων, κολικούς, βήχα, εμετούς, κάθε είδους προβλήματα του ουροποιητικού, ίλιγγους, πονοκεφάλους, σεξουαλική ανικανότητα. Το Μεσαίωνα, οι γιατροί ανακάλυψαν κι άλλες σημαντικές ιδιότητες του φυτού όπως το ότι καταπολεμούσε τον πυρετό, τόνωνε το στομάχι, και το έντερο, καλμάριζε τα νεύρα, θεράπευε προβλήματα όρασης, πρηξίματα και, γενικότερα, ανακούφιζε κάθε πόνο.

Σήμερα, οι βασικές χρήσεις της μέντας είναι στην μαγειρική, την βιομηχανία τροφίμων και καλλυντικών και την παραδοσιακή ιατρική.

- Μαγειρική. Τα φύλλα, νωπά ή ξερά, είναι η πηγή της μέντας στην μαγειρική. Τα φύλλα έχουν ένα ζεστό, φρέσκο, αρωματικό και γλυκό άρωμα με μια δροσερή επίγευση, και χρησιμοποιούνται σε τσάγια, ποτά, ζελέ, σιρόπια, καραμέλες, και παγωτά. Στην κουζίνα της Μέσης Ανατολής, η μέντα χρησιμοποιείται σε πιάτα με αρνί, ενώ στη βρετανική και αμερικανική κουζίνα χρησιμοποιούνται η σάλτσα δυόσμου και ο ζελές δυόσμου, αντίστοιχα. Η μέντα αποτελεί, επίσης, απαραίτητο συστατικό στο τσαΐ Touareg, ένα δημοφιλές τσαΐ σε χώρες της Βόρειας Αφρικής και της Αραβίας.
- Βιομηχανία τροφίμων και καλλυντικών. Το αιθέριο έλαιο της μέντας χρησιμοποιείται ευρέως ως αρωματική ύλη για τον αρωματισμό της αναπνοής, σε ποτά, σε αντισηπτικές εκπλύσεις του στόματος, οδοντόκρεμες, τσίχλες, γλυκά και καραμέλες. Ακόμη χρησιμοποιείται στην παρασκευή παγωτών, ποτών και αναψυκτικών, καθώς και στην καπνοβιομηχανία. Η μινθόλη που αποτελεί περίπου το 40-90% των αιθερίων ελαίων, χρησιμοποιείται, επίσης, ως συστατικό πολλών καλλυντικών και αρωμάτων. Τα αιθέρια έλαια της μέντας ή του δυόσμου χρησιμοποιούνται επίσης ως ένα φιλικό προς το περιβάλλον εντομοκτόνο εξαιτίας της ικανότητάς του να σκοτώνει κάποια κοινά παράσιτα όπως σφήκες, μυρμήγκια και κατσαρίδες (Bounds 2009).
- Παραδοσιακή ιατρική. Η μέντα χρησιμοποιήθηκε αρχικά ως φαρμακευτικό βότανο για τη θεραπεία του πόνου του στομάχου και των πόνων στο στήθος (US National Institutes of Health 2014). Υπάρχουν πολλές χρήσεις στην παραδοσιακή ιατρική (Jamila & Mostafa 2014)) και την προκαταρκτική έρευνα για πιθανή χρήση της στη θεραπεία του συνδρόμου του ευερέθιστου εντέρου (US National Institutes of Health 2014). Το αιθέριο έλαιο και τα φύλλα μέντας έχουν ακόμη χρησιμοποιηθεί δια της εσωτερικής οδού ως αντισπασμωδικά για τους αγωγούς του ανώτερου γαστρεντερικού σωλήνα και της χολής, καθώς και για τη θεραπεία της καταρροής της αναπνευστικής οδού και της φλεγμονής του βλεννογόνου του στόματος. Το αιθέριο έλαιο πιστεύεται ότι μπορεί να απαλύνει ή να θεραπεύσει συμπτώματα όπως η ναυτία, ο έμετος, ο κοιλιακός πόνος, η δυσπεψία και το φούσκωμα (US

National Library of Medicine 2010, Encyclopaedia Britannica 2009, Boon & Smith 2004) αν και τα περισσότερα από αυτά τα αποτελέσματα δεν έχουν επαρκώς αποδειχθεί ερευνητικά στον άνθρωπο (US National Library of Medicine 2015). Η μινθόλη και το αιθέριο έλαιο της μέντας χρησιμοποιούνται ακόμη στην αρωματοθεραπεία, η οποία μπορεί να έχει κλινική χρήση για την άμβλυση της μεταχειρουργικής ναυτίας (US National Institutes of Health 2014, Hunt et al. 2013). Θα πρέπει όμως ιδιαίτερα να επισημανθεί και το γεγονός ότι μολονότι η μέντα χρησιμοποιείται σε πολλά καταναλωτικά προϊόντα, μπορεί να προκαλέσει αλλεργικές αντιδράσεις σε μερικούς ανθρώπους, προκαλώντας συμπτώματα όπως κράμπες στην κοιλιά, διάρροια, πονοκεφάλους, αίσθημα καύσου, μυρμηκίαση ή μούδιασμα γύρω από το στόμα, αναφυλαξία ή δερματίτιδα εξ επαφής (US National Institutes of Health 2014, Bayat & Borici-Mazi 2014).

1.13 ΟΙ ΠΡΟΟΠΤΙΚΕΣ ΤΗΣ ΚΑΛΛΙΕΡΓΕΙΑΣ ΜΕΝΤΑΣ ΣΤΗΝ ΕΛΛΑΔΑ

Παρά το γεγονός ότι η καλλιέργεια της μέντας στην Ελλάδα έχει ξεκινήσει εδώ και δεκαετίες, εξακολουθεί να θεωρείται ένα νέο σχετικά πεδίο δράσης για τον ελλαδικό χώρο, προσφέροντας μια εναλλακτική δυναμική στον πρωτογενή τομέα, ενώ δίνει ώθηση και στον δευτερογενή τομέα της μεταποίησης. Και αυτό γιατί τα τελευταία χρόνια σε όλες τις διεθνείς αγορές, η ζήτηση για προϊόντα αρωματικών φαρμακευτικών φυτών διαρκώς αυξάνεται. Τα νωπά ή αποξηραμένα μέρη των φυτών αυτών, αλλά και τα πολύ υψηλότερης οικονομικής αξίας δευτερογενή προϊόντα τους όπως τα αιθέρια έλαια ή/και τα εκχυλίσματά τους, κατέχουν ιδιαίτερα σημαντική θέση σε αυτήν την κατηγορία φυτικών προϊόντων λόγω των πολλών και διαφορετικών χρήσεων και εφαρμογών τους σε τομείς όπως η βιομηχανία τροφίμων και ποτών, η φαρμακοβιομηχανία και η βιομηχανία καλλυντικών. Άλλωστε, οι εδαφολογικές και κλιματικές συνθήκες της χώρας μας ευνοούν ιδιαίτερα την ανάπτυξη αρωματικών φυτών που δίνουν προϊόντα εξαιρετικής ποιότητας. Η Ελλάδα θεωρείται μια από τις πλουσιότερες χώρες σε αρωματικά και φαρμακευτικά φυτά, γεγονός που ανοίγει νέους και αρκετά προσοδοφόρους δρόμους στις αγροτικές καλλιέργειες, αν υπάρξει η απαιτούμενη οργάνωση για να αξιοποιηθούν.

Η καλλιέργεια αρωματικών φυτών μοιάζει να αποτελεί αντίδοτο στις σημερινές δύσκολες συνθήκες που δημιουργεί η οικονομική κρίση, γιατί μπορεί να εξελιχθεί σε έναν ιδιαίτερα δυναμικό κλάδο της αγροτικής παραγωγής, με μεγάλες προοπτικές ανάπτυξης. Τα αρωματικά φυτά μπορούν να αποτελέσουν πρωταρχικό παράγοντα στην αναδιάρθρωση των καλλιεργειών της χώρας και να συμβάλουν όχι μόνο στη δημιουργία συμπληρωματικού εισοδήματος αλλά και να εξελιχθούν σε έναν από τους δυναμικούς κλάδους της αγροτικής παραγωγής. Ακόμη, μπορούν να συντελέσουν στην ανάπτυξη του δευτερογενούς τομέα της οικονομίας με την κατασκευή και λειτουργία βιομηχανικών μονάδων επεξεργασίας προϊόντων αρωματικών-φαρμακευτικών φυτών, συμβάλλοντας έτσι στην μείωση της ανεργίας και την παραμονή του πληθυσμού τόσο στις περιοχές όπου θα καλλιεργηθούν όσο και στις περιοχές όπου θα ιδρυθούν οι μονάδες επεξεργασίας. Επίσης, μπορούν να συμβάλλουν στην αειφόρο παραγωγή των εδαφών λόγω του πολυετούς χαρακτήρα των περισσότερων αρωματικών φυτών, καθώς και της ελάχιστης απαίτησης που έχουν σε μηχανική κατεργασία του εδάφους, προστατεύοντας έτσι και το περιβάλλον εξαιτίας του περιορισμού των χημικών επεμβάσεων λόγω της καταλληλότητας των εδαφών για την εφαρμογή της βιολογικής γεωργίας. Επιπλέον, οι καλλιέργειες αυτές δεν υπόκεινται σε περιορισμούς επέκτασης από την Ε.Ε. Αξίζει πάντως να σημειωθεί ότι εκτάσεις τεσσάρων-πέντε συνολικά στρεμμάτων είναι συνήθως πάρα πολύ μικρές για πραγματικά έσοδα, διαθέτοντας χύδην ξηρά αρωματικά φυτά. Για να είναι κερδοφόρες οι πωλήσεις αυτών των υλικών θα πρέπει να επεκταθεί η παραγωγή τους.

Τα αρωματικά και φαρμακευτικά φυτά μπορούν να καλλιεργηθούν σε φτωχές, ορεινές και ημιορεινές περιοχές. Τέτοιες εκτάσεις υπάρχουν πολλές στη χώρα μας και ανέρχονται περίπου στο 44% της συνολικά καλλιεργήσιμης γης, ένα σημαντικό ποσοστό στο οποίο υπάρχει η δυνατότητα εκμετάλλευσής τους προκειμένου να αποδώσουν ένα σοβαρό συμπληρωματικό εισόδημα στους κατοίκους της υπαίθρου. Σε περιοχές ορεινές και ημιορεινές, η ανταγωνιστικότητα των αρωματικών φυτών έναντι άλλων καλλιεργειών, κυρίως σιτηρών, είναι αναμφισβήτητη.

Παρά τις μεγάλες απαιτήσεις που έχει η αρδευτική καλλιέργεια της μέντας και το υψηλότερο κόστος παραγωγής από άλλες ξηρικές καλλιέργειες, οι αποδόσεις σε έσοδα αποζημιώνουν τους επίδοξους καλλιεργητές. Όλοι οι πιθανοί χειρισμοί μετά τη συγκομιδή όπως η ξήρανση, η κοπή, η διαλογή, η αποθήκευση, κ.ά., έχουν ιδιαίτερη σημασία γιατί

προσδίδουν υπεραξία στο προϊόν, όμως πρέπει να γίνονται με ιδιαίτερη προσοχή και με τα σωστά μέσα, ώστε το τελικό προϊόν να είναι υψηλής ποιότητας. Βέβαια η ποιοτική και ποσοτική απόδοσή των καλλιεργειών είναι συνάρτηση πολλών ακόμη παραγόντων που πρέπει να ληφθούν υπόψη, όπως το έδαφος, το κλίμα της περιοχής, η παρουσία αρδευτικού νερού, κ.ά.

Οι αποδόσεις φθάνουν τα 1.500-2.000 κιλά χλωρού βάρους ανά στρέμμα, τα οποία μετά την ξήρανσή τους σε θερμοκρασία 45 °C αποδίδουν περί τα 500 κιλά ξηρής δρόγης. Η τιμή πώλησης ξηρής μέντας συμβατικής καλλιέργειας κυμαίνεται μεταξύ 2-2,5 ευρώ το κιλό, ενώ η τιμή ξηρής μέντας βιολογικής καλλιέργειας κινείται στα επίπεδα των 6-7 ευρώ το κιλό.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2. ΤΟ ΑΡΓΙΛΙΟ (Al) ΚΑΙ Η ΤΟΞΙΚΟΤΗΤΑ ΤΟΥ ΣΤΑ ΦΥΤΑ

2.1 ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Η τοξικότητα του αργιλίου είναι η πιο διαδεδομένη μορφή τοξικότητας μετάλλου στα φυτά και συναγωνίζεται μόνο με αυτήν της αλατότητας. Η τοξικότητα Al εμφανίζεται μόνο σε εδάφη με τιμές pH μικρότερες του 5,5 εξαιτίας της εξάρτησης της διαλυτότητάς του από το pH, και παρουσιάζεται πιο σοβαρή σε εδάφη με χαμηλή περιεκτικότητα σε αλκαλικές ουσίες και φτωχά σε Ca και Mg. Εκτιμάται ότι το 40% των καλλιεργήσιμων εδαφών όλου του κόσμου είναι όξινο και, ως εκ τούτου ο κίνδυνος τοξικότητας του Al δεν μπορεί να παραβλεφθεί (Von Uexküll & Mutert 1995). Το θέμα γίνεται ακόμη πιο σοβαρό από το γεγονός ότι τα περισσότερα από αυτά τα εδάφη βρίσκονται σε αναπτυσσόμενες χώρες της Νότιας Αμερικής, της Κεντρικής Αφρικής και της Νοτιοανατολικής Ασίας (Sanchez & Logan 1992, Summer & Noble 2003), όπου η παραγωγή τροφίμων μπορεί να είναι κρίσιμη. Στη Βραζιλία μόνο, πάνω από 500 εκατομμύρια εκτάρια, τα οποία αποτελούν περίπου τα δύο τρίτα της χώρας, καλύπτονται από όξινα εδάφη. Η οξύτητα του εδάφους είναι μια φυσική κατάσταση σε τροπικές και υποτροπικές περιοχές, αλλά στις εύκρατες ζώνες αποτελεί ένα αυξανόμενο πρόβλημα που είναι σε μεγάλο βαθμό αποτέλεσμα της όξινης βροχής στις βιομηχανικές περιοχές των ΗΠΑ, του Καναδά και της Ευρώπης.

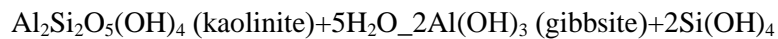
Η βελτίωση των όξινων εδαφών περιπλέκεται από τη δυσκολία προσθήκης ασβέστου στα στρώματα του υπεδάφους και στις περιοχές που καλύπτονται από πολυετείς καλλιέργειες ή δάση, καθώς και από την δυσκολία πρόσβασης σε κεφάλαια και μηχανήματα των αναπτυσσόμενων χωρών. Συνέπεια των παραπάνω είναι ο σχηματισμός στα φυτά ενός σχετικά ρηχού ριζικού συστήματος ευάλωτου σε ξηρασία (Foy et al. 1978). Το θέμα της οξύτητας του εδάφους καθίσταται ακόμη πιο προβληματικό στην περίπτωση φυτών που δεσμεύουν το άζωτο, δεδομένου ότι και τα συμβιωτικά βακτήρια είναι επίσης ευαίσθητα στο Al και την οξύτητα (Hungria & Vargas 2000). Επομένως, η κατανόηση των μηχανισμών τοξικότητας του Al καθώς και των μηχανισμών αντίστασης των φυτών στην τοξικότητα αυτή είναι ιδιαίτερα επιθυμητή και, ως εκ τούτου, αποτέλεσε το επίκεντρο εντατικής έρευνας κατά τη διάρκεια, κυρίως, της προηγούμενης εικοσαετίας. Σημαντική

πρόοδος έχει σημειωθεί μέχρι τώρα στην κατανόηση ορισμένων μηχανισμών αντίστασης των φυτών στην τοξικότητα του Al, αλλά όλα τα αίτια αυτής της τοξικότητας δεν έχουν ακόμη πλήρως διευκρινισθεί (Kochian et al. 2004).

2.2 ΤΟ ΑΙ ΚΑΙ Η ΒΙΟΔΙΑΘΕΣΙΜΟΤΗΤΑ ΤΟΥ ΣΤΟ ΕΔΑΦΟΣ

2.2.1 Το ΑΙ στο έδαφος

Το αργίλιο είναι το πιο άφθονο μεταλλικό στοιχείο, αλλά και το τρίτο πιο κοινό στοιχείο του φλοιού της γης. Τα ανόργανα εδάφη περιέχουν μεγάλες ποσότητες Al, το μεγαλύτερο μέρος των οποίων βρίσκεται στην άργιλο του εδάφους με μορφή αργιλοπυριτικών ορυκτών όπως οι άστριοι, η μίκα, ο καολίνης, οι σηκίτες, και ο βερμικουλίτης, τα οποία δεν προκαλούν κίνδυνο τοξικότητας (Allen & Hajek 1989). Καθώς τα εδάφη διαβρώνονται διαρκώς από τις καιρικές συνθήκες, ειδικά από ισχυρές βροχοπτώσεις και θερμά κλίματα, το πυρίτιο με τη μορφή $\text{Si}(\text{OH})_4$ σε διάλυμα εκπλύνεται μακριά, αφήνοντας πίσω του το αργίλιο στις στερεές μορφές των οξυ-υδροξειδίων του, όπως είναι ο βοημίτης (boehmite) και ο γκιβίτης (gibbsite), σύμφωνα με την αντίδραση (Conyers 1990),



Τα εδάφη αυτά γίνονται πιο όξινα και ταξινομούνται ως Oxisols ή Ultisols. Στα όξινα αυτά εδάφη, ένα μέρος του Al καθίσταται διαλυτό και, επομένως, δυνητικά τοξικό για τα φυτά. Η διαλυτοποίηση αυτή του Al οφείλεται στο υψηλό ιοντικό φορτίο και την μικρή ιονική ακτίνα του, που προκαλούν έντονη πόλωση των 6 μορίων ύδατος με τα οποία κρυσταλλώνεται. Ο υψηλός βαθμός πόλωσης του δεσμού O-H μπορεί να προκαλέσει, ανάλογα με το pH του διαλυτικού μέσου, την διάσπαση ενός ή περισσότερων πρωτονίων:

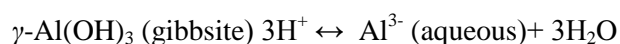


Επομένως, το αργίλιο υπόκειται σε μια σειρά υδρολύσεων που εξαρτώνται από το pH (Orvig 1993). Για λόγους απλούστευσης, οι εν λόγω μορφές υδρόλυσης του Al παρουσιάζονται συχνά χωρίς χαρακτηρισμό των συνδεδεμένων μορίων νερού (n), όπως Al^{3+} ή $\text{Al}(\text{OH})_n^{3-n}$.

Η κυρίαρχη μορφή Al σε ουδέτερο και ελαφρά όξινο pH είναι η ουδέτερη μορφή του υδροξειδίου του $Al(OH)_3$ που είναι αδιάλυτη. Σε τιμές pH όμως πάνω από 7,5 σχηματίζεται $Al(OH)_4^-$ και έτσι το Al καθίσταται και πάλι διαλυτό. Αξίζει να σημειωθεί ότι σε συνθήκες pH με υψηλή αναλογία Al/OH^- , είναι δυνατόν να σχηματιστούν από το $Al(OH)_2^+$ πολυπύρηνες μορφές, εκ των οποίων το πολυκατιόν Al_{13} , $[Al_{13}(OH)_{24}(H_2O)_{12}^{7-}]$ στο οποίο έχει αποδοθεί υψηλή τοξικότητα, είναι ίσως η πιο σημαντική (Parker et al. 1988, Kinraide 1991, Bertsch & Parker 1996, Parker et al. 1989). Κατά συνέπεια, οι τοξικές μορφές Al είναι το τρισθενές κατιόν Al^{3+} , τα μονοπύρηνια υδροξείδια $Al(OH)^{2+}$ και $Al(OH)_2^+$ και το πολυκατιόν Al_{13} (Kinraide 1991, Parker & Bertsch 1992, Kinraide 1991, Cameron et al. 1986, Hue et al. 1986).

2.2.2 Οι μορφές του Al στο έδαφος

Κύρια προϋπόθεση βιοδιαθεσιμότητας του Al του εδάφους είναι η διαλυτοποίησή του (Adams 1984). Η διαλυτοποίηση, ωστόσο, του Al ρυθμίζεται από ορισμένες διεργασίες. Για παράδειγμα, ορυκτά που περιέχουν Al, όπως ο γκιμίτης και ο καολινίτης, μπορούν να διαλυτοποιηθούν κάτω από όξινες συνθήκες και να απελευθερώσουν Al στο διάλυμα, ελέγχοντας έτσι την συγκέντρωση του διαλυτού Al και την δραστηριότητά του (Menzies et al. 1994). Η διαλυτοποίηση του γκιμίτη εκφράζεται από την εξίσωση,



Από την άλλη πλευρά, ορυκτά της αργίλου με αρνητικά φορτία στην επιφάνειά τους, που προκύπτουν από ισομορφική υποκατάσταση ή από υδρόλυση των υδροξυλιομάδων στα άκρα των μορίων, μπορούν να προσλάβουν το Al από το διάλυμα με ηλεκτροστατική έλξη και ανταλλαγή κατιόντων. Έτσι, άμορφα αργιλοπυριτικά μεγάλης επιφάνειας και υψηλών αρνητικών φορτίων, όπως τα Allophane και Imogolite, μπορούν να κατακρατήσουν μεγάλες ποσότητες Al (Wada 1989). Ανάλογη διεργασία κατακράτησης Al μπορεί να πραγματοποιηθεί και από στερεά οργανική ύλη με πολλά αρνητικά φορτία από καρβοξυλικές ομάδες των μορίων της. Η στερεά οργανική ύλη μπορεί επίσης να κατακρατήσει ισχυρά το Al με μια άλλη διεργασία που ονομάζεται ειδική προσρόφηση ή σύμπλεξη. Οι Bloom et al. (1979) επιπλέον υποστήριξαν ότι οι αλληλεπιδράσεις Al-στερεάς οργανικής ύλης είχαν κύριο ρόλο στην εκθετική μείωση του διαλυτού Al

αλουμινίου σε $\text{pH} < 5$. Ακόμη, ανέφεραν μια μείωση του διαλυτού Al κατά 40% μετά την προσθήκη κατά 2% ενός φυλλώδους υλικού σε αποσύνθεση σε έδαφος της κατηγορίας *inceptisol*.

Τα αργιλικά ορυκτά στα εδάφη είναι πολυάριθμα (Allen & Hajek 1989). Εκτός από τα αργιλοπυριτικά και τα οξυδροξείδια του Al, το Al μπορεί να σχηματίσει και δυσδιάλυτες ενώσεις με κοινά ανιόντα του εδάφους, όπως τα φωσφορικά και τα θειικά (Lindsay 1979). Οι ενώσεις Alunite $[\text{KAl}_3(\text{OH})_6(\text{SO}_4)_2]$, basaluminite $[\text{Al}_4(\text{OH})_{10}\text{SO}_4]$ και jurbanite $[\text{Al}(\text{OH})\text{SO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}]$ έχουν βρεθεί σε εδάφη όπου η συγκέντρωση των ριζών SO_4^{2-} ήταν υψηλή από τη λίπανση με γύψο ή από την φυσική παρουσία θεικού οξέος (Menzies et al. 1994, Hue et al. 1985). Με παρατεταμένη φωσφορική λίπανση, η συγκέντρωση του διαλυτού φωσφόρου αυξανόταν με τον χρόνο και ορυκτά Al-P, όπως το Variscite, θα μπορούσαν να σχηματιστούν (Blanchard & Stearman 1984).

Η συγκέντρωση και η δραστηριότητα του Al^{3+} σε διαλύματα εδάφους δεν εξαρτώνται μόνο από τις διεργασίες με τις οποίες το Al κατανέμεται μεταξύ των στερεών και υγρών φάσεων, αλλά επίσης και από τις πολλές αντιδράσεις του σε διάλυμα. Η έκταση αυτών των υδατικών αντιδράσεων εξαρτάται από (Ritchie 1989).

- το pH του διαλύματος,
- την ιοντική ισχύ,
- το είδος και τη συγκέντρωση των υποκαταστατών συμπλοκοποίησης, και
- το είδος και τη συγκέντρωση των ανταγωνιστικών κατιόντων

Σημαντικότερες μεταξύ αυτών των αντιδράσεων είναι η υδρόλυση, ο πολυμερισμός, και η συμπλοκοποίηση με ανόργανα όπως η ρίζα SO_4^{2-} , καθώς και οργανικά ανιόντα όπως τα κιτρικά, μηλικά, κ.α. (Nordstrom & May 1996).

Από τα παραπάνω συνάγεται ότι υπάρχουν πολλές διαφορετικές μορφές Al στα εδαφικά διαλύματα, με πολύ διαφορετική βιοδιαθεσιμότητα ή τοξικότητα (Kinraide 1991, Cameron et al. 1986, Hue et al. 1986). Ένα άλλο συμπέρασμα είναι ότι η συγκέντρωση του Al^{3+} αποτελεί ένα μικρό σχετικά κλάσμα του ολικού διαλυτού Al. Ο Wolt (1991) διαπίστωσε ότι το ελεύθερο Al^{3+} αποτελούσε το 2-61% του συνολικού Al σε εδαφικά διαλύματα όξινων Ultisols, όπου η ρίζα SO_4^{2-} ήταν ο κύριος υποκαταστάτης. Ομοίως, οι Hue et al. (1986) ανέφεραν ότι το 76-93% του συνολικού Al διαλυμάτων δύο όξινων εδαφών Ultisols στην Αλαμπάμα, βρέθηκε να είναι σε μορφή συμπλόκων με χαμηλού

μοριακού βάρους οργανικά οξέα (Hue et al. 1986). Η μη τοξική φύση των οργανικών συμπλόκων του ΑΙ έχει επιβεβαιωθεί από αρκετές μελέτες (Hue et al. 1986, Ma et al. 1997, De la Fuente et al. 1997, Bartlet & Riego 1972, Hue & Amien 1989, Hue 1992).

2.3 ΦΥΤΑ ΠΟΥ ΣΥΣΣΩΡΕΥΟΥΝ ΑΙ

Τα φυτά, σε ό,τι αφορά την συγκέντρωσή τους σε ΑΙ, μπορεί να διακριθούν σε δύο ομάδες; την ομάδα των φυτών που έχουν την τάση να συσσωρεύουν ΑΙ και την ομάδα των φυτών που έχουν την τάση να αποκλείουν το ΑΙ (Watanabe & Osaki 2002). Τα περισσότερα είδη φυτών, ιδίως τα καλλιεργούμενα φυτά, έχουν την τάση να αποκλείουν το ΑΙ.

Η περιεκτικότητα του ΑΙ στα φύλλα των περισσότερων ποωδών φυτών είναι κατά μέσο όρο 200 mg kg⁻¹ φύλλα (Jansen et al. 2002). Ο Chenery (1948, 1949) μέτρησε την περιεκτικότητα του ΑΙ σε φύλλα διαφόρων μονοκοτυλήδων και δικοτυλήδων ειδών και θεώρησε τα φυτά με περιεκτικότητες ΑΙ στα φύλλα ίσες ή μεγαλύτερες από 1000 mg kg⁻¹ ως συσσωρευτές ΑΙ. Η συσσώρευση ΑΙ φαίνεται να είναι ένα πρωτόγονο χαρακτηριστικό, που εμφανίζεται συχνά μεταξύ των πολυετών, ξυλωδών ειδών σε δάση τροπικής βροχής (Jansen et al. 2002, Chenery & Sporne 1976).

Οι Masunaga et al. (1998) μελέτησαν 65 είδη δέντρων και 12 άγνωστα είδη που θεωρούνται συσσωρευτές ΑΙ σε ένα δάσος τροπικής βροχής στη Δυτική Σουμάτρα και πρότειναν την περαιτέρω διαίρεση των συσσωρευτών ΑΙ σε δύο ομάδες: την ομάδα φυτών με συγκεντρώσεις ΑΙ κάτω από 3000 mg kg⁻¹ και την ομάδα φυτών με υψηλότερες συγκεντρώσεις ΑΙ. Αξίζει να σημειωθεί ότι για δέντρα με συγκεντρώσεις ΑΙ στο φύλλωμα μεγαλύτερες από 3000 mg kg⁻¹, παρατηρήθηκαν θετικές συσχετίσεις μεταξύ των συγκεντρώσεων του ΑΙ και των συγκεντρώσεων του φωσφόρου ή πυριτίου στα φύλλα.

Παρά το γεγονός ότι ο Chenery (1949) ποτέ δεν θεώρησε τα γυμνόσπερμα ως συσσωρευτές ΑΙ, οι Truman et al. (1986) υποστήριξαν ότι τα περισσότερα είδη πεύκης είναι επαμφοτερίζοντες συσσωρευτές ΑΙ. Στην Αυστραλία, οι συγκεντρώσεις του ΑΙ του φυλλώματος βρέθηκαν στην περιοχή 321-1.412 mg kg⁻¹ για πεύκη *Pinus radiata* D. Don, 51-1251 mg kg⁻¹ για πεύκη *Pinus elliotii* Engelm., και 643-2.173 mg kg⁻¹ για πεύκη *Pinus taeda* L. (Humphreys & Truman 1964).

Το τσάι (*Camellia sinensis* Kuntze) είναι ένα καλλιεργούμενο φυτό που θεωρείται συσσωρευτής Al με συγκέντρωση Al 30-700 mg kg⁻¹ σε ώριμα φύλλα, αλλά πολύ χαμηλότερες συγκεντρώσεις (600 mg kg⁻¹) στα νεαρά φύλλα (Matsumoto et al. 1976). Το μεγαλύτερο μέρος του Al εντοπίστηκε στα κυτταρικά τοιχώματα της επιδερμίδας των ώριμων φύλλων (Matsumoto et al. 1976). Ένα άλλο φυτό πολύ γνωστό ως συσσωρευτής Al είναι η ορτανσία (*Hydrangea macrophylla* Ser.), η οποία έχει μπλε σέπαλα όταν το φυτό καλλιεργείται σε όξινα εδάφη και κόκκινα σέπαλα όταν καλλιεργείται σε αλκαλικά εδάφη. Το μπλε χρώμα των σεπάλων της ορτανσίας οφείλεται σε συμπλοκοποίηση του Al με την ανθοκυανίνη, 3-γλυκοζίτης της δελφινιδίνης και την συνχρωστική, 3-καφεοϋλοκινικό οξύ (Takeda et al. 1985).

2.4 ΤΑ ΣΥΜΠΤΩΜΑΤΑ ΤΗΣ ΤΟΞΙΚΟΤΗΤΑΣ ΤΟΥ ΑΙ ΣΤΑ ΦΥΤΑ

Το πιο σημαντικό σύμπτωμα της τοξικότητας του Al είναι η αναστολή της ανάπτυξης των ριζών, η οποία μπορεί συνήθως να ανιχνευθεί εντός 30 λεπτών έως 2 ώρες, ακόμη και σε μικρομοριακές συγκεντρώσεις Al (Barcelo & Poschenrieder 2002). Ωστόσο, οι μηχανισμοί αυτής της αναστολής δεν έχουν ακόμη καλά διευκρινιστεί. Οι προσβεβλημένες από το Al ρίζες γίνονται κοντόχοντρες και συχνά αποκτούν μια καστανωπή απόχρωση. Η λεπτή διακλάδωση και οι τρίχες των ριζών μειώνονται, ενώ το ριζικό σύστημα συχνά παίρνει μια 'κοραλλοειδή' εμφάνιση (Clarkson 1965). Επιπλέον, στην κορυφή της ρίζας παρατηρούνται εύκολα ρωγμές στην επιδερμίδα. Ανόμοια και ακτινική επέκταση των κυττάρων του φλοιού προκαλεί πάχυνση της ρίζας και μηχανική καταπόνηση στην επιδερμίδα (Ciamprorona 2002).

Ένα από τα πρώτα συμπτώματα της τοξικότητας του Al είναι και ο σχηματισμός του πολυσακχαρίτη καλλόζη στις ρίζες. Χρησιμοποιώντας φθορισμομετρία, η καλλόζη ταυτοποιήθηκε σε ρίζες σόγιας 2 ώρες μετά από έκθεση σε 50 μM Al (Horst et al. 1992).

Εναπόθεση λιγνίνης 3 ώρες μετά από έκθεση σε 50 μM Al διαπιστώθηκε επίσης σε κύτταρα φλοιού σίτου στα άκρα της (Sasaki et al. 1996). Η λιγνίνη βρέθηκε σε κύτταρα με κατεστραμμένες μεμβράνες πλάσματος και οι Sasaki et al. (1997) πρότειναν την επαγόμενη από το Al ξυλοποίηση ως δείκτη τοξικότητας του Al που συνδέεται στενά με την αναστολή της επιμήκυνσης της ρίζας.

Κύτταρα τα οποία έχουν αναφερθεί ότι επηρεάζονται από το Al είναι η καλύπτρα της ρίζας, το μερίστωμα, τα κύτταρα επιμήκυνσης, τα ριζικά τριχίδια καθώς και οι επιγενείς ρίζες τους (Foy et al. 1978, Rengel 1996). Τα άκρα της ρίζας συνιστούν την πιο ευαίσθητη στο Al περιοχή, όπως έχει αποδειχθεί εκθέτοντας μόνο ορισμένες περιοχές της ρίζας στην δράση του Al (Ryan et al. 1993). Η αναστολή της ανάπτυξης των ριζών θεωρείται ότι είναι κυρίως το αποτέλεσμα της αναστολής της επιμήκυνσης των κυττάρων τουλάχιστον στα πρώτα στάδια τοξικότητας, ενώ σε μεταγενέστερα στάδια και η μειωμένη διαίρεση των κυττάρων μπορεί προφανώς να επηρεάσει την ανάπτυξη (Kochian 1995, Barcelo & Poschenrieder 2002, Ciamporova 2002).

Μολονότι τα συμπτώματα της τοξικότητας του Al εκδηλώνονται επίσης και στους βλαστούς, συνήθως τα συμπτώματα αυτά θεωρούνται συνέπεια της βλάβης του ριζικού συστήματος. Οι πιο κοινές αντιδράσεις των βλαστών στην τοξικότητα του Al είναι κυτταρικές και υπερδομικές μεταβολές στα φύλλα, μειωμένο άνοιγμα των στομάτων, ελαττωμένη φωτοσυνθετική δραστηριότητα, χλώρωση και νέκρωση του φυλλώματος. Η μακροχρόνια έκθεση σε Al και η αναστολή της ανάπτυξης της ρίζας οδηγούν γενικά σε ελλείψεις θρεπτικών συστατικών, κυρίως των P, K, Ca και Mg (Haug & Vitorello 1996). Τελική συνέπεια όλων αυτών είναι η μείωση της βιομάζας των φυτών. Εξαιρουμένων όμως φυτών, όπως τα φυτά τσαγιού, που συσσωρεύουν Al, οι ποσότητες Al που μεταφέρονται γενικά στους βλαστούς είναι μικρές (Watanabe & Osaki 2002). Συνήθως, η έκθεση σε Al μειώνει την βιομάζα των ριζών σε μεγαλύτερο βαθμό από ό, τι την βιομάζα των βλαστών, με αποτέλεσμα την μειωμένη αναλογία ρίζας/βλαστού (Raynal et al. 1990, McCanny et al. 1995, Thornton et al. 1987).

Κύριοι παράγοντες που επηρεάζουν την σοβαρότητα της τοξικότητας του Al στις ρίζες, είναι οι συγκεντρώσεις του Ca^{2+} και άλλων κατιόντων στο εξωτερικό διάλυμα, η ιοντική ισχύς των διαλυμάτων, η θερμοκρασία, η παρουσία ενώσεων με τάση σχηματισμού συμπλόκων, ο κυτταρικός τύπος και ο γενότυπος των φυτών (Foy et al. 1978, Kinraide & Parker 1987).

2.5 ΚΥΡΙΟΙ ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΙ ΤΗΣ ΤΟΞΙΚΟΤΗΤΑΣ ΤΟΥ ΑΙ ΣΤΑ ΦΥΤΑ

Σοβαρή ασυμφωνία απόψεων έχει καταγραφεί σχετικά με τους μηχανισμούς τοξικότητας του ΑΙ στα φυτά (Barcelo & Poschenrieder 2002, Kochian 1995, Kochian & Jones 1997, Matsumoto 2000). Πολλοί μηχανισμοί έχουν προταθεί, αλλά όλοι χρήζουν περαιτέρω υποστήριξης από πιο πειστικά αποδεικτικά στοιχεία. Παρόλα αυτά, οι προταθέντες μηχανισμοί τοξικότητας του ΑΙ μπορεί να διαιρεθούν σε εκείνους που επηρεάζουν τον μεταβολισμό των φωσφορικών ή/και των νουκλεοτιδίων, τη δομή και λειτουργία των κυτταρικών τοιχωμάτων, τη δομή και λειτουργία των μεμβρανών, τους μεταφορείς μεμβράνης, την κυτταροσκελετική δυναμική, την μεταγωγή σήματος και την οξειδωτική καταπόνηση.

Το ΑΙ παρουσιάζει τάσεις ισχυρής σύζευξης με το DNA, προφανώς στον φωσφορικό σκελετό του ή εναλλακτικά στις συναφείς ιστόνες (Matsumoto 1991). Οι τάσεις αυτές οδήγησαν στη διαμόρφωση ενός από τους πρώτους μηχανισμούς τοξικότητας, σύμφωνα με τον οποίο οι αλληλεπιδράσεις του ΑΙ με το πυρηνικό DNA μπορούν να προκαλέσουν μείωση της διαίρεσης των κυττάρων.

Το ΑΙ παρουσιάζει επίσης υψηλή τάση σύζευξης με τα τριφωσφορικά νουκλεοτίδια (ATP). Η ιδιότητα αυτή οδήγησε σε έναν άλλο μηχανισμό τοξικότητας που βασίζεται στην σύνδεση του με το ATP του κυτταροπλάσματος (Pettersson & Bergman, 1989).

Το ΑΙ μπορεί ακόμη να μεταβάλλει τη δομή της μεμβράνης του πλάσματος (Zhao et al. 1987) και έχει έντονη επίδραση στις ροές των ιόντων κατά μήκος της μεμβράνης, ιδιαίτερα στην πρόσληψη του Ca^{2+} (Liu & Luan 2001). Έχει επίσης υποδειχθεί ότι το ΑΙ επηρεάζει τις φυσικές ιδιότητες των μεμβρανών σε κύτταρα νευροβλαστώματος (Verstraeten et al. 2002).

Συχνά, η τοξικότητα του ΑΙ συνδέεται με το Ca^{2+} (Rengel 1992, Rengel & Zhang 2003) είτε λόγω των επαγόμενων από το ΑΙ διαταραχών του μεταβολισμού των κυτταρικών Ca^{2+} ή λόγω της προκαλούμενης από το Ca^{2+} βελτίωσης της τοξικότητας του ΑΙ (Kinraide & Parker 1987). Σε αρκετές έρευνες διαπιστώθηκαν επαγόμενες από το ΑΙ μεταβολές στη δομή της καλμοδουλίνης, η οποία είναι ο κύριος διαμεσολαβητής της ενδοκυτταρικής σηματοδότησης του Ca^{2+} και ξεκίνησαν έρευνες σχετικά με το ρόλο της καλμοδουλίνης στην τοξικότητα του ΑΙ (Haug & Vitorello 1996). Επιπλέον διερευνήθηκε

η διαμεσολάβηση του φωσφοϊνοσιτιδίου στην μεταγωγή σήματος, μιας οδού η οποία επίσης εμπλέκει το Ca^{2+} ως ενδοκυτταρικό αγγελιοφόρο, με σκοπό τη διαμόρφωση ενός άλλου κύριου μηχανισμού της τοξικότητας του Al σε φυτικά κύτταρα (Jones & Kochian 1995, Jones et al. 1995).

Τα τελευταία έτη, σημαντικά αποδεικτικά στοιχεία της βιβλιογραφίας καταδεικνύουν ότι το Al προάγει την υπεροξείδωση των λιπιδίων (Cakmak & Horst 1991, Yamamoto et al. 2001), την έκφραση των γονιδίων της οξειδωτικής καταπόνησης (Richards et al. 1998, Milla et al. 2002) και την βελτίωση της τοξικότητας του Al σε φυτά μετασχηματισμένα με γονίδια οξειδωτικής καταπόνησης (Ezaki et al. 2000).

Ωστόσο, το ερώτημα κατά πόσο η οξειδωτική καταπόνηση που προκαλείται από το Al είναι μια πρωτογενής ή δευτερογενής επίπτωση, εξακολουθεί να αποτελεί θέμα συζήτησης και η έρευνα συνεχίζεται. Μολονότι η λιπιδική υπεροξείδωση παρατηρείται συχνά (Ono et al. 1995, Peixoto et al. 2001) και είναι ένα πρώιμο σύμπτωμα, οι Yamamoto et al. (2001) υποστήριξαν ότι δεν είναι η κύρια αιτία της τοξικότητας του Al.

Παρά το γεγονός ότι η οξειδωτική καταπόνηση, όπως είναι καλά γνωστό, επιταχύνεται από τα βαρέα μέταλλα, η προ-οξειδωτική δράση του Al, ενός μη οξειδοαναγωγικά-δραστικού μετάλλου, παρουσιάζει ενδιαφέρον. Αφού το Al δεν μπορεί να προκαλέσει οξειδωτική καταπόνηση απευθείας, πρέπει να το πράξει από την επιδρασή του επί υποστρωμάτων της οξείδωσης, όπως είναι τα λιπίδια της μεμβράνης ή επί άλλων προ-οξειδωτικών, όπως είναι ο σίδηρος (Exley 2004). Δεν είναι ακόμη γνωστό, ποιοι από αυτούς τους μηχανισμούς λειτουργούν στα κύτταρα.

Στη βιβλιογραφία, η οξειδωτική καταπόνηση που προκαλείται από το Al στα φυτά, συχνότερα αποδίδεται σε μεταβολές της δομής των μεμβρανών από το Al, οι οποίες στη συνέχεια ευνοούν αλυσιδωτές αντιδράσεις ελευθέρων ριζών που προκαλούνται από ιόντα Fe (Yamamoto et al. 2002). Αυτό δεν αποτελεί έκπληξη, δεδομένου ότι το Al είναι γνωστό ότι επηρεάζει την δομή των μεμβρανών, ενώ η παρουσία του σιδήρου έχει αποδειχθεί ότι επιταχύνει την υπεροξείδωση των μεμβρανών που προκαλείται από το Al (Ono et al. 1995, Yamamoto et al. 1997). Οι επιπτώσεις του Al στο αντιοξειδωτικό σύστημα των κυττάρων δεν μπορεί να μην λαμβάνονται υπόψη και σχετικές μελέτες συνεχώς εμφανίζονται στη βιβλιογραφία (Devi et al. 2003, Guo et al. 2004). ωστόσο, θα πρέπει να έχουμε κατά νου

ότι η ενεργοποίηση του κυτταρικού αντιοξειδωτικού συστήματος είναι μια γενική αντίδραση στην καταπόνηση και μπορεί να μην οφείλεται ειδικά στην τοξικότητα του AI.

Ένας από τους πιο ενδιαφέροντες μηχανισμούς είναι αυτός των Horst et al. (1999), σύμφωνα με τον οποίο η πρωταρχική θέση της τοξικότητας του AI εδράζεται στην αλληλουχία CW-PM-CSK, που σημαίνει κυτταρικό τοίχωμα (cell wall)-μεμβράνη πλάσματος (plasma membrane)-κυτταροσκελετός (cytoskeleton).

Ο μηχανισμός αυτός είναι ελκυστικός επειδή είναι ίσως ο μόνος με τη δυνατότητα να ενσωματώσει και να συμβιβάσει ένα μεγάλο μέρος από τις φαινομενικά διαφορετικές και αντικρουόμενες πληροφορίες που έχουν συσσωρευθεί σχετικά με την τοξικότητα του AI. Μερικοί από τους λόγους που ευνοούν αυτόν τον μηχανισμό είναι οι εξής:

- Η τρέχουσα άποψη είναι ότι το κυτταρικό τοίχωμα, η μεμβράνη του πλάσματος και ο κυτταροσκελετός διασυνδέονται, με έναν τρόπο που θα πρέπει ακόμη πλήρως να διευκρινιστεί, και ότι οι διαταραχές σε ένα συστατικό μπορεί να έχουν μεγάλες επιπτώσεις σε ένα άλλο. Αυτό είναι ενδεχομένως συμβατό με το γεγονός ότι το AI αλληλεπιδρά με το κυτταρικό τοίχωμα (Schmohl & Horst 2000), την μεμβράνη του πλάσματος (Ishikawa & Wagatsuma 1998) και τον κυτταροσκελετό (Blancaflor et al. 1998, Sivaguru et al. 1999).
- Αυτός ο μηχανισμός μπορεί να συμβιβάσει τον εντοπισμό του AI στην περιφέρεια του κυττάρου (Vitorello & Haug 1996) με τη συμμετοχή της μεμβράνης του πλάσματος και την απαίτηση ενός πρωτοπλάστη για τη μη ανταλλάξιμη πρόσληψη του AI.
- Μπορεί επίσης να είναι σε θέση να εξηγήσει τη γενική σχέση μεταξύ των ρυθμών ανάπτυξης και την ευαισθησία στο AI και επίσης να δικαιολογήσει γιατί ορισμένοι τύποι κυττάρων είναι πιο ευαίσθητοι στο AI, όπως τα κύτταρα τριχών από τη ρίζα.

Δυστυχώς, η γνώση μας για αυτό το σύστημα εξακολουθεί να είναι κακή, αλλά τα συστατικά του και οι λειτουργίες τους, εξελίσσονται με γρήγορο ρυθμό (Baluska et al. 2003). Στο σύστημα αυτό, υπάρχει πιθανώς αφθονία πιθανών στόχων για το AI.

2.6 ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΙ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ ΓΙΑ ΑΠΟΦΥΓΗ Η ΑΝΟΧΗ ΣΤΟ ΑΙ

Οι μηχανισμοί σύμφωνα με τους οποίους ένα φυτό μπορεί να αποφύγει ή να ανεχθεί την τοξικότητα του ΑΙ είναι δύο τύπων. Ο πρώτος τύπος αφορά τους μηχανισμούς που στηρίζονται στον αποκλεισμό του ΑΙ από τον συμπλάστη, ενώ ο δεύτερος στους μηχανισμούς που στηρίζονται στην εσωτερική ανοχή του ΑΙ στον συμπλάστη (Taylor 1991, 1995, Matsumoto 2000, Kochian et al. 2002, 2004, Barcelo & Poschenrieder 2002).

2.6.1 Μηχανισμοί των φυτών για αποφυγή του ΑΙ

Οι Horst et al. (1983) ανέφεραν ότι τα άκρα της ρίζας μιας ποικιλίας κουκιών (*Vigna unguiculata* Walp.) με ανοχή στο ΑΙ παρουσίασαν χαμηλότερη συγκέντρωση ΑΙ σε σχέση με ποικιλία που ήταν ευαίσθητη στο ΑΙ, γεγονός που υποδείκνυε ότι η μειωμένη απορρόφηση του ΑΙ στα άκρα της ρίζας ήταν υπεύθυνη για την μεγαλύτερη ανοχή στο ΑΙ. Οι Rincon και Gonzales (1992) επίσης έδειξαν ότι η συγκέντρωση του ΑΙ ήταν 9 έως 13 φορές μεγαλύτερη στα άκρα της ρίζας μιας ποικιλίας σίτου ευαίσθητης στο ΑΙ σε σχέση με άλλη ποικιλία με ανοχή στο ΑΙ. Παρόμοια αποτελέσματα αναφέρθηκαν από τους Delhaize et al. (1993), οι οποίοι έδειξαν ότι οι κορυφές της ρίζας σίτου ευαίσθητου στο ΑΙ συσσωρεύαν 5 έως 10 φορές περισσότερο ΑΙ σε σχέση με ανεκτικό στο ΑΙ σίτο. Αυτά τα αποτελέσματα δείχνουν ότι ο αποκλεισμός του αργιλίου λαμβάνει χώρα σε αρκετά είδη φυτών. Οι πιθανοί μηχανισμοί αποφυγής του ΑΙ περιλαμβάνουν την αντίδραση της ρίζας για αποφυγή του ΑΙ, την απέκκριση οργανικών οξέων, την απέκκριση φαινολικών ουσιών, την αλκαλοποίηση της ριζόσφαιρας, τη σύζευξη με τα κυτταρικά τοιχώματα και τη σύζευξη με την επιφάνεια της μεμβράνης του πλάσματος.

2.6.1.1 Η αντίδραση της ρίζας του φυτού για αποφυγή του ΑΙ

Οι Hasenstein et al. (1988) δημοσίευσαν έρευνα στην οποία ρίζες καλαμποκιού στράφηκαν μακριά από την πλευρά της ρίζας στην οποία είχε γίνει προσθήκη ΑΙ. Επίσης, η τοξικότητα του ΑΙ θανάτωσε κύτταρα στο κορυφαίο μερίστωμα της ρίζας του αραβόσιτου και οι Boscolo et al. (2003) πιθανολόγησαν ότι αυτό το φαινόμενο θα μπορούσε να οδηγήσει σε απώλεια της κυριαρχίας της κορυφής και μεγαλύτερη ανάπτυξη των πλευρικών ριζών σε περιβάλλοντα με χαμηλότερα επίπεδα ΑΙ.

2.6.1.2 Η απέκκριση οργανικών οξέων

Πολλές μελέτες πραγματοποιήθηκαν την απέκκριση οργανικών οξέων ως έναν μηχανισμό αποφυγής του Al στα φυτά (Kochian et al. 2002, 2004, Ma 2000, Ma et al. 2001). Οι Hue et al. (1986) χρησιμοποίησαν την επιμήκυνση των κορυφαίων ριζών του βαμβακιού ως μέτρο της τοξικότητας του Al για να τεκμηριώσουν την αποτοξικοποίηση των φυτών με προσθήκη διαφόρων χαμηλού μοριακού βάρους οργανικών οξέων ή των ανιόντων τους. Η σχετική βελτιωτική ικανότητα των οργανικών οξέων ακολουθούσε στενά τη σειρά των συντελεστών σταθερότητας των συμπλόκων Al-οργανικού οξέος (Κιτρικό>Οξαλικό>Ταρταρικό>Μηλικό>Οξικό). Η σταθερότητα αυτών των συμπλόκων μεταξύ του Al και των οργανικών ανιόντων ή μορίων φαινόταν να είναι υπεύθυνη για την αποτοξικοποίηση των φυτών (Hue et al. 1986).

Το πρώτο αποδεικτικό στοιχείο της επαγόμενης από το Al απέκκρισης ενός οργανικού οξέος, προσδιορίστηκε στο φασολάκι, όπου μια ανεκτική στο Al ποικιλία του παρουσίαζε, με την προσθήκη Al, δέκα φορές μεγαλύτερη έκκριση κιτρικού οξέος από ό,τι μια ευαίσθητη στο Al ποικιλία του (Miyasaka et al. 1991). Επίσης, η επαγόμενη από το Al έκκριση μηλικού οξέος από τη ρίζα σίτου ταυτοποιήθηκε διεξοδικά από τους Delhaize et al. (1993), Ryan et al. (1995) και Basu et al. (1994).

Παρά το γεγονός ότι στην βιβλιογραφία ανευρίσκονται άφθονες αποδείξεις για την επαγόμενη από το Al απέκκριση των οργανικών οξέων ως ένας μηχανισμός ανοχής του Al, δεν μπορεί να αποκλειστεί το ενδεχόμενο ότι δεν υπάρχουν και άλλοι μηχανισμοί. Αξίζει να σημειωθεί ότι οι Ishikawa et al. (2000) δεν βρήκαν καμία συσχέτιση μεταξύ ή εντός φυτικών ειδών για απέκκριση οργανικού οξέος και ανοχή Al.

2.6.1.3 Η απέκκριση φαινολικών ουσιών

Οι φαινολικές ουσίες όπως η κερκετίνη, η κατεχίνη, η μορίνη, το χλωρογενικό οξύ, κ.α., είναι δευτερογενείς αρωματικοί μεταβολίτες των φυτών που μπορούν να δεσμεύουν Al (Buchanan et al. 2000, Ofei-Manu et al. 2001). Το πυρίτιο βελτιώνει την τοξικότητα του Al σε ορισμένα φυτά (Hodson & Evans 1995, Cocker et al. 1998). Σε μια ανθεκτική στο Al ποικιλία αραβοσίτου, η προσθήκη πυριτίου και Al πυροδότησε την απέκκριση φαινολικών ενώσεων όπως η κατεχόλη, η κατεχίνη και η κερκετίνη έως και 15 φορές

περισσότερο από ότι σε φυτά χωρίς προσθήκη πυριτίου (Kidd et al. 2001). Ωστόσο, η ικανότητα σύζευξης πολλών από αυτές τις φαινολικές ενώσεις με το Al είναι μεγαλύτερη σε pH 7 από ό, τι σε pH 4,5 (Ofei-Manu et al. 2001).

2.6.1.4 Η σύζευξη με τα κυτταρικά τοιχώματα

Μερικοί ερευνητές παρατήρησαν ότι η ικανότητα ανταλλαγής κατιόντων ριζών γενοτύπων με ανοχή στο Al ήταν χαμηλότερη από εκείνη των γενοτύπων με ευαισθησία στο Al (Mugvira & Elgawhary 1979). Ωστόσο, άλλοι ερευνητές ανέφεραν ότι δεν βρήκαν καμία τέτοια συσχέτιση (Zhang & Taylor 1991, Blamey et al. 1993).

2.6.1.5 Η σύζευξη με την επιφάνεια της μεμβράνης του πλάσματος

Μεταξύ πέντε φυτικών ειδών που διέφεραν ως προς την ανοχή τους στο Al, το δυναμικό ζήτα, που είναι μια εκτίμηση του δυναμικού της επιφάνειας της μεμβράνης του πλάσματος, βρέθηκε από τους Wagatsuma και Akiba (1989) υψηλότερο στα φυτά με ανεκτικότητα στο Al σε σχέση με τα ευαίσθητα φυτά, γεγονός που σημαίνει ότι η επιφάνεια της μεμβράνης ήταν λιγότερο αρνητική στα φυτά με ανεκτικότητα στο Al. Επομένως, τα ευαίσθητα στο Al φυτά είχαν περισσότερα αρνητικά φορτία επί της μεμβράνης του πλάσματος, με αποτέλεσμα την δυνατότητα σύζευξης μεγαλύτερης ποσότητας Al στην επιφάνειά τους. Οι Ishikawa και Wagatsuma (1998) επίσης παρατήρησαν ότι η σύζευξη αυτή του Al στην μεμβράνη του πλάσματος προκαλεί μεγαλύτερη ακαμψία, μειωμένη επεκτασιμότητα, και αυξημένη διαρροή K^{+1} της μεμβράνης, κάτω από υποτονικές συνθήκες.

2.6.2 Μηχανισμοί των φυτών για ανοχή στο Al

Οι μηχανισμοί των φυτών για ανοχή στο Al περιλαμβάνουν την συμπλοκοποίηση με οργανικά οξέα, την συμπλοκοποίηση με φαινολικές ουσίες, την συμπλοκοποίηση με πυρίτιο, και την παγίδευση του Al στα κύτταρα.

2.6.2.1 Η συμπλοκοποίηση με οργανικά οξέα

Στα φύλλα της ορτανσίας, ενός φυτού που συσσωρεύει Al, οι Ma et al. (1997) διαπίστωσαν την ταυτόχρονη παρουσία κιτρικού οξέος και Al με μοριακή αναλογία περίπου 1: 1. Στο φαγόπυρο, που είναι ένας συσσωρευτής Al, το Al βρέθηκε στον ξυλώδη ιστό σε μορφή συμπλόκου με κιτρικό οξύ (Ma & Hiradate 2000), αλλά στα κενοτόπια των κυττάρων των φύλλων σε μορφή συμπλόκου με οξαλικό οξύ (Ma & Hiradate 1998, Shen et al. 2002). Στο *Melastoma malabathricum* L., έναν άλλο συσσωρευτή Al, βρέθηκε στον ξυλώδη χυμό κιτρικό Al που στη συνέχεια μετατράπηκε σε οξαλικό Al για αποθήκευση στα φύλλα (Watanabe et al. 1998, Watanabe & Osaki 2001).

2.6.2.2 Η συμπλοκοποίηση με φαινολικές ουσίες

Σε νεαρά φύλλα και μπουμπούκια τσαγιού, ενός φυτού που είναι συσσωρευτής Al, οι Nagata et al. (1992) διαπίστωσαν ότι το Al ήταν συζευγμένο με κατεχίνη, ενώ στα ώριμα φύλλα το Al ήταν συζευγμένο με φαινολικό οξύ και άλλα οργανικά οξέα. Σε συμφωνία με αυτά τα ευρήματα, οι Ofei-Manu et al. (2001) έδειξαν ότι σε pH 7 που είναι το pH του κυτταροπλάσματος, η ικανότητα σύζευξης του Al με φαινολικές ουσίες ακολουθούσε την σειρά, κερκετίνη>κατεχίνη>χλωρογενικό οξύ> μορίνη> οργανικά οξέα. Μεταξύ δέκα ξυλωδών ειδών φυτών και δύο ειδών καλλιεργειών-δεικτών, βρέθηκε μια θετική γραμμική συσχέτιση μεταξύ των φαινολικών ουσιών της ρίζας και την ανοχή στο Al, με βάση την επαγόμενη από το Al μείωση της επιμήκυνσης της ρίζας (Ofei-Manu et al. 2001).

2.6.2.3 Η συμπλοκοποίηση με πυρίτιο

Οι Cocker et al. (1998) υποστήριξαν ότι η βελτίωση της τοξικότητας του Al από το πυρίτιο οφείλεται στο σχηματισμό μιας αργιλοπυριτικής ένωσης στον αποπλάστη της ρίζας. Οι Hodson και Sangster (1999) έδειξαν ότι η συναπόθεση Al και πυριτίου σε βελόνες κωνοφόρων ήταν υπεύθυνη για την αποτοξικοποίηση του Al από το πυρίτιο. Οι Hodson και Evans (1995) συνεξέτασαν τα αποδεικτικά στοιχεία υποστήριξης των διαφόρων μηχανισμών βελτίωσης της τοξικότητας του Al από πυρίτιο, και διέκριναν τα φυτά σε τέσσερις ομάδες εκ των οποίων η πρώτη αφορά τους συσσωρευτές Al σε

δενδροειδή δικοτυλήδονα, η δεύτερη τους συσσωρευτές πυριτίου σε αγρωστώδη, η τρίτη τα γυμνόσπερμα και δενδροειδή δικοτυλήδονα με μέτριες ποσότητες Al και πυριτίου, ενώ η τέταρτη τα ποώδη δικοτυλήδονα που αποκλείουν το Al και το πυρίτιο. Προφανώς, το Al μπορεί να συναποθέεται με το πυρίτιο μόνο σε φυτά που συσσωρεύουν και τα δύο αυτά στοιχεία. Οι Hodson και Sangster (1993) διαπίστωσαν συναπόθεση του Al και πυριτίου στο εξωτερικό εφαιπτόμενο τοίχωμα της ενδοδερμίδας του σόργου.

2.6.2.4 Η παγίδευση του Al στα φυτικά κύτταρα

Ο Fiskesjo (1990) διατύπωσε την άποψη ότι το Al θα μπορούσε να παγιδευτεί σε κύτταρα των άκρων των ριζών, τα οποία στη συνέχεια να αποσπαστούν και να αποβληθούν από τις ρίζες. Σε συμφωνία με αυτή την υπόθεση, αποσπασμένα κύτταρα των άκρων των ριζών από φασολάκια θανατώθηκαν από το Al μέσα σε 2 ώρες έκθεσης σε αυτό (Miyasaka & Hawes 2001).

Ένα επαναλαμβανόμενο πρότυπο κυτταρικού θανάτου παρατηρήθηκε σε ρίζες σίτου ανεκτικού σε Al μετά από 8 ώρες έκθεσή του σε Al, με μια αύξηση της δραστηριότητας της οξαλικής οξειδάσης και την παραγωγή H_2O_2 μετά από 24 ώρες (Delisle et al. 2001). Οι Delisle et al. (2001) πιθανολόγησαν ότι ο κυτταρικός θάνατος θα μπορούσε να είναι ένας τρόπος για τα κύτταρα των άκρων της ρίζας να παγιδεύσουν ή να αποκλείσουν το Al από τους υγιείς ιστούς. Παρουσιάζει ενδιαφέρον το γεγονός ότι μια αντίδραση υπερευαισθησίας κυτταρικού θανάτου είναι ένας κοινός τρόπος για τα φυτά να παγιδεύσουν παθογόνα χωρίς να τους επιτραπεί να εξαπλωθούν σε άλλα κύτταρα (Hamel et al. 1998).

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3. ΤΟ ΠΥΡΙΤΙΟ (Si) ΚΑΙ Η ΔΡΑΣΗ ΤΟΥ ΣΤΑ ΦΥΤΑ

3.1 ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Το πυρίτιο, με μοριακό βάρος 28,08 είναι ένα μεταλλοειδές, έτοιμο να αποβάλλει ή να συνεισφέρει τα τέσσερα εξωτερικά του ηλεκτρόνια, σχηματίζοντας τυπικά τέσσερις δεσμούς. Όπως και στον άνθρακα, τα τέσσερα δεσμικά του ηλεκτρόνια επιτρέπουν στο πυρίτιο να συνδυαστεί με πολλά άλλα χημικά στοιχεία ή ομάδες αυτών και να σχηματίσει έτσι μια μεγάλη ποικιλία χημικών ενώσεων. Ωστόσο, αντίθετα από τον άνθρακα, το πυρίτιο μπορεί να δεχτεί επιπλέον ηλεκτρόνια και να σχηματίσει πέντε ή και έξι δεσμούς σε μερικές φορές πιο ασταθή πυριτική μορφή.

Είναι ένα στοιχείο που βρίσκεται σχεδόν παντού, αφού αποτελεί το δεύτερο πιο άφθονο στοιχείο του εδάφους μετά το οξυγόνο και συνιστά περίπου το 28% του φλοιού της Γης. Ωστόσο, οι περισσότερες πηγές Si στο έδαφος απαντούν με μορφή κρυσταλλικών αργιλοπυριτικών αλάτων, τα οποία είναι αδιάλυτα και, επομένως, όχι άμεσα διαθέσιμα για τα φυτά (Richmond & Sussman 2003). Η φυτοδιαθέσιμη μορφή του Si είναι το μονοπυριτικό οξύ (H_4SiO_4), το οποίο βρίσκεται στο διάλυμα του εδάφους των ριζών των φυτών σε συγκεντρώσεις 0,1-0,6 mM (Gunnarsson & Arnorsson 2000), δηλαδή σε συγκεντρώσεις που είναι περίπου κατά δύο τάξεις μεγέθους υψηλότερες από αυτές του φωσφόρου (P) στα διαλύματα εδάφους (Epstein 1994, 1999). Το Si περιέχεται σε όλα τα χερσαία φυτά σε διάφορες ποσότητες που κυμαίνονται από 0,1 έως 10% του ξηρού βάρους του βλαστού.

Παρά την αφθονία του τόσο στο έδαφος όσο και στα φυτά, το Si δεν έχει ακόμη θεωρηθεί ως «απαραίτητο» μεταλλικό στοιχείο χερσαίων φυτών, με την εξαίρεση μελών της οικογένειας Equisetaceae (Epstein 1994). Αυτό οφείλεται εν μέρει στο γεγονός ότι οι πειραματικές μελέτες σχετικά με το εάν το Si μπορεί να ικανοποιήσει τον ορισμό του «απαραίτητου», όπως αυτό ορίζεται από τους Arnon και Stout (1939), είναι ακόμη ελάχιστες, ενώ προς το παρόν είναι δύσκολη και η διενέργεια σχετικών πειραματισμών, γιατί η απομάκρυνση του Si από τις καλλιέργειες θρεπτικών ουσιών που χρησιμοποιούνται είναι αδύνατη, εξαιτίας της αδυναμίας απομάκρυνσής του από το νερό και τις χημικές ουσίες που χρησιμοποιούνται, καθώς και από την σκόνη του αέρα. Για αυτόν τον λόγο, ο

Erstein (1994, 1999, 2001) συνεχώς επισημαίνει ότι τα φυτά που καλλιεργούνται σε συμβατικά διαλύματα θρεπτικών συστατικών είναι, ουσιαστικά, πειραματικά τεχνουργήματα, αφού τα φυτά που ριζοβολούν σε φυσικά εδάφη έχουν άφθονη προσφορά Si. Ο ίδιος ερευνητής αναφέρει ότι η απουσία του Si από τα διαλύματα των καλλιεργειών μπορεί να οδηγήσει σε στρεβλά συμπεράσματα σε ό,τι αφορά την ανόργανη διατροφή των φυτών, την ανάπτυξη, την εξέλιξη και την περιβαλλοντική καταπόνησή τους, και συνιστά την χρήση διαλύματος 1 mM Na₂SiO₃ κατά την παρασκευή θρεπτικών καλλιεργειών, ώστε να εξαλειφθούν τα πειραματικά τεχνουργήματα που αναφέρθηκαν παραπάνω (Erstein 1994).

Από τα παραπάνω συνάγεται ότι ο Erstein (1999) θεωρεί το Si ως ένα «σχεδόν απαραίτητο» στοιχείο για πολλά από τα φυτικά είδη για τα οποία ο «απόλυτα απαραίτητος» χαρακτήρας του δεν έχει αποδειχθεί. Ένα στοιχείο ορίζεται ως «σχεδόν απαραίτητο» εάν είναι πανταχού παρόν στα φυτά και εάν η έλλειψή του μπορεί να οδηγήσει σε αποδεδειγμένες αρνητικές συνέπειες ή ανωμαλίες σε σχέση με την ανάπτυξη, την εξέλιξη, την αναπαραγωγή ή την βιωσιμότητα (Erstein 1999). Με βάση αυτόν τον ορισμό, οι Erstein και Bloom (2005) τροποποίησαν τον σχεδόν καθολικά αποδεκτό ορισμό του «απαραίτητου» των στοιχείων, όπως αυτός ορίστηκε από τους Arnon και Stout (1939). Σύμφωνα με τον τροποποιημένο αυτόν ορισμό, ένα στοιχείο θεωρείται απαραίτητο αν πληροί είτε το ένα ή και τα δύο από τα ακόλουθα κριτήρια:

(1) το στοιχείο να αποτελεί μέρος ενός μορίου το οποίο είναι ένα εγγενές συστατικό της δομής ή του μεταβολισμού του φυτού, και

(2) το φυτό να είναι τόσο σοβαρά ελλειματικό στο στοιχείο αυτό ώστε να παρουσιάζει ανωμαλίες στην ανάπτυξη, την εξέλιξη ή την αναπαραγωγή, δηλαδή την «απόδοση», σε σύγκριση με φυτά χαμηλότερης ελλειματικότητας. Με τον νέο αυτόν ορισμό, το Si καθίσταται αναμφισβήτητα ένα «απαραίτητο» στοιχείο για τα ανώτερα φυτά.

Τα τελευταία τριάντα χρόνια, πολυάριθμες μελέτες έχουν επικεντρωθεί στην κατανόηση των μηχανισμών που συμμετέχουν στη βιογεωχημεία και βιοδιαθεσιμότητά του Si, την πρόσληψη, μεταφορά και συσσώρευση του Si, την διαμεσολάβηση του Si στη ελάφρυνση των διαφόρων μορφών αβιοτικής και βιοτικής καταπόνησης, την επίδραση του Si επί της παραγωγικότητας των γεωργικών και κηπευτικών καλλιεργειών, καθώς και επί της ποιότητας της βιομηχανικής παρασκευής

λιπασμάτων Si, την εφαρμογή τους και την διαχείρισή τους. Σε όλους τους παραπάνω τομείς έχει μέχρι σήμερα επιτευχθεί σημαντική πρόοδος (Hodson & Evans 1995, Liang 1999, Epstein 1999, Rogalla & Römheld 2002, Rodrigues et al. 2003, 2004, Fauteux et al. 2005, Gong et al. 2005, Guo et al. 2005, Liang et al. 2005, Nikolic et al. 2007, Chain et al. 2009, Ghareeb et al. 2011a, Detmann et al. 2012, Liu et al. 2013a, b, Pavlovic et al. 2013, Ye et al. 2013, He et al. 2015).

3.2 ΤΟ Si ΚΑΙ ΟΙ ΜΟΡΦΕΣ ΤΟΥ ΣΤΟ ΕΔΑΦΟΣ

Η συνολική περιεκτικότητα του Si στο έδαφος κυμαίνεται από 25 έως 35% με μέσο όρο το 30%, ανάλογα με τον τύπο του εδάφους. Ωστόσο, σε ορισμένα εξαιρετικά διαβρωμένα εδάφη όπως τα ξεπλυμένα κόκκινα χώματα των τροπικών (latosols), το περιεχόμενο σε Si μπορεί να είναι και λιγότερο από 1%. Η περιεκτικότητα σε Si και η διαθεσιμότητά του στο έδαφος εξαρτώνται σε μεγάλο βαθμό από τις διεργασίες σχηματισμού του εδάφους και, κατά συνέπεια, από τον τύπο του εδάφους. Το Si απαντά κυρίως σε εδάφη που περιέχουν διάφορα αργιλοπυριτικά ορυκτά και χαλαζία (SiO_2), που μπορεί να αποτελούν έως και το 75-95 % των ανόργανων συστατικών του εδάφους.

Εκτός από τα οργανικά (histosols), τα περισσότερα ανόργανα εδάφη αποτελούνται από άμμο (σε μεγάλο βαθμό από χαλαζία), διάφορες κρυσταλλικές μορφές πρωτογενών (ολιβίνης $[\text{Mg}_2\text{SiO}_4]$, αυγίτης $[(\text{Ca},\text{Na})(\text{Mg},\text{Fe},\text{Al})(\text{Si},\text{Al})_2\text{O}_6]$, κερροστίλβη $[\text{Ca}_2(\text{Mg},\text{Fe})_5(\text{OH})_2\text{Si}_8\text{O}_{22}]$, ορθόκλαστοι $[\text{KAlSi}_3\text{O}_8]$ και ανορθόκλαστοι $[(\text{Na},\text{K})\text{AlSi}_3\text{O}_8]$ άστριοι, πλαγιόκλαστοι άστριοι $[\text{CaAl}_2\text{Si}_2\text{O}_8]$, μίκα $[\text{K}(\text{Mg},\text{Fe})_3(\text{AlSi}_3\text{O}_{10}(\text{OH})_2)]$ και δευτερογενών (χλωρίτης $[(\text{Mg},\text{Fe})_3(\text{Si},\text{Al})_4\text{O}_{10}(\text{OH})_2(\text{Mg},\text{Fe})_3(\text{OH})_6]$, βερμικουλίτης, μοντμοριλλονίτης, καολινίτης) πυριτικών ορυκτών, καθώς και άμορφο Si (αλλόφωνο $(\text{Al}_2\text{O}_3, \text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O})$, οπάλιος $[\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}]$). Οι μορφές αυτές των πυριτικών ενώσεων είναι ελάχιστα διαλυτές στο νερό και, συνήθως, βιογεωχημικά αδρανείς (Hurlbut & Klein 1985, Deer et al. 1992).

Το διοξείδιο του πυριτίου υδρολύεται σε υψηλές θερμοκρασίες, σχηματίζοντας έναν αριθμό από ισομερείς ενώσεις που γενικά ονομάζονται (μονο)πυριτικό οξύ (H_4SiO_4). Υπό τις σωστές συνθήκες, το (μονο)πυριτικό οξύ πολυμερίζεται γρήγορα, σχηματίζοντας πιο πολύπλοκα πυριτικά οξέα, που περιλαμβάνουν το σχετικά απλούστερο διπυριτικό οξύ ($\text{H}_6\text{Si}_2\text{O}_7$) και μια σειρά δομικά προϊόντα, με γραμμική, με ταινιοειδή, με

στρωματοειδή ή και με πλεγματοειδή δομή, που αποτελούν τη βάση πολλών πυριτικών ορυκτών, και που ονομάζονται «πολυπυριτικά οξέα» $[Si_x(OH)_{4-2x}]_n$.

Το μονοπυριτικό ή ορθοπυριτικό οξύ (H_4SiO_4) είναι η μόνη μορφή υδατοδιαλυτού Si, ενώ το πολυπυριτικό οξύ (πολυμερισμένο πυριτικό οξύ) είναι εν μέρει μόνο υδατοδιαλυτό. Το υδατοδιαλυτό Si που ανευρίσκεται σε διαλύματα εδάφους μπορεί να προσροφηθεί επί ανόργανων, οργανικών και οργανικών-ανόργανων κολλοειδών σε εδάφη όπως τα αργιλώδη.

Διαφορετικές μορφές διοξειδίου του πυριτίου έχουν διαφορετικές διαλυτότητες. Η διαλυτότητα των ορυκτών του Si κυμαίνεται από $10^{-2,74}$ M για το άμορφο Si έως 10^{-4} M για τον χαλαζία (Lindsay 1979). Η διαλυτότητα του χαλαζία σε νερό κυμαίνεται από 5 έως 20 mg $SiO_2 L^{-1}$ (Jenny 1980). Η ενυδάτωση, όπως $SiO_2 + 2H_2O$, παράγει μόρια $Si(OH)_4$. Η διαλυτότητα του άμορφου Si αυξάνεται με την αύξηση της θερμοκρασίας, προσεγγίζοντας το μηδέν σε θερμοκρασία μικρότερη από $0^\circ C$ (Iler 1979). Το άμορφο Si καταβυθίζεται με δομή πορώδους πηκτής με τη διαλυτότητά του στο νερό να κυμαίνεται γενικά από 100 έως 150 mg $SiO_2 L^{-1}$ σε pH 7 σε θερμοκρασία δωματίου (Jenny 1980). Ωστόσο, άμορφο Si τόσο μεγάλης διαλυτότητας είναι τόσο θερμοδυναμικά ασταθές, ώστε η πηκτή του να αναμένεται να σχηματίζει χαλαζία. Επειδή το $Si(OH)_4$ μπορεί να προσροφάται ισχυρά, ειδικά στις επιφάνειες των τριοξειδικών αργίλων, η συγκέντρωση του διαλυτού Si είναι μικρότερη από 10 mg kg^{-1} σε πολλά εξαιρετικά διαβρωμένα όξινα εδάφη των τροπικών περιοχών (Fox et al. 1967). Οι σταθερές ιονισμού του ορθοπυριτικού οξέος υποδεικνύουν ότι οι ιοντικές μορφές συμβάλλουν σημαντικά στο συνολικό Si των διαλυμάτων μόνο σε $pH > 8,5$, ενώ η αδιάστατη μορφή (H_4SiO_4) είναι η κύρια μορφή Si σε διάλυμα όταν το pH κυμαίνεται από 4,5 έως 8.0 (Lindsay 1979).

3.3 ΤΟ Si ΣΤΑ ΦΥΣΙΚΑ ΝΕΡΑ

Το Si σε φυσικά νερά, όπως ποτάμια και λίμνες, κατά κύριο λόγο προέρχεται από την αποσάθρωση των πυριτικών και αργιλοπυριτικών στο βραχώδες υπόστρωμα και τα εδάφη της περιοχής (Berner & Berner 1996). Οι συγκεντρώσεις του στα φυσικά νερά είναι πολύ χαμηλότερες από 120 mg $SiO_2 L^{-1}$ (Martin 1970) και σε εδαφικά διαλύματα μειώνονται με την αύξηση του pH στην τιμή 8 (Jones & Handreck 1967). Η ποσότητα του Si στα φυσικά νερά, η οποία αντιπροσωπεύει ένα σημαντικό ποσοστό του Si που

απορροφάται από τα φυτά, επηρεάζεται σε μεγάλο βαθμό από την ποσότητα του Si στο εδαφικό διάλυμα. Είναι πλέον καλά τεκμηριωμένο (Jones & Handreck 1967, Epstein 1994) ότι η μόνη μορφή Si σε εδαφικά διαλύματα είναι το μονοπυριτικό οξύ (H_4SiO_4).

Το νερό της βροχής περιέχει συνήθως λίγο Si, με την εισαγωγή του Si από το νερό της βροχής να είναι μικρότερη από 1 kg Si ανά εκτάριο το έτος (Alexandre et al. 1997). Η συγκέντρωση του Si στα αρδευτικά νερά ποικίλλει ανάλογα με τις πηγές του νερού που χρησιμοποιούνται. Αν χρησιμοποιείται ως πηγή μια συλλογή όμβριων υδάτων, το νερό θα περιέχει λίγο Si, ενώ αν το νερό προέρχεται από ποτάμι, η συγκέντρωση του Si θα είναι πιθανόν υψηλότερη (Imaizumi & Yoshidai 1958, Meybeck 1987, Bluth & Kump 1994, White & Blum 1995).

Προσδιορίζοντας τις συγκεντρώσεις του Si σε νερά 225 ποταμών στην Ιαπωνία, ο Kobayashi (1960) ανέφερε ότι η μέση συγκέντρωση διαλυτού Si ήταν περίπου 10 mg $\text{SiO}_2 \text{ L}^{-1}$ σε νερά ποταμών που διέρχονταν από περιοχές με ιζηματογενή πετρώματα σε σύγκριση με περίπου 45 mg $\text{SiO}_2 \text{ L}^{-1}$ στα νερά ποταμών που διέρχονταν από πυριγενή πετρώματα. Σε οκτώ κύρια ρεύματα της επαρχίας Zhejiang της Κίνας, οι Ma et al. (1987) βρήκαν ότι οι μέσες συγκεντρώσεις διαλυτού Si κυμαίνονταν από 7,4 ως 10,6 mg $\text{SiO}_2 \text{ L}^{-1}$. Οι ερευνητές αυτοί ανέφεραν ότι στα νερά των ρευμάτων αυτών υπήρχε μια διακριτή εποχιακή διακύμανση των συγκεντρώσεων του διαλυτού Si.

Εξετάζοντας τις πηγές και τις μορφές του ποτάμιου πυριτίου, οι Dürr et al. (2011) ανέφεραν ότι οι μέσες τιμές του παγκόσμιου διαλυτού Si κυμαίνονται από 8,3 έως 13,1 mg $\text{SiO}_2 \text{ L}^{-1}$. Οι ποταμοί της Αφρικής έχουν τις υψηλότερες συγκεντρώσεις Si (12,6 mg $\text{SiO}_2 \text{ L}^{-1}$ κατά μέσο όρο) ακολουθούμενοι από τους αυστραλιανούς ποταμούς (11,8 mg $\text{SiO}_2 \text{ L}^{-1}$) και τους ποταμούς της Ασίας (10,0 mg $\text{SiO}_2 \text{ L}^{-1}$), ενώ οι Ευρωπαϊκοί ποταμοί παρουσιάζουν τα χαμηλότερα επίπεδα πυριτίου (5,6 mg $\text{SiO}_2 \text{ L}^{-1}$ κατά μέσο όρο). Επιπλέον, οι ευρωπαϊκοί ποταμοί έχουν τη χαμηλότερη κατά μέσο όρο εισροή διαλυτού Si (13,5 Mt $\text{SiO}_2 \text{ έτος}^{-1}$), ενώ οι ποταμοί της Ασίας έχουν την υψηλότερη κατά μέσο όρο εισροή διαλυτού Si (129,4 Mt $\text{SiO}_2 \text{ έτος}^{-1}$) ακολουθούμενοι από τους ποταμούς της Νοτίου Αμερικής (106,5 Mt $\text{SiO}_2 \text{ έτος}^{-1}$).

Μετρώντας μάλιστα τις συγκεντρώσεις του διαλυτού Si στον ποταμό Pawcatuck του Rhode Island, οι Fulweiler και Nixon (2005) διαπίστωσαν ότι οι συγκεντρώσεις του διαλυτού Si παρουσίαζαν μεγάλη διακύμανση κατά τη διάρκεια του ετήσιου κύκλου, με

μια ελάχιστη τιμή στα τέλη της άνοιξης και στις αρχές του καλοκαιριού (90 $\mu\text{M Si}$) και μια μέγιστη κατά τη διάρκεια του χειμώνα (200 $\mu\text{M Si}$). Επιπλέον, οι συγκεντρώσεις του διαλυτού Si ήταν χαμηλότερες κατά τη διάρκεια της άνοιξης σε σχέση με το φθινόπωρο σε ισοδύναμες θερμοκρασίες νερού.

Θα πρέπει ακόμη να σημειωθεί ότι οι μέσες συγκεντρώσεις διαλυτού Si σε ποταμούς της Ιάβας βρέθηκε να είναι 42.3, 30.2, 18.2 και 28.6 $\text{mg SiO}_2 \text{ L}^{-1}$, σε γεωλογικά υποστρώματα ηφαιστειακής τέφρας, αργιλοασβεστούχου εδάφους, ασβεστούχου εδάφους και όξινου ηφαιστειακού αργιλοαμμώδους εδάφους, αντίστοιχα (Kawaguchi & Kyuma 1977). Οι Ma και Takahashi (2002) ανακοίνωσαν επίσης ότι ηφαιστειακή τέφρα περιείχε τρεις έως τέσσερις φορές περισσότερο Si από ό,τι ο γρανίτης και τα ιζηματογενή πετρώματα. Σύμφωνα πάλι με τους Kawaguchi και Kyuma (1977), οι συγκεντρώσεις του Si σε νερό άρδευσης κυμαίνονταν από 10,1 έως 23,7 $\text{mg SiO}_2 \text{ L}^{-1}$ στην Ταϊλάνδη, 5,3 - 16,3 $\text{mg SiO}_2 \text{ L}^{-1}$ στη Δυτική Μαλαισία και 7,3 έως 21,8 $\text{mg SiO}_2 \text{ L}^{-1}$ στη Σρι Λάνκα.

3.4 ΤΟ ΒΙΟΔΙΑΘΕΣΙΜΟ Si ΣΤΑ ΕΛΑΦΗ

Το βιοδιαθέσιμο Si σε εδάφη αφορά την ποσότητα του Si που μπορεί να προσληφθεί από τα φυτά κατά την διάρκεια της καλλιεργητικής περιόδου και θεωρείται συνήθως ένας δείκτης της ικανότητας παροχής Si του εδάφους. Γενικά, το Si απορροφάται και μεταφέρεται από τα φυτά, με τη μορφή του μονοπυριτικού οξέος. Ωστόσο, σε εδαφικό διάλυμα κορεσμένο σε μονοπυριτικό οξύ, το H_4SiO_4 εύκολα πολυμερίζεται σε πολυμερές $\text{Si}(\text{OH})_4$, το οποίο είναι σε δυναμική ισορροπία με μη κρυσταλλικά (άμορφα) και κρυσταλλικά πυριτικά άλατα, ιοντοανταλλακτικά και τριοξειδικά πυριτικά. Έτσι, το διαθέσιμο Si σε εδάφη περιλαμβάνει μονοπυριτικό οξύ σε εδαφικό διάλυμα και μέρη πυριτικών συστατικών που μπορούν εύκολα να μετατραπούν σε μονοπυριτικά οξέα, όπως το πολυμερισμένο πυριτικό οξύ, τα ιοντοανταλλακτικά πυριτικά και μέρη κolloειδών πυριτικών.

Σε pH 2-9, το Si είναι στο έδαφος κυρίως ως μονοπυριτικό οξύ και η μετατροπή του μονοπυριτικού οξέος σε ιοντικά πυριτικά είναι δυνατή μόνο σε pH > 9. Στους κυριότερους παράγοντες που επηρεάζουν την βιοδιαθεσιμότητα του εδαφικού Si ή την ικανότητα παροχής Si περιλαμβάνονται ο τύπος του εδάφους και το ιστορικό χρήσης του, το pH του εδάφους, το οξειδοαναγωγικό δυναμικό του εδάφους, η υφή του εδάφους, κ.α.

(Kawaguchi & Kyuma 1977, He & Li 1995, Cai et al. 1997, Sumida 2002, Husnain et al. 2008, Struyf et al. 2010)

3.4.1 Τύπος εδάφους και ιστορικό χρήσης

Η βιοδιαθεσιμότητα του εδάφους και η ικανότητα παροχής Si ποικίλλουν ανάλογα με τον τύπο του εδάφους, και εξαρτώνται κυρίως από το ιστορικό χρήσης, τις καιρικές συνθήκες, τη διάβρωση από βροχοπτώσεις και τις προσχώσεις. Εδάφη που προέρχονται από γρανίτη, χαλαζία πορφυρίτη και τύρφη είναι επιρρεπή σε ανεπάρκεια Si, ενώ εκείνα που διαμορφώθηκαν από βασάλτη και ηφαιστειακή τέφρα είναι επαρκή σε Si. Εδάφη ορυζώνων που έχουν υποστεί έντονη αποσάθρωση και διάβρωση από βροχοπτώσεις είναι επιρρεπή σε ανεπάρκεια Si, ενώ εκείνα τα οποία υπόκεινται σε ηπιότερες καιρικές συνθήκες και διάβρωσεις από βροχοπτώσεις είναι γενικά πλούσια σε φυτοδιαθέσιμο Si.

Ο He (1993) προσδιόρισε την ποσότητα του βιοδιαθέσιμου Si σε δείγματα εδάφους 64 ορυζώνων της επαρχίας Hunan της Νότιας Κίνας. Τα αποτελέσματα έδειξαν ότι το βιοδιαθέσιμο Si στο έδαφος των ορυζώνων κυμαινόταν από 26 έως 256 mg SiO₂ kg⁻¹, με το 51,5% της συνολικής έκτασης να είναι ανεπαρκές σε Si. Τα εδάφη των ορυζώνων που είχαν διμορφωθεί από πλάκες σχιστόλιθου, κόκκινο ψαμμίτη, προσχώσεις, γρανίτη και όξινο πορφυρό ψαμμίτη, καθώς και εκείνα που προέρχονταν από τεταρτοταγή κόκκινη γη με χαμηλότερο pH και ελαφρύτερη υφή του εδάφους, ήταν ανεπαρκή σε βιοδιαθέσιμο Si, ενώ τα εδάφη που προέρχονταν από τεταρτοταγή κόκκινη γη με υψηλότερο pH και βαρύτερη υφή εδάφους, καθώς και εκείνα που προέρχονταν από λιμνιαίες αποθέσεις, περιείχαν μεγάλη ποσότητα βιοδιαθέσιμου Si.

Προσδιορίζοντας την ποσότητα του διαθέσιμου Si σε δείγματα εδάφους ορυζώνων της επαρχίας Jiangsu της Κίνας, οι Ma et al. (1993) βρήκαν ότι το 30% των περιοχών των ορυζώνων ήταν ανεπαρκές σε Si, με το διαθέσιμο Si να είναι λιγότερο από 100 mg SiO₂ kg⁻¹, ενώ το 50% των ορυζώνων περιείχαν διαθέσιμο Si σε συγκέντρωση μικρότερη από 150 mg SiO₂ kg⁻¹.

Συγκρίνοντας δείγματα ορεινών εδαφών και ορυζώνων της Νοτιοανατολικής Κίνας, οι Cai et al. (1997) διαπίστωσαν ότι το διαθέσιμο Si στα εδάφη αυτά κυμαινόταν από 6-450 mg SiO₂ kg⁻¹, με μέση τιμή τα 80 mg SiO₂ kg⁻¹. Λαμβάνοντας υπόψη το γεγονός ότι η κρίσιμη τιμή για ανεπάρκεια Si είναι 105 mg SiO₂ kg⁻¹, τα αποτελέσματα

αυτά υποδεικνύουν ότι το 80% των ορεινών δειγμάτων και το 84% των δειγμάτων εδάφους των ορυζώνων ήταν ανεπαρκή ($50-100 \text{ mg SiO}_2 \text{ kg}^{-1}$) ή σοβαρώς ανεπαρκή ($<50 \text{ mg SiO}_2 \text{ kg}^{-1}$) σε Si.

Οι He και Li (1995) ανέφεραν επίσης ότι στην επαρχία Hubei της Κίνας, η περιεκτικότητα του βιοδιαθέσιμου Si ήταν μέγιστη σε εδάφη ορυζώνων που προέρχονταν από ασβεστόλιθο, ακολουθούμενη από κόκκινα-μωβ αμμώδη εδάφη σχιστολίθου, προσχλωσιγενή εδάφη και λιμνιαίες αποθέσεις, τεταρτοταγή κόκκινα εδάφη, γρανιτικούς γνεύσιους και αμμώδεις σχιστολίθους. Περίπου το 50% των δειγμάτων που ελέγχθηκαν βρέθηκαν ανεπαρκή σε Si με βιοδιαθέσιμο Si κάτω από $100 \text{ mg SiO}_2 \text{ kg}^{-1}$.

3.4.2 Το pH του εδάφους

Η συγκέντρωση του μονοπυριτικού οξέος εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό από το pH του εδάφους. Η χαμηλότερη συγκέντρωση παρατηρείται σε pH 8-9, πιο κάτω ή πάνω από το οποίο η συγκέντρωση του μονοπυριτικού οξέος αυξάνει σημαντικά. Η συγκέντρωση του Si στο εδαφικό διάλυμα μπορεί να αυξηθεί απότομα όταν η τιμή του pH μειώνεται από 7 σε 2 (Beckwith & Reeve 1963). Πολυάριθμες μελέτες δείχνουν ότι η διαθέσιμη ποσότητα Si στο έδαφος συσχετίζεται θετικά με τις τιμές pH του εδάφους (Beckwith & Reeve 1963, Kawaguchi & Kyuma 1977, Zang 1987, He 1993, Ma et al. 1993, Wan et al. 1993, Liang et al. 1994, Shen et al. 1994, He & Li 1995, Zhang et al. 1996, 2003, Cai et al. 1997, He & Wang 1998, Zheng 1998, Li et al. 1999, Qin et al. 2012). Η διαθέσιμη ποσότητα Si σε όξινα εδάφη αυξάνεται με την αύξηση του pH, την οργανική ύλη και την ποσότητα της αργίλου (Lian 1976, He et al. 1980, Qin et al. 2012).

3.4.3 Το οξειδοαναγωγικό δυναμικό του εδάφους

Το οξειδοαναγωγικό δυναμικό του εδάφους είναι ένας από τους πιο σημαντικούς παράγοντες που επηρεάζουν την διαλυτότητα του Si στο έδαφος. Οι πλημμύρες έχουν ως αποτέλεσμα τη έπλυση του εδάφους και την πτώση του οξειδοαναγωγικού δυναμικού του που συνήθως οδηγούν σε αύξηση της συγκέντρωσης του διαθέσιμου Si στο έδαφος.

Ο Ponnampereuma (1965) ανέφερε ότι η εμφάνιση του εδάφους οδηγεί σε αξιοσημείωτη μείωση του οξειδοαναγωγικού δυναμικού του και ταυτόχρονη αύξηση της

διαλυτότητας του Si που είναι ανάλογη με τον χρόνο εμφάνισης. Σε έδαφος με pH 4,8 και οργανική ύλη 4,4%, η συγκέντρωση του Si αυξήθηκε από 24 σε 41 mg kg⁻¹ σε λιγότερο από 50 ημέρες μετά την εμφάνιση (Liang et al. 1992).

Η αύξηση στην συγκέντρωση του Si του εδάφους μετά από πλημμύρα μπορεί να οφείλεται στην απελευθέρωση του διοξειδίου του πυριτίου ως αποτέλεσμα της μείωσης του ένυδρου οξειδίου του τρισθενούς σιδήρου που προσροφά πυρίτιο, καθώς και στην δράση του CO₂ επί των αργιλοπυριτικών (Imaizumi & Yoshidai 1958, Nayer et al. 1977, Ponnamperuma 1978, Liang et al. 1992).

3.4.4 Η υφή του εδάφους

Πολλές μελέτες έχουν δείξει ότι τα εδάφη με ελαφρά ή αμμώδη υφή είναι συνήθως ανεπαρκή σε βιοδιαθέσιμο Si και έτσι έχουν χαμηλή ικανότητα παροχής Si, ενώ εκείνα με βαριά ή αργιλώδη υφή είναι επαρκή (Kawaguchi & Kyuma 1977, Ma et al. 1993, Wan et al. 1993, Liang et al. 1994, He & Li 1995, Zhang et al. 1996, 2003, Cai et al. 1997, Zheng 1998, Li et al. 1999). Η συγκέντρωση του διαθέσιμου Si στα εδάφη συσχετίζεται θετικά με την περιεκτικότητά τους σε άργιλο (Wan et al. 1993, Zhang et al. 1996, Dai et al. 2004), καθώς τα αργιλώδη ορυκτά με υψηλή ειδική επιφάνεια έχουν μεγάλη ικανότητα προσρόφησης πυριτικών. Ορισμένοι ερευνητές ανέφεραν ότι η συγκέντρωση του διαθέσιμου Si στα εδάφη συσχετιζόταν θετικά με το κλάσμα της φυσικής αργίλου που έχει μέγεθος σωματιδίων <0,01 mm, όχι όμως με άργιλο με μέγεθος σωματιδίων <0.002 mm (Shen et al. 1994, Yu et al. 1998). Οι He και Wang (1998) επίσης ανέφεραν ότι η επίδραση του μεγέθους των σωματιδίων του εδάφους στην συγκέντρωση του διαθέσιμου Si εξαρτάται από την οξύτητα του εδάφους. Σε όξινα εδάφη (pH μικρότερο του 6,5), το pH και η περιεκτικότητα σε άργιλο συσχετιζόνταν θετικά με τη συγκέντρωση του διαθέσιμου Si, ενώ σε εδάφη με pH άνω του 6,5, το pH συσχετιζόταν αρνητικά με την συγκέντρωση του διαθέσιμου Si.

3.5 Η ΙΚΑΝΟΤΗΤΑ ΤΟΥ ΕΛΑΦΟΥΣ ΣΤΗΝ ΠΑΡΟΧΗ Si

Η γνώση της ικανότητας παροχής Si του εδάφους είναι πολύ σημαντική προκειμένου να εκτιμηθεί κατά πόσο η ποσότητα του φυτοδιαθέσιμου Si του εδάφους είναι επαρκής για βελτιστοποιημένη φυτική παραγωγή. Σε γενικές γραμμές, η ικανότητα

παροχής Si του εδάφους μπορεί να εκτιμηθεί με τον προσδιορισμό της συγκέντρωσης του Si στα φυτά, στο έδαφος και στο νερό άρδευσης. Γενικώς, το περιεχόμενο των φυτικών ιστών σε Si είναι η καλύτερη παράμετρος που άμεσα υποδεικνύει κατά πόσο υπάρχει ή όχι πρόβλημα ανεπάρκειας Si. Ωστόσο, και ο έλεγχος του Si του εδάφους μπορεί να βοηθήσει στην πρόβλεψη της διατροφικής κατάστασης των φυτών σε ό,τι αφορά το Si, ώστε να ληφθούν τα κατάλληλα μέτρα όπως η εφαρμογή λιπασμάτων Si πριν από τη φύτευση. Η συγκέντρωση του Si στο νερό της άρδευσης είναι επίσης μια από τις χρήσιμες παραμέτρους για την πρόγνωση της ανεπάρκειας του Si στις καλλιέργειες. Στην πράξη, η συλλογή πληροφοριών σχετικά με την συγκέντρωση του Si στο έδαφος, στα φυτά και στο νερό άρδευσης σε συνδυασμό με τα είδη των καλλιεργειών και τις ποικιλίες που θα φυτευθούν, είναι ουσιώδης για την ολοκληρωμένη διαχείριση του Si στις καλλιέργειες.

3.6 Η ΠΡΟΣΛΗΨΗ ΚΑΙ ΜΕΤΑΚΙΝΗΣΗ ΤΟΥ Si ΣΤΑ ΦΥΤΑ

Αν και όλα τα χερσαία φυτά περιέχουν κάποια ποσότητα Si στους ιστούς τους, η συγκέντρωση του Si στους βλαστούς κυμαίνεται από 0,1 έως 10% Si επί ξηρού βάρους μεταξύ των διαφόρων φυτικών ειδών, γεγονός που δείχνει μια εξαιρετικά άνιση κατανομή του Si εντός του φυτικού βασιλείου (Epstein 1999, Ma et al. 2001b, Richmond & Sussman 2003). Το Si συσσωρεύεται σε μεγάλο βαθμό στα *Bryophyta*, *Lycopsidea* και *Equisetopsida* των *Pteridophyta*, αλλά σε μικρότερο βαθμό στα *Filicopsida* των *Pteridophyta*, στα γυμνόσπερμα και στα περισσότερα αγγειόσπερμα (Ma et al. 2001b, Ma & Takahashi 2002). Στα ανώτερα φυτά (αγγειόσπερμα), λίγα μόνο είδη των οικογενειών *Cyperaceae*, *Poaceae* και *Balsaminaceae* δείχνουν υψηλή (Si > 4%) και, επίσης λίγα είδη των τάξεων *Cucurbitales*, *Urticales* και *Commelinaceae* δείχνουν μέτρια (Si=2-4%) συσσώρευση Si (Ma & Takahashi 2002, Hodson et al. 2005).

Η διακύμανση των συγκεντρώσεων του Si εντός των ειδών είναι συνήθως πολύ μικρότερη από τη διακύμανση μεταξύ των ειδών. Συγκριτική εξέταση των συγκεντρώσεων του Si σε διάφορα είδη φυτών που καλλιεργήθηκαν κάτω από τις ίδιες συνθήκες δείχνει (Πίνακας 3.1) ότι το ρύζι (*Oryza sativa*) περιείχε 39,1 mg Si g⁻¹ ξηρής ουσίας στους βλαστούς, ενώ το ρεβίθι (*Cicer arietinum*) μόνο 3,0 mg Si g⁻¹ (Broadley et al. 2011). Από την άλλη πλευρά, η συγκέντρωση Si σε σπόρους κριθαριού (*Hordeum vulgare*) έδειξε μια μικρότερη διακύμανση, που κυμαινόταν από 1,2-3,8 mg Si g⁻¹ (Ma et al. 2003). Σε

ζαχαροκάλαμο (*Saccharum officinarum*), η συγκέντρωση Si στους βλαστούς μεταβαλλόταν ανάλογα με την ποικιλία κυμαινόμενη από 6,4 έως 10,2 mg Si g⁻¹ (Deren 2001). Στο ρύζι, οι ποικιλίες *Japonica* συνήθως έδειχναν μια υψηλότερη συγκέντρωση Si από ό,τι οι ποικιλίες *indica* (Ma & Yamaji 2008).

Πίνακας 3.1 Οι συγκεντρώσεις του πυριτίου σε διάφορα είδη φυτών που καλλιεργούνται κάτω από ίδιες συνθήκες

| Είδος φυτού | Συγκέντρωση Si (mg Si g ⁻¹ ξηρής ουσίας) |
|---|---|
| Ρύζι (<i>Oryza sativa</i> L.) | 39,1 |
| Σιτάρι (<i>Triticum aestivum</i> L.) | 15,4 |
| Κολοκύθα (<i>Cucurbita moschata</i> Duch.) | 13,4 |
| Κολοκυθάκι (<i>Cucurbita pepo</i> L.) | 19,8 |
| Ρεβίθι (<i>Cicer arietinum</i> L.) | 3,0 |
| Αγγούρι (<i>Cucumis sativus</i> L.) | 22,9 |
| Καλαμπόκι (<i>Zea mays</i> L.) | 21,0 |

Broadley et al. 2011

Οι διαφορές μεταξύ των διαφορετικών φυτικών ειδών στη συσσώρευση του Si έχουν αποδοθεί στην ειδική ικανότητα πρόσληψης Si των ριζών (Ma & Yamaji 2006). Τα φυτά προσλαμβάνουν Si με τη μορφή του μονομερούς μη φορτισμένου μορίου του ορθοπυριτικού οξέος (Raven 2001). Οι Takahashi et al. (1990) πρότειναν τρεις πιθανούς μηχανισμούς πρόσληψης Si για τα ανώτερα φυτά, με βάση την πρόσληψη του νερού. Οι τρόποι αυτοί διακρίνονται στον ενεργητικό μηχανισμό (ταχύτερη/μεγαλύτερη πρόσληψη Si από ό,τι με την πρόσληψη νερού), στον παθητικό μηχανισμό (πρόσληψη Si παρόμοια με εκείνη της πρόσληψης νερού) και στον απορριπτικό μηχανισμό (αργότερη/χαμηλότερη πρόσληψη Si από ό,τι με την πρόσληψη νερού). Τα φυτά με ενεργητικό μηχανισμό πρόσληψης Si προκαλούν σημαντική μείωση της συγκέντρωσης του Si στο διάλυμα της πρόσληψης, ενώ στα φυτά που προσλαμβάνουν το Si με παθητικό μηχανισμό, οι συγκεντρώσεις του Si μένουν αμετάβλητες. Αντίστοιχα, για φυτά που έχουν τάση να αποκλείουν το Si από τους ιστούς τους, εμφανίζεται με τον χρόνο αύξηση του Si στο διάλυμα πρόσληψης.

Η παθητική μεταφορά του αφόρτιστου μονοπυριτικού οξέος με διάχυση διαμέσου των λιπιδίων της μεμβράνης του πλάσματος και/ή με διευκολυνόμενη διάχυση μέσω των

πρωτεϊνικών καναλιών, είναι μια ενεργειακά ανεξάρτητη συνιστώσα της πρόσληψης Si, η οποία λειτουργεί σε όλα τα είδη των φυτών, ανεξάρτητα από την ικανότητά τους να συσσωρεύουν Si (Raven 2003). Ωστόσο, μια μεταβολικά ενεργή και ενεργειακά εξαρτώμενη συνιστώσα της μεταφοράς του Si έχει ταυτοποιηθεί σε διάφορα είδη που συσσωρεύουν Si συμπεριλαμβανομένων του ρυζιού, του κριθαριού, του αραβοσίτου (*Zea mays*), του σιταριού (*Triticum aestivum*), της μπανάνας (*Musa sp.*), και του αγγουριού (*Cucumis sativus*) (Tamai & Ma 2003, Henriot et al. 2006, Liang et al. 2005, 2006, Nikolic et al. 2007). Τόσο η παθητική διάχυση του πυριτικού οξέος όσο και η πρόσληψη με την διαμεσολάβηση μεταφορέα, εμπλέκονται στην ακτινική ριζική μεταφορά του Si, έτσι ώστε η πρόσληψη του Si να είναι μια ενεργειακά εξαρτώμενη διαδικασία, αφού οι αναστολές του μεταβολισμού και οι χαμηλές θερμοκρασίες εμποδίζουν τη μεταφορά του Si (Mitani & Ma 2005, Liang et al. 2006, Nikolic et al. 2007).

Στην ουσία, δύο διαφορετικοί τύποι μεταφορέα Si, ο τύπος εισροής και ο τύπος εκροής, λειτουργούν στη διαδικασία μεταφοράς Si. Οι μεταφορείς που είναι υπεύθυνοι για την πρόσληψη Si από τις ρίζες (Lsi1 και Lsi2) έχουν ταυτοποιηθεί σε διάφορα είδη φυτών, όπως το ρύζι, το κριθάρι, το καλαμπόκι, το σιτάρι και η κολοκύθα, και πιο πρόσφατα στο πρωτόγονο αγγειακό φυτό *Equisetum arvense* (Grégoire et al. 2012). Μετά την πρόσληψη Si στον συμπλάστη της ρίζας από τον μεταφορέα εισροής, Lsi1, και την απελευθέρωση του Si από τον συμπλάστη στον αποπλάστη (ξυλώδης φόρτωση) διαμέσου του μεταφορέα εκροής, Lsi2, το Si μετατοπίζεται προς τους βλαστούς διά των ξυλωδών αγγείων μέσω του ρεύματος διαπνοής. Το Si στον ξυλώδη χυμό παρουσιάζεται με τη μορφή του μονοπυριτικού οξέος (Casey et al. 2003, Mitani et al. 2005). Στον βλαστό, το πυριτικό οξύ συμπυκνώνεται περαιτέρω μέσω της απώλειας νερού (διαπνοή) και πολυμερίζεται προς άμορφη σίλικα $[(SiO_2)_n \times nH_2O]$, γνωστή ως οπάλιος ή φυτόλιθος, που τελικά εναποτίθεται σε ειδικά κύτταρα. Σε ορισμένα είδη, η ξυλώδης εκφόρτωση του Si είναι επίσης μια ενεργή διαδικασία με την διαμεσολάβηση του μεταφορέα (Ma et al. 2011). Μέχρι στιγμής, ένας μεταφορέας εκροής, Lsi6, που εμπλέκεται στην ξυλώδη εκφόρτωση του Si έχει ταυτοποιηθεί σε αγρωστώδη είδη, συμπεριλαμβανομένων του ρυζιού, του κριθαριού και του καλαμποκιού.

3.7 Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΟΥ Si ΣΤΗΝ ΚΑΛΛΙΕΡΓΕΙΑ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ

Η αποτελεσματικότητα του Si στην ενίσχυση της ανάπτυξης και της απόδοσης πολλών καλλιεργειών γεωργικής και κηπευτικής σημασίας έχει καλά τεκμηριωθεί (Lian 1976, Elawad & Green 1979, Savant et al. 1997, 1999, Wang et al. 2001, Singh et al. 2005, Guntzer et al. 2012). Οι κυριότερες καλλιέργειες που ανταποκρίνονται θετικά στην λίπανση με Si περιλαμβάνουν ορισμένες μονοκοτυλήδονες καλλιέργειες, όπως του ρυζιού (*Oryza sativa*), του σίτου (*Triticum aestivum*), του αραβόσιτου (*Zea mays*), του κριθαριού (*Hordeum vulgare*), του κεχριού (*Setaria italica*), του σόργου (*Sorghum bicolor*) και του ζαχαροκάλαμου (*Saccharum επίσημα cinarum*), που ενεργητικά προσλαμβάνουν και συσσωρεύουν μεγάλη ποσότητα Si στους ιστούς τους, καθώς και μερικές δικοτυλήδονες καλλιέργειες όπως του βάμβακος (*Gossypium hirsutum*), της σόγιας (*Glycine max*) και μερικών λαχανικών και φρούτων που επίσης συσσωρεύουν το Si μέσω ειδικών μεταφορέων.

3.7.1 Καλλιέργειες μονοκοτυλίδωνων

Η εφαρμογή των πυριτικών λιπασμάτων με βάση την σκωρία στις ορυζοκαλλιέργειες της Ιαπωνίας και της Νοτίου Κορέας στις αρχές της δεκαετίας του 1950 και 1960, αντίστοιχα, συνέβαλε σε μεγάλο βαθμό στη βιωσιμότητα της παραγωγής ρυζιού και την επισιτιστική ασφάλεια των χωρών αυτών (Savant et al. 1997, Park 2001, Ma & Takahashi 2002). Από τότε, η χρήση πυριτικών λιπασμάτων είναι μια μάλλον κοινή γεωργική πρακτική για την αύξηση της ανάπτυξης και της απόδοσης του ρυζιού στην Νοτιοανατολική Ασία συμπεριλαμβανομένης της Κίνας, της κινέζικης Ταϊβάν, της Ταϊλάνδης, των Φιλιππίνων, της Κεϋλάνης, του Βιετνάμ, της Σρι Λάνκα, του Πακιστάν, της Ινδίας και της Ινδονησίας, καθώς και στην Κεντρική, Νότια και Βόρεια Αμερική συμπεριλαμβανομένης της Φλόριδας, της Κολομβίας και της Βραζιλίας, και επιπλέον και στην Δυτική Αφρική συμπεριλαμβανομένης της Νιγηρίας (Lian 1976, Snyder et al. 1986, Yamauchi & Winslow 1989, Datnoff et al. 1992, Winslow 1992, Liang et al. 1994, Savant et al. 1997, Winslow et al. 1997, Alvarez & Datnoff 2001a, Correa-Victoria et al. 2001, Korndörfer & Lepsch 2001, Prabhu et al. 2001).

Διαπιστώθηκε ότι η λίπανση με Si αυξάνει την ανάπτυξη των φυτών ρυζιού όχι μόνο κατά το στάδιο της ανάπτυξης, αλλά και στο στάδιο της μεταφύτευσης (I.R.R.I.

1965, Liang et al. 1994, Savant et al. 1997). Η εφαρμογή διαφόρων σκωριών σε φυτά φυτωρίου οδήγησε σε αύξηση του αριθμού των φύλλων και της απόδοσης σε ξηρή ουσία του ρυζιού (Savant et al. 1997). Οι Ma et al. (1989) ανέφεραν ότι το ξηρό βάρος αχύρων και σπόρων από φυτά ρυζιού χωρίς λίπανση με Si κατά τη διάρκεια της αναπαραγωγικής περιόδου μειώθηκε κατά 20% και 50%, αντίστοιχα, σε σχέση με φυτά που ελάμβαναν Si καθόλη τη διάρκεια της περιόδου ανάπτυξης. Με την χορήγηση Si κατά το στάδιο της αναπαραγωγής, το ξηρό βάρος των σπόρων και των αχύρων ρυζιού αυξήθηκε κατά 243% και 30%, αντίστοιχα.

Οι αυξήσεις των αποδόσεων με την λίπανση πυριτίου εξαρτώνται σε μεγάλο βαθμό από το φυτοδιαθέσιμο Si του εδάφους και τα λιπάσματα που χρησιμοποιούνται, από το pH του εδάφους, από τα επίπεδα N των λιπασμάτων και περιβαλλοντικούς παράγοντες όπως οι κλιματικές συνθήκες (Liang et al 1994, Savant et al. 1997, Park 2001, Wang et al. 2001, 2014, 2015). Σύμφωνα με τους Savant et al. (1997), οι αποδόσεις του ρυζιού με την λίπανση Si διέφεραν πολύ από τον ένα πειραματισμό στον άλλο κυμαινόμενες από 4,6 έως 48%. Σε 16 επαρχίες της Κίνας, οι προσαυξήσεις των αποδόσεων από λίπανση Si κυμαίνονταν από 0 έως 400% με μέσο όρο το 10%, ανάλογα με τη σοβαρότητα της ανεπάρκειας Si στα καλλιεργήσιμα εδάφη (Wang et al. 2001).

Το σιτάρι είναι μια άλλη καλλιέργεια που ανταποκρίνεται θετικά στα πυριτικά λιπάσματα (Wang et al., 2001). Πολλές μακροχρόνιες μελέτες με την εφαρμογή διαφόρων πυριτικών λιπασμάτων έδειξαν αύξηση των αποδόσεων σε σιτάρι κατά 6-12% (Zhu & Chen 1963), 5-12% (Wang et al. 2001), 4.1-9.3% (Liang et al. 1994) και 13,8% κατά μέσο όρο (Liu et al. 2011). Επίσης, οι Xia et al. (1999) και Cui et al. (1999) παρατήρησαν αύξηση των αποδόσεων κατά 10%, όταν το Si εφαρμόστηκε με ψεκασμό του φυλλώματος. Αντίθετα, οι Segalin et al. (2013) δεν παρατήρησαν καμία βελτίωση των αποδόσεων σε πέντε ποικιλίες σίτου μετά τον ψεκασμό του φυλλώματος με Si. Αυτό μπορεί να οφείλεται στο ότι οι ψεκασμοί του φυλλώματος δεν μπόρεσαν να οδηγήσουν σε συσσώρευση του Si στο σιτάρι, όπως ανακοινώθηκε από τους Guével et al. (2007).

Ο αραβόσιτος είναι μία άλλη από τις καλλιέργειες δημητριακών που ενεργητικά προσλαμβάνουν και συσσωρεύουν Si στα όργανα του φυτού (Liang et al. 2006, Mitani et al. 2009). Η ανάπτυξη του αραβόσιτου και οι αποδόσεις του ανταποκρίνονται επίσης σε μεγάλο βαθμό στη λίπανση με Si (Yuan et al. 1996, Li et al. 1999, Wang et al. 2001, Liu et

al. 2011). Διαδοχικά πειράματα έδειξαν ότι, κατά μέσο όρο, η εφαρμογή των λιπασμάτων Si οδήγησε σε αύξηση των αποδόσεων αραβοσίτου κατά 8.5 - 10.2% (Zhu & Chen 1963) και κατά 7,3% (Liu et al. 2011).

Η αύξηση των αποδόσεων του αραβοσίτου με την λίπανση με Si μπορεί να επηρεαστεί από το κλίμα και από την ποσότητα του φυτοδιαθέσιμου Si στα εδάφη. Σύμφωνα με τους Li et al. (1999), η εφαρμογή του Si οδήγησε σε αύξηση των αποδόσεων αραβοσίτου κατά 10% το 1997, λόγω της σοβαρής καταπόνησης από ξηρασία που εκδηλώθηκε κατά τη διάρκεια της καλλιεργητικής περιόδου, ενώ αύξηση των αποδόσεων κατά μόνο 5% παρατηρήθηκε το 1998 που δεν υπήρξε πρόβλημα ξηρασίας. Φαίνεται ότι οι ευεργετικές επιπτώσεις της λίπανσης Si στην ανάπτυξη των φυτών και τις αποδόσεις είναι ιδιαίτερα διακριτές κάτω από συνθήκες καταπόνησης ξηρασίας.

3.7.2 Καλλιέργειες δικοτυλίδων

Το αγγούρι είναι ένας τυπικός ενδιάμεσος τύπος των φυτικών ειδών που επίσης ενεργητικά προσλαμβάνει και συσσωρεύει Si σε όργανά του (Liang et al. 2006, Nikolic et al. 2007). Οι ευεργετικές επιδράσεις του Si στο αγγούρι, ειδικά κάτω από βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες, έχουν ευρύτατα μελετηθεί (Miyake & Takahashi 1983a, b, Adatia & Besford 1986, Marschner et al. 1990, Cherif & Bélanger 1992, Wang et al. 2007, Pavlovic et al. 2013, Liu et al. 2014). Μακροχρόνιοι πειραματισμοί έδειξαν ότι η εφαρμογή πυριτικών λιπασμάτων σκωρίας σε αγγούρι θερμοκηπίου αύξανε τις αποδόσεις κατά 13,7%. Οι Li και Ma (2002) ακόμη ανέφεραν ότι όταν το διαθέσιμο Si στο έδαφος της περιοχής ήταν 55-203 mg kg⁻¹, ο ρυθμός αναπνοής και η ενεργητικότητα των σπόρων ήταν αυξημένοι κατά τη διάρκεια της βλάστησης.

Επίσης, οι Li και Ma (2002) παρατήρησαν επαγόμενη από το Si αύξηση του φωτοσυνθετικού ρυθμού, δραστηριότητα της ρίζας και δραστηριότητα της νιτρικής αναγωγής κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης των φυτών. Σε πειραματισμό σε γλάστρες, οι Wang et al. (2007) βρήκαν ότι η προσθήκη Si μέχρι τα 125 mg Si kg⁻¹ βελτίωνε τα επίπεδα της χλωροφύλλης στα φύλλα, τον ρυθμό της φωτοσύνθεσης και την αποτελεσματικότητα της χρήσης του νερού. Παρόμοια αποτελέσματα για υδροπονικά καλλιεργούμενα αγγούρια ανακοινώθηκαν πρόσφατα από τους Liu et al. (2014).

Η τομάτα (*Solanum lycopersicum*) είναι ένα τυπικό φυτικό είδος που όχι μόνο δεν συσσωρεύει το Si, αλλά αντίθετα το αποκλείει το Si. Ωστόσο, διαπιστώθηκε ότι η λίπανση με Si προκαλούσε αύξηση της ανάπτυξης και βελτίωση των αποδόσεων (Liang et al. 1993, Liu 1997, Liu et al. 2011). Οι Liang et al. (1993) βρήκαν ότι η προσθήκη 50 $\mu\text{g Si L}^{-1}$ σε ένα θρεπτικό διάλυμα μπορούσε να αυξήσει τις αποδόσεις της τομάτας κατά 62%. Ακόμη, ο Liu (1997) διαπίστωσε ότι η λίπανση με Si προκαλούσε σημαντική αύξηση της ανθεκτικότητας της τομάτας σε ασθένειες και μεγάλωνε το μέγεθος του καρπού και, επομένως, και τις αποδόσεις της παραγωγής. Επιπλέον, παρατήρησε ότι η συνδυασμένη χορήγηση Si και Ca βελτίωνε τη γεύση της τομάτας λόγω της αυξημένης περιεκτικότητάς της σε σάκχαρα, γεγονός το οποίο μπορούσε να επιτευχθεί με λίπανση Ca χωρίς Si. Οι Xue et al. (2012) ακόμη ανέφεραν ότι η διαφυλλική εφαρμογή τόσο ανόργανου όσο και οργανικού Si μπορούσε να ενισχύσει την ανάπτυξη των σπορόφυτων της τομάτας και να αυξήσει το βάρος κάθε καρπού, με την ενίσχυση να εμφανίζεται εντονότερη στην περίπτωση του ανόργανου Si.

3.7.3 Άλλες καλλιέργειες

Η προσθήκη Si έχει διερευνηθεί και σε πολλές άλλες καλλιέργειες γεωργικής και κηπευτικής σημασίας (Wang et al. 2001, Korndörfer & Lepsch 2001). Έτσι, μελέτες με λιπάσματα Si με βάση την σκωρία έδειξαν ότι η σόγια ανταποκρινόταν θετικά στην λίπανση αυτή με μέσο όρο αύξησης των αποδόσεων της τάξης του 11%. Μακροχρόνιες μελέτες σε 26 επαρχίες της Κίνας κατέδειξαν ότι η εφαρμογή ενός σκευάσματος πυριτικού καλίου βραδείας απελευθέρωσης, μπορούσε να αυξήσει τις αποδόσεις της πατάτας (*Solanum tuberosum*) κατά 12,3%, του φυσιτικού (*Hypogaea Arachis*) κατά 6,7%, του ρεπανιού (*Raphanus sativus*) κατά 11,2%, της σόγιας κατά 5,1%, των πράσινων φασολιών (*Phaseolus vulgaris*) κατά 6,0%, των ζαχαροτεύτλων (*Beta vulgaris*) κατά 4,7%, του λάχανου (*Brassica oleracea*) κατά 15,2%, της πιπεριάς τσίλι (*Capsicum annuum*) κατά 8,4%, της κολοκύθας (*Cucurbita maxima*) κατά 11,7%, του ροδάκινου (*Prunus persica*) κατά 18,1%, της αμπέλου (*Vitis vinifera*) κατά 6,5%, της μπανάνας (*Musa sp.*) κατά 4,8%, του καρπού longan (*Dimocarpus longan*) κατά 10,7%, του τσαγιού (*Camelia sinensis*) κατά 11,0%, του ginseng (*Panax Ginseng*) κατά 3,2%, της παπάγια (*Carica papaya*) κατά 9,7% και διαφόρων εσπεριδοειδών κατά 12,3% (Liu et al. 2011).

Στο κίτρο, η εφαρμογή των λιπασμάτων Si ενίσχυσε την ανάπτυξη κατά 30-80%, επιτάχυνε την ωρίμανση των καρπών κατά 2-4 εβδομάδες και αύξησε την παραγωγή (Meena et al. 2014).

Η λίπανση του Si επηρέαζε επίσης την ανθοκομική ποιότητα της ζέρμπερας. Οι Kamenidou et al. (2010) βρήκαν ότι φυτά ζέρμπερας στα οποία είχε εφαρμοστεί λίπανση Si είχαν παχύτερους μίσχους λουλουδιών και αυξημένες διαμέτρους λουλουδιών και ύψος. Επιπλέον, φυτά ζέρμπερας που είχαν λιπανθεί με Si άνθιζαν νωρίτερα από τους μάρτυρες.

Στο κριθάρι, η εφαρμογή λίπανσης Si ενίσχυε την ανάπτυξη και την παραγωγή βιομάζας τόσο από τους βλαστούς όσο και από τις ρίζες (Balakhnina et al. 2012).

3.7 Η ποιότητα των προϊόντων

Έχει αποδειχθεί ότι η λίπανση με Si όχι μόνο ενισχύει την ανάπτυξη των καλλιεργειών και τις αποδόσεις, αλλά βελτιώνει και την ποιότητα των προϊόντων. Πολλές μελέτες έχουν διενεργηθεί με σκοπό την βελτίωση της ποιότητας κυρίως του ρυζιού, διαφόρων λαχανικών και φρούτων. Διαπιστώθηκε ότι η λίπανση με Si αύξανε την περιεκτικότητα του ρυζιού σε λιπαρά οξέα σε σχέση με καλλιέργειες που δεν είχαν λιπανθεί, αλλά τα αλευρώδη ποσοστά των κόκκων καθώς και η αλευρότητα μειώνονταν (Zhang et al. 2007, Shang et al. 2009). Ακόμη βρέθηκε, ότι η λίπανση με Si δύο ποικιλιών σιταριού ενίσχυσε το περιεχόμενο σε υγρή γλουτένη, τον χρόνο απορρόφησης του νερού του αλεύρου, τον χρόνο θραύσης της ζύμης, καθώς και την ποιότητα εφελκυσμού της ζύμης (Yu & Gao 2012).

Μελετώντας την επίδραση της προσθήκης Si σε υδροπονικό διάλυμα τομάτας, άλλοι ερευνητές (Liang et al. 1993, Stamatakis et al. 2000, Xue et al. 2012) διαπίστωσαν αύξηση της συνεκτικότητας των καρπών, καθώς και αύξηση των ολικών διαλυτών στερεών και της βιταμίνης C στους καρπούς. Αυξημένη συνεκτικότητα των ιστών και αντοχή των καρπών μετά τη συγκομιδή διαπίστωσαν επίσης και άλλοι ερευνητές (Babini et al. 2012) μετά την λίπανση φυτών φράουλας με Si. Ακόμη βρέθηκε ότι και στα μήλα η εφαρμογή του Si αύξανε το περιεχόμενο σε διαλυτά στερεά και βιταμίνη C και μείωνε το επίπεδο της ογκομετρούμενης οξύτητας, χωρίς να επηρεάζει την σκληρότητα των καρπών (Su et al. 2011). Επιπλέον, οι Shi et al. (2010) ανακοίνωσαν ότι οι λιπάνσεις με Si

αμπελώνων αύξησαν το περιεχόμενο σε ολικά διαλυτά στερεά, σάκχαρα και οξέα, ενώ μείωσαν το επίπεδο των νιτρικών αλάτων.

Σε καλλιέργειες αγγουριών, οι Wang et al. (2007) διαπίστωσαν αύξηση των αποδόσεων κατά 5,1-10,2%, ανάλογα με το ρυθμό εφαρμογής των λιπάνσεων με Si. Οι Liu et al. (2014) παρατήρησαν επιπλέον, μια αύξηση του βάρους κάθε αγγουριού ξεχωριστά, καθώς και βελτίωση της ποιότητάς του. Οι ερευνητές αυτοί βρήκαν ακόμη ότι τα επίπεδα των σακχάρων και της βιταμίνης C αυξήθηκαν σημαντικά, ενώ το επίπεδο των νιτρικών μειώθηκε. Ο ρόλος του Si στην αύξηση της συγκέντρωσης των σακχάρων στο αγγούρι είναι ακόμα ασαφής, αλλά μπορεί να σχετίζεται με την επαγόμενη από το Si φωτοσύνθεση (Li & Ma 2002). Περαιτέρω σχετική έρευνα είναι απαραίτητη για να διευκρινιστούν οι μηχανισμοί για όλες αυτές τις μεταβολές στην ποιότητα των καρπών με την διαμεσολάβηση του Si.

Αξίζει τέλος να σημειωθεί και το γεγονός ότι η λίπανση με Si βελτιώνει σε συνθήκες θερμοκηπίου, ακόμη και τα χαρακτηριστικά ποιότητας λουλουδιών της ζέρμπερας (Σάββας et al. 2002, Kamenidou et al. 2010), της ζίννιας (Kamenidou et al. 2010) και του τριαντάφυλλου (Voogt & Sonneveld 2001).

3.8 Η ΕΠΑΓΟΜΕΝΗ ΑΠΟ ΤΟ Si ANTOXH ΣΕ ΞΗΡΑΣΙΑ ΚΑΙ ΠΑΓΕΤΟ

Η ξηρασία είναι ένας από τους σημαντικότερους αβιοτικούς παράγοντες που περιορίζουν την ανάπτυξη και την παραγωγικότητα των φυτών σε όλο τον κόσμο, ιδιαίτερα σε άνδρες και ημι-άνδρες περιοχές (Eneji et al. 2008). Μολονότι το 30% περίπου της επιφάνειας της γης είναι σήμερα άγονο ή ημίξηρο (Huang et al. 2013), εκτιμάται σύμφωνα με τις προβλέψεις των σημερινών μοντέλων της κλιματικής αλλαγής, ότι η συχνότητα και η σοβαρότητα της ξηρασίας θα αυξηθούν στο μέλλον σε διάφορες περιοχές του κόσμου (Shen et al. 2010).

Η χαμηλή θερμοκρασία είναι ένας άλλος σημαντικός δυσμενής κλιματικός παράγοντας που περιορίζει την ανάπτυξη των φυτών, την κατανομή και τη βιώσιμη αγροτική ανάπτυξη, προκαλώντας σημαντικές οικονομικές απώλειες σε όλο τον κόσμο. Έτσι, με την προοδευτική αύξηση του παγκόσμιου πληθυσμού, καθίσταται επείγουσα η

ανάγκη ενίσχυσης της αντοχής των καλλιεργειών στην ξηρασία και τον παγετό ώστε να διατηρηθούν αλώβητες οι πηγές προμήθειας των τροφίμων.

Οι καταπονήσεις από την ξηρασία και τον παγετό μπορεί να έχουν επιβλαβείς συνέπειες στην ανάπτυξη των φυτών και σε διαδικασίες, όπως η φωτοσυνθετική αφομοίωση, οι σχέσεις με το νερό και η αντιοξειδωτική αμυντική ικανότητα (Cattivelli et al. 2008, Yadav 2010, Ashraf & Harris 2013, Hasanuzzaman et al. 2013). Ωστόσο, πολλές μελέτες έχουν υποστηρίξει ότι η εφαρμογή του Si μπορεί να αυξήσει την αντοχή των φυτών στις καταπονήσεις από την ξηρασία και τον παγετό. Παρά το γεγονός ότι μεγάλη πρόοδος έχει σημειωθεί μέχρι τώρα στην κατανόηση των μηχανισμών σχετικά με την επαγόμενη από το Si αντοχή των φυτών στις καταπονήσεις από ξηρασία και παγετό, το θέμα δεν έχει ακόμη πλήρως διευκρινιστεί.

3.8.1 Φωτοσύνθεση και ανάπτυξη φυτών

Σε συνθήκες περιβαλλοντικής καταπόνησης η φωτοσύνθεση των φυτών αναστέλλεται (Ashraf & Harris 2013). Ωστόσο, αυτή η αναστολή μπορεί να ανατραπεί με την προσθήκη Si και, συνεπώς, να αποκατασταθεί η κανονική ανάπτυξη των φυτών κάτω από συνθήκες ξηρασίας και παγετού. Οι Gong et al. (2005) παρατήρησαν ότι σε συνθήκες ξηρασίας, σπορόφυτα σίτου στα οποία είχε χορηγηθεί Si παρουσίαζαν υψηλότερο ρυθμό καθαρής αφομοίωσης του CO₂ σε σχέση με φυτά χωρίς προσθήκη Si. Παρόμοιες αναφορές διατυπώθηκαν και για άλλα φυτά καταπονημένα από ξηρασία, όπως ο σόργος (Hattori et al. 2005, Liu et al. 2014) και το ρύζι (Chen et al. 2011). Επιπλέον, οι Zhu et al. (2006) διαπίστωσαν ότι η προσθήκη Si μπορούσε να αυξήσει τον καθαρό ρυθμό φωτοσύνθεσης σίτου που βρισκόταν σε συνθήκες κατάψυξης (<-5 °C), με τη αύξηση να είναι εμφανέστερη στις ποικιλίες που ήταν ευαίσθητες σε παγετό.

3.8.1.1 Στοματικοί και μη-στοματικοί παράγοντες

Η αναστολή της φωτοσύνθεσης σε περίπτωση καταπόνησης από ξηρασία έχει αποδοθεί τόσο σε στοματικούς όσο και σε μη στοματικούς παράγοντες (Yordanov et al. 2000). Το στοματικό κλείσιμο είναι η πρώτη αντίδραση φυτών που έχουν σοβαρή έλλειψη νερού, και είναι ο κύριος περιοριστικός παράγοντας για τη φωτοσύνθεση (Reddy et al.

2004, Farooq et al. 2009). Το στοματικό κλείσιμο φαίνεται να είναι η πρώτη γραμμή άμυνας κατά της αποξήρανσης, δεδομένου ότι είναι ταχύτερο από ό, τι οι αλλαγές στην ανάπτυξη των ριζών, στην επιφάνεια των φύλλων, στην υπερδομή των χλωροπλαστών και στα σύμπλοκα χρωστικών-πρωτεϊνών (Yordanov et al. 2000).

Οι Gong et al. (2005) παρατήρησαν ότι ενώ η καταπόνηση από ξηρασία μείωνε τον ρυθμό φωτοσύνθεσης του σίτου, η εφαρμογή Si δεν αποκαθιστούσε την κανονική τιμή. Οι ερευνητές αυτοί δεν έβρισκαν καμία διαφορά στη μεσοκυττάρια συγκέντρωση του CO₂ στα φύλλα μεταξύ των καλά ποτισμένων καθώς και των καταπονημένων από την ξηρασία φυτών, ανεξαρτήτως της εφαρμογής του Si, γεγονός που υποδηλώνει ότι ο στοματικός παράγοντας δεν ήταν ο κύριος παράγοντας αναστολής της φωτοσύνθεσης και ότι ένας μη στοματικός παράγοντας συνέβαλε στη βελτίωση της φωτοσύνθεσης με την διαμεσολάβηση του Si. Παρόμοια ευρήματα παρατηρήθηκαν επίσης σε σόργο καταπονημένο από ξηρασία (Hattori et al. 2005).

Ωστόσο, οι Zhu et al. (2006) διερευνώντας την φωτοσυνθετική ανταλλαγή αερίων σε φύλλα σίτου υπό συνθήκες κατάψυξης, παρατήρησαν ότι η προσθήκη Si στο διάλυμα της καλλιέργειας αύξανε την καθαρή φωτοσύνθεση των σπορόφυτων. Διαπίστωσαν μάλιστα ότι αν και η στοματική αγωγιμότητα των φύλλων μειώνονταν σε συνθήκες κατάψυξης και αυξανόταν με την προσθήκη Si, η μεσοκυττάρια συγκέντρωση του CO₂ δεν άλλαζε στην ανθεκτική ποικιλία, ή ακόμη και αυξανόταν στην ευαίσθητη ποικιλία σε συνθήκες κατάψυξης χωρίς εφαρμογή Si, ενώ η προσθήκη Si μείωνε ελαφρά την συγκέντρωση του ενδοκυτταρικού CO₂ των καταπονημένων φυτών. Αυτά τα αποτελέσματα δείχνουν ότι η αναστολή της φωτοσύνθεσης και η βελτίωσή της κάτω από συνθήκες κατάψυξης με την διαμεσολάβηση του Si, θα μπορούσε κυρίως να αποδοθεί σε μη-στοματικό παράγοντα.

Για το ρύζι, οι Chen et al. (2011) ανέφεραν ότι τόσο στοματικοί όσο και μη-στοματικοί παράγοντες εμπλέκονταν στη βελτίωση της φωτοσύνθεσης φυτών καταπονημένων από ξηρασία με την διαμεσολάβηση του Si. Οι Gong και Chen (2012) διερεύνησαν τις ημερήσιες μεταβολές της φωτοσυνθετικής ανταλλαγής αερίων στο σίτο σε συνθήκες ξηρασίας και βρήκαν ότι ο καθαρός φωτοσυνθετικός ρυθμός των φύλλων και η στοματική αγωγιμότητα μειώνονταν σε συνθήκες ξηρασίας, αλλά η εφαρμογή Si αύξανε τον φωτοσυνθετικό ρυθμό κατά το μεγαλύτερο μέρος της ημέρας.

Η προσθήκη Si αύξανε επίσης την στοματική αγωγιμότητα των φύλλων των φυτών που εκθέτονταν σε καταπόνηση ξηρασίας το απόγευμα. Υπολογισμός της στοματικής αγωγιμότητας των φύλλων έδειξε ότι δεν είχε μεταβληθεί το πρωί, ενώ αυξανόταν από το μεσημέρι έως το απόγευμα σε συνθήκες ξηρασίας, με τα φυτά στα οποία είχε προστεθεί Si να είναι ενδιάμεσα. Τα αποτελέσματα αυτά υποδεικνύουν ότι τόσο στοματικοί όσο και μη-στοματικοί παράγοντες εμπλέκονται στη βελτίωση της φωτοσύνθεσης σίτου καταπονημένου από ξηρασία, με τη βοήθεια Si.

Η χλωροφύλλη διαδραματίζει σημαντικό ρόλο στην φωτοσύνθεση και είναι υπεύθυνη για την συλλογή του φωτός. Οι Lobato et al. (2009) βρήκαν ότι η προσθήκη του Si θα μπορούσε να διατηρήσει το επίπεδο της χλωροφύλλης σε κοκκινοπίπερο (*Capsicum annuum*) που βρισκόταν σε συνθήκες καταπόνησης από έλλειψη νερού, γεγονός που υποδηλώνει ότι το Si θα μπορούσε να μειώσει την βλάβη εξαιτίας της καταπόνησης από έλλειψη νερού, στα φωτοσυνθετικά συστήματα, και ως εκ τούτου να βελτιώσει την φωτοσύνθεση. Παρόμοια αποτελέσματα παρατηρήθηκαν και σε ρύζι καταπονημένο από ξηρασία (Chen et al. 2011). Μάλιστα, οι Yin et al. (2014) παρατήρησαν σε φυτά σόργου βελτίωση της σύνθεσης της πολυαμίνης με την διαμεσολάβηση του Si και αύξηση των συγκεντρώσεων της χλωροφύλλης, γεγονός που υποδηλώνει την εμπλοκή των πολυαμινών στη διατήρηση υψηλότερων επιπέδων χλωροφύλλης και επομένως επιβράδυνση της γήρανσης.

Σε συνθήκες κατάψυξης, οι Zhu et al. (2006) παρατήρησαν ότι η προσθήκη Si όχι μόνο αύξανε την χλωροφύλλη, αλλά επίσης και τον λόγο α/β της χλωροφύλλης (Aro et al. 1993). Η αντίστροφη γραμμική συσχέτιση μεταξύ του λόγου α/β της χλωροφύλλης και του μεγέθους της φωτοαναστολής είναι γνωστή (Aro et al. 1993). Ως εκ τούτου, η αύξηση της περιεκτικότητας σε χλωροφύλλη με την διαμεσολάβηση του Si και ο λόγος α/β της χλωροφύλλης υποδεικνύουν μικρότερη φωτοαναστολή κάτω από συνθήκες καταπόνησης. Επιπλέον, αφού η χλωροφύλλη α είναι πιο ευαίσθητη στις ενεργές ρίζες οξυγόνου (ROS) από την χλωροφύλλη β (Powles 1984), η αύξηση στην περιεκτικότητα σε χλωροφύλλη και στον λόγο α/β της χλωροφύλλης από προσθήκη Si, αντικατοπτρίζει μια μειωμένη οξειδωτική βλάβη σε συνθήκες καταπόνησης από κατάψυξη. Η μείωση της οξειδωτικής βλάβης μπορεί να αποδοθεί σε αύξηση, εξαιτίας της διαμεσολάβησης του Si, της

δραστηριότητας αντιοξειδωτικών ενζύμων όπως η υπεροξειδική δεσμουτάση (SOD) και η καταλάση (CAT) (Gong et al. 2005, Liang et al. 2008).

Οι παράμετροι φθορισμού της χλωροφύλλης μπορούν να παρέχουν χρήσιμες πληροφορίες σχετικά με την δραστηριότητα του φωτοσυστήματος II (PSII) των φυτών, και τόσο η βασική κβαντική απόδοση (F_v/F_0), όσο και η μέγιστη κβαντική ικανότητα (F_v/F_m) σχετίζονται με την φωτοσυνθετική αποτελεσματικότητα (Shangguan et al. 2000). Οι Chen et al. (2011) βρήκαν ότι το προστιθέμενο Si όχι μόνο αύξανε το περιεχόμενο των φωτοσυνθετικών χρωστικών ουσιών, αλλά επίσης και τους λόγους F_v/F_0 και F_v/F_m των φυτών ρυζιού που είχαν υποβληθεί σε καταπόνηση ξηρασίας, γεγονός που υποδηλώνει ότι η εφαρμογή Si μπορούσε να αυξήσει τη φωτοσυνθετική αποτελεσματικότητα και να μειώσει την βλάβη της φωτοσύνθεσης εξαιτίας της καταπόνησης.

Το περιεχόμενο του ανόργανου φωσφόρου επηρεάζει την σύνθεση του ATP στους χλωροπλάστες (Dos Santos et al. 2006). Οι Gong και Chen (2012) παρατήρησαν ότι η συγκέντρωση του ανόργανου φωσφόρου σε φύλλα σίτου μειωνόταν σε συνθήκες ξηρασίας, ενώ αυξανόταν με προσθήκη Si. Η αύξηση της συγκέντρωσης του ανόργανου φωσφόρου μπορεί να διευκολύνει την σύνθεση του ATP που απαιτείται για τον κύκλο αφομοίωσης του CO₂ (Doubnerová & Ryslava 2011). Ωστόσο, όπως πρότειναν οι Tao et al. (2012), η κατανομή των ανόργανου φωσφόρου μεταξύ στρώματος χλωροπλάστων και κυτταροπλάσματος επηρεάζει την σύνθεση του ATP. Υψηλά επίπεδα ανόργανου φωσφόρου σε στρώμα χλωροπλάστων μπορεί να ενισχύσουν τη σύνθεση του ATP, ενώ χαμηλά επίπεδα μπορεί να ενισχύσουν την σύνθεση της σακχαρόζης στο κυτταρόπλασμα. Ωστόσο, παραμένει ασαφές κατά πόσο το Si ρυθμίζει την κατανομή του ανόργανου φωσφόρου στα κύτταρα σε συνθήκες καταπόνησης. Η αύξηση του ανόργανου φωσφόρου στα φύλλα θα μπορούσε ίσως να αποδοθεί στην αύξηση της πρόσληψης φωσφόρου με την διαμεσολάβηση του Si (Sistani et al. 1997). Συνολικά, οι προηγούμενες μελέτες δείχνουν ότι το Si εμπλέκεται τόσο στη στοματική κίνηση όσο και στις φωτοχημικές αντιδράσεις και συνεπώς ρυθμίζει τη φωτοσύνθεση.

3.8.1.2 Πρόσληψη θρεπτικών συστατικών και ανάπτυξη φυτών

Η βελτίωση της ανάπτυξης φυτών σε συνθήκες περιβαλλοντικής καταπόνησης με την προσθήκη Si, δεν σχετίζεται μόνο με αυξημένη φωτοσύνθεση αλλά μπορεί ίσως να

σχετίζεται και με την πρόσληψη και χρήση των θρεπτικών ουσιών. Η έλλειψη νερού και άλλες περιβαλλοντικές καταπονήσεις περιορίζουν την πρόσληψη των θρεπτικών συστατικών από τις ρίζες και τη μεταφορά τους σε βλαστούς και έτσι μειώνουν τη διαθεσιμότητα των θρεπτικών συστατικών (Chen et al. 1983, Farooq et al. 2009). Το Si μπορεί ίσως να παίζει ένα σημαντικό ρόλο στην διατήρηση της ισορροπημένης πρόσληψης, μεταφοράς και κατανομής των ορυκτών θρεπτικών ουσιών σε καταπονημένα φυτά και επομένως να βελτιώνει την ανάπτυξη των φυτών κάτω από δυσμενείς περιβαλλοντικές συνθήκες.

Έχει αναφερθεί ότι η προσθήκη Si αυξάνει τα επίπεδα Ca και K σε φύλλα αραβοσίτου καταπονημένου από έλλειψη νερού (Kaya et al. 2006). Σε καταπονημένο από έλλειψη νερού σίτο, οι Pei et al. (2010) διαπίστωσαν ότι, αν και το Si μείωνε τις συγκεντρώσεις Ca, K και Mg στους βλαστούς εξαιτίας της αραίωσής τους λόγω καλύτερης ανάπτυξης, το σύνολο του περιεχομένου τους στην πραγματικότητα αυξανόταν. Οι Chen et al. (2011) διαπίστωσαν παρόμοια αποτελέσματα σε ρύζι κάτω από συνθήκες ξηρασίας. Έχοντας υπόψη ότι το Ca και K παίζουν σημαντικό ρόλο στην οσμωτική προσαρμογή των φυτών σε συνθήκες καταπόνησης (Ashraf et al. 2001, Zhu 2002, Mahajan & Tuteja 2005), συνάγεται ότι η αυξημένη πρόσληψη Ca και K στο πλαίσιο μιας περιβαλλοντικής καταπόνησης μπορεί να συμβάλει στην αύξηση της αντοχής. Η αύξηση αυτή μπορεί να αποδοθεί στη μείωση της διαπερατότητας της μεμβράνης του πλάσματος, καθώς και στην αύξηση της δραστηριότητας του H^+ -ATP της μεμβράνης του πλάσματος από το προστιθέμενο Si (Liang 1999, Kaya et al. 2006).

Οι αναφορές σχετικά με τη σχέση της προσθήκης Si και της πρόσληψης τόσο P όσο και N είναι αντιφατικές. Οι Gao et al. (2004) βρήκαν μια σημαντική μείωση της συγκέντρωσης P στον ξυλώδη χυμό αραβοσίτου με την προσθήκη Si. Ωστόσο, οι Eneji et al. (2008) βρήκαν μια ισχυρή θετική συσχέτιση μεταξύ Si και πρόσληψης P σε γρασίδι, τόσο σε υγρές όσο και σε ξηρές συνθήκες. Οι Gong και Chen (2012) παρατήρησαν επίσης ότι η συγκέντρωση του ανόργανου P σε φύλλα σίτου μειωνόταν από την ξηρασία, ενώ αυξανόταν με προσθήκη Si.

Η πρόσληψη των θρεπτικών συστατικών έχει σχέση με χαρακτηριστικά της ρίζας όπως η επιφάνεια και το μήκος της ρίζας (Barber 1984). Οι ευεργετικές επιδράσεις του Si στην ανάπτυξη των ριζών υπό συνθήκες καταπόνησης έχουν αναφερθεί σε κάποιες

μελέτες. Σε συνθήκες καταπόνησης από ξηρασία, οι Hattori et al. (2005) παρατήρησαν μικρότερη αναλογία βλαστού/ρίζας και μεγαλύτερη συσσώρευση ξηρής μάζας ρίζας σε σόργο με προσθήκη Si, γεγονός που υποδηλώνει ότι το Si διευκόλυνε την ανάπτυξη της καταπονημένης από την ξηρασία ρίζας. Οι Ahmed et al. (2011) ανέφεραν ότι η προσθήκη Si σε σόργο, ήταν ευεργετική κυρίως για την ανάπτυξη των ριζών, με περισσότερη βιομάζα να διατίθενται για το ριζικό σύστημα. Η βελτίωση της ανάπτυξης της ρίζας μπορεί να παρέχει μεγαλύτερες περιοχές που να είναι διαθέσιμες για την πρόσληψη των διαχεόμενων ιόντων (Barber 1984) και ως εκ τούτου να αυξάνει την αντοχή των φυτών στην ξηρασία. Η διέγερση της ανάπτυξης των ριζών με Si μπορεί να σχετίζεται με την επιμήκυνση της ρίζας, ενισχύοντας έτσι την επεκτασιμότητα των κυτταρικών τοιχωμάτων στην αναπτυσσόμενη ζώνη, όπως παρατηρήθηκε στον σόργο από τους Hattori et al. (2003). Σε ορισμένα όμως φυτά όπως ο σίτος και ο ηλιάνθος (*Helianthus annuus*), οι ευεργετικές επιδράσεις του Si στην ανάπτυξη των ριζών σε συνθήκες καταπόνησης ξηρασίας δεν παρατηρήθηκαν (Gong et al. 2003, Gunes et al. 2008, Pei et al. 2010).

3.8.2 Η επίδραση του Si στην περιεκτικότητα σε νερό

3.8.2.1 Διαπνοή

Σε αντίξοες συνθήκες όπως η καταπόνηση από ξηρασία ή ο παγετός, το υδατικό δυναμικό και η περιεκτικότητα σε νερό των φυτών μειώνονται σημαντικά (Siddique et al. 2001, Verslues et al. 2006, Farooq et al. 2009, Liang et al. 2008). Οι Liang et al. (2008) βρήκαν ότι η επίδραση του Si στην περιεκτικότητα σε νερό φυτών σίτου εξαρτώνταν από τη δόση του Si και την ποικιλία των φυτών. Για μια ευπαθή στον παγετό ποικιλία, η προσθήκη Si αύξανε σημαντικά την περιεκτικότητα σε νερό των καταπονημένων φυτών, με την συγκέντρωση του 1,0 mM Si να είναι πιο αποτελεσματική από την συγκέντρωση του 0,1 mM Si. Στην ανεκτική όμως ποικιλία, δεν παρατηρήθηκε εμφανής επίδραση των δύο συγκεντρώσεων Si στην περιεκτικότητα του νερού.

Ο ρυθμός διαπνοής μπορεί να επηρεάσει τις σχέσεις νερού-φυτών (Farooq et al. 2009). Τα φυτά διαπνέουν κυρίως από τα φύλλα, μέσω της επιδερμίδας και των στομάτων. Σε συνθήκες καταπόνησης από ξηρασία, οι Gong et al. (2003) παρατήρησαν ότι η ανάπτυξη των σπορόφυτων σίτου βελτιώθηκε, και ότι τα φύλλα ήταν παχύτερα, ως

αποτελεσμα της προσθήκης Si. Πιθανολογήθηκε ότι το Si μπορούσε να βελτιώσει την αντοχή σε ξηρασία μέσω της μείωσης της απώλειας ύδατος από διαπνοή, αλλά ο ρυθμός διαπνοής δεν μετρήθηκε στη μελέτη αυτή. Στον αραβόσιτο, οι Gao et al. (2006) παρατήρησαν ότι ο ρυθμός διαπνοής και η αγωγιμότητα από την επιδερμίδα του φύλλου δεν μεταβλήθηκαν με την προσθήκη Si, ενώ μειώθηκαν σημαντικά όταν αντί της επιδερμίδας εξετάστηκαν τα στόματα του φύλλου. Τα αποτελέσματα αυτά δείχνουν ότι το Si εμπλέκεται στη ρύθμιση της κίνησης των στοματίων. Επομένως, η μείωση της διαπνοής εξαιτίας του Si, είναι ίσως ένας από τους μηχανισμούς αύξησης της αντοχής των φυτών με την διαμεσολάβηση του Si. Το κατά πόσον η μείωση της διαπνοής γίνεται από την επιδερμίδα ή τα στόματα δεν είναι ακόμη γνωστό, αλλά μπορεί ίσως να σχετίζεται με τα είδη των φυτών ή τις συνθήκες καλλιέργειας.

Ωστόσο, η προσθήκη του Si δεν μειώνει πάντα την διαπνοή των φυτών. Οι Hattori et al. (2005) παρατήρησαν μια αύξηση στη στοματική αγωγιμότητα και τον ρυθμό διαπνοής φύλλων σόργου σε γλάστρες με προσθήκη Si και καταπόνηση από ξηρασία. Παρόμοια αποτελέσματα παρατηρήθηκαν επίσης σε σίτο (Gong et al. 2005, 2008) και ρύζι (Chen et al. 2011) που είχαν καταπονηθεί από ξηρασία. Οι Hattori et al. (2008β) ανέφεραν ότι η προσθήκη Si δεν άλλαζε ούτε τον ρυθμό διαπνοής ούτε την στοματική αγωγιμότητα σε αγγούρια (*Cucumis sativus*), αδιαφόρως του αν βρίσκονταν σε οσμωτική καταπόνηση ή όχι. Αυτά τα αντικρουόμενα αποτελέσματα σχετικά με την επίδραση του Si στον ρυθμό διαπνοής μπορεί να οφείλονται σε διαφορές μεταξύ των ειδών των φυτών στην συμβολή της εφυμενίδας διαπνοής στην συνολική διαπνοή.

3.8.2.2 Πρόσληψη νερού από τις ρίζες

Η πολύπλοκη σχέση μεταξύ της διαπνοής και του Si υποδεικνύει ότι ίσως υπάρχει κάποιος μηχανισμός εκτός της διαπνοής, που συμβάλλει στη αντοχή σε περιβαλλοντικές καταπονήσεις. Η πρόσληψη του νερού από την ρίζα είναι μια σημαντική διαδικασία που διατηρεί την ισορροπία του νερού στα φυτά, ενώ το Si μπορεί να επηρεάσει την ανάπτυξη των ριζών και ως εκ τούτου να ρυθμίσει την σχέση του νερού. Οι Chen et al. (2011) διαπίστωσαν ότι η εφαρμογή του Si ενίσχυε την ανάπτυξη της ρίζας ρυζιού κάτω από συνθήκες ξηρασίας. Παρατήρησαν ακόμη, ότι το συνολικό μήκος της ρίζας, η έκταση της περιοχής της ρίζας, ο όγκος της ρίζας καθώς και η δραστηριότητα της ρίζας αυξάνονταν

στα καταπονημένα φυτά στα οποία είχε προστεθεί Si. Ενίσχυση της ανάπτυξης της ρίζας με την προσθήκη Si έχει επίσης παρατηρηθεί σε σόργο υπό ξηρασία (Yin et al. 2014). Η βελτίωση της ανάπτυξης της ρίζας μπορεί να ενισχύσει την απορρόφηση του νερού, η οποία βοηθά στην αύξηση της αντοχής των φυτών στην καταπόνηση της ξηρασίας. Ωστόσο, η βελτίωση της ανάπτυξης των ριζών με την διαμεσολάβηση του Si υπό συνθήκες καταπόνησης δεν παρατηρείται σε κάθε περίπτωση. Για παράδειγμα, οι Gong et al. (2003) παρατήρησαν μια θετική επίδραση του Si στην ανάπτυξη των βλαστών, αλλά όχι στην ανάπτυξη της ρίζας στον σίτο. Παρόμοια αποτελέσματα παρατηρήθηκαν επίσης σε αγγούρια (Hattori et al. 2008b).

Υπάρχουν ενδείξεις ότι το Si μπορεί να επηρεάσει την υδραυλική αγωγιμότητα των ριζών. Οι Gao et al. (2004) βρήκαν ότι η ταχύτητα ροής του νερού στα ξυλώδη αγγεία των ριζών του αραβοσίτου εμφανώς μειώθηκε με την προσθήκη Si. Στον σόργο, οι Hattori et al. (2007, 2008a) βρήκαν ότι η καταπόνηση του νερού μείωσε την υδραυλική αγωγιμότητα της ρίζας στην ροή του νερού, η οποία αυξήθηκε σημαντικά κατά την προσθήκη του Si. Ο υποκείμενος μηχανισμός του ρόλου του Si στην αλλαγή της υδραυλικής αγωγιμότητας στη ρίζα δεν είναι πολύ σαφής.

Η οσμωτική ρύθμιση παίζει έναν σημαντικό ρόλο στην πρόσληψη του νερού από την ρίζα σε συνθήκες έλλειψης νερού (Ogawa & Yamauchi 2006). Οι Sonobe et al. (2011) διερεύνησαν την επίδραση του Si στην πρόσληψη νερού από την ρίζα σόργου κάτω από συνθήκες καταπόνησης νερού που προκλήθηκαν από πολυαιθυλενογλυκόλη. Βρήκαν ότι η προσθήκη Si μείωνε το οσμωτικό δυναμικό των ριζών και αύξανε την περιεκτικότητά τους σε νερό, γεγονός που υποδηλώνει την εμπλοκή της οσμωτικής ρύθμισης στην πρόσληψη νερού από ρίζες φυτών με προσθήκη Si. Η ανάλυση των ριζών επίσης έδειξε ότι η συσσώρευση διαλυτών σακχάρων και αμινοξέων όπως η αλανίνη και το γλουταμινικό οξύ, ήταν υπεύθυνη για την οσμωτική ρύθμιση. Επαγόμενες διά του Si βελτίωση της κατάστασης των νερών και συσσώρευση των διαλυτών σακχάρων στις ρίζες παρατηρήθηκαν επίσης στο ρύζι (Ming et al. 2012a, b).

Αντιδρώντας σε συνθήκες καταπόνησης, τα φυτά συνήθως συνθέτουν και συσσωρεύουν διάφορες χαμηλού μοριακού βάρους οργανικές ουσίες, που έχουν την δυνατότητα ρύθμισης της οσμωτικής πίεσης όπως την προλίνη (Gzik 1997, Balibrea et al. 1997, Mansour 1998, Ashraf & Foolad 2007), την γλυκίνη της βεταΐνης (Rhodes &

Hanson 1993, Mansour 1998, Ashraf & Foolad 2007), υδατάνθρακες (Balibrea et al. 1997) και πολυόλες (Kumar & Bandhu 2005). Οι ρόλοι όμως τους οποίους αυτές οι χαμηλού μοριακού βάρους οργανικές ουσίες μπορούν να παίξουν κάτω από στρεσογόνες συνθήκες δεν έχουν ακόμη πλήρως διευκρινιστεί.

Οι διαλυτές αυτές ουσίες δεν εμπλέκονται στις φυσιολογικές βιοχημικές ή μεταβολικές διεργασίες στους φυτικούς ιστούς, αλλά μάλλον είναι δείκτες της προσαρμογής των φυτών στις συνθήκες καταπόνησης ή μειώνουν τις ανασταλτικές επιδράσεις των υψηλών συγκεντρώσεων των ιόντων στην ενεργότητα των ενζύμων σταθεροποιώντας τις πρωτεΐνες, σύμπλοκα πρωτεϊνών ή μεμβράνες που βρίσκονται σε συνθήκες καταπόνησης (Bohnert & Shen 1999, Ashraf & Foolad 2007). Μπορούν επίσης να λειτουργήσουν ως σαρωτές ριζών οξυγόνου για τη μείωση της οξειδωτικής βλάβης σε φυτά που βρίσκονται σε καταπόνηση αλατότητας (Seckin et al. 2009) και η εξωγενής εφαρμογή των ουσιών μπορεί ίσως να αυξήσει την αντοχή των φυτών σε διαφορετικές καταπονήσεις (Ashraf & Foolad 2007).

Η προλίνη είναι μια από τις συμβατές με το μεταβολισμό των κυττάρων διαλυμένες ουσίες, οι οποίες συνήθως συσσωρεύονται υπό συνθήκες καταπόνησης και παίζουν σημαντικό ρόλο στην οσμωτική ρύθμιση (Nayyar & Walia 2003). Ωστόσο, οι de-Lacerda et al. (2003) θεώρησαν την αύξηση του επιπέδου της προλίνης ως σύμπτωμα τοξικότητας παρά ως ένδειξη αντοχής σε καταπόνηση. Οι Pei et al. (2010) ανέφεραν ότι το επίπεδο της προλίνης αυξανόταν σε φύλλα σίτου κάτω από συνθήκες καταπόνησης νερού, ενώ η προσθήκη Si μείωνε την συσσώρευσή της, γεγονός που υποδήλωνε ότι η συσσώρευση της προλίνης ήταν σύμπτωμα της βλάβης από την καταπόνηση στις πειραματικές συνθήκες. Μείωση των συγκεντρώσεων της προλίνης εξαιτίας προσθήκης Si έχει σημειωθεί σε διάφορα φυτά που βρίσκονταν σε καταπόνηση αλατότητας όπως το κριθάρι, το σιτάρι, το αμπέλι, η σόγια και ο σόργος (Gunes et al. 2007, Tanu et al. 2008, Soylemezoglu et al. 2009, Lee et al. 2010, Yin et al. 2013, Zhu & Gong 2014).

Σύμφωνα με τους Lee et al. (2010), το περιεχόμενο της ελεύθερης προλίνης σε φύλλα σόγιας ήταν 10-φορές υψηλότερο σε φυτά που καλλιεργούνταν παρουσία 80 mM NaCl χωρίς προσθήκη Si σε σχέση με τα φυτά μάρτυρες, ενώ η συγκέντρωση της ελεύθερης προλίνης σε σόγια καταπονημένη από αλατότητα ήταν περίπου 30% χαμηλότερη με Si παρά χωρίς Si. Επιπλέον, το ξηρό βάρος των φυτών παρουσία Si ήταν

περίπου 40% υψηλότερο από εκείνο των φυτών που στερούνταν Si. Τα αποτελέσματα αυτά υποδεικνύουν ότι η χαμηλότερη συγκέντρωση ελεύθερης προλίνης που συσσωρευόταν στα φυτά παρουσία Si, αποτελούσε ισχυρή ένδειξη της λιγότερο σοβαρής καταπόνησης αλατότητας λόγω της παρουσίας του Si. Οι Yin et al. (2013) βρήκαν επίσης ότι η βραχυπρόθεσμη εφαρμογή 0,83 mM Si μπορούσε σημαντικά να αυξήσει τα επίπεδα της σακχαρόζης και φρουκτόζης σε σόργο καταπονημένο από αλατότητα, υποδεικνύοντας ότι το Si μπορούσε να περιορίσει την οσμωτική καταπόνηση από αλατότητα. Ωστόσο, ο μηχανισμός με τον οποίο το Si επηρεάζει το μεταβολισμό των ουσιών αυτών που επηρεάζουν την ωσμωτική πίεση σε σχέση με την προσαρμοστικότητα στην καταπόνηση από έλλειψη νερού και/ή στην αντοχή, μένει να διερευνηθεί.

3.8.2.3 Ακεραιότητα και λειτουργικότητα των μεμβρανών

Τα συστήματα των κυτταρικών μεμβρανών, συμπεριλαμβανομένων των μεμβρανών πλάσματος και του ενδομεμβρανικού συστήματος, είναι πρωταρχικοί στόχοι των περιβαλλοντικών καταπονήσεων (Agarie et al. 1998). Σε αντίξοες συνθήκες, η διατήρηση της ακεραιότητας των κυτταρικών μεμβρανών είναι ζωτικής σημασίας για την επιβίωση των φυτών. Η διαρροή των ηλεκτρολυτών από το κύτταρο χρησιμοποιείται από καιρό ως δείκτης βλάβης των μεμβρανών. Έχει αποδειχθεί ότι η εφαρμογή του Si μειώνει τη διαρροή των ηλεκτρολυτών σε φυτά καταπονημένα από ξηρασία, όπως το ρύζι, η σόγια και ο σίτος (Agarie et al. 1998, Pei et al. 2010, Shen et al. 2010), γεγονός που υποδεικνύει τον προστατευτικό ρόλο του Si έναντι βλαβών των μεμβρανών. Η Ding (2006) μελέτησε την επίδραση του Si στην αλλαγή της δομής των κυττάρων φύλλων σίτου καταπονημένου από ξηρασία και παρατήρησε ότι εκδηλώθηκε πλασμόλυση απουσία Si. Στον χλωροπλάστη, τα θυλακοειδή φούσκωσαν και το έλασμα μήτρας εμφανίστηκε αποδομημένο; η προσθήκη όμως Si στα φυτά, είχε ως αποτέλεσμα τη μείωση του πλασμόλυσης και την βελτίωση της δομής του χλωροπλάστη. Βελτίωση της υπερδομής των κυττάρων του φύλλου παρατηρήθηκε επίσης σε φυτά ρυζιού που καλλιεργούνταν σε συνθήκες ξηρασίας με προσθήκη Si (Ming 2012).

Η ρευστότητα είναι ένα βασικό και κύριο χαρακτηριστικό για την λειτουργία των κυτταρικών μεμβρανών. Οι Huang και Yang (1996) υπέδειξαν ότι η κατάλληλη ρευστότητα στην μιτοχονδριακή μεμβράνη ήταν σημαντική για την διατήρηση της

βέλτιστης δομής της. Η ρευστότητα της μεμβράνης επηρεάζεται από διάφορους παράγοντες, όπως οι αλληλεπιδράσεις των πρωτεϊνών και λιπιδίων (Huang & Yang 1996) και η σύνθεση των λιπιδίων (Zhang et al. 2002). Οι Liang et al. (2006) παρατήρησαν ότι η καταπόνηση από αλάτι αύξανε σημαντικά την αναλογία των φωσφολιπιδίων προς τις πρωτεΐνες στις μεμβράνες πλάσματος φύλλων κριθής και ότι η προσθήκη Si επανέφερε την αναλογία στην κανονική της τιμή. Αυτό υποδηλώνει ότι το Si μπορούσε να ρυθμίζει την αναλογία φωσφολιπιδίων προς πρωτεΐνη και ως εκ τούτου την ρευστότητα των μεμβρανών του πλάσματος. Ωστόσο, είναι ασαφές κατά πόσο η επαγόμενη από το Si μείωση της αναλογίας φωσφολιπιδίων προς τις πρωτεΐνες οφειλόταν σε μηδενισμό των φωσφολιπιδίων ή σε αύξηση των πρωτεϊνών. Σε φράουλα, η διαφυλλική εφαρμογή Si βρέθηκε να αυξάνει την ποσότητα των λιπιδίων των μεμβρανών υπό κανονικές συνθήκες (Wang & Galletta 1998). Ως εκ τούτου, είναι πιθανό η προσθήκη του Si να προκαλεί αύξηση των επιπέδων τόσο των φωσφολιπιδίων όσο και των πρωτεϊνών, με την αύξηση των πρωτεϊνών να είναι μεγαλύτερη.

Είναι γενικά γνωστό ότι η μείωση της ακορεστότητας των λιπαρών οξέων έχει ως αποτέλεσμα τη μείωση της ρευστότητας των μεμβρανών (Shinitzky 1984). Οι Wang και Galletta (1998) παρατήρησαν ότι η εφαρμογή του Si αύξανε τις αναλογίες των ακόρεστων λιπαρών οξέων στα γλυκολιπίδια και φωσφολιπίδια της φράουλας. Οι Gong et al. (2005) ανέφεραν ότι η εφαρμογή του Si αύξανε την ακορεστότητα των λιπαρών οξέων, η οποία μειωνόταν από καταπόνηση ξηρασίας. Οι Liang et al. (2005) παρατήρησαν ότι η μείωση της αναλογίας των ακόρεστων προς τα κορεσμένα λιπαρά οξέα με την προσθήκη Si, αντιστοιχούσε με τη μείωση της ρευστότητας του τονοπλάστη σε μια ποικιλία κριθής ευαίσθητης στο αλάτι; ωστόσο, στην ανθεκτική ποικιλία, το Si προκαλούσε αύξηση της αναλογίας ακόρεστων προς κορεσμένα λιπαρά οξέα και μείωση της ρευστότητας του τονοπλάστη. Επομένως, η επίδραση του Si στην ακορεστότητα των λιπαρών οξέων μπορεί να εξαρτάται από την ποικιλία του φυτού.

Οι Agarie et al. (1998) διαπίστωσαν ότι το επίπεδο των πολυσακχαριτών του κυτταρικού τοιχώματος φύλλων ρυζιού αυξανόταν σημαντικά με προσθήκη Si. Το Si επηρέαζε επίσης και άλλα συστατικά του κυτταρικού τοιχώματος, όπως το πηκτικό οξύ, τις πρωτεΐνες (Schwarz 1973), τις πολυφαινόλες και την λιγνίνη (Raven 1983, Fleck et al. 2011). Αυτά τα ευρήματα υποδηλώνουν ότι το Si εμπλέκεται στη βιοσύνθεση των

συστατικών των κυτταρικών τοιχωμάτων και, ως εκ τούτου, επηρεάζει τις μηχανικές ιδιότητες των κυτταρικών τοιχωμάτων και κατά συνέπεια και την διαπερατότητά τους από το νερό. Οι επιδράσεις του Si στις ιδιότητες του κυτταρικού τοιχώματος μπορεί με τη σειρά τους να επηρεάζουν και τις ιδιότητες της μεμβράνης (Agarie et al. 1998). Ωστόσο, αυτό πρέπει να επιβεβαιωθεί από ανάλογα πειράματα. Η επαγόμενη από το Si βελτίωση της ακεραιότητας και της σταθερότητας της μεμβράνης σε συνθήκες καταπόνησης συνδέεται επίσης με μια αυξημένη αντιοξειδωτική άμυνα.

3.8.3 Η επαγόμενη από το Si αντιοξειδωτική άμυνα

Η επαγόμενη από τις ελεύθερες ρίζες οξείδωση βιοδραστικών μορίων, όπως τα λιπίδια, οι πρωτεΐνες, κ.α., είναι μια από τα πιο επιβλαβείς διαδικασίες των ζωντανών οργανισμών (Yordanov et al. 2000, Gill & Tuteja 2010). Πολυάριθμες μελέτες έχουν δείξει ότι η επαγόμενη από το Si αντοχή των φυτών έναντι αβιοτικών καταπονήσεων, όπως οι καταπονήσεις από αλάτι και βαρέα μέταλλα, σχετίζεται με την μείωση της οξειδωτικής βλάβης των βιοδραστικών μορίων του κυττάρου.

Σε συνθήκες ξηρασίας, οι Gong et al. (2005) παρατήρησαν ότι η εφαρμογή του Si αύξανε την περιεκτικότητα του σίτου σε χλωροφύλλη και πρωτεΐνες. Η ακορεστότητα των λιπαρών οξέων μειωνόταν σε συνθήκες ξηρασίας, ενώ αυξανόταν σημαντικά με την προσθήκη Si στα φυτά (Gong et al. 2005). Επιπλέον, η καταπόνηση από ξηρασία προκαλούσε αύξηση της συγκέντρωσης των οξειδωμένων πρωτεϊνών, η οποία μειωνόταν με την προσθήκη Si. Αυτά τα αποτελέσματα δείχνουν ότι η προσθήκη του Si μπορεί να ελαττώσει την οξειδωτική βλάβη των λιπιδίων και των πρωτεϊνών από καταπόνηση ξηρασίας. Η επαγόμενη από το Si μείωση της οξειδωτικής βλάβης των λιπιδίων από καταπόνηση νερού έχει επίσης παρατηρηθεί και σε άλλα φυτά, όπως το ρεβίθι, ο ηλίανθος, η σόγια και το ρύζι (Gunes et al. 2007, 2008, Shen et al. 2010, Ming et al. 2012a). Σε συνθήκες κατάψυξης, η αυξημένη παραγωγή μηλονικής διαλδεϋδης, του τελικού προϊόντος της υπεροξειδωσης των λιπιδίων της μεμβράνης, μπορούσε να μειώνεται με την εξωγενή προσθήκη Si, όπως παρατηρήθηκε στην κριθή (Liang et al. 2008).

Η επαγόμενη από το Si μείωση της οξειδωτικής βλάβης αποδίδεται στην επίδρασή του στην αντιοξειδωτική άμυνα και στο μειωμένο επίπεδο των ελευθέρων ριζών στα φυτά. Οι Liang et al. (2008) βρήκαν ότι σε συνθήκες κατάψυξης, η προσθήκη Si αύξησε τις

δραστηριότητες της υπεροξειδικής δεσμουτάσης (SOD) και της καταλάσης (CAT), καθώς και το περιεχόμενο της γλουταθειόνης (GSH) και του ασκορβικού οξέος στον σίτο. Επίσης παρατήρησαν μια επαγόμενη από το Si μείωση των επιπέδων του H₂O₂ σε φυτά καταπονημένα από κατάψυξη.

Οι Pei et al. (2010) βρήκαν ότι η προσθήκη του Si αύξησε την συγκέντρωση του ασκορβικού οξέος σε φύλλα σίτου καταπονημένου από νερό. Οι Shen et al. (2010) ανέφεραν ότι σπορόφυτα σόγιας (*Glycine max*) με καταπόνηση ξηρασίας παρουσίασαν διέγερση της δραστηριότητας των ενζύμων CAT και υπεροξειδάσης (POD), αλλά αναστολή της δραστηριότητας του SOD, ενώ όλες αυτές οι δραστηριότητες καθώς και το περιεχόμενο του H₂O₂ μειώθηκαν με την προσθήκη Si. Συμπερασματικά, όλα αυτά τα ευρήματα συνεπάγονται έναν μάλλον πολύπλοκο μηχανισμό της επαγόμενης από το Si ρύθμισης των δραστηριοτήτων των αντιοξειδωτικών ενζύμων σε φυτά καταπονημένα από ξηρασία ή παγετό.

3.9 Η ΑΝΤΟΧΗ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ ΣΤΗΝ ΤΟΞΙΚΟΤΗΤΑ ΜΕΤΑΛΛΩΝ ΠΑΡΟΥΣΙΑ Si

Η δράση του Si για τον μετριασμό της φυτοτοξικότητας μετάλλων, όπως του μαγγανίου (Mn), σιδήρου (Fe), αργιλίου (Al), το καδμίου (Cd), αρσενικού (As), χρωμίου (Cr), μολύβδου (Pb), χαλκού (Cu) και ψευδαργύρου (Zn), έχει καλά τεκμηριωθεί. Ωστόσο, οι μηχανισμοί που εξηγούν αυτό το φαινόμενο δεν είναι ακόμη σαφείς. Σε γενικές γραμμές, υπάρχουν δύο μηχανισμοί, δηλαδή ένας εξωτερικός (ex Planta) και ένας εσωτερικός (in planta), που προτάθηκαν για να εξηγήσουν γιατί και πώς το Si μπορεί να ρυθμίσει την αντίσταση των φυτών ή/και την αντοχή τους στην τοξικότητα των μετάλλων. Μεταξύ των αλληλεπιδράσεων του Si με μέταλλα, οι ρόλοι του στη βελτίωση της αντοχής σε Mn και Al έχουν πιο εκτεταμένα διερευνηθεί.

3.9.1 Η άμβλυνση των συμπτωμάτων τοξικότητας Mn και Al από Si

Το μαγγάνιο είναι ένα σημαντικό βασικό ιχνοστοιχείο για την ανάπτυξη των φυτών, αλλά εύκολα γίνεται τοξικό πάνω από τα φυσιολογικά επίπεδα. Η τοξικότητα του Mn εμφανίζεται συχνά σε ορυζώνες με βαριά πεδινά εδάφη ή σε εξαιρετικά αποσαθρωμένα όξινα εδάφη των τροπικών και υποτροπικών περιοχών.

Τα οπτικά συμπτώματα της τοξικότητας του Mn ποικίλλουν ανάλογα με το είδος του φυτού και την ευαισθησία του σε περίσσεια Mn. Η τοξικότητα εμφανίζεται σε συγκεντρώσεις που κυμαίνονται από 200 έως 5.300 mg Mn kg⁻¹ φύλλων (Edwards & Asher 1982, Clarkson 1988) και εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό από το είδος, τον γενότυπο, τις περιβαλλοντικές συνθήκες (θερμοκρασία, υγρασία, pH, φως, πηγή αζώτου) και την δράση μυκορριζών (El-Jaoual & Cox 1998). Τυπικά συμπτώματα της τοξικότητας Mn είναι οι καφέ κηλίδες στα παλαιότερα φύλλα κοντά στις κύριες και δευτερεύουσες νευρώσεις που περιβάλλονται από χλωρωτικές ζώνες (Morris & Pierre 1949, Foy et al. 1978, 1995, El-Jaoual & Cox 1998, Li et al. 2012a).

Τα συμπτώματα τοξικότητας του Mn μπορεί να αμβλυθούν σημαντικά με προσθήκη Si σε πολλές καλλιέργειες, όπως η κριθή (Vlamis & Williams 1967, Horiguchi & Morita 1987), ο αραβόσιτος (Doncheva et al. 2009), το ρύζι (Okuda & Takahashi 1962, Júnior et al. 2010, Tavakkoli et al. 2011, Li et al. 2012a), το ζαχαροκάλαμο (Clements 1965, Fox et al. 1967), ο σίτος (Vlamis & Williams 1967), η βρώμη (Vlamis & Williams 1967), η σίκαλη (Vlamis & Williams 1967), ο σόργος (Galvez et al. 1987), ο φασιόλος (Horst & Marschner 1978a), το ρεβίθι (Horst et al. 1999, Iwasaki et al. 2002a, b, Fühns et al. 2009), το αγγούρι (Rogalla & Römheld 2002, Shi et al. 2005a, Wiese et al. 2007, Feng et al. 2009, Dragisic Maksimovic et al. 2007, 2012) και η κολοκύθα (Iwasaki & Matsumura 1999).

Οι Okuda & Takahashi (1965) παρατήρησαν σημαντική άμβλυνση της τοξικότητας Mn μετά από προσθήκη Si σε φυτά ρυζιού, την οποία και απέδωσαν σε επαγόμενη από το Si αναστολή της πρόσληψης Mn. Οι Júnior et al. (2010) ανέφεραν ότι το ξηρό βάρος ριζών, φύλλων και υπέργειων τμημάτων φυτών ρυζιού καταπονημένων από Mn ήταν σημαντικά υψηλότερο σε φυτά με προσθήκη Si, ενώ και η ανόρθωση των φύλλων ήταν σημαντικά αυξημένη με την προσθήκη του Si. Οι Li et al. (2012a) έδειξαν ότι η προσθήκη Si μπορούσε να μετριάσει σημαντικά τα συμπτώματα περίσσειας Mn τόσο σε ευαίσθητες όσο και σε μη ευαίσθητες ποικιλίες ρυζιού. Τα συμπτώματα τοξικότητας του Mn εμφανίστηκαν γενικά με την μορφή σκούρων καφέ κηλίδων, νεκρωτικών βλαβών, χλόρωση των άκρων και τσαλάκωμα των φύλλων.

Οι Horst και Marschner (1978a) ανακοίνωσαν ότι χωρίς προσθήκη Si, η καταστολή της ανάπτυξης και τα συμπτώματα τοξικότητας του Mn σε φασιόλους εμφανίστηκαν σε

συγκεντρώσεις έως και 0,5 μM Mn στο θρεπτικό διάλυμα, ενώ με προσθήκη Si τα φυτά μπορούσαν να ανεχθούν υψηλότερες συγκεντρώσεις μέχρι και 5,10 μM Mn. Οι ερευνητές αυτοί ισχυρίστηκαν ότι η αύξηση αυτή της αντοχής στο Mn δεν οφειλόταν στην κατασταλτική δράση του Si επί της πρόσληψης ή μετακίνησης του Mn, αλλά μάλλον σε αύξηση της αντοχής του Mn από στους ιστούς των φύλλων. Οι Iwasaki και Matsumura (1999) ερεύνησαν την ελάττωση της τοξικότητας Mn από προσθήκη Si σε δύο αντίθετες ποικιλίες κολοκύθας. Τα αποτελέσματα έδειξαν ότι οι υψηλές συγκεντρώσεις Mn μείωσαν σημαντικά την βιομάζα των ριζών και βλαστών και των δύο ποικιλιών απουσία Si, ενώ παρουσία Si ανεστάλη η ανάπτυξη μόνο της μιας ποικιλίας, γιατί ίσως η δεύτερη ποικιλία συσσωρεύσει περισσότερο Si από την πρώτη, μολονότι η πρόσληψη Mn ήταν παρόμοια και στις δύο ποικιλίες. Οι Iwasaki et al. (2002a, b) και Führs et al. (2009) κατέδειξαν ότι σε μπιζέλια με προσθήκη 50 μM Mn, η εμφάνιση κηλίδων σκούρου καφέ χρώματος ήταν το πρώτο ορατό σύμπτωμα τοξικότητας, το οποίο εξαφανιζόταν εντελώς με την προσθήκη Si. Οι Rogalla και Römheld (2002) ανέφεραν ότι καφέ κηλίδες σε φύλλα αγγουριού, ένα τυπικό σύμπτωμα τοξικότητας Mn, εμφανίζονταν από 50 μM Mn και πάνω σε φυτά χωρίς προσθήκη Si, ενώ σε φυτά με προσθήκη Si εμφανίζονταν πάνω από τα 500 μM Mn. Τα φρέσκα βάρη τόσο των βλαστών όσο και των ριζών των φυτών που καλλιεργούνταν παρουσία 50-1000 μM Mn αυξάνονταν σημαντικά με την προσθήκη Si (Rogalla & Römheld 2002, Wiese et al. 2007). Τα πειράματα με αγγούρια (*Cucumis sativus*) των Shi et al. (2005a) επιβεβαίωσαν το γεγονός ότι τα φυτά που καλλιεργούνται υδροπονικά με περίσσεια Mn (600 μM Mn) εμφανίζουν τυπικά ορατά συμπτώματα τοξικότητας Mn στα φύλλα, όπου αναπτύσσεται σοβαρή χλώρωση στα παλιά και στα νέα φύλλα, ενώ περιορισμένη χλώρωση εμφανίζεται σε φυτά με προσθήκη Si. Παρατηρήθηκε ότι όλες οι μεταβλητές, συμπεριλαμβανομένου του ύψους των βλαστών, του μήκους της ρίζας, της βιομάζας των βλαστών και ριζών και της βιομάζας των φυτών, μειώνονταν σε μεγάλο βαθμό από περίσσεια Mn, αλλά η κατάσταση μπορούσε σημαντικά να αντιστραφεί με την προσθήκη Si (Shi et al. 2005a). Οι Dragisic Maksimovic et al. (2007, 2012) έδειξαν επίσης ότι αν και η συγκέντρωση Mn στα φύλλα φυτών αγγουριάς που καλλιεργούνταν παρουσία 100 μM Mn, ήταν 10-40 φορές υψηλότερη από την κανονική, δεν εμφανίστηκαν συμπτώματα τοξικότητας Mn στα φυτά που είχε προστεθεί Si.

Το Al, ένα άλλο σημαντικό στοιχείο, δεν είναι μόνο ένα κύριο συστατικό των περισσότερων ανόργανων εδαφών, αλλά και ένα σημαντικό εμπόδιο για την ανάπτυξη φυτών σε εδάφη με pH 3,5-4,5. Όταν είναι σε περίσσεια, το Al αναστέλλει σημαντικά την ανάπτυξη των ριζών και την πρόσληψη των θρεπτικών συστατικών και, επομένως, περιορίζει την φυτική παραγωγή σε πολύ αποσαθρωμένα όξινα εδάφη των τροπικών και υποτροπικών περιοχών σε όλο τον κόσμο. Ένα τυπικό σύμπτωμα τοξικότητας Al είναι η αναστολή της ανάπτυξης του ριζικού συστήματος (Rorison 1960). Ήδη από τη δεκαετία του 1960, οι Peaslee και Frink (1969) κατέδειξαν ότι η πρόσληψη Al και Μη από τομάτα (*Lycopersicon esculentum*) μπορούσε να μειωθεί με την προσθήκη πυριτικού οξέος στο έδαφος, αν και δεν έδωσαν καμία εξήγηση για αυτό το αποτέλεσμα.

Τα τελευταία 20 χρόνια, η έρευνα σχετικά με τις πιθανές επιδράσεις του Si στην τοξικότητα του Al στα φυτά έχει εντατικοποιηθεί. Οι θετικές επιδράσεις του Si στην επαγόμενη από το Al αναστολή της ανάπτυξης των ριζών έχουν εξεταστεί για πολλά φυτά όπως η κριθή (Hammond et al. 1995, Liang et al. 2001, Morikawa & Saigusa 2002), ο σόργος (Galvez et al. 1987, Galvez & Clark 1991, Hodson & Sangster 1993, Li et al. 1996), το ρύζι (Rahman et al. 1998, Hara et al. 1999, Singh et al. 2011), ο αραβόσιτος (Ma et al. 1997, Corrales et al. 1997, Kidd et al. 2001, Wang et al. 2004), ο τεοσίντης (Barceló et al. 1993), ο σίτος (Cocker et al. 1998a, b, Zsoldos et al. 2003), το βαμβάκι (Li et al. 1989), η σόγια (Baylis et al. 1994), το *Melabathricum* (Watanabe et al. 1997), η *Holcus lanatus* (Kidd & Proctor 2001), η ερυθρελάτη (*Norway spruce*) (Ryder et al. 2003) και ο *Stylosanthes* (Zhang et al. 2009).

Παρά την εντατική έρευνα, δεν έχουν μέχρι σήμερα αποδειχθεί αναμφισβήτητα τα πλεονεκτήματα του Si έναντι της τοξικότητας του Al. Κάποιες μελέτες υποστήριξαν ότι η άμβλυνση της τοξικότητας εξαρτάται από τον γενότυπο και τον χρόνο έκθεσης των φυτών στην καταπόνηση (Li et al. 1989, Cocker et al. 1998a, b, Kidd et al. 2001, Zsoldos et al. 2003). Οι χρονο-εξαρτώμενες μεταβολές στην επαγόμενη από το Si βελτίωση της τοξικότητας του Al, αναφέρθηκαν πρώτη φορά για τον αραβόσιτο (Kidd et al. 2001). Οι ερευνητές αυτοί σε ένα πείραμα 48-h έδειξαν ότι μετά από 8-h έκθεση φυτών αραβόσιτου σε υψηλά επίπεδα Al, η αναστολή της επιμήκυνσης της ρίζας μιας ευαίσθητης στο Al ποικιλίας, που ήταν σε ποσοστό 55% χωρίς προσθήκη Si, μειωνόταν σε 12% αν είχε προηγηθεί προσθήκη Si, ενώ σε μια ανθεκτική στο Al ποικιλία η προσθήκη του Si δεν

μπορούσε να οδηγήσει σε τέτοια αποτελέσματα. Σε έναν πιο μακροχρόνιο πειραματισμό διάρκειας 4 ημερών, τα βελτιωτικά αποτελέσματα της προκατεργασίας του εδάφους με Si επί της τοξικότητας του Al ήταν συγκριτικά μειωμένα (Zsoldos et al. 2003).

Οι Wang et al. (2004) διαπίστωσαν ότι οι σαφείς βελτιωτικές επιδράσεις του Si στην επαγόμενη από το Al αναστολή της επιμήκυνσης της ρίζας (μετά από 12 ώρες), σημειώθηκαν όταν το Si παρασχέθηκε τόσο πριν όσο και κατά τη διάρκεια της έκθεσης στην περίσσεια του Al. Τέτοια αποτελέσματα δεν παρατηρήθηκαν όμως όταν το Si παρασχέθηκε μόνο πριν από την έκθεση στο Al. Ωστόσο, ο Zhang et al. (2009) πειραματιζόμενοι με πέντε ποικιλίες *Stylosanthes*, ανέφεραν ότι μόνο ο συνδυασμός της προκατεργασίας Si με την συνεχή παροχή Si ήταν σε θέση να ξεπεράσει το ανασταλτικό αποτέλεσμα του Al επί της επιμήκυνσης της ρίζας. Ιδιαίτερα αξίζει να σημειωθεί το γεγονός ότι η φαινοτυπική διαφορά στην ανθεκτικότητα στο Al μεταξύ των πέντε γενοτύπων εξαφανίστηκε μετά τη κατεργασία με το Si.

Τα πλεονεκτήματα του Si έναντι της τοξικότητας του Al διαπιστώθηκε ότι εξαρτώνταν από την πηγή του Si (Morikawa & Saigusa 2002). Επιπλέον, άλλοι ερευνητές ανέφεραν ότι οι επιδράσεις του Si στην αποτοξικοποίηση του Al στα φυτά διέφεραν σημαντικά ανάλογα με τα επίπεδα Al και Si που χρησιμοποιούνταν (Li et al. 1989, Liang et al. 2001, Ma et al. 1997, Yang et al. 1999). Οι Hammond et al. (1995) βρήκαν ότι οι ευεργετικές επιδράσεις του Si στην επαγόμενη από το Al επιμήκυνση της ρίζας αυξανόταν με τις συγκεντρώσεις Si.

Οι Cocker et al. (1998b) εξέτασαν τις επιδράσεις του Si στην τοξικότητα του Al τόσο σε ανεκτικές όσο και σε ευαίσθητες στο Al ποικιλίες σίτου. Είναι ενδιαφέρον το γεγονός ότι το Si βρέθηκε να αμβλύνει την τοξικότητα του Al σε χαμηλές συγκεντρώσεις Al, αλλά δεν ήταν αποτελεσματικό στην ευαίσθητη ποικιλία όταν οι συγκεντρώσεις του Al αυξήθηκαν. Τα ευρήματα αυτά υποδεικνύουν ότι η επίδραση του Si στην αποτοξικοποίηση του Al εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό από το είδος του φυτού, τα επίπεδα Al και Si και την διάρκεια έκθεσης των φυτών στο Al.

3.9.2 Οι μηχανισμοί άμβλυνσης της τοξικότητας των μετάλλων μετά από την επίδραση Si

Μολονότι η ευεργετική επίδραση του Si στη τοξικότητα των μετάλλων έχει καλά τεκμηριωθεί, οι μηχανισμοί δράσης του είναι ακόμη ασαφείς και αμφιλεγόμενοι. Με βάση τις διαθέσιμες πληροφορίες στη βιβλιογραφία, δύο κύριοι μηχανισμοί, οι εξωτερικοί (*ex planta*) και οι εσωτερικοί (*in planta*) μηχανισμοί, έχουν προταθεί για να εξηγήσουν τους τρόπους με τους οποίους το Si μπορεί να μετριάσει την τοξικότητα των μετάλλων στα φυτά. Οι μηχανισμοί *ex planta* που έχουν προταθεί πριν από τους *in planta* μηχανισμούς, είναι πολύ απλούστεροι από χημική άποψη και πιο εύκολα κατανοητοί από τους μηχανισμούς *in planta*.

3.9.2.1 Εξωτερικοί μηχανισμοί (*ex planta*)

Οι εξωτερικοί μηχανισμοί (*ex planta*) διαμορφώθηκαν με βάση τις επιδράσεις του pH και τη μειωμένη βιοδιαθεσιμότητα των μετάλλων και στηρίζονται εν μέρει τόσο στη χημεία των διαλυμάτων των μετάλλων όσο και στις αλληλεπιδράσεις των μετάλλων με Si, που επηρεάζονται έντονα από τις τιμές pH των διαλυμάτων. Μολονότι θεωρείται ότι το Al και το Si σχηματίζουν μη βιοδιαθέσιμα σύμπλοκα σε διάλυμα, δεν είναι ακόμη σαφές ποιες συγκεντρώσεις Al και Si και ποιες περιοχές pH απαιτούνται για τον σχηματισμό αυτών των συμπλόκων (Cocker et al. 1998α). Ο σχηματισμός των αργιλοπυριτικών συμπλόκων και των συστατικών τους, όπως το Al, εξαρτάται από το pH και τα συστατικά που είναι αδιάλυτα σε τιμές pH κοντά στο ουδέτερο (Cocker et al. 1998α).

3.9.2.1.1 Η επίδραση του pH

Ο πρώτος μηχανισμός *ex planta* που προτάθηκε για να εξηγήσει πώς το Si μπορεί να μετριάσει την τοξικότητα του Al στα φυτά, βασίστηκε στην άποψη ότι η δραστηριότητα ή η βιοδιαθεσιμότητα των μετάλλων στο μέσο ανάπτυξης της ρίζας σχετίζεται στενά με την τιμή του pH και η προσθήκη του Si αυξάνει το pH, ειδικά όταν χρησιμοποιούνται ως πηγές Si βασικά ή αλκαλικά πυριτικά, όπως το πυριτικό νάτριο, το πυριτικό κάλιο, το πυριτικό ασβέστιο, το πυριτικό μαγνήσιο, κ.α. (Hodson & Evans 1995, Hammond et al. 1995, Cocker et al. 1998b).

Οι Li et al. (1996) υποστήριξαν ότι ο μηχανισμός άμβλυνσης της τοξικότητας του Al από Si θα μπορούσε να αποδοθεί στις επιπτώσεις του pH, αλλά όχι στις άμεσες

διαδραστικές επιδράσεις του Si επί του Al σε διαλύματα. Τα συμπεράσματά τους αντλήθηκαν κυρίως από τις ακόλουθες παρατηρήσεις:

- Σε διαλύματα που περιείχαν 296 μM Al χωρίς να έχει προστεθεί Si, η ανάπτυξη των σποροφύτων σόργου ήταν σημαντικά μειωμένη σε σχέση με τους μάρτυρες.
- Η ανάπτυξη της ρίζας των σποροφύτων που καλλιεργούνταν υδροπονικά παρουσία 296 μM Al και διαφόρων συγκεντρώσεων Si, βελτιωνόταν σημαντικά με την αύξηση των συγκεντρώσεων του Si μόνο όταν η προσθήκη του Al στο βασικό θρεπτικό διάλυμα γινόταν μετά την προσθήκη του Si χωρίς μείωση του pH του διαλύματος.
- Η προσθήκη του Si στο βασικό θρεπτικό διάλυμα οδηγούσε σε αύξηση του pH μέχρι ή πάνω από 10,0, τιμή η οποία διευκόλυνε την καθίζηση του Al με το Si και, κατά συνέπεια, τη μείωση της φυτοτοξικότητας του Al. Όμως εάν το pH του διαλύματος μειωνόταν στο 4,0 μετά την προσθήκη του Si και πριν από την προσθήκη του Al, η τοξικότητα του Al διατηρούνταν παρουσία Si σε διαλύματα που περιείχαν Al σε συγκεντρώσεις 534-1602 μM (Li et al. 1996).

Ωστόσο είχε αναφερθεί ότι, πριν από την προσθήκη του Al, ακόμη και όταν το pH του διαλύματος είχε ρυθμιστεί ώστε να είναι μέσα στην όξινη περιοχή pH για αποφυγή καθίζησης του Al με Si, η τοξικότητα του Al στον σίτο εξακολουθούσε ακόμη να είναι σημαντικά μειωμένη από το Si (Cocker et al. 1998b), υποδηλώνοντας έτσι ότι ο σχηματισμός των υδροξυαργιλοπυριτικών περιοριζόταν σε διαλύματα με ποσότητες ελεύθερου Al ανεπηρέαστες από το Si, αλλά μάλλον οι μηχανισμοί ελάφρυνσης της τοξικότητας του Al από το Si μπορούσαν ίσως να περιλαμβάνουν τον σχηματισμό των υδροξυαργιλοπυριτικών στον αποπλάστη της ρίζας (*in planta* μηχανισμός).

Είναι γενικώς αποδεκτό ότι οι *ex planta* μηχανισμοί που διέπουν την επαγόμενη από το Si ελάφρυνση της τοξικότητας του Al ισχύουν και για την επαγόμενη από το Si αποτοξικοποίηση του Mn, Cd, Cr, Pb, Zn και Cu σε συστήματα εδάφους/φυτού, δηλαδή με μείωση της διαθεσιμότητας των μετάλλων μέσω ακινητοποίησής τους με την αύξηση του pH (Galvez et al. 1987, Chen et al. 2000, Liang et al. 2005, Gu et al. 2011, Li et al. 2012b, Zhang et al. 2013a, b). Αυτό είναι εύκολα κατανοητό και συμβαίνει όταν βασικό μεταπυριτικό νάτριο, σκωρία ή αλκαλικά υλικά που περιέχουν Si, όπως τα βιοστερεά και η πτητική τέφρα του άνθρακα, ενσωματώνονται σε εδάφη μολυσμένα από μέταλλα ως πηγές Si (Chen et al. 2000, Liang et al. 2005, Gu et al. 2011, Zhang et al. 2013b). Οι Chen et al. (2000) ανέφεραν ότι η σκωρία υψικαμίνου ήταν πιο αποτελεσματική στην καταστολή της

πρόσληψης Cd από ρύζι και σίτο σε σχέση με το CaCO₃ ή την λάσπη χάλυβα. Οι ερευνητές αυτοί ισχυρίστηκαν ότι η αύξηση του pH που προκαλούνταν από την σκωρία υψικαμίνου μαζί με το φυτοδιαθέσιμο Si που ελευθερωνόταν από την σκωρία υψικαμίνου συνέβαλαν στη μείωση της πρόσληψης Cd από τα φυτά (Chen et al. 2000).

Σε ένα πείραμα με αραβόσιτο σε γλάστρες, οι Liang et al. (2005) έδειξαν ότι η προσθήκη μεταπυριτικού νατρίου σε υψηλότερο ποσοστό Si (400 mg Si kg⁻¹) σε ένα όξινο έδαφος προκαλούσε αύξηση του pH του εδάφους κατά 1,2 μονάδες, η οποία συνέβαλε εν μέρει στην άμβλυνση της τοξικότητας του Cd από το Si. Ωστόσο, τέτοια αποτελέσματα που προκαλούνταν από την αύξηση του pH δια της προσθήκης Si δεν μπορούσαν να εξηγήσουν αρκούντως το μετριασμό της τοξικότητας του Cd στον αραβόσιτο.

Με σκοπό την περαιτέρω αποκάλυψη της όλης εικόνας της αποτοξικοποίησης του Cd από το Si σε φυτά αραβόσιτου, οι Liang et al. (2005) διενήργησαν έναν ακόμη πειραματισμό σε γλάστρες, κατά τον οποίο ενσωματώθηκε μικρότερη ποσότητα πυριτικών (50 mg Si kg⁻¹ στο ίδιο μολυσμένο με Cd έδαφος το οποίο είχε ελεγχθεί για να κρατήσει το pH του αμετάβλητο. Αναφέρθηκε ότι δεν βρέθηκαν σημαντικές διαφορές στο pH του εδάφους ή στις φυτοδιαθέσιμες συγκεντρώσεις του Cd μεταξύ του εδάφους με Si και του εδάφους χωρίς Si. Παρόλα αυτά, η συγκέντρωση του Cd στον ξυλώδη χυμό ήταν σημαντικά χαμηλότερη στα φυτά με Si σε σχέση με τα στερημένα από Si φυτά και η τοξικότητα του Cd στον αραβόσιτο ήταν ακόμη σημαντικά ελαττωμένη.

Αυτά τα ευρήματα δείχνουν σαφώς ότι τα αποτελέσματα από την αύξηση του pH που προκαλούνταν από την προσθήκη του Si ήταν ανεπαρκή για να εξηγήσουν την επαγόμενη από το Si αποτοξικοποίηση του Cd και, επομένως, και οι δύο *planta* μηχανισμοί έπρεπε να συμμετέχουν. Οι Gu et al. (2011) ανέφεραν ότι η τιμή pH ενός όξινου εδάφους αυξανόταν κατά 1-2 μονάδες μετά την ενσωμάτωση πτητικής τέφρας άνθρακα και σκωρίας χάλυβα, γεγονός που οδηγούσε σε πάνω από 60% μείωση των συγκεντρώσεων των φυτοδιαθέσιμων βαρέων μετάλλων (Cd, Zn, Cu και Pb) στο έδαφος. Οι ερευνητές αυτοί κατέδειξαν περαιτέρω σημαντικές αρνητικές συσχετίσεις μεταξύ των συγκεντρώσεων των βαρέων μετάλλων και των τιμών pH. Οι Li et al. (2012b) ανέφεραν ότι η προσθήκη 800 mg Si kg⁻¹ με μορφή μεταπυριτικού νατρίου σε έδαφος μολυσμένο από Pb, αύξανε σημαντικά το pH του εδάφους και διάφορα συζευγμένα κλάσματα του Pb, αλλά ελάττωνε το ανταλλάξιμο κλάσμα του Pb, μειώνοντας έτσι την φυτοδιαθεσιμότητά

του. Αντίθετα, η προσθήκη $100 \text{ mg Si kg}^{-1}$ δεν επηρέαζε το pH του εδάφους, αλλά ούτε και την κατάσταση ακινητοποίησης του Pb. Όλα αυτά τα ευρήματα φαίνεται να δείχνουν ότι, πέρα από τα αποτελέσματα των μεταβολών του pH που προκαλούνται από το Si, η ακινητοποίηση ή η αδρανοποίηση των μετάλλων στο μέσο ανάπτυξης με την συμπλοκοποίηση των μετάλλων με τα πυριτικά άλατα που ενσωματώνονται, αποδίδεται επίσης στην επαγόμενη από το Si αποτοξικοποίηση των μετάλλων των φυτών.

3.9.2.1.2 Η μειωμένη βιοδιαθεσιμότητα των μετάλλων

Έχει αποδειχθεί ότι η διαθεσιμότητα του Al σε ζώντες οργανισμούς φυσικών νερών θα μπορούσε να περιοριστεί λόγω του γεγονότος ότι, χημικώς, το Al και το Si μπορούν να σχηματίσουν μετασταθερές αργιλοπυριτικές ενώσεις σε αραιά όξινα διαλύματα (Birchall 1990, Exley & Birchall 1992, 1993, Chappell & Birchall 1988). Οι Birchall et al. (1996) συμφώνησαν ότι οι υδροξυαργιλοπυριτικές ενώσεις μπορούν να σχηματιστούν σε αραιά διαλύματα Al που περιέχουν υψηλές συγκεντρώσεις πυριτικού οξέος σε pH 4,5-7,5. Με τη χρήση μεμβρανών διήθησης, ανταλλαγής ιόντων και διάλυσης, οι Exley και Birchall (1992) ταυτοποίησαν τον σχηματισμό των υδροξυαργιλοπυριτικών ενώσεων σε διαλύματα χαμηλής συγκέντρωσης Al ($4 \mu\text{M}$) και Si ($0-500 \mu\text{M}$). Οι Exley και Birchall (1992) και Birchall (1992, 1993) παρέθεσαν αποδεικτικά στοιχεία για τον σχηματισμό των υδροξυαργιλοπυριτικών ενώσεων και κατέληξαν στο συμπέρασμα ότι η μείωση της βιοδιαθεσιμότητας του Al από το Si θα μπορούσε να αποδοθεί στον σχηματισμό υδροξυαργιλοπυριτικών ενώσεων σε διαλύματα με $\text{pH} \geq 4.0$, ειδικά στην ριζόσφαιρα όπου μπορεί να υπάρχει μια οριακή στοιβάδα σχεδόν ουδέτερου pH (Hodson & Evans 1995). Οι Taylor et al. (1997) ανέφεραν ότι η χημική συγγένεια του Si προς το Al είναι τουλάχιστον ένα εκατομμύριο φορές ισχυρότερη σε μια ολιγομερή (διαλυτή μορφή χαμηλού μοριακού βάρους) παρά σε μια μονομερή μορφή του Si, γεγονός που υποδηλώνει ότι η ολιγομερής αυτή μορφή Si μπορεί να είναι υπεύθυνη για τη μείωση της τοξικότητας του Al. Το θέμα είναι όμως ότι τέτοιες ενώσεις δεν έχουν ακόμη ανευρεθεί στο φυσικό περιβάλλον.

Οι Barceló et al. (1993) ανέφεραν ότι η επαγόμενη από το Si αποτοξικοποίηση του Al σε τεοσίτη αποδόθηκε σε σχηματισμό υδροξυαργιλοπυριτικών ενώσεων που οδήγησαν σε σημαντική μείωση της συγκέντρωσης των μονομερών ειδών Al στο θρεπτικό

διάλυμα παρουσία Si. Οι Ma et al. (1997) κατέληξαν επίσης στο συμπέρασμα ότι η βελτίωση με Si της τοξικότητας του Al στον αραβόσιτο, οφειλόταν στον σχηματισμό σύμπλοκων μορφών Al και Si στο διάλυμα και δεν ήταν ένα φυσιολογικό αποτέλεσμα του Si πάνω στο φυτό, αφού διαπιστώθηκε μείωση της συγκέντρωσης των ιόντων Al^{3+} παρουσία Si.

Τα τελευταία χρόνια, η πιθανότητα λειτουργίας του μηχανισμού αυτού της ακινητοποίησης ή απενεργοποίησης του Al από Si, έχει διερευνηθεί και σε άλλα βαρέα μέταλλα εκτός του Al, όπως το Cd, το Cr, ο Pb, ο Zn και ο Cu (Liang et al. 2005, Yang et al. 2005, Gu et al. 2011, Zhang et al. 2013b). Οι Liang et al. (2005) ανέφεραν ότι οι συγκεντρώσεις του Cd σε υδατικά εκχυλίσματα μειώνονταν σημαντικά με προσθήκη Si σε ποσοστό $400 \text{ mg Si kg}^{-1}$, αλλά δεν παρατήρησαν καμία μείωση με την προσθήκη 50 mg Si kg^{-1} . Η ίδια ερευνητική ομάδα (Yang et al. 2005) βρήκε επίσης ότι η βελτιωτική επίδραση του Si επί της τοξικότητας του Cd σε αραβόσιτο οφειλόταν σε επαγόμενη από το Si μεταβολή των μορφών του Cd στο έδαφος, που είχε ως αποτέλεσμα τη μείωση της βιοδιαθεσιμότητας του Cd. Διαπίστωσαν επιπλέον ότι, σε pH 5,9, η προσθήκη Si αύξανε τα συζευγμένα με ανθρακικά άλατα κλάσματα του Cd, αλλά μείωνε τα ανταλλάξιμα κλάσματα καθώς και τα συζευγμένα κλάσματα με οξείδια Fe/Mn. Αν και το Si που χρησιμοποιήθηκε ήταν σε μορφή μεταπυριτικού νατρίου, οι συγγραφείς εξουδετέρωσαν την επαγόμενη μεταβολή του pH και έδειξαν έτσι ότι οι επιπτώσεις του pH στην ακινητοποίηση του Cd στο έδαφος ήταν αμελητέες (Yang et al. 2005). Σε ανάλογα συμπεράσματα κατέληξαν και οι Cunha et al. (2008), οι οποίοι απέδωσαν την αποτοξικοποίηση του Cd σε αραβόσιτο από πυριτικά, στην ακινητοποίηση του Cd και όχι στην αύξηση του pH του εδάφους εξαιτίας της εφαρμογής του πυριτικού ασβεστίου. Οι ερευνητές αυτοί έδειξαν επίσης ότι το Si μετέβαλε τα κλάσματα Cd και Zn στο έδαφος, μειώνοντας τα πιο ασταθή αποθέματα και αυξάνοντας τα πιο σταθερά κλάσματα όπως αυτά που ήταν συζευγμένα με οργανική ύλη και κρυσταλλικά οξείδια του Fe. Αργότερα, οι Gu et al. (2011) έδειξαν ότι οι συγκεντρώσεις Cd, Zn, Cu και Pb μειώθηκαν κατά τουλάχιστον 84% με την προσθήκη σκωρίας χάλυβα, ενώ και οι ροές των μετάλλων από τη στερεή φάση του εδάφους προς το διάλυμα μειώθηκαν επίσης σημαντικά.

Έχει διατυπωθεί η άποψη ότι η κρίσιμη συγκέντρωση Si κατά την οποία σχηματίζεται υδροξυαργιλοπυριτικές ενώσεις είναι $100 \mu\text{M}$ (Exley & Birchall 1992).

Ωστόσο, οι Cocker et al. (1998b) κατέδειξαν ότι η τοξικότητα του Al σε ευαίσθητη στο Al ποικιλία σίτου που καλλιεργούνταν παρουσία 1,5 μM Al, θα μπορούσε να ελαττωθεί σημαντικά με την προσθήκη 5 μM Si, μια συγκέντρωση που είναι πολύ κατώτερη από την προτεινόμενη κρίσιμη συγκέντρωση του Si. Οι ερευνητές αυτοί ανέφεραν επίσης ότι τα συμπτώματα της τοξικότητας του Al στον σίτο αμβλύνονταν σε $\text{pH} \leq 5,0$, τιμή pH στην οποία πιστεύεται ότι μπορεί να γίνει ο σχηματισμός των υδροξυαργιλοπυριτικών ενώσεων, ενώ η προσθήκη του Si δεν ελάττωνε την συγκέντρωση του ελεύθερου Al στο διάλυμα.

Σαφώς, δεν είναι δυνατόν ακόμη να εξαχθεί το συμπέρασμα ότι η συναπόθεση ή η καταβύθιση των μετάλλων με Si σε θρεπτικά διαλύματα ή στερεά μέσα ανάπτυξης παίζει πάντα σημαντικό ρόλο στην επαγόμενη από το Si άμβλυνση της τοξικότητας των μετάλλων. Ωστόσο, οι πληροφορίες που διατίθενται από την βιβλιογραφία μέχρι τώρα δείχνουν ότι τα αποτελέσματα εξαρτώνται σε μεγάλο βαθμό από τις πειραματικές συνθήκες που χρησιμοποιούνται. Προφανώς, αν και οι μηχανισμοί *ex planta* μπορούν να εξηγήσουν εν μέρει γιατί το Si μπορεί να μεταβάλλει αποτελεσματικά την τοξικότητα των μετάλλων σε ορισμένες περιπτώσεις, είναι φανερό ότι δεν μπορεί να είναι ο μοναδικός μηχανισμός που εμπλέκεται στην επαγόμενη από το Si αποτοξικοποίηση των μετάλλων στα φυτά.

3.9.2.2 Εσωτερικοί μηχανισμοί (*in planta*)

Ήδη από το 1940, είχε διαπιστωθεί ότι οι συγκεντρώσεις των ανόργανων θρεπτικών ουσιών ήταν υψηλότερες στα εναέρια μέρη φυτών με ανεπάρκεια Si σε σχέση με φυτά με επάρκεια Si (Wagner 1940). Αργότερα, πολλοί ερευνητές επιβεβαίωσαν αυτήν την διαπίστωση (Yoshida et al. 1959, Okuda & Takahashi 1962, Tanaka & Park 1966). Ο ρόλος αυτός του Si στην συσσώρευση Mn και Fe είναι ιδιαίτερα εμφανής στο ρύζι, του οποίου τα φύλλα έχουν συνήθως πέντε έως δέκα φορές μεγαλύτερες συγκεντρώσεις Mn σε σχέση με άλλα φυτά (Vlamis & Williams 1967).

Οι Williams και Vlamis (1957a, b) ανέφεραν ότι φυτά κριθής που καλλιεργούνταν υδροπονικά σε περίσσεια Mn εμφάνιζαν νεκρωτικές κηλίδες στα φύλλα τους, αλλά τα συμπτώματα της τοξικότητας του Mn εξαφανίζονταν με προσθήκη Si. Η μείωση της τοξικότητας αποδόθηκε στη επαγόμενη από το Si μικροκατανομή του Mn στα φύλλα της κριθής. Σε μια μεταγενέστερη μελέτη, οι ίδιοι ερευνητές ανακοίνωσαν ότι οι καφέ

νεκρωτικές κηλίδες που εμφάνιζαν φύλλα κριθής, σίκαλης, ρυζιού και ήρας απουσία Si, δεν εμφανίζονταν μετά την προσθήκη Si (Vlamis & Williams 1967). Οι Okuda και Takahashi (1962) απέδειξαν ότι η επαγόμενη από το Si μείωση της τοξικότητας Fe και Mn σε φυτά ρυζιού, θα μπορούσε να αποδοθεί σε μείωση της πρόσληψης του Fe και Mn από τα φυτά παρουσία Si. Ανέφεραν επίσης ότι οι αναγμένες μορφές Fe και Mn (δηλ Fe^{2+} και Mn^{2+}), οξειδώνονταν πολύ πιο εύκολα από τις ρίζες ρυζιού παρουσία Si παρά απουσία Si, σχηματίζοντας έτσι περισσότερες αδιάλυτες επικαλύψεις στην επιφάνεια των ριζών με προσθήκη Si. Τα ευρήματα αυτά οδήγησαν στην άποψη ότι το Si προάγει την οξειδωτική ικανότητα των ριζών με την επακόλουθη αποπλαστική εναπόθεση οξειδίων Fe και Mn.

Κατά τις τελευταίες δύο δεκαετίες, μεγάλη πρόοδος έχει σημειωθεί στη διαμόρφωση *in planta* μηχανισμών για την αποτοξικοποίηση μετάλλων στα φυτά, με την διαμεσολάβηση του Si (Cocker et al. 1998a, b, Horiguchi & Morita 1987, Iwasaki & Matsumura 1999, Iwasaki et al. 2002α, β, Rogalla & Römheld 2002, Wang et al. 2004, Liang et al. 2005, Nwugo & Huerta 2008 a, Song et al. 2009, 2011, Li et al. 2012a, Dragisic Maksimovic et al. 2012). Συγκεκριμένα, οι Cocker et al. (1998a) έδειξαν ότι το Si θα μπορούσε να μειώσει τις ανασταλτικές επιδράσεις του Al επί της επιμήκυνσης των ριζών κάτω από συνθήκες που δεν οφείλονταν ούτε στην προκαλούμενη από το Si αύξηση του pH του διαλύματος ούτε στον σχηματισμό των υδροξυαργιλοπυριτικών ενώσεων. Σε πειράματα με την ευαίσθητη στο Al ποικιλία *Lixis* του αραβοσίτου, οι Wang et al. (2004) έδειξαν ότι μόνο η έγκαιρη αλλά όχι η εκ των προτέρων προσθήκη Si μπορούσε να μετριάσει την επαγόμενη από το Al βλάβη των ριζών. Το γεγονός ότι η προσθήκη του Si δεν μετέβαλε τις συγκεντρώσεις του Al στο θρεπτικό διάλυμα υποδήλωνε έναν *in planta* μηχανισμό.

3.9.2.2.1 Η πρόσληψη και μετακίνηση μετάλλων

Παρα την εντατική έρευνα που έχει γίνει μέχρι σήμερα, η αποτελεσματικότητα του Si στην καταστολή της πρόσληψης των μετάλλων παραμένει ακόμη ένα θέμα υπό συζήτηση. Οι Okuda και Takahashi (1962) διατύπωσαν την υπόθεση ότι το Si μείωνε την πρόσληψη Fe και Mn σε φυτά ρυζιού που καλλιεργούνταν σε συνθήκες πλημμύρας, αυξάνοντας την οξειδωτική ικανότητα των ριζών. Ωστόσο, οι Williams και Vlamis (1957a, b) και Vlamis και Williams (1967) σαφώς κατέδειξαν ότι, τουλάχιστον σε αγρωστώδη

είδη, η πρόσληψη του Mn δεν μειωνόταν με την προσθήκη Si, αλλά το Si ανάγκαζε το Mn να κατανέμεται πιο ομοιόμορφα αντί να συγκεντρώνεται σε διακριτές νεκρωτικές κηλίδες. Υποστήριξη σε αυτό το εύρημα δόθηκε από άλλες σχετικές μελέτες στα δικοτυλήδωνα (Horst & Marschner 1978a, Iwasaki & Matsumura 1999, Rogalla & Römheld 2002, Führs et al. 2009).

Οι Iwasaki και Matsumura (1999) απέδειξαν ότι το Si άμβλυσε την τοξικότητα του Mn μέσω μιας εντοπισμένης συσσώρευσης Mn και Si σε μια μεταβολικά ανενεργή μορφή γύρω από τη βάση των τριχωμάτων στην επιφάνεια του φύλλου, ενώ η προσθήκη Si δεν επηρέαζε την περιεκτικότητα του φυτού σε Mn. Ο Horiguchi (1988) ανέφερε ότι η προσθήκη Si τροποποιούσε την κατανομή του Mn αυξάνοντας τη συγκέντρωση του Mn στις ρίζες και ελαττώνοντάς την στους βλαστούς, με αποτέλεσμα τη μείωση των συμπτωμάτων της τοξικότητας του Mn σε φύλλα ρυζιού.

Άλλοι ερευνητές βρήκαν ότι σε αγγούρια που καλλιεργούνταν σε περίσσεια Mn, το συνολικό περιεχόμενο του Mn καθώς και η συγκέντρωσή του στα φύλλα ήταν ανεξάρτητα ή ακόμη και υψηλότερα στα φυτά με προσθήκη Si από ό,τι στα φυτά χωρίς προσθήκη (Rogalla & Römheld 2002, Shi et al. 2005a). Αντίθετα, οι Li et al. (2012a) ανέφεραν ότι η προσθήκη Si ελάττωνε την συγκέντρωση του Mn στους βλαστούς, αλλά αύξανε σημαντικά τη συγκέντρωση του Mn στις ρίζες μιας ποικιλίας ρυζιού ευαίσθητης στο Mn. Σε συμφωνία με τα αποτελέσματα του Horiguchi (1988), αυτά τα ευρήματα δείχνουν σαφώς ότι η επαγόμενη από το Si αντοχή του Mn δεν οφειλόταν στον περιορισμό της πρόσληψης του Mn από τα διαλύματα, αλλά στον περιορισμό της μεταφοράς του από τις ρίζες προς τους βλαστούς. Ωστόσο, οι Li et al. (2012a) έδειξαν επίσης ότι η προσθήκη Si ελάττωνε σε μεγάλο βαθμό τη συγκέντρωση του Mn τόσο των βλαστών όσο και των ριζών σε μια ποικιλία ρυζιού ανθεκτικής στο Mn, υποδηλώνοντας έτσι ότι η επαγόμενη από το Si αντοχή του Mn οφειλόταν στον περιορισμό της πρόσληψής του από τα θρεπτικά διαλύματα. Αυτό σημαίνει ότι η επαγόμενη από το Si αντοχή του Mn εξαρτάται από τον γενότυπο.

Εκτός από το Mn, η επαγόμενη από το Si πρόσληψη και μεταφορά των Al και Cd είναι δύο άλλες μελέτες τυπικών περιπτώσεων που έχουν εκτεταμένα εξεταστεί. Χρησιμοποιώντας μικροανάλυση ακτίνων X, οι Hodson και Sangster (1993) βρήκαν τα πρώτα άμεσα αποδεικτικά στοιχεία που δείχνουν ότι η τοξικότητα Al μπορούσε να μειωθεί

μέσω της συγκαθίζησης ή συναπόθεσης του Al με Si στα επιδερμικά τοιχώματα της ρίζας του σόργου. Επακόλουθες εργασίες έδειξαν ότι το Al και το Si συνεντοπίζονταν στα επιδερμικά και υποδερμικά κύτταρα των ριζών σίτου στον οποίο είχαν προστεθεί Al και Si (Cocker et al. 1997). Όπως είναι γνωστό, τα τοιχώματα των κυττάρων των ριζών, τα οποία αποτελούνται κυρίως από κυτταρίνη και πολυσακχαρίτες συμπεριλαμβανομένων πηκτινών και ημικυτταρινών, διαδραματίζουν έναν ζωτικής σημασίας ρόλο στην αντοχή και ανθεκτικότητα του Al (Horst 1995, Yang et al 2008). Το κυτταρικό τοίχωμα είναι ο τόπος όπου το Al και το Si αλληλεπιδρούν ενεργά, διαμορφώνοντας συγκαθίζηση και/ή συναπόθεση του Al με το Si και οδηγώντας σε μικρότερη μεταφορά του Al στον συμπλάστη και λιγότερες τοξικές επιδράσεις του Al στη μορφολογία των κυττάρων (Cocker et al. 1998a).

3.9.2.2.2 Η δέσμευση των μετάλλων από τα κυτταρικά τοιχώματα

Όπως είναι γνωστό, τα κυτταρικά τοιχώματα που αποτελούνται από κυτταρίνη και πολυσακχαρίτες όπως η ημικυτταρίνη και οι πηκτίνες, διαδραματίζουν σημαντικό ρόλο στην κατακράτηση των μετάλλων και την ακινητοποίησή τους στα φυτά και συνεπώς, στην ανεκτικότητα και/ή την αντίσταση στα μέταλλα, αφού το κυτταρικό τοίχωμα είναι το πρώτο φράγμα για οποιαδήποτε ιόντα συμπεριλαμβανομένων των βαρέων μετάλλων που εισέρχονται στα κύτταρα (Horst 1995, Yang et al. 2008, Lux et al. 2011).

Οι Horst et al. (1999) παρατήρησαν ότι το Si μείωνε την συγκέντρωση του Mn στον αποπλάστη ρεβιθιού, γεγονός που υποδηλώνει ότι το Si μπορούσε να τροποποιήσει την ικανότητα σύνδεσης με κατιόντα του κυτταρικού τοιχώματος. Πειραματιζόμενοι σε φυτά ρεβιθιού που καλλιεργούνταν υδροπονικά με μεγάλη ποσότητα Mn (50 μ M), οι Iwasaki et al. (2002a, b), διαπίστωσαν ότι η συγκέντρωση του Mn στα αποπλαστικά υγρά έκπλυσης (AFS) των φύλλων ήταν σημαντικά υψηλότερη σε φυτά που είχαν συνεχή παροχή Si και δεν εμφάνιζαν τυπικά συμπτώματα τοξικότητας Mn σε σχέση με φυτά που δεν είχαν παροχή Si αλλά εμφάνιζαν διακριτά συμπτώματα τοξικότητας Mn. Αυτά τα αποτελέσματα υποδηλώνουν ότι το Si άμβλυνε την τοξικότητα του Mn όχι μόνο μειώνοντας την συγκέντρωση του διαλυτού αποπλαστικού Mn μέσω της αυξημένης δέσμευσης του Mn στα κυτταρικά τοιχώματα, αλλά και ότι το διαλυτό Si έπαιξε ρόλο στη μείωση του αποπλαστικού Mn. Διερευνώντας την ανεκτικότητα των Si και Mn στο

αγγούρι, οι Rogalla και Römheld (2002) ανέφεραν ότι οι συγκεντρώσεις Mn στα AFS ήταν σημαντικά υψηλότερες σε φυτά χωρίς προσθήκη Si σε σχέση με φυτά με προσθήκη Si, μολονότι η συνολική περιεκτικότητα του Mn στα φύλλα δεν επηρεαζόταν από την προσθήκη Si. Η συγκέντρωση του Mn στα AFS συσχετιζόταν θετικά με την σοβαρότητα των συμπτωμάτων τοξικότητας Mn, αλλά αρνητικά με την παροχή του Si. Επιπλέον, λιγότερο Mn βρισκόταν στον συμπλάστη (<10%) και περισσότερο Mn ήταν δεσμευμένο στα τοιχώματα των κυττάρων (> 90%) των φύλλων των φυτών με παροχή Si, ενώ μία ομοιόμορφη κατανομή του Mn βρέθηκε στα φυτά απουσία Si. Οι ερευνητές αυτοί συνεπέραναν ότι η επαγόμενη από το Si ανεκτικότητα στην περίσσεια Mn, ήταν συνέπεια της ισχυρότερης πρόσδεσης του Mn στα κυτταρικά τοιχώματα, η οποία χαμήλωνε την συγκέντρωση του Mn εντός του συμπλάστη. Ωστόσο, η επαγόμενη από το Si ισχυρή πρόσδεση του Mn στο κυτταρικό τοίχωμα ήταν ανιχνεύσιμη μόνο όταν τα φυτά είχαν ταυτόχρονη παροχή Si και υψηλές συγκεντρώσεις Mn στο θρεπτικό διάλυμα, και δεν παρατηρούνταν καμία μεταβολή στην ικανότητα σύνδεσης του Mn στα φυτά με Si, όταν απομονωμένα κυτταρικά τοιχώματα επιβαρύνονταν με Mn σε σύντομο χρονικό διάστημα (Rogalla & Römheld 2002). Επιπλέον, η παροχή του Si στις ρίζες δεν άλλαζε την CEC των υλικών του κυτταρικού τοιχώματος που απομονώθηκαν από τα φύλλα φυτών αγγουριού με περίσσεια Mn (Dragisic Maksimovic et al. 2012).

Από την άλλη πλευρά, μελέτες σε μαυρομάτικα φασόλια δείχνουν ότι η άμβλυση της τοξικότητας του Mn δεν μπορεί να εξηγηθεί μόνο από τη μείωση του ελεύθερου αποπλαστικού Mn στα φύλλα μέσω της ενισχυμένης δεσμευσής του από τα μακρομόρια του κυτταρικού τοιχώματος των φυτών με Si (Iwasaki et al. 2002b, Fühns et al. 2009). Δεν είναι δυνατόν, έτσι, να γενικευθεί η άποψη ότι η επαγόμενη από το Si δέσμευση του Mn από το κυτταρικό τοίχωμα που καταδείχθηκε στο αγγούρι (Rogalla & Römheld 2002, Wiese et al. 2007, Dragisic Maksimovic et al. 2012) αποτελούσε τον καθολικό μηχανισμό άμβλυσης της τοξικότητας του Mn με την προσθήκη Si σε όλα τα φυτικά είδη. Η παγίδευση του Mn στα κυτταρικά κενά θα μπορούσε να διαδραματίσει ένα σημαντικό ρόλο στην επαγόμενη από το Si ανεκτικότητα του Mn σε ορισμένα φυτικά είδη, όπως το φασόλι (Horst & Marschner 1978b), αλλά και πάλι αυτός ο μηχανισμός δεν έχει ακόμη επιβεβαιωθεί σε άλλα είδη όπως στα μαυρομάτικα φασόλια (Horst et al. 1999).

Υπάρχει πειστική μαρτυρία για την συναναπόθεση του Al και του Si στα κυτταρικά τοιχώματα των φυτών (Hodson & Evans 1995, Wang et al. 2004). Το Al και το Si είναι συνεντοπισμένα στην επιδερμίδα των βελονών της λευκής ερυθρελάτης (Hodson & Sangster 1998). Οι Wang et al. (2004) επίσης με βάση τα πειραματικά τους δεδομένα κατέληξαν στο συμπέρασμα ότι η προσθήκη Si οδήγησε στο σχηματισμό υδροξυαργιλικών ενώσεων στον αποπλάστη του ακρορριζίου, αποτοξικοποιώντας έτσι το Al.

3.9.2.2.3 Η απέκκριση οργανικών οξέων για σύζευξη των μετάλλων

Η επαγόμενη από το Al απέκκριση οργανικών οξέων όπως το μηλικό και οξαλικό οξύ, έχει θεωρηθεί ένας πιθανός μηχανισμός των ανεκτικών στο Al φυτών, αφού τα οξέα έχουν την δυνατότητα να σχηματίζουν χηλικά σύμπλοκα με τα ιόντα Al (Ma et al. 1997, Cocker et al. 1998b, Larsen et al. 1998, Klug & Horst 2010). Οι Barceló et al. (1993) αναφέρουν ότι η συγκέντρωση του μηλικού οξέος ήταν σημαντικά υψηλότερη στις ρίζες τεοσίτη (άγριος αραβόσιτος) που καλλιεργούνταν υδροπονικά με 60 μM Al και 4 μM Si, παρά στις ρίζες φυτών με προσθήκη μόνο 60 μM Al. Οι ρίζες αυτές που περιείχαν υψηλές συγκεντρώσεις μηλικού οξέος δεν παρουσίασαν ποτέ μείωση της ανάπτυξης λόγω του Al, ούτε και παρουσίασαν συμπτώματα τοξικότητας Al, γεγονός που υποδηλώνει ότι ο σχηματισμός συμπλόκων Al από το μηλικό οξύ εντός των ριζών των φυτών συνέβαλε εν μέρει στην ανεκτικότητα στο Al του τεοσίτη που καλλιεργούνταν με θρεπτικά διαλύματα που περιείχαν Si. Οι Cocker et al. (1998b) πρότειναν ότι η απέκκριση του μηλικού οξέος ή άλλων οργανικών ενώσεων εντός των κυτταρικών τοιχωμάτων θα μπορούσε ίσως να προαγάγει τον σχηματισμό των αργιλοπυριτικών και/ή των υδροξυαργιλοπυριτικών ενώσεων. Ωστόσο, οι Kidd et al. (2001) ανέφεραν ότι η επαγόμενη από το Si απέκκριση φαινολικών ενώσεων όπως της κατεχόλης, της κατεχίνης και της κερκετίνης, που οδηγεί σε συμπλοκοποίηση και αποτοξικοποίηση του Al, ήταν υπεύθυνη για την επαγόμενη από το Si ενίσχυση της αντίστασης του Al σε μια ανθεκτική στο Al ποικιλία αραβόσιτου.

Αντίθετα, οι Wang et al. (2004) κατέληξαν στο συμπέρασμα ότι η επαγόμενη από το Al απέκκριση ανιόντων οργανικών οξέων και φαινολών από τα ακρορριζία δεν επηρεαζόταν από την προσθήκη Si, ενώ η συσσώρευση του Si σε κλάσμα του κυτταρικού τοιχώματος ενισχύονταν σημαντικά από την προσθήκη του Al, μειώνοντας έτσι την

κινητικότητα του αποπλαστικού Al. Οι Cocker et al. (1998b) διαμόρφωσαν ένα σχηματικό μοντέλο πέντε διαδικασιών που εμπλέκονται στον προτεινόμενο μηχανισμό μείωσης της τοξικότητας του Al από το Si στις άκρες των ριζών. Μία από αυτές τις διαδικασίες στηριζόταν στο ότι το μηλικό οξύ και άλλες οργανικές ενώσεις όπως τα φαινολικά οξέα, απεκκρίνονταν εντός της μάζας και των κυτταρικών τοιχωμάτων των ριζών κάτω από συνθήκες καταπόνησης Al και ορισμένες από αυτές τις οργανικές ενώσεις προήγαγαν τον σχηματισμό των αργιλοπυριτικών και/ή των ύδροξυαργιλοπυριτικών ενώσεων. Με αυτό τον τρόπο, πολύ λιγότερο Al ήταν διαθέσιμο για πρόσληψη στον συμπλάστη, περιορίζοντας έτσι την τοξικότητα του Al.

Εκτός από την εκτεταμένη έρευνα σχετικά με την επαγόμενη από το Si σύνθεση και απελευθέρωση των οργανικών οξέων για συμπλοκοποίηση με το Al, λίγες πληροφορίες είναι διαθέσιμες σχετικά με τις επιδράσεις του Si σε άλλα βαρέα μέταλλα. Είναι άγνωστο ακόμη κατά πόσο το Si μπορεί να μεσολαβήσει στο μεταβολισμό των οργανικών οξέων, αμινοξέων, φαινολικών οξέων, πολυαμινών, κ.α., για την συμπλοκοποίηση ιόντων βαρέων μετάλλων μέσω *ex* ή *in planta* μηχανισμών.

3.9.2.2.4 Η επαγόμενη από το Si αντιοξειδωτική δράση

Στις αρχές της προηγούμενης δεκαετίας, οι Shi et al. (2005a) ανέφεραν ότι το Si προκαλούσε αύξηση της αντιοξειδωτικής άμυνας και μείωση της οξειδωτικής βλάβης σε φυτά αγγουριάς που βρίσκονταν σε συνθήκες καταπόνησης Mn. Το εύρημα αυτό επιβεβαιώθηκε από αρκετές μετέπειτα σχετικές μελέτες σε φυτά ρυζιού (Li et al. 2012a) και αγγουριάς (Dragisic Maksimovic et al. 2012) με καταπόνηση Mn.

Οι Li et al. (2012a) παρατήρησαν ότι οι υψηλές συγκεντρώσεις Mn σε μια ευαίσθητη στο Mn ποικιλία ρυζιού, προκαλούσαν σημαντική αύξηση των δραστηριοτήτων της SOD, της CAT και της ασκορβικής υπεροξειδάσης (APX), αλλά μείωση των συγκεντρώσεων των μη πρωτεϊνικών θειολών και της γλουταθειόνης, οδηγώντας έτσι σε συσσώρευση H₂O₂ και μηλονικής διαλδεύδης (MDA) στα φυτά. Η προσθήκη Si στα φυτά αυτά, παρεμπόδιζε σημαντικά την εμφάνιση των υψηλών συγκεντρώσεων MDA και H₂O₂ και ενίσχυε την ανάπτυξη των φυτών. Ωστόσο, οι υψηλές συγκεντρώσεις Mn σε μια ανεκτική στο Mn ποικιλία ρυζιού, αύξαναν σημαντικά την δραστηριότητα της υπεροξειδικής δεσμουτάσης και τις συγκεντρώσεις της γλουταθειόνης, οδηγώντας έτσι σε

σχετικά χαμηλή οξειδωτική βλάβη, ενώ η προσθήκη του Si επηρέαζε κυρίως τα μη ενζυματικά αντιοξειδωτικά. Επομένως, ο γενότυπος των φυτών επηρέαζε τον διαμεσολαβητικό ρόλο του Si στην αντιοξειδωτική άμυνα φυτών καταπονημένων από υψηλές συγκεντρώσεις Mn.

Οι Dragisic Maksimovic et al. (2012) διερεύνησαν το ρόλο του Si στη μείωση της τοξικότητας που προκαλούνταν από αυξημένη παραγωγή ριζών υδροξυλίου (OH) στον αποπλάστη φύλλων φυτών αγγουριάς που καλλιεργούνταν σε συνθήκες περίσσειας Mn. Η αποπλαστική συγκέντρωση του ελεύθερου Mn^{2+} και του H_2O_2 μειώθηκε σημαντικά με την παροχή Si σε φυτά με υψηλές συγκεντρώσεις Mn, ενώ η προσθήκη Si κατέστειλε την προκαλούμενη από το Mn αυξημένη αφθονία των ισομορφών της υπεροξειδάσης στο αποπλαστικό υγρό των φύλλων και κατέστειλε γρήγορα την δραστηριότητα γουαϊακόλης-υπεροξειδάσης κάτω από περίσσεια Mn. Αν και η παροχή Si μείωσε αισθητά την συσσώρευση των •OH στον αποπλάστη των φύλλων παρουσία περίσσειας Mn, η προσθήκη πυριτικού οξέος στο μίγμα Mn^{2+}/H_2O_2 της αντίδρασης δεν επηρέασε άμεσα την αντίδραση Fenton ($Mn^{2+} + H_2O_2 \rightarrow Mn^{3+} + OH^- + \bullet OH$) *in vitro*. Αυτά τα αποτελέσματα δείχνουν ότι το Si συμβάλλει έμμεσα στη μείωση των •OH στον αποπλάστη των φύλλων μειώνοντας το ελεύθερο αποπλαστικό Mn^{2+} . Η άμεση ανασταλτική επίδραση του Si επί της δραστηριότητας γουαϊακόλης-υπεροξειδάσης μπορεί ίσως επίσης να συμβάλει και στη μείωση της επαγόμενης από την υπεροξειδάση παραγωγή •OH.

Οι Dragisic Maksimovic et al. (2007) έδειξαν επίσης ότι οι συγκεντρώσεις φαινολικών ενώσεων, όπως η κωνιφερυλική αλκοόλη, το κουμαρικό οξύ, το φερουλικό οξύ, κ.α., στα εκχυλίσματα των φύλλων είχαν την τάση να είναι χαμηλότερες σε φυτά με προσθήκη Si και υψηλή παροχή Mn. Από την άλλη πλευρά, η προσθήκη Si προκαλούσε σημαντική αύξηση των συγκεντρώσεων χλωρογενικού και καφεϊκού οξέος στα εκχυλίσματα φύλλων φυτών με υψηλή παροχή Mn. Οι δραστηριότητες της υπεροξειδάσης και της οξειδάσης της πολυφαινόλης ενισχύονταν από την υψηλή παροχή του Mn στα εκχυλίσματα των ριζών και των φύλλων, ενώ η προσθήκη του Si στις ρίζες μείωνε τις δραστηριότητες της υπεροξειδάσης και της οξειδάσης της πολυφαινόλης τόσο στις ρίζες όσο και στα φύλλα. Τα αποτελέσματα αυτά έδειχναν ότι η προσθήκη Si διαμόρφωνε τον μεταβολισμό και την αξιοποίηση των φαινολών στο επίπεδο, κυρίως, των φύλλων, διεγείροντας τον σχηματισμό συμπλόκων Si με πολυφαινόλες. Οι Fühns et al. (2009)

ανέφεραν ότι σε μαυρομάτικα φασόλια με προσθήκη Si, μια υψηλή παροχή Mn που δεν προκαλούσε συμπτώματα τοξικότητας Mn οδηγούσε σε αυξημένες συγκεντρώσεις βενζοϊκού οξέος στο αποπλαστικό υγρό έκπλυσης και σε μειωμένη αφθονία φερουλικού και ρ-υδροξυβενζοϊκού οξέος σε σύγκριση με φυτά χωρίς προσθήκη Si, τα οποία παρουσίαζαν συμπτώματα τοξικότητας Mn.

Πολλές μελέτες έχουν πρόσφατα διεξαχθεί με σκοπό τη διερεύνηση του κατά πόσον η επαγόμενη από το Si αντιοξειδωτική άμυνα φυτών καταπονημένων από Mn, συνιστά έναν καθολικό μηχανισμό για την άμβλυνση της τοξικότητας των βαρέων μετάλλων στα φυτά (Nwugo & Huerta 2008, Song et al. 2009, Feng et al. 2010, Shi et al. 2010, Song et al. 2011, Zeng et al. 2011, Khandekar & Leisner 2011, Tripathi et al. 2012a, b, Tripathi et al. 2013, Liu et al. 2013a, b). Οι μελέτες αυτές, στο σύνολό τους, δείχνουν ότι το Si ενισχύει τις ενζυματικές και μη ενζυματικές δραστηριότητες αντιοξειδωτικής άμυνας για την προστασία κυτταρικών οργάνων, όπως οι χλωροπλάστες, τα μιτοχόνδρια και οι πυρήνες, από οξειδωτικές βλάβες, οδηγώντας έτσι σε επαγόμενη από το Si αποτοξικοποίηση των βαρέων μετάλλων (Nwugo & Huerta 2008, Song et al. 2009, Shi et al. 2010).

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 4. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

4.1 ΦΥΤΑ, ΣΥΝΘΗΚΕΣ ΚΑΛΛΙΕΡΓΕΙΑΣ ΚΑΙ ΠΕΙΡΑΜΑΤΙΚΟΣ ΣΧΕΔΙΑΣΜΟΣ

Ο πειραματικός σχεδιασμός πραγματοποιήθηκε σε τρεις συνεχόμενες φάσεις. Η πρώτη φάση ξεκίνησε στα μέσα Μαΐου του 2016 και τελείωσε στις αρχές Ιουνίου, η δεύτερη φάση ολοκληρώθηκε στα μέσα Σεπτεμβρίου, ενώ η τρίτη φάση στα μέσα Φεβρουαρίου του 2017. Οι δύο πρώτες φάσεις που αφορούσαν την καλλιέργεια μέχρι την συγκομιδή των φυτών μέντας, διενεργήθηκαν στις εγκαταστάσεις της Αμερικανικής Γεωργικής Σχολής & Perrotis College Θεσσαλονίκης. Η τρίτη φάση που αφορούσε τις διάφορες μετρήσεις και τους αναλυτικούς προσδιορισμούς των συλλεχθέντων δειγμάτων διενεργήθηκε ενμέρει στα εργαστήρια της Αμερικανικής Γεωργικής Σχολής και του Αλεξάνδρειου Τεχνολογικού Ιδρύματος Θεσ/νίκης, καθώς και στο Εργαστήριο Γαλακτοκομίας της Κτηνιατρικής Σχολής του Αριστοτελείου Πανεπιστημίου Θεσ/νίκης.

Κατά την πρώτη φάση επιλέχθηκαν 600 ριζικά μοσχεύματα μέντας *Mentha viridis* ίσου μεγέθους και ακμαιότητας τα οποία φυτεύθηκαν ανα 10 σε 60 πλαστικές γλάστρες μαύρου χρώματος διαμέτρου 28 cm, ύψους 27 cm και χωρητικότητας 15 l, που περιείχαν ένα μίγμα άμμου, αμμοπηλώδους εδάφους και εμπορικής οργανικής ουσίας σε αναλογία 4, 1 και 0,5 μέρη, αντίστοιχα.



Εικόνα 4.1 Άρδευση των φυτών μέντας με δίκτυο αυτόματου ποτίσματος με ρυθμιζόμενους σταλάκτες πάνω στις γλάστρες

Για τις ανάγκες άρδευσης των φυτών, εγκαταστάθηκε ένα δίκτυο αυτόματου ποτίσματος με ρυθμιζόμενους σταλάκτες, το οποίο στηρίχθηκε πάνω στις γλάστρες οι οποίες ήταν διατεταγμένες σε παράλληλες γραμμές (Εικόνα 4.1).

Τα φυτά αρδεύονταν με νερό μία φορά την ημέρα επί δύο εβδομάδες μετά την φύτευση, ενώ στη συνέχεια εφαρμόστηκε στις γλάστρες βασική λίπανση με λίπασμα N-P-K (11-15-15) σε κοκκώδη μορφή, και συνεχίστηκε η άρδευση ανά 2 ημέρες. Η μελέτη διεξήχθη σε θερμοκήπιο χωρίς έλεγχο της υγρασίας, της θερμοκρασίας και της φωτεινότητας. Οι συνθήκες θερμοκρασίας και σχετικής υγρασίας κατά την διάρκεια της καλλιέργειας των δύο πρώτων φάσεων του πειραματισμού παρουσιάζονται στον Πίνακα 4.1.

Πίνακας 4.1 Οι συνθήκες θερμοκρασίας και σχετικής υγρασίας κατά την διάρκεια της καλλιέργειας των δύο πρώτων φάσεων του πειραματισμού

| | Θερμοκρασία Ημέρας | Θερμοκρασία Νύκτας | Σχετική υγρασία |
|------------|-----------------------|-----------------------|--------------------|
| ΑΥΓΟΥΣΤΟΣ | 27,26 | 12,85 | 51,08 |
| ΙΟΥΛΙΟΣ | 28,02 | 13,36 | 51,50 |
| ΙΟΥΝΙΟΣ | 26,33 | 12,75 | 54,10 |
| Μέσος όρος | 27,20 | 12,99 | 52,23 |

Στις 5 Ιουλίου, όταν τα φυτά είχαν αναπτυχθεί αρκετά (ύψος 25-30 cm), επιλέχθηκαν 45 από τις 60 συνολικά γλάστρες με κριτήριο την καλύτερη ανάπτυξη των φυτών, έγινε κορυφολόγηση και ακολούθησε η τυχαία ταξινόμηση των γλαστρών σε 9 ομάδες των 5 γλαστρών η καθεμιά. Στην 1^η ομάδα που οριστηκε ως ομάδα των μαρτύρων δεν έγινε καμία επέμβαση, ενώ στις υπόλοιπες 8 έγινε ο πρώτος διαφυλλικός ψεκασμός και ριζοπότισμα με ιόντα Si, Al, ή μίγματος Si και Al μετά από πότισμα, σύμφωνα με το πρωτόκολλο του Πίνακα 4.2.

Το Si χορηγήθηκε με μορφή διαλύματος ένυδρου πυριτικού οξέος {SiO₂. x H₂O, Alfa Aesar, Karlsruhe, Germany}, ενώ το Al με μορφή διαλύματος ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου {KAl (SO₄)₂.12H₂O, Merck, Germany}, μετά από ρύθμιση του pH στην τιμή 4,2 με την προσθήκη της κατάλληλης ποσότητας διαλύματος 0,1 N NaOH. Η επιλογή του ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου στις συγκεντρώσεις 200 και 350 μM ως μέσου

πρόκλησης τοξικότητας, βασίστηκε στα ευρήματα πρόσφατης σχετικής εργασίας ενός εκ των συγγραφέων (Giannakoula et al. 2010).

Πίνακας 4.2 Πρωτόκολλο διαφυλλικού ψεκασμού και ριζοποτίσματος των φυτών με ιόντα Si, Al ή μίγματος Si και Al

| Αριθμός μεταχείρισης | Προσθήκη ιόντων Si, Al ή μίγματος Si και Al | Συντομογραφία Μεταχείρισης |
|----------------------|---|----------------------------|
| 1 ^η | ----- | Μάρτυρες |
| 2 ^η | 2 mM Si | 2Si |
| 3 ^η | 4 mM Si | 4Si |
| 4 ^η | 200 μM Al | 200Al |
| 5 ^η | 350 μM Al | 350Al |
| 6 ^η | 200 μM Al + 2 mM Si | 200Al+2Si |
| 7 ^η | 200 μM Al + 4 mM Si | 200Al+4Si |
| 8 ^η | 350 μM Al + 2 mM Si | 350Al+2Si |
| 9 ^η | 350 μM Al + 4 mM Si | 350Al+4Si |

Στις 14 Ιουλίου παρατηρήθηκε μεσονεύρια χλώρωση στις μεταχειρίσεις 5 και 8, δηλαδή στις μεταχειρίσεις όπου είχαν προστεθεί 350 μM Al και 350 μM Al + 2 mM Si, αντίστοιχα.

Την ίδια ημέρα (14 Ιουλίου) στις 10 το πρωί έγινε και η πρώτη μέτρηση του επαγωγικού φθορισμού της χλωροφύλλης σε ένα ώριμο φύλλο από κάθε φυτό από τη μέση του βλαστού. Κατά τη διάρκεια της περιόδου μέτρησης, η ποσότητα της φωτοσυνθετικά ενεργού ακτινοβολίας κυμαινόταν μεταξύ 466 και 1.492 μmol m⁻² s⁻¹.

Στις 17 Ιουλίου στις 10 το πρωί, διενεργήθηκε η πρώτη μέτρηση της ποσότητας της ολικής χλωροφύλλης (αυθαίρετες μονάδες SPAD) σε 5 διαφορετικά ώριμα φύλλα για κάθε μεταχείριση, από τη μέση του βλαστού των φυτών.

Στις 22 Ιουλίου παρατηρήθηκε και πάλι έντονη χλώρωση στις μεταχειρίσεις 5 και 8, δηλαδή στις μεταχειρίσεις όπου είχαν προστεθεί 350 μM Al και 350 μM Al + 2 mM Si, αντίστοιχα, και λιγότερη χλώρωση στις μεταχειρίσεις 6 και 9, δηλαδή στις μεταχειρίσεις όπου είχαν προστεθεί 200 μM Al + 2 mM Si και 350 μM Al + 4 mM Si, αντίστοιχα.

Την ίδια ημέρα (22 Ιουλίου) στις 10 το πρωί, έγινε και η δεύτερη μέτρηση του επαγωγικού φθορισμού της χλωροφύλλης σε ένα ώριμο φύλλο από κάθε φυτό από τη μέση του βλαστού. Μετά την μέτρηση του επαγωγικού φθορισμού της χλωροφύλλης (22 Ιουλίου) διενεργήθηκε και ο δεύτερος διαφυλλικός ψεκασμός καθώς και ριζοπότισμα με ιόντα Si, Al ή Si και Al.

Στις 26 Ιουλίου στις 10 το πρωί, διενεργήθηκε η δεύτερη μέτρηση της ποσότητας της ολικής χλωροφύλλης (αυθαίρετες μονάδες SPAD) σε 5 διαφορετικά ώριμα φύλλα για κάθε μεταχείριση, από τη μέση του βλαστού των φυτών.

Στις 28 Ιουλίου στις 10 το πρωί, έγινε η τρίτη μέτρηση του επαγωγικού φθορισμού της χλωροφύλλης σε ένα ώριμο φύλλο από κάθε φυτό από τη μέση του βλαστού.

Στις 5 Αυγούστου έγινε μόνο διαφυλλικός ψεκασμός χωρίς ριζοπότισμα, ενώ στις 11 και 22 Αυγούστου έγινε διαφυλλικός ψεκασμός χωρίς όμως ριζοπότισμα.

Στις 12 Σεπτεμβρίου έγινε μέτρηση της φωτοσύνθεσης σε ένα ώριμο φύλλο από το μέσο του βλαστού. Η φωτοσυνθετικά ενεργός ακτινοβολία (Photosynthetically Active Radiation, PAR) ήταν $700 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Στις 13 Σεπτεμβρίου έγινε η μέτρηση του δείκτη βλάστησης κανονικοποιημένης διαφοράς (Normalized Difference Vegetation Index, NDVI), καθώς και η συγκομιδή του υπέργειου τμήματος των φυτών και η ζύγισή τους.

Την ίδια ημέρα (13 Σεπτεμβρίου) συλλέχθηκαν επιπλέον και δείγματα φύλλων για τον προσδιορισμό της οξείδωσης των λιπιδίων και την μέτρηση των συγκεντρώσεων της προλίνης (Εικόνα 4.2).



Εικόνα 4.2 Χώρος επεξεργασίας των δειγμάτων μέντας στα Εργαστήρια του ΤΕΙ Θεσσαλονίκης

4.2 ΠΡΟΣΔΙΟΡΙΣΜΟΣ ΤΟΥ ΒΑΡΟΥΣ ΤΗΣ ΝΩΠΗΣ ΥΠΕΡΓΕΙΑΣ ΒΙΟΜΑΖΑΣ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ

Μια έμμεση μορφή εκτίμησης της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας σε όλες τις καλλιέργειες μπορεί να θεωρηθεί ο προσδιορισμός του βάρους σε νωπή ή ξηρή βιομάζα από ολόκληρο ή συγκεκριμένο μέρος του φυτού κατά την συγκομιδή. Για το λόγο αυτό, στο τέλος της πειραματικής περιόδου της ενλόγω έρευνας, αποκόψαμε σε καθεμιά από τις πέντε γλάστρες κάθεμιάς από τις εννέα μεταχειρίσεις, το υπέργειο μέρος όλων των φυτών και προέκυψαν έτσι 45 συνολικά δείγματα νωπής υπέργειας βιομάζας. Όλα αυτά τα δείγματα υποβλήθηκαν άμεσα σε ζύγιση με ακρίβεια ζύγισης το πρώτο δεκαδικό ψηφίο, υπολογίστηκε ο μέσος όρος σε κάθε μεταχείριση και εκφράστηκε σε εκατοστιαίο ποσοστό.

4.3 ΠΡΟΣΔΙΟΡΙΣΜΟΣ ΤΗΣ ΣΥΓΚΕΝΤΡΩΣΗΣ ΤΗΣ ΠΡΟΛΙΝΗΣ ΤΩΝ ΦΥΛΛΩΝ

Για τον προσδιορισμό της ελεύθερης προλίνης στα φύλλα της μέντας εφαρμόστηκε η μέθοδος των Troll & Lindsley (1955) όπως αυτή τροποποιήθηκε αργότερα από τους Bates et al. (1973).

Το αντιδραστήριο που χρησιμοποιήθηκε για τον σχηματισμό του έγχρωμου παραγώγου της προλίνης ήταν αυτό των Troll & Lindsley (1955), που παρασκευάστηκε θερμαίνοντας 1,25 g νυνιδρίνης μέσα σε 30 ml οξικού οξέος και 20 ml 6 M φωσφορικού οξέος υπό ανάδευση μέχρι πλήρους διάλυσης της νυνιδρίνης. Το αντιδραστήριο αυτό είναι ασταθές και μπορεί να διατηρηθεί μέχρι μόνο 24 ώρες εντός ψυγείου.

Ο διαλύτης πάλι που χρησιμοποιήθηκε για την εκχύλιση της ελεύθερης προλίνης από τα φύλλα ήταν αυτός των Bates et al. (1973), που παρασκευάστηκε διαλύοντας 3% (w/v) σουλφοσαλικυλικό οξύ σε νερό. Το πλεονέκτημα αυτού του διαλύτη είναι ότι προκαλεί καθίζηση των μεγάλων πρωτεϊνών του δείγματος, οι οποίες στη συνέχεια απομακρύνονται με διήθηση ή φυγοκέντρηση, αφήνοντας έτσι στο διάλυμα εκχύλισης μόνο τα ελεύθερα αμινοξέα όπως η προλίνη και άλλα μικρά μόρια.

Κατά την αναλυτική αυτή διαδικασία, περίπου 0,5 g φύλλων μέντας ζυγίστηκαν σε πλαστικό σωλήνα των 50 ml, προστέθηκαν 10 ml του υδατικού διαλύματος του σουλφοσαλικυλικού οξέος και ακολούθησε ομογενοποίηση (Ultraturax) επί 1 min στις

14000 στροφές/min και φυγοκέντρωση του περιεχομένου του σωλήνα στα 10000 g. Στη συνέχεια, 2 ml διηθήματος, 2 ml αντιδραστηρίου και 2 ml οξικού οξέος προστέθηκαν σε πλαστικό σωλήνα των 15 ml με βιδωτό πώμα, ο οποίος αφέθηκε για την ολοκλήρωση της αντίδρασης επί 1 ώρα σε υδατόλουτρο 100 °C. Μετά την ψύξη του σωλήνα με νερό κάτω από βρύση, προστέθηκαν 4 ml τολουολίου και το περιεχόμενο του σωλήνα υποβλήθηκε αρχικά σε έντονη ανακίνηση επί 1 min σε συσκευή vortex και στη συνέχεια σε άφεση σε ηρεμία επί 30 min για τον πλήρη διαχωρισμό των δύο στοιβάδων. Ακολούθησε η παραλαβή με σιφόνιο της υπερκείμενης στοιβάδας του τολουολίου και η μέτρηση της απορρόφησης του διαλύματος στα 520 nm σε φασματοφωτόμετρο διπλής δέσμης (LKB Ultraspec II) έναντι τολουολίου στην κυψελίδα αναφοράς. Οι συγκεντρώσεις της προλίνης στα δείγματα υπολογίστηκαν με βάση πρότυπη καμπύλη αναφοράς διαλυμάτων L-προλίνης (Sigma Chemical Co.) λαμβάνοντας υπόψη το βάρος των δειγμάτων και τους όγκους των διαλυμάτων που χρησιμοποιήθηκαν.

4.4 ΠΡΟΣΔΙΟΡΙΣΜΟΣ ΤΗΣ ΥΠΕΡΟΞΕΙΔΩΣΗΣ ΤΩΝ ΛΙΠΙΔΙΩΝ ΤΩΝ ΦΥΛΛΩΝ

Για τον προσδιορισμό της υπεροξειδωσής των λιπιδίων στα φύλλα της μέντας χρησιμοποιήθηκε η μέθοδος διαφορικής φασματοφωτομετρίας των Botsoglou et al. (1994), μετά από μικρές τροποποιήσεις. Με τη μέθοδο αυτή είναι δυνατή η αξιόπιστη μέτρηση των συγκεντρώσεων της μηλονικής διαλδεΰδης ($\text{OHC-CH}_2\text{-CHO}$) σε φυτικά δείγματα, με αναλυτικά χαρακτηριστικά ακρίβειας και επαναληψιμότητας τα οποία δεν προσφέρονται από την μέχρι τώρα διαθέσιμη μεθοδολογία.

Σύμφωνα με την διαδικασία αυτή, επαρκείς ποσότητες φύλλων μέντας από κάθε μεταχείριση τοποθετήθηκαν σε κατάλληλους υποδοχείς και υποβλήθηκαν σε ξήρανση επί δύο ημέρες σε αερόθερμο κλίβανο θερμοκρασίας 45°C. Τα αποξηραμένα φύλλα λειοτριβήθηκαν, και ποσότητα περίπου 0,5 g από κάθε μεταχείριση ζυγίστηκε με ακρίβεια τετάρτου δεκαδικού ψηφίου μέσα σε πλαστικό φυγοκεντρικό σωλήνα των 50 ml με βιδωτό πώμα. Στη συνέχεια, προστέθηκαν στον σωλήνα 10 ml 5% υδατικού διαλύματος τριγλωροξικού οξέος και 5 ml εξανίου που περιείχε 0,8% βουτυλιωμένο υδροξυτολουόλιο (BHT). Το μίγμα ομογενοποιήθηκε με ομογενοποιητή Ultraturrax (IKA) επί 20 s σε υψηλή ταχύτητα και φυγοκεντρήθηκε επί 3 min στα 3000g. Η υπερκείμενη στιβάδα του εξανίου

απορρίφθηκε και 2,5 ml από την υδατική στιβάδα μεταφέρθηκαν σε άλλο σωλήνα και αναμίχθηκαν με 1,5 ml 0,8% υδατικού διαλύματος 2-θειοβαρβιτουρικού οξέος. Το μίγμα επωάστηκε στους 70 °C επί 30 min, ψύχθηκε, στη συνέχεια, κάτω από νερό βρύσης και υποβλήθηκε σε συμβατική φασματοφωτομετρία (Shimadzu, Model UV-160A, Tokyo, Japan) χρησιμοποιώντας φασματοφωτόμετρο διπλής δέσμης (Shimadzu Japan) εφοδιασμένο με λογισμικό που επέτρεπε τον μετασχηματισμό των συμβατικών φασμάτων απορρόφησης σε διαφορικά φάσματα 3^{ης} παραγώγου (Εικόνα 4.3), προκειμένου να υπάρχει η δυνατότητα εξουδετέρωσης φωτομετρικών παρενοχλήσεων στη μέτρηση της μηλονικής διαλδεύδης από υδατάνθρακες, χρωστικές και άλλες ουσίες των φυτών που επίσης απορροφούν κοντά στα 532 nm και μπορούν να επηρεάζουν σε μεγάλο βαθμό την αξιοπιστία των μετρήσεων. Οι συνθήκες φωτομέτρησης ήταν οι εξής:

- Εύρος συμβατικού φάσματος: 650-400 nm
- Βαθμός διαφόρισης του φάσματος: 3^η παράγωγος
- Διαφορά μήκους κύματος διαφόρισης (dλ): 21 nm



Εικόνα 4.3 Φασματοφωτόμετρο διπλής δέσμης (Shimadzu Japan) εφοδιασμένο με λογισμικό που επιτρέπει τον μετασχηματισμό συμβατικών φασμάτων απορρόφησης σε διαφορικά φάσματα.

Η απόσταση σε αυθαίρετες μονάδες της κορυφής που εμφανίζεται στα 521,5 nm από την βασική γραμμή του φάσματος 3^{ης} παραγώγου, αποτελεί μέτρο της συγκέντρωσης του δείγματος σε μηλονική διαλδεύδη. Οι συγκεντρώσεις της μηλονικής διαλδεύδης στα

δείγματα υπολογίστηκαν με βάση καμπύλη αναφοράς κατάλληλων διαλυμάτων πρότυπης μηλονικής διαλδεΐδης, που παρασκευάστηκε μετά από όξινη υδρόλυση τετρααιθοξυπροπανίου (Sigma Chemical Co.), το οποίο αποτελεί πρόδρομο ουσία της μηλονικής διαλδεΐδης. Η συγκέντρωση της MDA ($\mu\text{g/g}$ δείγματος) στα δείγματα, υπολογίστηκε με βάση το ύψος της κορυφής τρίτης παραγώγου στα 521,5 nm και την πρότυπη καμπύλη αναφοράς, λαμβάνοντας υπόψη το βάρος των δειγμάτων και τους όγκους των διαλυμάτων που χρησιμοποιήθηκαν.

4.5 ΠΡΟΣΔΙΟΡΙΣΜΟΣ ΤΗΣ ΣΥΝΟΛΙΚΗΣ ΧΛΩΡΟΦΥΛΛΗΣ ΤΩΝ ΦΥΛΛΩΝ

Για τη μέτρηση της συνολικής χλωροφύλλης των φύλλων χρησιμοποιήθηκε ο φορητός μετρητής χλωροφύλλης SPAD-502 (Minolta Camera Co., Osaka, Ιαπωνία), που ζυγίζει 225 γραμμάρια, μετρά επιφάνειες φύλλων εμβαδού $0,06 \text{ cm}^2$ και παρέχει ενδείξεις χλωροφύλλης σε αυθαίρετες μονάδες SPAD (Εικόνα 4.4).



Εικόνα 4.4 Φορητός μετρητής χλωροφύλλης SPAD-502 (Minolta)

Η αρχή μέτρησης του οργάνου βασίζεται στη διαφορά της οπτικής πυκνότητας σε δύο μήκη κύματος και συγκεκριμένα στα 650 nm (ερυθρά ακτινοβολία φως) και στα 940 nm (υπέρυθρη ακτινοβολία). Η διαπερατότητα στα 940 nm λειτουργεί ως σημείο αναφοράς για την αντιστάθμιση των μεταβλητών των φύλλων, ενώ η ακτινοβολία στα 650 nm είναι ευαίσθητη στην συγκέντρωση της χλωροφύλλης. Από τη διαφορά των οπτικών αυτών πυκνοτήτων υπολογίζονται με την βοήθεια του μικροεπεξεργαστή του φορητού μετρητή οι μονάδες SPAD, που δεν έχουν διαστάσεις και κυμαίνονται από 0 έως 80 (Azia & Stewart 2001).

Ως πηγές φωτισμού χρησιμεύουν δύο δίοδοι εκπομπής φωτός (Light Emitting Diode, LED), μία για την ερυθρά και μία για την υπέρυθη ακτινοβολία, που είναι τοποθετημένες στην κεφαλή του οργάνου και εκπέμπουν φως σε σειρά όταν η κεφαλή κλείνει. Το φως από τα LEDs δια μέσου του παραθύρου εκπομπής και αφού περάσει δια μέσου του φύλλου που βρίσκεται στην κεφαλή μέτρησης, εισέρχεται στο παράθυρο υποδοχής και μετατρέπεται σε ανάλογο ηλεκτρικό σήμα, που στη συνέχεια μετατρέπεται σε ψηφιακό. Η ακρίβεια των μετρήσεων του SPAD-502 εκτιμάται σε $\pm 1,0$ μονάδες SPAD (Richardson et al. 2002). Ο μετρητής αυτός επιτρέπει γρήγορες μετρήσεις, χωρίς καταστροφή του φύλλου, αλλά παρέχει τιμές που δίνουν σχετικές μόνο ενδείξεις της συγκέντρωσης της χλωροφύλλης στα φύλλα σε σύγκριση με τις κλασικές μεθόδους εκχύλισης (Yadava 1986, Marquard & Tipton 1987, Yamamoto et al. 2002).

Η συνολική χλωροφύλλη των φύλλων μετρήθηκε σε δύο διαφορετικά στάδια ανάπτυξης των φυτών. Από κάθε φυτό επιλεγόταν ένα φύλλο νέας βλάστησης, πλήρως διευρυμένο, υγιές, επίπεδο, και ομοιογενές σε χρώμα και μέγεθος. Μετά τον καθαρισμό της επιφανειακής σκόνης από τα επιλεγμένα φύλλα, τρεις μετρήσεις SPAD διενεργήθηκαν σε κάθε πλευρά του μεσονευρίου κάθε φύλλου και από τις έξι μετρήσεις (συνολική επιφάνεια μέτρησης 36 mm^2) ανά φύλλο υπολογίστηκε ο μέσος όρος για κάθε φύλλο. Αυτή η διαδικασία ακολουθήθηκε με σκοπό την αντιστάθμιση της ετερογένειας της κατανομής της χλωροφύλλης στην επιφάνεια του φύλλου (MacNicol et al. 1976). Πριν από τη λήψη των μεμονωμένων μετρήσεων, ο μετρητής μηδενίστηκε χωρίς δείγμα στην υποδοχή των δειγμάτων, πιέζοντας το ίδιο πλήκτρο που χρησιμοποιούνταν για τη συλλογή δεδομένων. Κατά την καταγραφή των μετρήσεων SPAD, λαμβανόταν μέριμνα ώστε να διασφαλιστεί η πλήρης κάλυψη της επιφανείας του φύλλου από τον αισθητήρα μέτρησης SPAD και να αποφευχθούν έτσι οι παρεμβολές από τις φλέβες και τα μεσονεύρια των φύλλων.

4.6 ΠΡΟΣΔΙΟΡΙΣΜΟΣ ΤΟΥ ΔΕΙΚΤΗ ΒΛΑΣΤΗΣΗΣ ΚΑΝΟΝΙΚΟΠΟΙΗΜΕΝΗΣ ΔΙΑΦΟΡΑΣ (NDVI)

Άλλη έμμεση μορφή εκτίμησης της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας μπορεί να θεωρηθεί ο δείκτης βλάστησης κανονικοποιημένης διαφοράς (Normalized Difference Vegetation Index, NDVI) που υποδεικνύει τη ζωτικότητα της βλάστησης. Η

χρησιμοποίηση του δείκτη αυτού, βασίζεται στο γεγονός ότι οι βιολογικές, χημικές και φυσικές ιδιότητες της βλάστησης επιδρούν διαφορετικά στην απορροφητικότητα και την ανάκλαση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας, που προέρχεται από διάφορες φασματικές περιοχές του ηλεκτρομαγνητικού φάσματος.

Συγκεκριμένα, η χρωστική των φύλλων χλωροφύλλη, απορροφά σε υψηλά ποσοστά το ορατό φως που χρησιμοποιείται ως πηγή ενέργειας για τη φωτοσύνθεση και τις φωτοχημικές αντιδράσεις, ενώ η κυτταρική δομή των φύλλων ανακλά σε μεγάλο βαθμό την εγγύς υπέρυθη ακτινοβολία. Ως συνέπεια αυτών, τα περισσότερα φυτά εμφανίζονται πράσινα λόγω της μεγάλης (70-90%) απορρόφησης του φωτός από τη χλωροφύλλη στα 450 nm (κυανή ακτινοβολία) και 680 nm (ερυθρή ακτινοβολία), αλλά και της σχετικά μικρότερης απορρόφησης στα 550 nm (πράσινη ακτινοβολία). Εξαιτίας της μεγάλης αυτής απορρόφησης της χλωροφύλλης, τα φυτά παρουσιάζουν γενικά και μια χαμηλή σχετικά ανάκλαση στην κυανή και ερυθρά περιοχή του ορατού φάσματος, καθώς και μια ελαφρώς υψηλότερη ανάκλαση στην πράσινη περιοχή του ορατού φάσματος. Εάν η ανακλώμενη ακτινοβολία των φυτών στην εγγύς υπέρυθη ακτινοβολία (700-1300 nm) είναι πολύ περισσότερη από ό,τι στο ορατό φως, τότε η βλάστηση στο σημείο μέτρησης είναι πιθανό να είναι πυκνή.

Σε ό,τι αφορά την ανάκλαση της εγγύς υπέρυθρης ακτινοβολίας (700-1300 nm), αυτή ανακλάται εντονότερα σε σχέση με το ορατό φως, με πάνω από 50% της εισερχόμενης ακτινοβολίας να ανακλάται από τα ώριμα φύλλα. Ο συντελεστής ανάκλασης είναι στο υψηλότερό του σημείο κατά την πλήρη ωριμότητα των φύλλων και η τιμή του καθορίζεται από την κυτταρική δομή των φύλλων και τις ενδιάμεσες διαχωριστικές φάσεις μεταξύ του τοιχώματος, του πρωτοπλάσματος και του χλωροπλάστη. Τα ανατομικά αυτά χαρακτηριστικά δεν επηρεάζονται μόνο από την ηλικία των φύλλων, αλλά και από περιβαλλοντικούς παράγοντες όπως η υγρασία του εδάφους, η κατάσταση των θρεπτικών συστατικών, η αλατότητα του εδάφους και άλλες καταπονήσεις.

Ένας οπτικός αισθητήρας φυλλώματος (GreenSeeker®, Trimble Navigation Ltd., Sunnyvale, CA, USA) χρησιμοποιήθηκε για τη μέτρηση του NDVI των καλλιεργούμενων φυτών μέντας (Εικόνα 4.25).



Εικόνα 4.5 Οπτικός αισθητήρας φυλλώματος(GreenSeeker®, Trimble Navigation Ltd., Sunnyvale, CA, USA)

Ο οπτικός αισθητήρας εκπέμπει μια σύντομη έκρηξη ακτινοβολίας από διόδους εκπομπής (LED) κόκκινου (660 nm) και υπέρυθρου φωτός με μήκος κύματος (770 nm) για την δημιουργία δεδομένων ανάκλασης που είναι ανεξάρτητα από τις ηλιακές συνθήκες. Η συσκευή μετρά το NDVI με το πάτημα ενός κουμπιού. Οι τιμές NDVI κυμαίνονται από 0,00 έως 0,99. Η οθόνη υγρών κρυστάλλων (LCD) παρέχει την ανάγνωση NDVI, με τις υψηλότερες τιμές να δείχνουν μια πιο έντονη και υγιή καλλιέργεια. Σύμφωνα με τις συστάσεις του κατασκευαστή, οι μετρήσεις έγιναν από κατακόρυφη γωνία θέασης και απόσταση 0,5-0,6 m πάνω από την καλλιέργεια, ώστε να εξασφαλιστούν ακριβείς μετρήσεις. Το οπτικό πεδίο του αισθητήρα είναι ωοειδές και διευρύνεται όσο αυξάνεται το ύψος του αισθητήρα πάνω από το έδαφος.

4.7 ΕΚΤΙΜΗΣΗ ΤΟΥ ΡΥΘΜΟΥ ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΣΗΣ

Η φωτοσύνθεση είναι μια σημαντική βιολογική διεργασία, με την οποία οι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί προμηθεύονται τον άνθρακα και το οξυγόνο, που είναι απαραίτητα για τη θρέψη τους. Η φωτοσυνθετική αυτή διεργασία γίνεται με την ενέργεια του ηλιακού φωτός σε δύο στάδια και μια σειρά από πολύπλοκες χημικές αντιδράσεις.

Επειδή η φωτοσύνθεση είναι μια φωτοχημική διαδικασία της οποίας η ταχύτητα εξαρτάται από τον αριθμό των απορροφούμενων φωτονίων, μεγαλύτερη σημασία έχει όχι η ενέργεια των φωτονίων αλλά ο αριθμός τους. Έτσι, στη φωτοσυνθετικά ενεργή (ορατή) περιοχή του φάσματος, έχει επικρατήσει η τάση να μετράμε την ένταση της φωτεινής

ακτινοβολίας ως φωτονική ροή, δηλαδή ως μmoles φωτονίων που προσπίπτουν στη μονάδα της επιφάνειας και στη μονάδα του χρόνου ($\mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$), όπου 1 mol φωτονίων ισούται με 6.023×10^{23} φωτόνια. Μιά ανέφελη καθαρή ημέρα, το πλήρες ηλιακό φως με το αισθητήριο κάθετο στις προσπίπτουσες ακτίνες φθάνει στα $2000 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$. Στη βαθιά σκιά μπορεί να είναι έως και $5 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$. Οι τιμές αναφέρονται στην ορατή περιοχή του φάσματος.

Απαραίτητη προϋπόθεση για τη μετατροπή με τη φωτοσύνθεση της ηλιακής ενέργειας σε χημική, είναι η απορρόφηση του φωτός. Αυτή η μετατροπή πραγματοποιείται στα πράσινα φυτά κυρίως από εξειδικευμένες φωτοαπορροφητικές πράσινες χρωστικές, τις χλωροφύλλες και άλλες χρωστικές όπως τα καροτενοειδή και τις φυκοβιλίνες. Κάθε χρωστική απορροφά ακτινοβολία συγκεκριμένου μήκους κύματος με αποτέλεσμα να επέρχεται αλλαγή στο μόριο της. Υπάρχουν περισσότερα από ένα είδη χλωροφύλλης που διαφέρουν μόνο στις πλευρικές ομάδες της μοριακής τους δομής. Στους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς ανευρίσκονται οι χλωροφύλλες a και b, από τις οποίες η χλωροφύλλη a βρίσκεται σε συγκεντρώσεις 2,5 έως 3 φορές μεγαλύτερες από τη χλωροφύλλη b (Λόλας 2007).

Κατά το πρώτο στάδιο, τα μόρια της χλωροφύλλης απορροφούν φωτεινή ενέργεια, ενεργοποιούνται και αποβάλλοντας ηλεκτρόνια, ιονίζονται. Ένα μέρος της ενέργειας των ενεργοποιημένων μορίων της χλωροφύλλης χρησιμοποιείται στη διαδικασία της φωτόλυσης, κατά την οποία τα μόρια του νερού διασπώνται σε οξυγόνο και υδρογόνο, εκ των οποίων το πρώτο ελευθερώνεται στην ατμόσφαιρα, ενώ το δεύτερο δεσμεύεται στους χλωροπλάστες. Κατά το δεύτερο στάδιο, με μια σειρά χημικών αντιδράσεων παράγεται γλυκόζη, η οποία μεταφέρεται σε όλα τα μέρη του φυτού. Γενικά, η φωτοσύνθεση είναι μια ενδόθερμη λειτουργία των αυτότροφων οργανισμών, που λαμβάνει χώρα στους χλωροπλάστες, κατά την οποία η ηλιακή ενέργεια μετατρέπεται σε χημική ενέργεια και παράγονται θρεπτικά υλικά.

Από τη φωτεινή ενέργεια που απορροφάται από τα μόρια της χλωροφύλλης, μόνο ένα μέρος της χρησιμοποιείται στη φωτοχημεία της φωτοσύνθεσης. Η πλεονάζουσα ενέργεια καταναλώνεται σε δύο μη φωτοχημικές διαδικασίες που περιλαμβάνουν την εκπομπή ενός μέρους της απορροφημένης ακτινοβολίας με μορφή θερμότητας, καθώς και την επανεκπομπή του υπόλοιπου μέρους με τη μορφή νέας ακτινοβολίας μεγαλύτερου

μήκους κύματος. Αυτή η επανεκπομπή του φωτός καλείται φθορισμός χλωροφύλλης. Οι τρεις αυτές διαδικασίες ανταγωνίζονται μεταξύ τους, έτσι ώστε οποιαδήποτε αύξηση της λειτουργικότητας της μιάς να έχει ως αποτέλεσμα τη μείωση της λειτουργικότητας των άλλων δύο. Επομένως, με τη μέτρηση του φθορισμού της χλωροφύλλης παρέχονται πολύτιμες πληροφορίες σχετικά με την δραστηριότητα, αλλά και την απόδοση του φωτοσυνθετικού μηχανισμού (Maxwell & Johnson 2000).

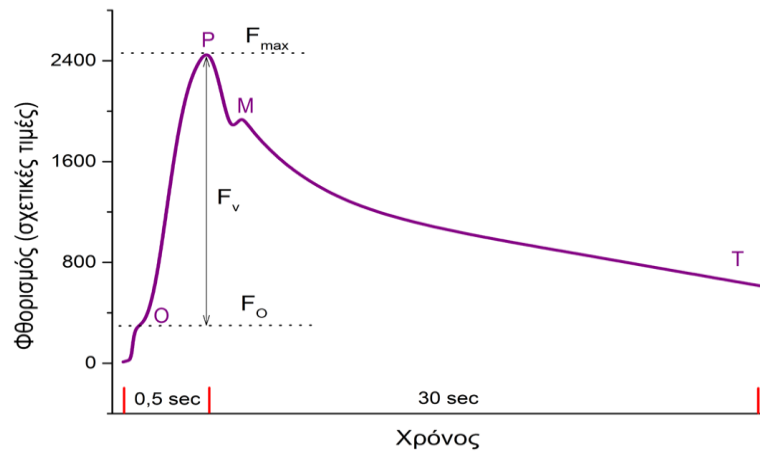
Η πλέον όμως ακριβής αποτίμηση της απόδοσης του φωτοσυνθετικού μηχανισμού επιτυγχάνεται με την μέτρηση της πραγματικής ανταλλαγής αερίων από τα φυτά. Η μέτρηση αυτή στους αγρούς, επιτρέπει την καταγραφή της αποτελεσματικότητας της σύλληψης της ενέργειας σε ποικίλες καλλιέργειες. Στη διαδικασία αυτή, ένα φύλλο, ένα μέρος του φυτού ή ολόκληρο το φυτό κλείνονται σε ένα διαφανή θάλαμο, στον οποίο οι συνθήκες αφενός μεν καταγράφονται και αφετέρου διατηρούνται όσο το δυνατόν εγγύτερα στις πραγματικές συνθήκες περιβάλλοντος. Ο αέρας διέρχεται μέσα από το θάλαμο και οδηγείται σ' ένα υπέρυθρο αναλυτή αέρος (Infra Red Gas Analyzer, IRGA), όπου καθορίζονται οι αλλαγές στην περιεκτικότητα σε CO₂ που προκλήθηκαν από το ισοζύγιο φωτοσύνθεσης – φωτοαναπνοής.

4.7.1 Μέτρηση του φθορισμού της χλωροφύλλης

Όταν ένα φύλλο φωτίζεται με σταθερή ένταση φωτισμού, η εκπομπή φθορισμού παραμένει σταθερή. Η μέτρηση του φθορισμού αυτού, παρέχει ελάχιστες πληροφορίες για τη φυσιολογική κατάσταση της φωτοσυνθετικής λειτουργίας. Πολύ χρησιμότερη είναι η παρακολούθηση των μεταβολών του φθορισμού της χλωροφύλλης κάτω από μεταβαλλόμενο φωτισμό και, συγκεκριμένα, κατά τα πρώτα λεπτά μετά τον αιφνίδιο φωτισμό ενός φύλλου που παρέμεινε, προηγουμένως, για κάποιο χρονικό διάστημα στο σκοτάδι.

4.7.1.1 Οι φάσεις επαγωγής του φθορισμού της χλωροφύλλης

Η επαγωγή φθορισμού στα φυτά είναι γνωστή από τις αρχές της δεκαετίας του 1930 ως “φαινόμενο Kautsky”, από το όνομα του Γερμανού επιστήμονα που τη μελέτησε. Η κινητική της επαγωγής αυτής, που χαρακτηρίζεται από μία ταχεία φάση ανόδου και μία αργή φάση απόσβεσης του φθορισμού, παρουσιάζεται στο διάγραμμα 4.1.



Διάγραμμα 4.1 Γραφική απεικόνιση της κινητικής επαγωγής φθορισμού (καμπύλη Kautsky) από φύλλο που παρέμεινε προηγουμένως στο σκοτάδι

Με τον αιφνίδιο φωτισμό ενός φύλλου που έχει προηγουμένως διατηρηθεί για αρκετή ώρα στο σκοτάδι, ο φθορισμός ανέρχεται ακαριαία (σε λίγα μsec) σε ένα σημείο O (F_o) και, κατόπιν, αυξάνεται ως το ανώτερο σημείο P (F_m) με μικρότερη κλίση. Ο χρόνος που απαιτείται για να φθάσει στο σημείο P, εξαρτάται από την κατάσταση της φωτοσυνθετικής λειτουργίας αλλά και από το είδος του φυτού, συνήθως δε, είναι μικρότερος του 1 sec. Την αύξηση αυτή του φθορισμού, ακολουθεί στη συνέχεια η απόσβεσή του, αφού από το σημείο P και μετά ο φθορισμός μειώνεται και, διαμέσου ενός δεύτερου μεγίστου M, καταλήγει εντός ολίγων λεπτών (συνήθως 3-4 λεπτά), στο επίπεδο T, όπου και παραμένει σταθερός.

Τις δύο τελευταίες δεκαετίες, με την πρόοδο της τεχνολογίας, έγινε δυνατή η κατασκευή εύχρηστων οργάνων για τη μέτρηση ασθενών φωτεινών σημάτων σε πολύ μικρούς χρόνους. Με τη βοήθεια των οργάνων αυτών, διενεργήθηκαν εντατικές μελέτες του φαινομένου Kautsky, σε μια προσπάθεια πλήρους θεωρητικής ερμηνείας των διαφόρων φάσεων της επαγωγής και απόσβεσης του φθορισμού, καθώς και περαιτέρω διερεύνησης των δυνατοτήτων πρακτικής εφαρμογής.

Με βάση τις μελέτες αυτές, συνάγεται ότι μετά από σύντομη παραμονή στο σκοτάδι (10 min έως 2 hr, ανάλογα με το φυτό και τη φυσιολογική του κατάσταση), οι πρωταρχικοί αποδέκτες ηλεκτρονίων του φωτοσυστήματος II (PhotoSystem II, PSII), που

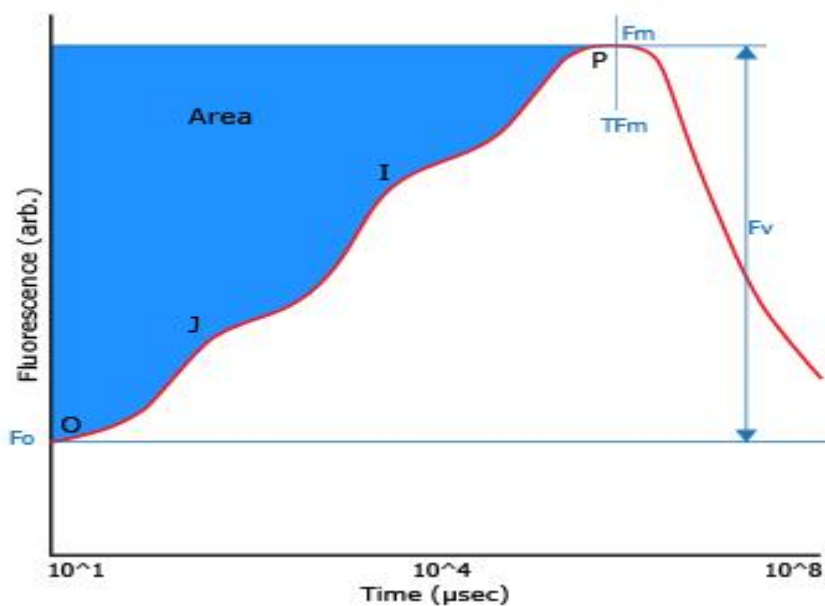
είναι η κινόνη A (Quinone A, QA) και η κινόνη B (Quinone B, QB) είναι πλήρως οξειδωμένοι. Κατά συνέπεια, τα φωτοχημικά κέντρα αντίδρασης του PSII μπορούν να δεχθούν ενέργεια διέγερσης, καθώς είναι ικανά να διοχετεύσουν τα ηλεκτρόνια προς τις QA και QB. Στο σκοτάδι, δηλαδή, τα κέντρα αντίδρασης θεωρούνται «ανοιχτά». Το Fo, επομένως, αντιπροσωπεύει την ένταση του φθορισμού όταν τα δραστικά κέντρα του PSII είναι ανοιχτά.

Ο Fo μπορεί να αυξηθεί αν ορισμένα κέντρα καταστραφούν ή αν η μεταφορά της ενέργειας διέγερσης από τη φωτοσυλλεκτική κεραία προς τα κέντρα αντίδρασης παρεμποδίζεται. Εφ' όσον το διεγείρον φως είναι ισχυρό, δηλαδή έχει ένταση που κορεννύει την φωτοσύνθεση, ηλεκτρόνια διοχετεύονται από τον δότη P680 προς τις QA και QB, τα αποθέματα των οποίων ανάγονται πλήρως. Στο διάστημα που μεσολαβεί μέχρι οι QA και QB να διοχετεύσουν περαιτέρω τα ηλεκτρόνιά τους προς την πλαστοκινόνη και το PSI, τα κέντρα αντίδρασης του PSII δεν μπορούν να δεχθούν επιπλέον ενέργεια διέγερσης, επειδή η ροή ηλεκτρονίων περιορίζεται, παροδικά, από την έλλειψη οξειδωμένων μορφών των QA και QB. Κατά συνέπεια, ο αριθμός των «κλειστών» κέντρων αντίδρασης αυξάνεται, η παραγωγή φωτοχημικού έργου στο PSII ελαττώνεται, ενώ αντίστοιχα αυξάνεται ο φθορισμός.

Με την άφιξη στο σημείο P, το οποίο αντιστοιχεί στον μέγιστο εκπεμπόμενο φθορισμό (Fm) όταν η χρησιμοποιούμενη ένταση φωτισμού κορεννύει την φωτοσύνθεση, όλα τα κέντρα αντίδρασης του PSII θεωρούνται «κλειστά». Καθώς τα ηλεκτρόνια διοχετεύονται στην πλαστοκινόνη και αρχίζει η λειτουργία του PSI, οι QA και QB επανοξειδώνονται, τα κέντρα αντίδρασης ανοίγουν σταδιακά, η φωτοχημική απόδοση του PSII αυξάνεται και ο φθορισμός αποσβέννυται.

Το μέγιστο σημείο M σηματοδοτεί, πιθανώς, την έναρξη της φωτοσυνθετικής αφομοίωσης του CO₂, ενώ χαμηλές τιμές εκπομπής φθορισμού στο τελικό επίπεδο T υποδεικνύουν καλή συνεργασία των δύο φωτοσυστημάτων και αποδοτικότερη αφομοίωση του CO₂. Αξίζει να επισημανθεί, ότι οι μετρήσεις του φθορισμού είναι πάντοτε σχετικές και τα απόλυτα επίπεδα Fo, Fm και T μπορεί να διαφέρουν σε διάφορα υγιή φύλλα του ίδιου είδους. Συνεπώς, οι μετρήσεις στηρίζονται στις σχετικές αναλογίες των μετρούμενων μεγεθών.

Η ταχεία φάση ανόδου του φθορισμού μελετήθηκε λεπτομερέστερα από τους Strasser et al. (1995), οι οποίοι παρατήρησαν, ότι αν ο άξονας του χρόνου στην καμπύλη του Kautsky λογαριθμιστεί, η μετάβαση από το ελάχιστο σημείο (O) στο μέγιστο σημείο (P) του φθορισμού δεν είναι γραμμική, αλλά πολυφασική, εμφανίζοντας τουλάχιστον δύο επιπλέον κορυφές (J και I), κάτι που φαίνεται καθαρά σε λογαριθμική κλίμακα χρόνου. Εξαιτίας αυτών των σημείων, η ταχεία φάση της επαγωγής του φθορισμού ονομάστηκε OJIP καμπύλη (Διάγραμμα 4.2).



Διάγραμμα 4.2 Τυπική γραφική απεικόνιση τριφασικής OJIP καμπύλη επαγωγής του φθορισμού της χλωροφύλλης

Τα φύλλα στα οποία μετράται η ένταση του φθορισμού πρέπει να έχουν παραμείνει στο σκοτάδι για αρκετή ώρα. Με αυτόν τον τρόπο, διασφαλίζεται ότι όλοι οι ενδιάμεσοι φορείς ηλεκτρονίων μεταξύ των δύο φωτοσυστημάτων βρίσκονται στην οξειδωμένη τους μορφή και ότι ο δότης P680 είναι αποδιεγερμένος. Στην κατάσταση αυτή, τα ενεργά κέντρα είναι «ανοιχτά» και μπορούν να επιτελέσουν το μέγιστο φωτοχημικό έργο, και άρα να εκπέμψουν τον ελάχιστο φθορισμό. Στο σημείο αυτό (O), ο φθορισμός (F_o) αντανακλά την ενέργεια διεγέρσεως που χάνεται για φωτοχημικό έργο κάτω από ιδανικές συνθήκες (Henriques 2009). Στη συνέχεια, τα δείγματα φωτίζονται και με την προϋπόθεση ότι η

ένταση του φωτός με την οποία φωτίζονται τα δείγματα είναι αρκετά ισχυρή (saturating light), όλοι οι ενδιαμέσοι φορείς ηλεκτρονίων ανάγονται, ο δότης P680 διεγείρεται και τα ενεργά κέντρα των φωτοσυστημάτων θεωρούνται «κλειστά». Στο σημείο P, ο φθορισμός έχει την μέγιστη τιμή του (FM) (Henriques 2009). Μεταξύ των δύο ακραίων σημείων (O και P), εμφανίζονται άλλα δύο χαρακτηριστικά σημεία. Το σημείο J που εμφανίζεται στα 2 ms (Strasser et al. 2004) και το σημείο I που εμφανίζεται στα 30 ms. Οι τρεις διακριτές φάσεις O-J, J-I και I-P της καμπύλης, συνδέονται με τρεις διαφορετικές αναγωγικές διεργασίες κατά μήκος της αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων. Πιο συγκεκριμένα, η φάση O-J σχετίζεται με την αναγωγή της QA (Schansker et al. 2005), η φάση J-I σχετίζεται με την αναγωγή της PQ (Toth et al. 2007) και η φάση I-P, σχετίζεται με γεγονότα που λαμβάνουν χώρα στην αναγωγική πλευρά του PSI (Schansker et al. 2005).

4.7.1.2 Διαδικασία μέτρησης

Ο φθορισμός της χλωροφύλλης αποτελεί μία μη επεμβατική, μη καταστρεπτική, φθηνή και γρήγορη μέθοδο εκτίμησης της φωτοσυνθετικής κατάστασης ενός δείγματος. Για τη μέτρησή του είναι διαθέσιμα διάφορα όργανα με διαφορετικά χαρακτηριστικά, που μπορούν όμως να χωριστούν σε δύο μεγάλες κατηγορίες:

- τα φθορισμόμετρα ρυθμιζόμενου εύρους παλμού (pulse modulated fluorometers), και
- τα φθορισμόμετρα συνεχούς διέγερσης (constant excitation fluorometers).



Εικόνα 4.6 Φθορισμόμετρο ρυθμιζόμενου εύρους παλμού για τη μέτρηση της χλωροφύλλης (Plant Efficiency Analyzer, PEA)

Με τα φθορισμόμετρα ρυθμιζόμενου εύρους παλμού μελετούμε κατά προτίμηση την κινητική του φθορισμού σε προσαρμοσμένα στο φως δείγματα, αφού προηγουμένως φτάσουν σε μία σταθερή κατάσταση φθορισμού (Baker 2008). Η χρονική ανάλυση του σήματος του φθορισμού σε αυτά τα όργανα είναι σχετικά χαμηλή, δηλαδή το διάστημα που μεσολαβεί μεταξύ των μετρήσεων είναι σχετικά μεγάλο. Με τα φθορισμόμετρα συνεχούς διέγερσης μελετούμε την κινητική του φθορισμού προσκοτεινιασμένων δειγμάτων κατά τη φάση της ταχείας ανόδου του φθορισμού. Τα όργανα αυτά έχουν υψηλή χρονική ανάλυση, δηλαδή η χρονική απόσταση μεταξύ των μετρήσεων είναι σχετικά μικρή.

Ο φθορισμός της χλωροφύλλης μετρήθηκε με μια ρυθμιζόμενη και χαμηλής έντασης ακτινοβολία από εκπεμπόμενο φως διόδου (μήκος κύματος διέγερσης στα 655nm, μήκος κύματος εκπομπής πάνω από 700nm) χρησιμοποιώντας ένα φορητό παλμικό ρυθμιζόμενο φθορισμόμετρο (Εικόνα 4.6) (Plant Efficiency Analyzer, PEA, Hansatech Ltd King's Lynn, Norfolk, England). Όλες οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν στην πάνω επιφάνεια των φύλλων, μετά από μισή ώρα παραμονής τους στο σκοτάδι. Το όργανο αυτό αποτελείται από τις εξής τρεις μονάδες:

- Τους συνδετήρες φύλλου που χρησιμοποιούνται για την προσαρμογή του αισθητήρα και διαθέτουν ειδικό κλείστρο για να κρατούν το φύλλο στο σκοτάδι
- Την μονάδα ελέγχου για αποθήκευση και επεξεργασία των μετρήσεων και
- Την μονάδα του αισθητήρα που εκπέμπει ερυθρό φωτισμό.

Η κεφαλή μέτρησης του αισθητήρα φωτίζει τον ιστό και ανιχνεύει και καταγράφει τα επαγόμενα σήματα του φθορισμού. Αποτελείται από 6 διόδους εκπομπής φωτός υψηλής έντασης που φωτίζουν ομοιόμορφα την επιφάνεια φύλλου (διάμετρος 4mm) με μέγιστη φωτεινή ένταση 630Wm^{-2} . Ο φθορισμός που εκπέμπεται από τον φωτοσυνθετικό ιστό διέρχεται μέσα από ένα οπτικό φίλτρο και φθάνει στον ανιχνευτή, ο οποίος απορροφά τα μεγάλα μήκη κύματος και ανακλά το μικρότερο μήκος κύματος φωτός που προέρχεται από τις διόδους εκπομπής. Η μονάδα του αισθητήρα συνδέεται με ένα καλώδιο με τη συσκευή ελέγχου που έχει και όλα τα ηλεκτρονικά μέρη του φθορισμόμετρου.

Ως πρώτη αξιόπιστη μέτρηση θεωρείται η μέτρηση στα 50μs μετά την έναρξη φωτισμού του δείγματος γι αυτό και εκλαμβάνεται ως η αρχική τιμή φθορισμού F_0 . Ο φθορισμός επάγεται από ερυθρό φωτισμό (μέγιστο 735nm) ρυθμιζόμενης έντασης, η οποία αναφέρεται ως ένταση διέγερσης.

Η ελάχιστη απόδοση του φθορισμού F_0 του φύλλου που προσαρμόστηκε στο σκοτάδι προσδιορίστηκε κάτω από αμυδρό κόκκινο φως χαμηλής 34 έντασης. Στην επάνω πλευρά του φύλλου και περίπου στο μέσο αυτού τοποθετήσαμε έναν συνδετήρα φύλλου σε καθορισμένη απόσταση από την οπτική ίνα του υποδοχέα και μιά αμυδρή 5 s ερυθρή ακτινοβολία (735 nm) στάλθηκε για να οξειδώσει πλήρως την αλυσίδα μεταφοράς των ηλεκτρονίων.

Η μέγιστη απόδοση του φθορισμού των φυτών (F_m) επιτεύχθηκε με έκθεση του φωτοσυστήματος PSII σε ένα παλμικά κορεσμένο (0,8s) άσπρο φως. Η διαφορά ανάμεσα στο F_m (μέγιστη τιμή φθορισμού) και το F_0 (αρχική τιμή φθορισμού) έδωσε τον μεταβαλλόμενο φθορισμό F_v ($F_v = F_m - F_0$). Η μέγιστη φωτοχημική απόδοση του φωτοσυστήματος II προσδιορίστηκε ως η αναλογία του μεταβαλλόμενου φθορισμού F_v προς τον μέγιστο επίπεδο φθορισμού (F_v/F_m) και αντιπροσωπεύει την φωτοσυνθετική ικανότητα του ανοιχτού PSII. Οι παράμετροι φθορισμού που χρησιμοποιήθηκαν στην μελέτη αυτή και περιλαμβάνουν τις απευθείας παρεχόμενες από το όργανο καθώς και τις εξ' υπολογισμού προκύπτουσες παραμέτρους, είναι οι εξής:

- Ο ελάχιστος φθορισμός (F_0). Είναι η πρώτη αξιόπιστη τιμή φθορισμού ύστερα από το φωτισμό του δείγματος στα 50 μs, όταν θεωρητικώς όλα τα ενεργά κέντρα του PSII είναι ανοιχτά και υπάρχει μια ελεύθερη ροή ηλεκτρονίων. Κάθε φωτόνιο που απορροφάται από ένα μόριο χλωροφύλλης μετατοπίζει ένα ηλεκτρόνιο από την θεμελιώδη σε μία διεγερμένη κατάσταση. Κατά τη διάρκεια αυτής της διαδικασίας, η μεταφορά ηλεκτρονίων είναι αρκετά γρήγορη έτσι ώστε να υπάρχει μια σταθερή ροή ηλεκτρονίων και να εμφανίζεται ένας ελάχιστος φθορισμός (F_0). Ο πραγματικός φθορισμός F_0 όμως εμφανίζεται μόνο όταν ο σταθερός αποδέκτης ηλεκτρονίων (QA) του PSII είναι πλήρως οξειδωμένος. Αυτό προϋποθέτει πλήρη προηγούμενη προσαρμογή του δείγματος στο σκοτάδι, οπότε ο φθορισμός F_0 εμφανίζεται ουσιαστικά σε χρόνο μηδέν, αφού αποτελεί την σχεδόν άμεση ανύψωση του φθορισμού (κλίμακα nanoseconds) της χλωροφύλλης που φωτίζεται.

Τέτοιοι χρόνοι όμως δεν είναι δυνατόν να μετρηθούν εξαιτίας συμφυών περιορισμών στην ηλεκτρονική τεχνολογία. Ωστόσο είναι δυνατή η εκτίμηση με μεγάλη ακρίβεια του επιπέδου του F_0 με χρήση κατάλληλου μαθηματικού αλγορίθμου.

- Ο μέγιστος φθορισμός (F_m). Είναι ο μέγιστος φθορισμός χλωροφύλλης που προκαλείται από φως συνεχούς έντασης. Τα ενεργά κέντρα του PSII είναι τώρα κλειστά και ο αποδέκτης ηλεκτρονίων (QA) πλήρως αναγμένος. Η ροή των ηλεκτρονίων εμποδίζεται, επειδή η ποσότητα του QA δεν μπορεί να μεταφέρει τα ηλεκτρόνια αρκετά γρήγορα, έτσι ώστε να συμβαδίσει με την εισροή των φωτονίων, με αποτέλεσμα να εμφανίζεται η μέγιστη κβαντική απόδοση του PSII και η μέγιστη εκπομπή φθορισμού (F_m). Η παράμετρος αυτή μπορεί να θεωρείται ως μέγιστος φθορισμός μόνον εφόσον η ένταση του φωτός που παρέχεται από το φθορισμόμετρο κορεννύει πλήρως το φυτό και ο αποδέκτης ηλεκτρονίων QA είναι πλήρως αναγμένος. Εάν η ένταση του φωτός δεν είναι αρκετά υψηλή, το φυτό μπορεί σε κάποιες περιπτώσεις να μην είναι πλήρως κορεσμένο, με αποτέλεσμα ο ανώτερος φθορισμός που επιτυγχάνεται να μην είναι ο μέγιστος και, επομένως, να μην μπορεί να θεωρηθεί ως φθορισμός F_m οπότε και η σχέση F_v/F_m να μην είναι σωστή. Αυτό ήταν και το κύριο πρόβλημα στο παρελθόν με τα παλαιάς τεχνολογίας φθορισμόμετρα, τα οποία δεν ήταν σε θέση πολλές φορές να παρέχουν φως διέγερσης με αρκετά υψηλή ένταση.
- Ο μέγιστος μεταβαλλόμενος φθορισμός (F_v). Είναι η διαφορά στην ένταση φθορισμού μεταξύ των κλειστών και ανοικτών κέντρων αντίδρασης ($F_v = F_m - F_0$). Η διαφορά αυτή ουσιαστικά αντιστοιχεί στο μέρος της απορροφημένης φωτεινής ενέργειας που θα χρησιμοποιούνταν στη φωτοσύνθεση, εάν όλα τα κέντρα αντίδρασης ήταν ανοικτά.
- Ο λόγος F_v/F_m . Έχει αποδειχθεί εμπειρικά ότι σε μια πλειάδα φυτικών ειδών ο λόγος F_v/F_m είναι ανάλογος της ανά φωτόνιο απόδοσης της φωτοσύνθεσης και αποτελεί μέτρο της φωτοχημικής ικανότητας του PSII (Kalaji et al. 2011). Η μείωση του λόγου F_v/F_m είναι ενδεικτική του αποτελέσματος κάποιων περιβαλλοντικών εξωτερικών παραγόντων και αυτή η αλλαγή δείχνει απώλεια της φωτοχημικής απόδοσης (Srivastava et al. 1997). Σε υγιή φυτά με άριστη

φωτοσυνθετική δραστηριότητα, η παράμετρος F_v/F_m κυμαίνεται μεταξύ 0,800 και 0,850 (Krause & Weis 1991). Τιμές χαμηλότερες από αυτήν την περιοχή, δείχνουν ότι το φυτό είναι εκτεθειμένο σε κάποιου είδους καταπόνηση. Η μέτρηση της παραμέτρου αυτής παρέχει πολλά πλεονεκτήματα, γιατί η εκτίμηση της φωτοσυνθετικής απόδοσης απαιτεί αφαίρεση των φύλλων από το φυτό και είναι χρονοβόρα, ενώ η μέτρηση του F_v/F_m είναι μη καταστροφική, μπορεί να γίνει στην ύπαιθρο και ολοκληρώνεται εντός δευτερολέπτων. Οι μεταβολές του F_v/F_m παρουσία των δυσμενών συνθηκών παρουσιάζονται πολύ πριν εμφανιστούν οποιαδήποτε ορατά συμπτώματα στο φυτό. Κατά συνέπεια, η μέθοδος έχει άριστη αξία πρόγνωσης, χωρίς, ωστόσο, να μπορεί να προσδιορίσει τον δυσμενή παράγοντα καταπόνησης. Και αυτό γιατί όπως μια πληθώρα μελετών των τελευταίων δεκαετιών έχει δείξει, μια μεγάλη σειρά δυσμενών περιβαλλοντικών παραγόντων όπως η υψηλή θερμοκρασία, η χαμηλή θερμοκρασία, ο υπερβολικά υψηλός φωτισμός, η έλλειψη νερού, τα ζιζανιοκτόνα, η υπερϊώδης ακτινοβολία, οι ατμοσφαιρικοί ρύποι, κ.α., μπορούν να προκαλέσουν μείωση της ανά φωτόνιο φωτοσυνθετικής απόδοσης, κατ' επέκταση και του F_v/F_m .

- Ο λόγος F_v/F_o . Ο λόγος αυτός, που ουσιαστικά αντανακλά τις δομικές μεταβολές του PS II εκφράζει την ικανότητα παροχής ηλεκτρονίων στα δραστικά κέντρα του PS II, καθώς και την ταχύτητα της φωτοσυνθετικής μετατροπής των κβάντων στα κέντρα αντιδράσεων του PS II (Havaux & Lannoye 1985a). Σε υγιή φυτά με άριστη φωτοσυνθετική δραστηριότητα, η παράμετρος F_v/F_o έχει τιμές μεγαλύτερες του 4. Τιμές χαμηλότερες του 4, δείχνουν ότι το φυτό είναι εκτεθειμένο σε κάποιου είδους καταπόνηση και η δομική και λειτουργική δυνατότητα των χλωροπλαστών έχει υποστεί κάποια βλάβη (Chatzistathis et al. 2011).
- Η Επιφάνεια (Area). Η παράμετρος αυτή εκφράζει την περιοχή υπεράνω της καμπύλης επαγωγής φθορισμού μεταξύ των σημείων F_o and F_m . Είναι ανάλογος του συνολικού μεγέθους της αναγμένης PQ στην αναγμένη πλευρά του PS II. Η παράμετρος αυτή μειώνεται σε μεγάλο βαθμό όταν η μεταφορά των ηλεκτρονίων από τα δραστικά κέντρα στο σύνολο των κινονών εμποδίζεται. Ενδεικτικά αναφέρεται ότι η παράμετρος αυτή μπορεί να ελαττωθεί μέχρι και 59% σε

γενότυπους ευαίσθητους σε καταπόνηση, σε σχέση με ανθεκτικούς γενότυπους (Strasser et al. 2004).

- Ο δείκτης απόδοσης PI (Performance index). Η παράμετρος αυτή που είναι ένας δείκτης ζωτικότητας του δείγματος, διαμορφώνεται σύμφωνα με την εξίσωση Nernst η οποία περιγράφει τις δυνάμεις των αναγωγικών αντιδράσεων και γενικά των κινήσεων της ελευθέρως ενέργειας Gibbs στα βιοχημικά συστήματα. Ο δείκτης αυτός συνιστά ουσιαστικά έναν φωτοσυνθετικό δείκτη απόδοσης της μετατροπής ενέργειας από τα φωτόνια που απορροφούνται από τη φωτοσυλλεκτική κεραία του PSII, έως την αναγωγή της QB.

4.7.2 Μέτρηση της ανταλλαγής αερίων

Η μέγιστη καθαρή φωτοσυνθετική ταχύτητα ενός φυτού μπορεί να μετρηθεί είτε ως κατανάλωση CO₂, είτε ως παραγωγή O₂. Ο πιο ευρέως χρησιμοποιούμενος τρόπος μέτρησης είναι μέσω της κατανάλωσης CO₂.

Η εκτίμηση της ταχύτητας της φωτοσυνθετικής δέσμευσης του CO₂ από ένα φύλλο προϋποθέτει, σε γενικές γραμμές, την έγκλειση του φύλλου σε ένα θάλαμο, τη διοχέτευση αέρα στον θάλαμο και τη μέτρηση της μεταβολής της συγκέντρωσης του CO₂ με έναν αναλυτή αερίων υπέρυθρης ακτινοβολίας (IRGA, Infra-Red Gas Analyser).

Οι αναλυτές αερίων υπέρυθρης ακτινοβολίας είναι όργανα μέτρησης της συγκέντρωσης ετεροατομικών αερίων (CO, CO₂, SO₂, NO, υδρατμοί). Στη φυσιολογία φυτών χρησιμοποιούνται ευρύτατα για τον προσδιορισμό της φωτοσυνθετικής και αναπνευστικής ανταλλαγής του CO₂ από τα φυτά. Τα μόρια των ετεροατομικών αερίων απορροφούν σε συγκεκριμένα μήκη κύματος της υπέρυθρης περιοχής του φάσματος και κάθε αέριο έχει το δικό του χαρακτηριστικό φάσμα απορρόφησης. Αντίθετα, τα ομοατομικά αέρια (π.χ. O₂, N₂) δεν απορροφούν την υπέρυθρη ακτινοβολία και, επομένως, δεν δημιουργούν παρεμβολές κατά τη μέτρηση των ετεροατομικών αερίων. Το CO₂ παρουσιάζει μία κύρια ζώνη απορρόφησης σε μήκος κύματος 4.25 μm και δευτερεύουσες ζώνες απορρόφησης στα 2.66, 2.77 και 14.99 μm. Το μόνο ετεροατομικό αέριο που το φάσμα απορρόφησης του παρουσιάζει επικάλυψη με το φάσμα απορρόφησης του CO₂ και βρίσκεται φυσιολογικά στην ατμόσφαιρα είναι το H₂O (υδρατμοί). Η αλληλοεπικάλυψη

αυτή αποτελεί σημαντικό πρόβλημα κατά τον προσδιορισμό της συγκέντρωσης του CO₂, αφού οι υδρατμοί βρίσκονται σε πολύ υψηλότερες συγκεντρώσεις στον αέρα συγκριτικά με το CO₂. Το πρόβλημα παρακάμπτεται με την παρεμβολή ενός ξηραντικού υλικού, πριν το μετρούμενο δείγμα αέρα φτάσει στον αναλυτή.

Ένας αναλυτής αερίων υπέρυθρης ακτινοβολίας περιλαμβάνει τρία βασικά μέρη: την πηγή της ακτινοβολίας, δύο κυψελίδες (τυφλού και δείγματος αντίστοιχα) και δύο ανιχνευτές (έναν για κάθε κυψελίδα). Στην κυψελίδα του τυφλού διοχετεύεται αέρας χωρίς CO₂, ενώ στην κυψελίδα του δείγματος το προς μέτρηση δείγμα αέρα. Έτσι, το ποσό της ακτινοβολίας που φτάνει στον ανιχνευτή του τυφλού δεν έχει υποστεί καμία απορρόφηση, ενώ το ποσό που φτάνει στον ανιχνευτή του δείγματος είναι μειωμένο, γιατί έχει, κατά ένα μέρος, απορροφηθεί από τα μόρια CO₂ της κυψελίδας του δείγματος. Κατά την αρχική ρύθμιση του οργάνου, γίνεται βαθμονόμηση με δύο γνωστές συγκεντρώσεις CO₂ (0 και 360 ppm).

Ο αναλυτής μπορεί να συνδέεται με τον θάλαμο του φύλλου με ανοιχτό ή κλειστό κύκλωμα. Στο κλειστό κύκλωμα, το ρεύμα αέρα ανακυκλώνεται συνεχώς μεταξύ θαλάμου και αναλυτή. Ως αποτέλεσμα της φωτοσύνθεσης του φύλλου, το CO₂ του συστήματος συνεχώς μειώνεται, μέχρι το σημείο αντιστάθμισης του CO₂. Στο ανοικτό κύκλωμα, ρεύμα αέρα γνωστής συγκέντρωσης σε CO₂ διοχετεύεται σταθερά στον θάλαμο του φύλλου, όπου, λόγω φωτοσύνθεσης, αφαιρείται μέρος του περιεχομένου CO₂. Στη συνέχεια, οδηγείται στον αναλυτή (κυψελίδα δείγματος) και, ακολούθως, στην ελεύθερη ατμόσφαιρα. Στην κυψελίδα του τυφλού οδηγείται το ρεύμα αέρα χωρίς τη μεσολάβηση του θαλάμου. Η φωτοσυνθετική ταχύτητα υπολογίζεται με βάση τη διαφορά της συγκέντρωσης του CO₂ στις δύο κυψελίδες και την ταχύτητα ροής του αέρα.

Τα σύγχρονα όργανα μέτρησης φωτοσύνθεσης είναι φορητά, μπορούν να χρησιμοποιηθούν σε συνθήκες πεδίου και να λειτουργούν σε ανοικτό ή κλειστό κύκλωμα. Επιπλέον, πέραν των παραμέτρων που προαναφέρθηκαν, μπορούν να μετρήσουν και την ταχύτητα διαπνοής.

Στην παρούσα μελέτη χρησιμοποιήθηκε αναλυτής αερίων ανοικτού τύπου (Εικόνα 4.7) της LI-COR Biosciences (2005). Η αρχή λειτουργίας του οργάνου βασίζεται στην παράλληλη ύπαρξη δύο ανεξάρτητων μεταξύ τους αναλυτών αερίων υπέρυθρης

ακτινοβολίας, οι οποίοι τροφοδοτούνται με αέρα από μία ενσωματωμένη αντλία σταθερής ροής.



Εικόνα 4.7 Αναλυτής αερίων τύπου Li-6400

Από τις διαφορές που προκύπτουν μεταξύ του υπέρυθρου αναλυτή αερίων του θαλάμου αναφοράς και του υπέρυθρου αναλυτή αερίων του θαλάμου δείγματος παρέχονται άμεσες μετρήσεις καθαρού ρυθμού φωτοσύνθεσης και διαπνοής, καθώς και έμμεση εκτίμηση της στοματικής αγωγιμότητας και πολλών άλλων παραμέτρων.

Ο συγκεκριμένος αναλυτής αερίων παρέχει επίσης τη δυνατότητα ελέγχου και καθορισμού μιας σειράς περιβαλλοντικών παραγόντων που επηρεάζουν τη φωτοσυνθετική λειτουργία, δίνοντας έτσι τη δυνατότητα επανάληψης των ίδιων συνθηκών μεταξύ των πειραμάτων, αλλά και τη μέτρηση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας κάτω από τις επιθυμητές περιβαλλοντικές συνθήκες σε ό,τι αφορά την ένταση του φωτός, τη θερμοκρασία, την σχετική υγρασία και την συγκέντρωση CO_2 . Η ένταση του φωτός που παρέχεται στο δείγμα, παράγεται από μια φωτεινή πηγή κόκκινων και μπλε φωτοδιόδων (6400-O₂B, red-blue LED source) και μπορεί να πάρει τιμές μεταξύ 0 (πλήρες σκοτάδι) και 2000 μmol φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (πλήρες ηλιακό φως μιας ανέφελης μέρας).

Η ρύθμιση του παρεχόμενου CO_2 γίνεται μέσω ενός συστήματος έγχυσης. Αρχικά ο ατμοσφαιρικός αέρας περνά μέσα από ένα θάλαμο που περιέχει μείγμα σόδας και ασβεστίου (soda lime), όπου απορροφάται όλο το CO_2 . Ο εμπλουτισμός του παρεχόμενου αέρα με CO_2 πραγματοποιείται μέσω μιας ειδικής αμπούλας με συμπιεσμένο CO_2 σε υγρή

μορφή. Οι τιμές του CO₂ μπορούν να οριστούν μεταξύ 0 και 2100 ppm, τιμή πολύ μεγαλύτερη από την συγκέντρωση του CO₂ στην ατμόσφαιρα (400 ppm).

Ανάλογα γίνεται και ο καθορισμός της σχετικής υγρασίας του παρεχόμενου αέρα με τη διοχέτευσή του διαμέσου ενός θαλάμου με ξηραντικό μέσο (άνυδρο θειικό ασβέστιο), ο οποίος, διαμέσου μιας στρόφιγγας, ρυθμίζει την ποσότητα του αέρα που αποξηραίνεται.

Η τελευταία παράμετρος που μπορεί να ρυθμιστεί είναι η θερμοκρασία στην οποία πραγματοποιείται η φωτοσύνθεση. Για το σκοπό αυτό επιστρατεύονται δύο ανεμιστηράκια που είναι ενσωματωμένα στην κεφαλή μέτρησης και λειτουργούν σε συνδυασμό με δύο ψήκτρες (Peltier devices). Η θερμοκρασία μπορεί να πάρει τιμές μεταξύ -7 και +7 °C από τη θερμοκρασία περιβάλλοντος (LI-COR Biosciences 2005).

Όταν ένα φύλλο εσωκλειστεί στο θάλαμο του LICOR 6400 η υγρασία μέσα στο θάλαμο μέτρησης τείνει να ανεβεί. Αυτό εξισορροπείται με την ροή του ξηρού αέρα που επιστρέφει στο θάλαμο από τον αναλυτή στην περίπτωση που ο αποξηραντής έχει χρησιμοποιηθεί. Το ποσό της διαπνοής μπορεί να υπολογιστεί από την αλλαγή της υγρασίας, εάν υπάρχει, σε σχέση με τον χρόνο και το ποσό της ροής του ξηρού αέρα. Το ποσό της διαπνοής στην συνέχεια χρησιμοποιείται σε συνδυασμό με τις θερμοκρασίες του φύλλου και του αέρα για τον υπολογισμό της συνολικής αγωγιμότητας του φύλλου και της στοματικής αγωγιμότητας. Οι δείκτες της φωτοσύνθεσης που υπολογίστηκαν ήταν οι εξής:

- Ο ρυθμός φωτοσύνθεσης (A). Η μέτρηση της φωτοσύνθεσης είναι απλή και αξιόπιστη διαδικασία. Όταν το φύλλο κλειστεί στο θάλαμο μέτρησης και με την προϋπόθεση ότι το φως, η θερμοκρασία και η υγρασία διατηρούνται σχετικά σταθερές, αποκαθίσταται ένας σταθερός ρυθμός μεταβολής (μείωσης) της συγκέντρωσης του CO₂ στο εσωτερικό του θαλάμου. Ο καθαρός ρυθμός φωτοσύνθεσης αφομοίωσης εκφράζεται σε $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.
- Ο ρυθμός διαπνοής (E) που εκφράζεται σε $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.
- Η στοματική αγωγιμότητα (gs). Η αγωγιμότητα των στομάτων είναι το αντίστροφο της στοματικής αντίστασης και εκφράζεται σε $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.
- Η ενδοκυτταρική συγκέντρωση του CO₂ (Ci). Η συγκέντρωση του CO₂ στους μεσοκυττάριους χώρους Ci υπολογίζεται από το ρυθμό αφομοίωσης και την

αγωγιμότητα των στομάτων (Taiz & Zeiger, 2006). Η ενδοκυτταρική συγκέντρωση του CO₂ εκφράζεται σε μmol CO₂/mol⁻¹air.

4.8 ΣΤΑΤΙΣΤΙΚΗ ΑΝΑΛΥΣΗ

Για τη διενέργεια της στατιστικής ανάλυσης χρησιμοποιήθηκε το στατιστικό πρόγραμμα SPSS 16.0 (SPSS Inc, Chicago, USA) και για τους ελέγχους των υποθέσεων χρησιμοποιήθηκε το επίπεδο σημαντικότητας ($P \leq 0,05$). Η ομοιογένεια των διακυμάνσεων ελέγχθηκε με χρήση του Levene test (Πετρίδης 2000). Η στατιστική ανάλυση έγινε σύμφωνα με τις αρχές του τελείως τυχαιοποιημένου σχεδίου και όλα τα δεδομένα υποβλήθηκαν σε ανάλυση διακύμανσης (ANOVA) για να επιβεβαιωθεί η μεταβλητότητα των δεδομένων και η εγκυρότητα των αποτελεσμάτων. Η σημαντικότητα της διαφοράς μεταξύ των μεταχειρίσεων προσδιορίστηκε με το Student's t-test (Steel & Torrie 1980).

ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ ΕΡΕΥΝΑΣ

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 5. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

5.1 Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΟΥ ΑΙ ΚΑΙ ΤΟΥ Si ΣΤΟ ΒΑΡΟΣ ΤΗΣ ΝΩΠΗΣ ΥΠΕΡΓΕΙΑΣ ΒΙΟΜΑΖΑΣ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ

Το νωπό βάρος των βλαστών και φύλλων χρησιμοποιήθηκε ως μέτρο εκτίμησης της επίδρασης της προσθήκης 2 ή 4 mM εξωγενούς Si επί της ανάπτυξης φυτών μέντας, τα οποία είχαν εκτεθεί στην επίδραση 200 ή 350 μM ΑΙ. Η επιλογή των ενλόγω συγκεντρώσεων του Si και ΑΙ έγινε με βάση βιβλιογραφικά δεδομένα προηγούμενων σχετικών πειραματισμών (Giannakoula et al. 2008).

Από τον Πίνακα 5.1 διαπιστώνεται ότι η έκθεση των φυτών στα 2 mM Si απουσία ΑΙ, προκάλεσε στατιστικά οριακή ($P=0,054$) αύξηση του βάρους των νωπών βλαστών κατά 11% σε σύγκριση με τους μάρτυρες. Επιπλέον, η έκθεση των φυτών στα 4 mM Si απουσία ΑΙ, προκάλεσε στατιστικά σημαντική ($P=0,012$) αύξηση του βάρους των νωπών βλαστών κατά 33% σε σύγκριση με τους μάρτυρες.

Επίσης, από τον ίδιο Πίνακα γίνεται φανερό ότι η προσθήκη 200 μM ΑΙ στα φυτά που είχαν εκτεθεί σε 2 mM Si, δεν επηρέασε στατιστικά σημαντικά το βάρος των νωπών βλαστών σε σχέση με τα αντίστοιχα βάρη που είχαν καταγραφεί απουσία ΑΙ. Ωστόσο, η προσθήκη 350 αντί των 200 μM ΑΙ στα φυτά που είχαν εκτεθεί σε 2 mM Si, προκάλεσε στατιστικά οριακή ($P=0,054$) μείωση του βάρους των νωπών βλαστών κατά 20% σε σχέση με τα αντίστοιχα βάρη που είχαν καταγραφεί απουσία ΑΙ.

Ακόμη διαπιστώνεται ότι η προσθήκη 200 μM ΑΙ στα φυτά που είχαν εκτεθεί σε 4 mM Si δεν επηρέασε σημαντικά το βάρος των νωπών βλαστών σε σχέση με τα αντίστοιχα βάρη που είχαν καταγραφεί απουσία ΑΙ. Ωστόσο, η προσθήκη 350 αντί των 200 μM ΑΙ στα φυτά που είχαν εκτεθεί σε 4 mM Si, προκάλεσε στατιστικά οριακή ($P=0,042$) μείωση του βάρους των νωπών βλαστών κατά 17% σε σχέση με τα αντίστοιχα βάρη που είχαν καταγραφεί απουσία ΑΙ.

Επιπλέον παρατηρείται ότι ενώ η έκθεση των φυτών αποκλειστικά στα 350 μM ΑΙ προκάλεσε μια αριθμητική αλλά όχι στατιστικά σημαντική μείωση του βάρους των νωπών βλαστών κατά 10% σε σύγκριση με τους μάρτυρες, η έκθεση των φυτών στα 200 μM ΑΙ

προκάλεσε στατιστικά σημαντική ($P=0,010$) αύξηση του βάρους των βλαστών κατά 20% σε σχέση με τους μάρτυρες.

Πίνακας 5.1 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιο-αργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2mM, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στο βάρος του υπέργειου νωπού τμήματος φυτών μέντας

| Αριθμ. μεταχ. | Συντομ. μεταχ. | Βάρος (g) υπέργειου φυτού | Μέση τιμή \pm τυπ. απόκλ. | Σύγκρ. Μεταχ. (Student's paired t-Test) |
|---------------|----------------|---|-----------------------------|--|
| 1 | Μάρτυρες | 195.6 233.0 242.5 211.6 213.8 | 219,3 \pm 16,6 | 1/2: $P=0,054$ 1/3: $P=0,012$ 1/4: $P=0,010$ 1/5: $P=0,215$ 1/6: $P=0,297$ 1/7: $P=0,051$ 1/8: $P=0,092$ 1/9: $P=0,260$ |
| 2 | 2Si | 218.9 233.3 300.6 294.2 165,7 | 242,5 \pm 50,2 | 2/3: $P=0,246$ 2/6 $P=0,243$ 2/8 $P=0,054$ |
| 3 | 4Si | 340.6 308.5 259.1 263.7 288.4 | 292,1 \pm 30,1 | 3/7 $P=0,100$ 3/9 $P=0,042$ |
| 4 | 200Al | 268.3 306.3 306.6 139.9 291.4 | 262,6 \pm 62,9 | 4/5: $P=0,090$ 4/6 $P=0,205$ 4/7 $P=0,448$ |
| 5 | 350Al | 188.6 245.0 139.2 211.0 219.1 | 200,6 \pm 35,6 | 5/8 $P=0,417$ 5/9 $P=0,135$ |
| 6 | 200Al+2Si | 281.2 203.2 246.9 221.2 201.1 | 238,1 \pm 29,3 | 6/7: $P=0,099$ |
| 7 | 200Al+4Si | 264.6 206.7 267.5 262.5 286.3 | 257,5 \pm 26,8 | |
| 8 | 350Al+2Si | 230.0 178.2 215.7 178.6 169.5 | 194,4 \pm 23,9 | 8/9: $P=0,078$ |
| 9 | 350Al+4Si | 304.6 211.4 214.0 171.1 311.1 | 242,4 \pm 55,6 | |

5.2 Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΟΥ ΑΙ ΚΑΙ ΤΟΥ Si ΣΤΗΝ ΠΕΡΙΕΚΤΙΚΟΤΗΤΑ ΤΩΝ ΦΥΛΛΩΝ ΜΕΝΤΑΣ ΣΕ ΠΡΟΛΙΝΗ

Από τον Πίνακα 5.2 διαπιστώνεται ότι η έκθεση των φυτών στα 2 ή 4 mM Si απουσία ΑΙ, προκάλεσε σταδιακή μείωση των συγκεντρώσεων της προλίνης σε ποσοστά

Πίνακας 5.2. Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μ M), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2mM, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στην περιεκτικότητα των φύλλων μέντας σε προλίνη

| Αριθμ. μεταχ. | Συντομ. μεταχ. | Συγκ. προλίνης (μ M/g fw) | Μέση τιμή \pm τυπ. απόκλ. | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) |
|---------------|----------------|--------------------------------|-----------------------------|--|
| 1 | Μάρτυρες | 13,1 13,9 13,5 13,4 | 13,5 \pm 0.3 | 1/2: P=0,001 1/3: P=0,000 1/4: P=0,000 1/5: P=0,007 1/6: P=0,003 1/7: P=0,015 1/8: P=0,001 1/9: P=0,000 |
| 2 | 2Si | 11,2 11,0 11,4 11,5 | 11,3 \pm 0.2 | 2/3: P=0,002 2/6: P=0,002 2/8: P=0,000 |
| 3 | 4Si | 9,4 9,8 9,1 9,3 | 9,4 \pm 0.3 | 3/7: P=0,000 3/9: P=0,000 |
| 4 | 200ΑΙ | 10,7 10,5 10,8 10,9 | 10,7 \pm 0.2 | 4/5: P=0,000 4/6 P=0,000 4/7: P=0,000 |
| 5 | 350ΑΙ | 14,2 14,9 15,1 15,7 | 15,0 \pm 0.6 | 5/8: P=0,375 5/9: P=0,007 |
| 6 | 200ΑΙ+2Si | 12,3 12,5 12,8 12,3 | 12,5 \pm 0.2 | 6/7: P=0,000 |
| 7 | 200ΑΙ+4Si | 13,9 14,1 14,3 14,5 | 14,2 \pm 0.3 | |
| 8 | 350ΑΙ+2Si | 15,2 15,3 14,8 15,1 | 15,1 \pm 0.2 | 8/9: P=0,000 |
| 9 | 350ΑΙ+4Si | 16,5 16,7 16,0 16,9 | 16,5 \pm 0.4 | |

16,3% ή 30,4%, αντίστοιχα, σε σχέση με τους μάρτυρες.

Η έκθεση των φυτών στα 200 μM Al απουσία Si προκάλεσε, επίσης, μείωση των συγκεντρώσεων της προλίνης σε ποσοστό 20,7% σε σχέση με τους μάρτυρες. Ωστόσο, η ταυτόχρονη προσθήκη 2 ή 4 mM Si κατά την έκθεση των φυτών στα 200 μM Al, πυροδότησε την αύξηση της προλίνης στα φύλλα και τους βλαστούς κατά 16,8% ή 28,2%, αντίστοιχα, σε σχέση την προηγούμενη τιμή έκθεσης στα 200 μM Al απουσία Si.

Σε αντίθεση με το επίπεδο των 200 μM Al, η έκθεση των φυτών στα 350 μM Al απουσία Si πυροδότησε αύξηση της συγκέντρωσης της προλίνης στα φύλλα και τους βλαστούς κατά 11,1% σε σχέση με τους μάρτυρες. Η ταυτόχρονη προσθήκη 2 ή 4 mM Si κατά την έκθεση των φυτών στα 350 μM Al, είχε ως αποτέλεσμα την σταδιακή αύξηση των συγκεντρώσεων της προλίνης στα φύλλα και τους βλαστούς κατά 11,8% ή 22,2%, αντίστοιχα, σε σχέση με τους μάρτυρες.

5.3 Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΟΥ Al ΚΑΙ ΤΟΥ Si ΣΤΙΣ ΣΥΓΚΕΝΤΡΩΣΕΙΣ ΤΗΣ ΜΗΛΟΝΙΚΗΣ ΔΙΑΛΔΕΥΔΗΣ ΣΤΑ ΦΥΛΛΑ ΟΠΩΣ ΑΥΤΕΣ ΜΕΤΡΗΘΗΚΑΝ ΜΕ ΔΙΑΦΟΡΙΚΗ ΦΑΣΜΑΤΟΦΩΤΟΜΕΤΡΙΑ

Στα φυτά παράγονται συνεχώς δραστικά είδη οξυγόνου (ROS) ως υποπροϊόντα διαφόρων μεταβολικών οδών που εντοπίζονται σε διάφορα μέρη των κυττάρων (Gratao et al. 2005). Ωστόσο, σε συνθήκες καταπόνησης, ο σχηματισμός τους μπορεί να υπερβαίνει την αντιοξειδωτική ικανότητα εκκαθάρισης, δημιουργώντας έτσι οξειδωτική καταπόνηση με αντίδραση και βλάβη στα βιομόρια (Davies 2003). Ένα από τα πιο επιβλαβή αποτελέσματα των ROS και των προϊόντων τους είναι η υπεροξείδωση των πολυακόρεστων λιπιδίων των μεμβρανών (Sharma & Dubey 2005). Ένα από τα τελικά προϊόντα της υπεροξείδωσης των λιπιδίων των μεμβρανών είναι η μηλονική διαλδεύδη (MDA), η οποία συσσωρεύεται όταν τα φυτά υποβάλλονται σε οξειδωτικό στρες. Επομένως, η συγκέντρωση της MDA θεωρείται από όλους ως ένας σημαντικός δείκτης της υπεροξείδωσης των λιπιδίων (Chaoui et al. 1997), αφού η αύξησή της συνεπάγεται φυτά με υψηλά επίπεδα αντιοξειδωτικής καταπόνησης (Hou et al. 2007).

Από τον Πίνακα 5.3 διαπιστώνεται ότι η έκθεση των φυτών στα 2 ή 4 mM Si απουσία Al, δεν επηρέασε τις συγκεντρώσεις της MDA στα φύλλα σε σχέση με τους μάρτυρες. Αντίθετα, η προσθήκη στα φυτά μόνο Al στα επίπεδα των 200 ή 350 μM προκάλεσε

Πίνακας 5.3 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μ M), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2mM, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στην υπεροξειδωση των λιπιδίων φύλλων μέντας, με βάση τις συγκεντρώσεις της μηλονικής διαλδεΐδης όπως αυτές μετρήθηκαν με διαφορική φασματοφωτομετρία

| Αριθμ. μεταχ. | Συντομ. μεταχ. | Ύψος κορυφής (521 nm) | Συγκ. MDA (ng/g dw) | Μέση τιμή \pm τυπ. απόκλ. | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) |
|---------------|----------------|---|---|-----------------------------|--|
| 1 | Μάρτ. | 0.096 0.094 0.099 0.101 0.091 | 661.3 646.1 684.2 699.4 623.2 | 662.8 \pm 30.2 | 1/2: P=0,112 1/3: P=0,099 1/4: P=0,000 1/5: P=0,000 1/6: P=0,000 1/7: P=0,000 1/8: P=0,003 1/9: P=0,001 |
| 2 | 2Si | 0.095 0.093 0.095 0.094 0.093 | 653.7 638.5 653.7 646.1 638.5 | 646.1 \pm 7.6 | 2/3: P=0,162 2/6: P= 0,000 2/8: P= 0,000 |
| 3 | 4Si | 0.092 0.094 0.092 0.093 0.094 | 630.8 646.1 630.8 638.5 646.1 | 638.5 \pm 7.6 | 3/7: P= 0,000 3/9: P= 0,000 |
| 4 | 200Al | 0.115 0.109 0.116 0.114 0.107 | 806.1 760.4 813.7 798.5 745.1 | 784.8 \pm 30.2 | 4/5: P=0,000 4/6: P= 0,000 4/7: P=0,000 |
| 5 | 350Al | 0.122 0.124 0.126 0.116 0.119 | 859.4 874.7 889.9 813.7 836.6 | 845.9 \pm 30.3 | 5/8: P= 0,000 5/9: P=0,000 |
| 6 | 200Al +2Si | 0.082 0.081 0.084 0.082 0.083 | 554.7 547.0 569.9 554.7 562.3 | 557.7 \pm 8.7 | 6/7: P=0,003 |
| 7 | 200Al +4Si | 0.079 0.076 0.074 0.077 0.075 | 531.8 508.9 493.7 516.6 501.3 | 510.5 \pm 14.7 | |
| 8 | 350Al +2Si | 0.085 0.085 0.086 0.084 0.087 | 577.5 577.5 585.1 569.9 592.8 | 580.5 \pm 8.7 | 8/9: P=0,004 |
| 9 | 350Al +4Si | 0.084 0.080 0.082 0.081 0.084 | 569.9 539.4 554.7 547.0 569.0 | 556.2 \pm 13.6 | |

στατιστικά σημαντικές αυξήσεις της MDA κατά 18% ή 28%, αντίστοιχα, σε σχέση με τους μάρτυρες.

Από τον Πίνακα 5.3 ακόμη διαπιστώνεται, ότι η προσθήκη 2 ή 4 mM Si στα εκτεθειμένα σε 200 μ M Al φυτά, προκάλεσε σταδιακή μείωση των συγκεντρώσεων της MDA κατά 16% ή 23%, αντίστοιχα, σε σχέση με τους μάρτυρες.

Ανάλογα αποτελέσματα καταγράφηκαν στα εκτεθειμένα σε 350 μ M Al φυτά. Οι προσθήκες 2 ή 4 mM Si στα φυτά αυτά, προκάλεσαν μείωση των συγκεντρώσεων της MDA κατά 13% ή 16%, αντίστοιχα, σε σχέση με τους μάρτυρες.

5.4 Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΟΥ Al ΚΑΙ ΤΟΥ Si ΣΤΙΣ ΣΧΕΤΙΚΕΣ ΣΥΓΚΕΝΤΡΩΣΕΙΣ ΧΛΩΡΟΦΥΛΛΗΣ (ΑΥΘΑΙΡΕΤΕΣ ΤΙΜΕΣ SPAD) ΣΤΑ ΦΥΛΛΑ ΜΕΝΤΑΣ

Στον Πίνακα 5.4 παρουσιάζονται τα αποτελέσματα της πρώτης μέτρησης (17 Ιουλίου 2016) των σχετικών συγκεντρώσεων χλωροφύλλης (αυθαίρετες τιμές SPAD) στα φύλλα της μέντας υπό την επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μ M), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2 mM, 4 mM) και μιγμάτων αυτών. Η στατιστική επεξεργασία των αποτελεσμάτων αυτών έδειξε ότι η έκθεση των φυτών στα 200 μ M Al + 2 mM Si προκάλεσε την στατιστικά οριακή ($P=0,058$) αύξηση της τιμής SPAD κατά 5,6% σε σχέση με τους μάρτυρες. Αντίθετα, η έκθεση των φυτών στα 350 μ M Al + 2 mM Si προκάλεσε στατιστικά οριακή ($P=0,062$) μείωση της τιμής SPAD κατά 4,7% σε σχέση με τους μάρτυρες.

Ακόμη διαπιστώνεται ότι η μειωμένη αυτή τιμή SPAD που σημειώθηκε κατά την έκθεση των φυτών στα 350 μ M Al + 2 mM Si παρουσίασε στατιστικά οριακή ($P=0,069$) βελτίωση κατά 6,8% όταν αντί των 2 mM Si συμμετείχαν στην μεταχείριση τα 4 mM Si (μεταχείριση 350 μ M Al + 4 mM Si).

Στον Πίνακα 5.5 παρουσιάζονται τα αποτελέσματα της δεύτερης μέτρησης (26 Ιουλίου 2016) των σχετικών συγκεντρώσεων χλωροφύλλης (αυθαίρετες τιμές SPAD) στα φύλλα της μέντας. Η στατιστική επεξεργασία των αποτελεσμάτων αυτών έδειξε ότι καμία από τις μεταχειρίσεις δεν προκάλεσε στατιστικά σημαντικές διαφορές των τιμών SPAD σε σχέση με τους μάρτυρες.

Πίνακας 5.4 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2 mM, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στις σχετικές συγκεντρώσεις χλωροφύλλης (αυθαίρετες τιμές SPAD) σε φύλλα φυτών μέντας (Μέτρηση στις 17 Ιουλίου 2016)

| Αριθμ. μεταχ. | Συντομ. μεταχ. | Τιμές SPAD (17/7/2016) | Μέση τιμή \pm τυπ. απόκλ. | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) |
|---------------|----------------|--------------------------------------|-----------------------------|--|
| 1 | Μάρτυρες | 35.2 33.5 33.0 33.9 33.7 | 33,9 \pm 0,7 | 1/2: P=0,321 1/3: P=0,331 1/4: P=0,081 1/5: P=0,361 1/6: P=0,058 1/7: P=0,448 1/8: P=0,062 1/9: P=0,328 |
| 2 | 2Si | 33.0 33.7 31.3 32.3 37.4 | 33,5 \pm 2,1 | 2/3: P=0,338 2/6: P=0,000 2/8: P=0,262 |
| 3 | 4Si | 36.0 32.0 32.7 39.5 32.2 | 34,5 \pm 2,9 | 3/7: P=0,334 3/9: P=0,484 |
| 4 | 200Al | 40.7 39.3 33.2 32.3 36.2 | 36,3 \pm 3,3 | 4/5: P=0,186 4/6: P=0,391 4/7: P=0,188 |
| 5 | 350Al | 29.1 30.7 29.3 39.1 37.0 | 33,0 \pm 4,2 | 5/8: P=0,396 5/9: P=0,264 |
| 6 | 200Al+2Si | 35.7 35.7 32.9 35.6 39.3 | 35,8 \pm 2,0 | 6/7: P=0,160 |
| 7 | 200Al+4Si | 35.8 27.1 35.7 34.3 35.3 | 33,6 \pm 3,3 | |
| 8 | 350Al+2Si | 34.6 33.5 31.7 32.6 29.0 | 32,3 \pm 1,9 | 8/9: P=0,069 |
| 9 | 350Al+4Si | 33.9 37.9 31.2 37.8 31.9 | 34,5 \pm 2,8 | |

Πίνακας 5.5 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μ M), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2 mM, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στις σχετικές συγκεντρώσεις χλωροφύλλης (αυθαίρετες τιμές SPAD) σε φύλλα φυτών μέντας (Μέτρηση στις 26 Ιουλίου 2016)

| Αριθμ. μεταχ. | Συντομ. μεταχ. | Τιμές SPAD (26/7/2016) | Μέση τιμή* | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) |
|---------------|----------------|--------------------------------------|------------------|--|
| 1 | Μάρτυρες | 26.3 34.4 35.8 30.9 32.4 | 32,0 \pm 3,3 | 1/2: P= 0,455 1/3: P=0,230 1/4: P= 0,422 1/5: P= 0,490 1/6: P= 0,127 1/7: P=0,451 1/8: P=0,160 1/9: P=0,202 |
| 2 | 2Si | 29.0 31.9 33.6 35.8 30.4 | 32.1 \pm 2,4 | 2/3: P=0,211 2/6: P=0,164 2/8: P=0,061 |
| 3 | 4Si | 32.3 28.6 33.0 29.6 30.1 | 30,7 \pm 1,7 | 3/7: P=0,200 3/9: P=0,015 |
| 4 | 200Al | 31.9 30.7 36.4 34.4 26.6 | 32,0 \pm 3,3 | 4/5: P=0,481 4/6: P=0,171 4/7: P=0,459 |
| 5 | 350Al | 35.5 23.5 35.4 31.4 33.6 | 31,9 \pm 4,4 | 5/8: P=0,225 5/9: P=0,174 |
| 6 | 200Al+2Si | 34.0 33.9 35.9 31.5 34.4 | 33,9 \pm 1,4 | 6/7: P=0,152 |
| 7 | 200Al+4Si | 30.2 33.0 31.3 35.2 31.2 | 32,2 \pm 1,8 | |
| 8 | 350Al+2Si | 27.8 28.4 34.8 33.1 23.4 | 29,5 \pm 4,1 | 8/9: P=0,130 |
| 9 | 350Al+4Si | 36.1 33.8 36.5 30.6 - | 34,25 \pm 2,35 | |

*Μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση

5.5 Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΟΥ ΑΙ ΚΑΙ ΤΟΥ Si ΣΤΟ ΔΕΙΚΤΗ ΒΛΑΣΤΗΣΗΣ ΚΑΝΟΝΙΚΟΠΟΙΗΜΕΝΗΣ ΔΙΑΦΟΡΑΣ (NDVI) ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ ΜΕΝΤΑΣ

Στον Πίνακα 5.6 παρουσιάζονται τα αποτελέσματα της μέτρησης του δείκτη βλάστησης κανονικοποιημένης διαφοράς (NDVI) στα φύλλα της μέντας υπό την επίδραση

Πίνακας 5.6 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μ M), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2mM, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στον δείκτη βλάστησης κανονικοποιημένης διαφοράς (NDVI) φυτών μέντας

| Αριθμ. μεταχ. | Συντομ. μεταχ. | Δείκτης βλάστ. καν. διαφ. (NDVI) | Μέση τιμή \pm τυπ. απόκλ. | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) |
|---------------|----------------|----------------------------------|-----------------------------|--|
| 1 | Μάρτυρες | 0.77 0.76 | 0,765 \pm 0,007 | 1/2: P= 0,250 1/3: P=0, 045 1/4: P= --- 1/5: P=0,035 1/6: P=0,077 1/7: P=0,062 1/8: P= --- 1/9: P=0,062 |
| 2 | 2Si | 0.78 0.77 | 0,775 \pm 0,007 | 2/3: P=0,062 2/6: P=0,102 2/8: P= ---- |
| 3 | 4Si | 0.81 0.79 | 0,800 \pm 0,014 | 3/7: P=0,250 3/9: P=0,250 |
| 4 | 200Al | 0.82 0.81 | 0,815 \pm 0,007 | 4/5: P=0,250 4/6: P=0,250 4/7: P=0,062 |
| 5 | 350Al | 0.81 0.81 | 0,810 \pm 0,000 | 5/8: P=0,035 5/9: P= --- |
| 6 | 200Al+2Si | 0.80 0.81 | 0,805 \pm 0,007 | 6/7: P=0,102 |
| 7 | 200Al+4Si | 0.79 0.79 | 0,790 \pm 0,000 | |
| 8 | 350Al+2Si | 0.77 0.76 | 0,765 \pm 0,007 | 8/9: P=0,062 |
| 9 | 350Al+4Si | 0.79 0.79 | 0,790 \pm 0,000 | |

διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2 mM, 4 mM) και μιγμάτων αυτών.

Παρά τον οριακά περιορισμένο αριθμό επαναλήψεων ($n=2$), η στατιστική επεξεργασία των αποτελεσμάτων αυτών έδειξε ότι η έκθεση των φυτών στα 4 mM Si, προκαλούσε στατιστικά σημαντική αύξηση της μέσης τιμής του δείκτη NDVI σε σχέση με τους μάρτυρες, ενώ η έκθεση στα 2 mM Si δεν είχε επίδραση στον δείκτη. Το γεγονός αυτό υποδείκνυε ότι τα φυτά είχαν κάποιο πρόβλημα καταπόνησης, το οποίο όμως μπορούσε να περιοριστεί σημαντικά με την προσθήκη των 4 mM Si. Επιπλέον, η έκθεση των φυτών στα 200 ή 350 μM Al, στα 200 μM Al+2 mM Si, στα 200 μM Al+4 mM Si, καθώς και στα 350 μM Al+4 mM Si προκαλούσε την στατιστικά σημαντική ή οριακή αύξηση του δείκτη NDVI σε σχέση με τους μάρτυρες. Ωστόσο, η έκθεση των φυτών στα 350 μM Al+2 mM Si δεν είχε επίδραση στον δείκτη σε σχέση με τους μάρτυρες.

5.6 Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΟΥ Al ΚΑΙ ΤΟΥ Si ΣΤΗ ΛΕΙΤΟΥΡΓΙΑ ΤΗΣ ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΣΗΣ ΜΕ ΤΗ ΜΕΘΟΔΟ ΦΘΟΡΙΣΜΟΥ ΤΗΣ ΧΛΩΡΟΦΥΛΛΗΣ

5.6.1 Ελάχιστη (F_0), μέγιστη (F_m) και μεταβαλλόμενη τιμή (F_v) φθορισμού

Σε ό,τι αφορά την πρώτη προσθήκη των 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας, από τον Πίνακα 5.7 διαπιστώνεται ότι η προσθήκη αυτή προκάλεσε σημαντική αύξηση των τιμών F_0 σε σχέση με τους μάρτυρες.

Η σημαντική αυτή αύξηση διατηρήθηκε ακόμη και όταν η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al συνοδευόταν και από την προσθήκη 2 mM Si. Ωστόσο, η προσθήκη των 4 αντί των 2 mM Si, προκάλεσε την στατιστικά οριακή μείωση της παραμέτρου F_0 στις μεταχειρίσεις τόσο των 200 όσο και των 350 μM Al, σε τελικές τιμές οι οποίες δεν διέφεραν σημαντικά σε σχέση με αυτήν των μαρτύρων.

Από τον Πίνακα 5.7 ακόμη διαπιστώνεται ότι η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας δεν επηρέασε τις τιμές των παραμέτρων F_m και F_v σε σχέση με τους μάρτυρες. Ωστόσο, η προσθήκη των 2 ή 4 mM Si στις μεταχειρίσεις των 200 και 350 μM Al, προκάλεσε την στατιστικά σημαντική αύξηση των τιμών αυτών των παραμέτρων σε σχέση με τους μάρτυρες.

Πίνακας 5.7 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μ M), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2mM, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στην ελάχιστη (F₀), μέγιστη (F_m) και μεταβαλλόμενη τιμή (F_v) φθορισμού της χλωροφύλλης φύλλων μέντας (1η μέτρηση)

| Αριθμ. μεταχ. | Συντομ. μεταχ. | Τιμές F ₀ | Σύγκρ. μεταχ (Student's paired t-Test) | Τιμές F _m | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) | Τιμές F _v | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) |
|---------------|----------------|------------------------------|--|-----------------------------------|--|----------------------------------|--|
| 1 | Μάρτυρες | 414 460 524 466±55* | 1/2: P= 0,244 1/3: P=0,353 1/4: P= 0,005 1/5: P= 0,003 1/6: P= 0,001 1/7: P=0,059 1/8: P=0,017 1/9: P=0,153 | 2023 2248 2628 2299±305 | 1/2: P= 0,058 1/3: P=0,462 1/4: P= 0,248 1/5: P= 0,394 1/6: P= 0,020 1/7: P=0,030 1/8: P=0,019 1/9: P=0,110 | 1609 1788 2104 1833±250 | 1/2: P= 0,049 1/3: P=0, 418 1/4: P= 0,383 1/5: P=0,247 1/6: P=0,046 1/7: P=0,029 1/8: P= 0,021 1/9: P=0,123 |
| 2 | 2Si | 519 430 548 499±61 | 2/3: P=0,433 2/6: P=0,018 2/8: P=0,003 | 3360 2511 3525 3132±544 | 2/3: P=0,119 2/6: P=0,437 2/8: P=0,157 | 2841 2081 2977 2633±482 | 2/3: P=0,091 2/6: P=0,241 2/8: P=0,359 |
| 3 | 4Si | 684 471 395 516±149 | 3/7: P=0,275 3/9: P=0,219 | 3048 2112 1546 2235±758 | 3/7: P=0,087 3/9: P=0,039 | 2364 1641 1151 1718±610 | 3/7: P=0,074 3/9: P=0,026 |
| 4 | 200Al | 838 957 835 876±65 | 4/5: P=0,085 4/6: P=0,218 4/7: P=0,012 | 3377 3844 1680 2967±1138 | 4/5: P=0,296 4/6: P=0,399 4/7: P=0,414 | 2539 2887 845 2090±610 | 4/5: P=0,316 4/6: P=0,378 4/7: P=0,287 |
| 5 | 350Al | 785 810 807 800±13 | 5/8: P=0,380 5/9: P=0,048 | 1552 2708 2899 2386±728 | 5/8: P=0,096 5/9: P=0,184 | 767 1898 2092 1585±1092 | 5/8: P=0,082 5/9: P=0,139 |
| 6 | 200Al +2Si | 801 870 863 844±38 | 6/7: P=0,007 | 2918 3385 3158 3153±233 | 6/7: P=0,493 | 2117 2515 2295 2309±199 | 6/7: P=0,201 |
| 7 | 200Al +4Si | 593 555 566 571±19 | | 3323 2826 3328 3159±288 | | 2730 2271 2762 2587±274 | |
| 8 | 350Al +2Si | 832 669 838 779±95 | 8/9: P=0,123 | 3477 3024 3519 3340±274 | 8/9: P=0,348 | 2645 2355 2681 2560±178 | 8/9: P=0,460 |
| 9 | 350Al +4Si | 626 692 564 594±117 | | 3460 3466 2518 3148±545 | | 2834 2774 1954 2520±491 | |

*Μέση τιμή ± τυπική απόκλιση

Πίνακας 5.8 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2mM, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στην ελάχιστη (F_0), μέγιστη (F_m) και μεταβαλλόμενη τιμή (F_v) φθορισμού της χλωροφύλλης φύλλων μέντας (2η μέτρηση)

| Αριθμ. μεταχ. | Συντομ. μεταχ. | Τιμές F_0 | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) | Τιμές F_m | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) | Τιμές F_v | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) |
|---------------|----------------|------------------------------------|--|--|---|--|--|
| 1 | Μάρτυρες | 512 655 606 591 \pm 72* | 1/2: P= 0,093 1/3: P=0,235 1/4: P= 0,299 1/5: P= 0,057 1/6: P= 0,169 1/7: P=0,164 1/8: P=0,237 1/9: P=0,072 | 2994 4017 3927 3646 \pm 566 | 1/2: P=0,133 1/3: P=0,320 1/4: P= 0,061 1/5: P= 0,026 1/6: P= 0,040 1/7: P=0,263 1/8: P=0,136 1/9: P=0,070 | 2482 3362 3321 3055 \pm 496 | 1/2: P= 0,144 1/3: P=0, 267 1/4: P= 0,054 1/5: P=0,024 1/6: P=0,032 1/7: P=0,281 1/8: P= 0,088 1/9: P=0,070 |
| 2 | 2Si | 470 499 571 513 \pm 52 | 2/3: P=0,126 2/6: P=0,442 2/8: P=0,087 | 3041 2953 3479 3158 \pm 28 | 2/3: P=0,359 2/6: P=0,035 2/8: P=0,139 | 2571 2454 2908 2644 \pm 235 | 2/3: P=0,450 2/6: P=0,026 2/8: P=0, 056 |
| 3 | 4Si | 675 741 537 651 \pm 104 | 3/7: P=0,075 3/9: P=0,085 | 3699 3594 2752 3348 \pm 519 | 3/7: P=0,459 3/9: P=0,157 | 3024 2853 2215 2697 \pm 426 | 3/7: P=0,356 3/9: P=0,183 |
| 4 | 200Al | 522 698 420 547 \pm 140 | 4/5: P=0,200 4/6: P=0,395 4/7: P=0,399 | 2662 2832 2097 2530 \pm 384 | 4/5: P=0,030 4/6: P=0,409 4/7: P=0,041 | 2140 2134 1677 1983 \pm 265 | 4/5: P=0,013 4/6: P=0,324 4/7: P=0,019 |
| 5 | 350Al | 483 501 446 477 \pm 28 | 5/8: P=0,086 5/9: P=0,349 | 2082 1915 1729 1909 \pm 176 | 5/8: P=0,090 5/9: P=0,026 | 1599 1414 1283 1432 \pm 158 | 5/8: P=0,092 5/9: P=0,020 |
| 6 | 200Al+2Si | 548 496 515 520 \pm 26 | 6/7: P=0,362 | 2573 2597 2596 2589 \pm 13 | 6/7: P=0,012 | 2025 2101 2081 2069 \pm 39 | 6/7: P=0,013 |
| 7 | 200Al+4Si | 548 515 506 523 \pm 22 | | 3525 3164 3260 3316 \pm 187 | | 2977 2649 2754 2793 \pm 167 | |
| 8 | 350Al+2Si | 796 512 807 705 \pm 167 | 8/9: P=0,069 | 3168 1925 2899 2664 \pm 654 | 8/9: P=0,355 | 2372 1413 2092 1959 \pm 493 | 8/9: P=0,129 |
| 9 | 350Al+4Si | 476 475 525 492 \pm 28 | | 2779 2559 3031 2789 \pm 266 | | 2303 2084 2506 2297 \pm 211 | |

*Μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση

Σε ό,τι πάλι αφορά τη δεύτερη προσθήκη των 200 ή 350 μM Al που έγινε 7 ημέρες μετά την πρώτη προσθήκη, από τον Πίνακα 5.8 φαίνεται, ότι μολονότι η προσθήκη των 200 μM Al δεν επηρέασε τις τιμές F_o , η προσθήκη των 350 μM Al προκάλεσε σημαντική μείωση των τιμών αυτής της παραμέτρου σε σχέση με τους μάρτυρες.

Πίνακας 5.9 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2mM, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στην ελάχιστη (F_o), μέγιστη (F_m) και μεταβαλλόμενη τιμή (F_v) φθορισμού της χλωροφύλλης φύλλων μέντας (3η μέτρηση)

| Αριθμ. μεταχ. | Συντομ. μεταχ. | Τιμές F_o | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) | Τιμές F_m | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) | Τιμές F_v | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) |
|---------------|----------------|------------------------------|---|-----------------------------------|---|----------------------------------|---|
| 1 | Μάρτυρες | 743 618 714 692±65* | 1/2: P= 0,092 1/3: P=0,203 1/4: P= 0,275 1/5: P=0,186 1/6: P= 0,025 1/7: P=0,202 1/8: P=0,112 1/9: P=0,363 | 3976 3599 3803 3793±188 | 1/2: P= 0,050 1/3: P=0,081 1/4: P=0,115 1/5: P=0,006 1/6: P=0,005 1/7: P=0,076 1/8: P=0,046 1/9: P=0,152 | 3233 2981 3089 3101±126 | 1/2: P= 0,044 1/3: P=0,064 1/4: P= 0,094 1/5: P=0,003 1/6: P=0,003 1/7: P=0,066 1/8: P= 0,039 1/9: P=0,038 |
| 2 | 2Si | 464 475 692 544±128 | 2/3: P=0,298 2/6: P=0,318 2/8: P=0,370 | 2518 2559 3466 2848±536 | 2/3: P=0,475 2/6: P=0,243 2/8: P=0,171 | 2054 2084 2774 2304±40 | 2/3: P=0,416 2/6: P=0,226 2/8: P=0,143 |
| 3 | 4Si | 429 641 680 583±135 | 3/7: P=0,456 3/9: P=0,430 | 2125 3185 3164 2825±606 | 3/7: P=0,347 3/9: P=0,491 | 1696 2544 2484 2241±473 | 3/7: P=0,335 3/9: P=0,425 |
| 4 | 200Al | 384 604 800 596±208 | 4/5: P=0,411 4/6: P=0,256 4/7: P=0,283 | 1808 2634 3772 2738 ±986 | 4/5: P=0,227 4/6: P=0,385 4/7: P=0,321 | 1424 2030 2972 2142±780 | 4/5: P=0,184 4/6: P=0,421 4/7: P=0,336 |
| 5 | 350Al | 564 678 585 609±60 | 5/8: P=0,064 5/9: P=0,462 | 2145 2350 1961 2152±194 | 5/8: P=0,375 5/9: P=0, 135 | 1581 1672 1376 1543±151 | 5/8: P=0,472 5/9: P=0, 116 |
| 6 | 200Al+2Si | 496 515 487 499±14 | 6/7: P=0,266 | 2597 2596 2387 2527±120 | 6/7: P=0,450 | 2101 2081 1900 2027±110 | 6/7: P=0,495 |
| 7 | 200Al+4Si | 420 548 763 577±173 | | 2107 2073 3651 2610±901 | | 1687 1525 2888 2033±744 | |
| 8 | 350Al+2Si | 433 648 395 492±136 | 8/9: P=0,184 | 1500 2978 1546 2008±840 | 8/9: P=0,153 | 1067 2330 1151 1516±706 | 8/9: P=0,205 |
| 9 | 350Al+4Si | 756 794 322 624±262 | | 2779 2559 3031 2804±236 | | 2023 1765 2709 2165±487 | |

*Μέση τιμή ± τυπική απόκλιση

Η μείωση όμως αυτή εξομαλύνθηκε πλήρως όταν η προσθήκη των 350 μM Al συνοδευόταν και από την προσθήκη των 2 ή 4 mM Si.

Στατιστικά σημαντική μείωση των παραμέτρων Fm και Fv σε σχέση με τους μάρτυρες σημειώθηκε, ακόμη, με την προσθήκη τόσο των 200 όσο και των 350 μM Al στα φυτά της μέντας (Πίνακας 5.8). Στην περίπτωση της προσθήκης των 200 μM Al, η μείωση αυτή διατηρήθηκε ακόμη και όταν η προσθήκη αυτή συνοδευόταν και από προσθήκη 2 mM Si, αλλά εκμηδενίστηκε με την προσθήκη των 4 mM Si. Στην περίπτωση πάλι της προσθήκης των 350 μM Al, η αρχική μείωση των παραμέτρων Fm και Fv εκμηδενίστηκε με την προσθήκη τόσο των 2 όσο και των 4 mM Si.

Σε ό,τι αφορά τη τρίτη προσθήκη του Al και Si που έγινε 14 ημέρες μετά την αρχική προσθήκη, από τον Πίνακα 5.9 διαπιστώνεται ότι οι τιμές της παραμέτρου Fv επηρεάστηκαν σημαντικά μόνο στην μεταχείριση των 200 μM Al + 2 mM Si, όπου σημειώθηκε μείωση σε σχέση με τους μάρτυρες.

Στατιστικά σημαντική μείωση των παραμέτρων Fm και Fv σε σχέση με τους μάρτυρες σημειώθηκε, επίσης, και στην μεταχείριση των 350 μM Al.

Αντίστοιχη μείωση πιθανώς σημειώθηκε και στην μεταχείριση των 200 μM Al, αλλά η μεγάλη παραλλακτικότητα αυτών των μετρήσεων αλλοίωσε την στατιστική σημαντικότητα. Οι μειώσεις αυτές διατηρήθηκαν ακόμη και μετά την προσθήκη των 2 mM Si, αλλά εκμηδενίστηκαν εντελώς με την προσθήκη των 4 mM Si.

5.6.2 Μέγιστη φωτοχημική απόδοση του PSII (Fv/Fm)

Ο λόγος Fv/Fm που εκφράζει τη μέγιστη φωτοχημική απόδοση του PSII, παρέχει χρήσιμες πληροφορίες σχετικά με την απόδοση των φωτοχημικών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης. Σε ό,τι αφορά την πρώτη προσθήκη των 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας, από τον Πίνακα 5.10 διαπιστώνεται ότι οι προσθήκες αυτές προκάλεσαν σημαντικές μειώσεις των τιμών Fv/Fm σε σχέση με τους μάρτυρες. Οι μειώσεις μάλιστα αυτές ήταν ανάλογες των επιπέδων προσθήκης του Al, αφού στην προσθήκη των 350 μM ήταν στατιστικά μεγαλύτερες από αυτές των 200 μM Al. Ωστόσο, όταν η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al συνοδευόταν από την προσθήκη των 4 mM Si, οι τιμές Fv/Fm παρουσίαζαν σημαντικές αυξήσεις σε σχέση με τους μάρτυρες, κυμαινόμενες μεταξύ 0,800 και 0,850. Σε περίπτωση όμως που η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al συνοδευόταν

από προσθήκη 2 mM Si αντί των 4, οι τιμές Fv/Fm μολονότι παρουσίαζαν σημαντικές αυξήσεις σε σχέση με τις προηγούμενες τιμές, παρέμεναν χαμηλότερες από τα κατώτερα όρια της περιοχής 0,800-0,850.

Πίνακας 5.10 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2mM, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στις παραμέτρους φθορισμού Fv/Fm και Fv/Fo της χλωροφύλλης των φύλλων μέντας (1η μέτρηση)

| Αριθμ. μεταχ. | Συντομ. μεταχ. | Fv/Fm | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) | Fv/Fo | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) |
|---------------|----------------|---|--|---|--|
| 1 | Μάρτυρες | 0,795 0,795 0,801 0,797±0,000* | 1/2: P=0,005 1/3: P=0,063 1/4: P=0,007 1/5: P=0,003 1/6: P=0,011 1/7: P=0,041 1/8: P=0,046 1/9: P=0,060 | 3,886 3,887 4,015 3,929±0, 074 | ½: P= 0,010 1/3: P=0,052 1/4: P=0,005 1/5: P= 0,001 1/6: P=0,003 1/7: P=0,048 1/8: P=0,021 1/9: P=0,060 |
| 2 | 2Si | 0,845 0,829 0,844 0,839±0,007 | 2/3: P=0,016 2/6 P=0,002 2/8 P=0,016 | 5,474 4,839 5,432 5,248±0,355 | 2/3: P=0,014 2/6 P=0,006 2/8 P=0,012 |
| 3 | 4Si | 0,775 0,777 0,745 0,766±0,015 | 3/7 P=0,046 3/9 P=0,039 | 3,456 3,484 2,914 3284±0,321 | 3/7 P=0,044 3/9 P=0,034 |
| 4 | 200Al | 0,754 0,751 0,741 0,749±0,006 | 4/5: P=0,039 4/6 P=0,071 4/7 P=0,011 | 3,030 3,017 2,862 2969±0,093 | 4/5: P=0,035 4/6 P=0,045 4/7 P=0,014 |
| 5 | 350Al | 0,688 0,701 0,721 0,703±0,014 | 5/8 P=0,019 5/9 P=0,005 | 2,200 2,343 2,592 2,378±0,198 | 5/8 P=0,015 5/9 P=0,005 |
| 6 | 200Al +2Si | 0,725 0,683 0,726 0,711±0,020 | 6/7: P=0,002 | 2,643 2,891 2,659 2,731±0,138 | 6/7: P=0,013 |
| 7 | 200Al +4Si | 0,821 0,803 0,829 0,818±0,011 | | 4,585 4,092 4,880 4,519±0,398 | |
| 8 | 350Al +2Si | 0,760 0,785 0,761 0,769±0,012 | 8/9: P=0,045 | 3,179 3,520 3,199 3299±0,191 | 8/9: P=0,031 |
| 9 | 350Al +4Si | 0,819 0,800 0,815 0,811±0,008 | | 4,527 4,009 4,427 4,320±0,274 | |

*Μέση τιμή ± τυπική απόκλιση

Πίνακας 5.11 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2mM, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στις παραμέτρους φθορισμού Fv/Fm και Fv/Fo της χλωροφύλλης φύλλων μέντας (2η μέτρηση)

| Αριθμ. μεταχ. | Συντομ. μεταχ. | Fv/Fm | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) | Fv/Fo | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) |
|---------------|----------------|---|--|--|--|
| 1 | Μάρτυρες | 0,828 0,836 0,845 0,836 \pm 0,007* | 1/2 P=0,471 1/3 P=0,046 1/4 P=0,046 1/5 P=0,011 1/6 P=0,012 1/7 P=0,212 1/8 P=0,007 1/9 P=0,092 | 4,848 5,133 5,480 5,153 \pm 0,316 | 1/2 P= 0,463 1/3 P=0,043 1/4 P=0,032 1/5 P= 0,010 1/6 P=0,008 1/7 P=0,224 1/8 P=0,007 1/9 P=0,089 |
| 2 | 2Si | 0,845 0,831 0,835 0,837 \pm 0,006 | 2/3 P=0,004 2/6 P=0,019 2/8 P=0,001 | 5,554 4,918 5,093 5,188 \pm 0,328 | 2/3 P=0,000 2/6 P=0,037 2/8 P=0,001 |
| 3 | 4Si | 0,817 0,793 0,804 0,805 \pm 0,010 | 3/7 P=0,009 3/9 P=0,018 | 4,480 3,850 4,125 4,151 \pm 0,315 | 3/7 P=0,004 3/9 P=0,012 |
| 4 | 200Al | 0,803 0,753 0,799 0,785 \pm 0,023 | 4/5 P=0,049 4/6 P=0,222 4/7 P=0,026 | 4,100 3,057 3,993 3,716 \pm 0,573 | 4/5 P=0,054 4/6 P=0,309 4/7 P=0,010 |
| 5 | 350Al | 0,768 0,738 0,742 0,749 \pm 0,013 | 5/8 P=0,064 5/9 P=0,004 | 3,310 2,822 2,877 3,003 \pm 0,267 | 5/8 P=0,056 5/9 P=0,002 |
| 6 | 200Al +2Si | 0,799 0,809 0,801 0,803 \pm 0,004 | 6/7 P=0,009 | 3,695 4,236 4,041 3,990 \pm 0,273 | 6/7 P=0,015 |
| 7 | 200Al +4Si | 0,844 0,837 0,844 0,842 \pm 0,003 | | 5,432 5,144 5,443 5,339 \pm 0,169 | |
| 8 | 350Al +2Si | 0,748 0,735 0,721 0,735 \pm 0,011 | 8/9 P=0,004 | 2,980 2,760 2,592 2,777 \pm 0,194 | 8/9 P=0,003 |
| 9 | 350Al +4Si | 0,828 0,814 0,826 0,823 \pm 0,006 | | 4,838 4,387 4,773 4,666 \pm 0,243 | |

*Μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση

Σε ό,τι πάλι αφορά τη δεύτερη προσθήκη των 200 ή 350 μM Al που έγινε 7 ημέρες μετά την πρώτη προσθήκη, από τον Πίνακα 5.11 φαίνεται ότι και οι προσθήκες αυτές προκάλεσαν στατιστικά σημαντικές μειώσεις των τιμών Fv/Fm σε σχέση με τους μάρτυρες. Οι μειώσεις αυτές, αν και μικρότερες από αυτές της πρώτης προσθήκης, ήταν και πάλι ανάλογες των επιπέδων προσθήκης του Al, αφού στην προσθήκη των 350 μM

Πίνακας 5.12 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2mM, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στις παραμέτρους φθορισμού Fv/Fm και Fv/Fo της χλωροφύλλης φύλλων μέντας (3η μέτρηση)

| Αριθμ. μεταχ. | Συντομ. μεταχ. | Fv/Fm | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) | Fv/Fo | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) |
|---------------|----------------|---|--|--|--|
| 1 | Μάρτυρες | 0,813 0,828 0,812 0,818 \pm 0,007* | 1/2 P=0,126 1/3 P=0,017 1/4 P=0,039 1/5 P=0,006 1/6 P=0,069 1/7 P=0,022 1/8 P=0,024 1/9 P=0,003 | 4,351 4,824 4,326 4,500 \pm 0,280 | 1/2 P= 0,141 1/3 P=0,020 1/4 P=0,041 1/5 P= 0,006 1/6 P=0,074 1/7 P=0,046 1/8 P=0,055 1/9 P=0,006 |
| 2 | 2Si | 0,815 0,814 0,800 0,810 \pm 0,007 | 2/3 P=0,000 2/6 P=0,043 2/8 P=0,047 | 4,427 4,387 4,009 4,274 \pm 0,230 | 2/3 P=0,003 2/6 P=0,045 2/8 P=0,111 |
| 3 | 4Si | 0,798 0,798 0,785 0,788 \pm 0,002 | 3/7 P=0,094 3/9 P=0,010 | 3,953 3,969 3,653 3,858 \pm 0,178 | 3/7 P=0,487 3/9 P=0,013 |
| 4 | 200Al | 0,787 0,770 0,787 0,781 \pm 0,008 | 4/5 P=0,010 4/6 P=0,046 4/7 P=0,085 | 3,708 3,361 3,715 3,594 \pm 0,202 | 4/5 P=0,010 4/6 P=0,043 4/7 P=0,061 |
| 5 | 350Al | 0,735 0,711 0,703 0,716 \pm 0,014 | 5/8 P=0,200 5/9 P=0,011 | 2,803 2,466 2,352 2,540 \pm 0,234 | 5/8 P=0,152 5/9 P=0,010 |
| 6 | 200Al +2Si | 0,809 0,801 0,795 0,802 \pm 0,006 | 6/7 P=0,069 | 4,236 4,040 3,901 4,059 \pm 0,168 | 6/7 P=0,021 |
| 7 | 200Al +4Si | 0,800 0,799 0,791 0,797 \pm 0,004 | | 4,017 2,783 3,785 3,861 \pm 0,134 | |
| 8 | 350Al +2Si | 0,711 0,782 0,745 0,746 \pm 0,029 | 8/9 P=0,131 | 2,464 3,596 3,915 3,325 \pm 0,762 | 8/9 P=0,387 |
| 9 | 350Al +4Si | 0,776 0,780 0,772 0,776 \pm 0,003 | | 3,464 3,564 3,385 3,472 \pm 0,089 | |

*Μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση

ήταν και πάλι στατιστικά μεγαλύτερες από αυτές των 200 μM Al. Ωστόσο, όταν η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al συνοδευόταν από την προσθήκη των 4 mM Si, οι τιμές Fv/Fm παρουσίαζαν σημαντικές αυξήσεις, κυμαινόμενες μεταξύ 0,800 και 0,850, γεγονός που υποδείκνυε φυτά χωρίς καταπόνηση. Σε περίπτωση όμως που η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al συνοδευόταν από προσθήκη 2 mM Si αντί των 4, οι τιμές Fv/Fm μολονότι

παρουσίαζαν σημαντικές αυξήσεις σε σχέση με τις προηγούμενες τιμές, παρέμεναν σημαντικά χαμηλότερες από αυτές των μαρτύρων.

Ωστόσο, η μέση τιμή της μεταχείρισης 200 μM Al +2 mM Si συναντούσε τα κατώτερα όρια της περιοχής 0,800-0,850, ενώ η μεταχείριση 350 μM Al +2 mM Si ήταν σημαντικά χαμηλότερη.

Σε ό,τι αφορά την τρίτη μέτρηση του Al και Si που έγινε 14 ημέρες μετά την αρχική μέτρηση, από τον Πίνακα 5.12 διαπιστώνεται ότι οι προσθήκες των 200 ή 350 μM Al προκάλεσαν στατιστικά σημαντικές μειώσεις των τιμών Fv/Fm σε σχέση με τους μάρτυρες. Οι μειώσεις όμως αυτές, αν και ανάλογες των επιπέδων προσθήκης του Al, ήταν πολύ μικρότερες από αυτές της πρώτης και της δεύτερης προσθήκης. Έτσι, όταν η προσθήκη των 200 μM Al συνοδευόταν και από την προσθήκη των 2 ή 4 mM Si, οι τιμές Fv/Fm παρουσίαζαν μικρές αλλά στατιστικά σημαντικές αυξήσεις και βρίσκονταν στα κατώτερα όρια της περιοχής 0,800-0,850. Ωστόσο, όταν η προσθήκη των 350 μM Al συνοδευόταν και από την προσθήκη των 2 ή 4 mM Si, οι τιμές Fv/Fm παρουσίαζαν στατιστικά σημαντικές και μάλιστα αναλογικές αυξήσεις σε σχέση με τους μάρτυρες, αλλά εξακολουθούσαν να είναι χαμηλότερες της περιοχής 0,800-0,850.

5.6.3 Ο λόγος της μεταβαλλόμενης τιμής φθορισμού προς την ελάχιστη τιμή φθορισμού (Fv/Fo)

Σε ό,τι αφορά την πρώτη προσθήκη των 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας, από τον Πίνακα 5.10 διαπιστώνεται ότι οι προσθήκες αυτές προκάλεσαν σημαντικές μειώσεις των τιμών Fv/Fo σε σχέση με τους μάρτυρες, οι οποίες ήταν ανάλογες των επιπέδων προσθήκης του Al. Ωστόσο, όταν η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al συνοδευόταν από την προσθήκη των 4 mM Si, οι τιμές Fv/Fo παρουσίασαν σημαντικές αυξήσεις σε σχέση με τους μάρτυρες, κυμαινόμενες μεταξύ 4,3 και 4,5. Σε περίπτωση όμως που η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al συνοδευόταν από προσθήκη 2 mM Si αντί των 4, οι τιμές Fv/Fo μολονότι παρουσίασαν σημαντικές αυξήσεις εξακολούθησαν να είναι χαμηλότερες του 4,0.

Σε ό,τι πάλι αφορά τη δεύτερη προσθήκη των 200 ή 350 μM Al που έγινε 7 ημέρες μετά την πρώτη προσθήκη, από τον Πίνακα 5.11 φαίνεται ότι και οι προσθήκες αυτές προκάλεσαν στατιστικά σημαντικές μειώσεις των τιμών Fv/Fo σε σχέση με τους μάρτυρες,

οι οποίες αν και μικρότερες από αυτές της πρώτης προσθήκης, ήταν και πάλι ανάλογες των επιπέδων προσθήκης του Al. Ωστόσο, όταν η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al συνοδεύονταν από την προσθήκη των 4 mM Si, οι τιμές Fv/Fo παρουσίασαν σημαντικές αυξήσεις κυμαινόμενες μεταξύ 4,6 και 5,3. Σε περίπτωση όμως που η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al συνοδεύονταν από προσθήκη 2 αντί των 4 mM Si, οι τιμές Fv/Fo παρέμεναν σημαντικά χαμηλότερες από αυτές των μαρτύρων.

Σε ό,τι αφορά τη τρίτη προσθήκη του Al και Si που έγινε 14 ημέρες μετά την αρχική προσθήκη, από τον Πίνακα 5.12 διαπιστώνεται ότι και οι προσθήκες των 200 ή 350 μM Al προκάλεσαν στατιστικά σημαντικές μειώσεις των τιμών Fv/Fo σε σχέση με τους μάρτυρες. Ωστόσο, όταν η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al συνοδεύονταν από την προσθήκη των 2 mM Si, οι τιμές Fv/Fo παρουσίασαν σημαντικές βελτιώσεις, οι οποίες όμως ήταν ίσες ή και μικρότερες από την τιμή 4,0. Σε περίπτωση όμως που η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al συνοδεύονταν από προσθήκη 4 mM Si, οι τιμές Fv/Fo παρέμεναν σημαντικά χαμηλότερες από αυτές των μαρτύρων.

5.6.4. Η Επιφάνεια (Area) και ο Δείκτης Απόδοσης (Performance index, PI)

Από τους Πίνακες 5.13, 5.14 και 5.15 διαπιστώνεται ότι δεν υπήρξε καμία στατιστικά σημαντική διαφορά μεταξύ των διαφόρων μεταχειρίσεων και της ομάδας των μαρτύρων σχετικά με την παράμετρο Επιφάνεια (Area), μολονότι οι μεταχειρίσεις 2 και 6 παρουσίασαν κάποιες αριθμητικές αλλά όχι στατιστικά σημαντικές διαφορές σε σχέση με τους μάρτυρες, εξαιτίας πιθανώς της μεγάλης παραλλακτικότητας όλων των μετρήσεων.

Σε ό,τι αφορά τον δείκτη απόδοσης (PI), από τον Πίνακα 5.13 διαπιστώνεται ότι η πρώτη προσθήκη των 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας προκάλεσε σημαντικές μειώσεις του δείκτη σε σχέση με τους μάρτυρες, οι οποίες ήταν ανάλογες των επιπέδων προσθήκης του Al. Ωστόσο, όταν η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al συνοδεύτηκε από την προσθήκη των 2 ή 4 mM Si, αντίστοιχα, παρουσιάστηκαν στατιστικά σημαντικές αυξήσεις του δείκτη σε σχέση με τις προηγούμενες του τιμές, οι οποίες όμως δεν ήταν αρκετές για να φθάσει την τιμή των μαρτύρων.

Σε ό,τι πάλι αφορά τη δεύτερη προσθήκη των 200 ή 350 μM Al που έγινε 7 ημέρες μετά την πρώτη προσθήκη, από τον Πίνακα 5.14 διαπιστώθηκε ότι όλες οι μεταχειρίσεις

Πίνακας 5.13 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μ M), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2mM, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στις παραμέτρους φθορισμού «Επιφάνεια (Area)» και «Δείκτη απόδοσης (Performance index, PI)» της χλωροφύλλης φύλλων μέντας (1^η μέτρηση)

| Αριθμ. μεταχ. | Συντομ. μεταχ. | Εμβαδόν επιφ. (Area) | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) | Δείκτης απόδοσης (PI) | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) |
|---------------|----------------|--|---|--|--|
| 1 | Μάρτυρες | 45800 29200 33400 36133 \pm 8630* | 1/2 P= 0,051 1/3 P=0,351 1/4 P= 0,477 1/5 P=0,374 1/6 P= 0,061 1/7 P=0,203 1/8 P=0,294 1/9 P=0,093 | 5,178 5,908 5,531 5,390 \pm 0,365 | 1/2 P= 0,012 1/3 P=0,002 1/4 P=0,008 1/5 P= 0,011 1/6 P=0,003 1/7 P=0,002 1/8 P=0,006 1/9 P=0,018 |
| 2 | 2Si | 77500 36200 57300 57000 \pm 20651 | 2/3 P=0,071 2/6 P=0,052 2/8 P=0,070 | 2,841 2,047 2,977 2,622 \pm 0,502 | 2/3 P=0,189 2/6 P=0,067 2/8 P=0,053 |
| 3 | 4Si | 48500 32200 21000 33900 \pm 13828 | 3/7 P=0,239 3/9 P=0,192 | 2,364 2,298 2,049 2,237 \pm 0,166 | 3/7 P=0,459 3/9 P=0,208 |
| 4 | 200Al | 26540 65000 20200 37246 \pm 24243 | 4/5 P=0,423 4/6 P=0,165 4/7 P=0,347 | 2,600 2,887 1,525 2,337 \pm 0,718 | 4/5 P=0,196 4/6 P=0,044 4/7 P=0,406 |
| 5 | 350Al | 22800 34200 70500 42500 \pm 24909 | 5/8 P=0,450 5/9 P=0,469 | 1,393 0,421 2,222 1,345 \pm 0,901 | 5/8 P=0,097 5/9 P=0,014 |
| 6 | 200Al +2Si | 17300 21200 21400 19966 \pm 23116 | 6/7 P=0,065 | 3,460 3,566 3,360 3,462 \pm 0,103 | 6/7 P=0,001 |
| 7 | 200Al +4Si | 46500 29540 69500 48513 \pm 20055 | | 2,260 2,207 2,214 2,227 \pm 0,029 | |
| 8 | 350Al +2Si | 47800 23000 50900 40566 \pm 15291 | 8/9 P=0,217 | 2,428 1,846 2,220 2,165 \pm 0,295 | 8/9 P=0,151 |
| 9 | 350Al +4Si | 50600 32000 48600 43733 \pm 10210 | | 2,380 2,300 3,800 2,827 \pm 0,844 | |

*Μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση

παρουσίασαν στατιστικά σημαντικές αυξήσεις σε σχέση με τους μάρτυρες, χωρίς όμως να εμφανίσουν σημαντικές διαφορές μεταξύ τους.

Πίνακας 5.14 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2mM, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στις παραμέτρους φθορισμού «Επιφάνεια (Area)» και «Δείκτη απόδοσης (Performance index, PI)» της χλωροφύλλης φύλλων μέντας ($2^{\text{η}}$ μέτρηση)

| Αριθμ. μεταχ. | Συντομ. μεταχ. | Εμβαδόν επιφ. (Area) | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) | Δείκτης απόδοσης (PI) | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) |
|---------------|----------------|--|---|--|--|
| 1 | Μάρτυρες | 23400 46200 45900 36133±13078* | 1/2 P= 0,271 1/3 P=0,294 1/4 P= 0,267 1/5 P=0,488 1/6 P= 0,198 1/7 P=0,336 1/8 P=0,397 1/9 P=0,319 | 1,204 1,640 1,740 1,528±0,285 | 1/2 P= 0,258 1/3 P=0,021 1/4 P=0,121 1/5 P= 0,326 1/6 P=0,006 1/7 P=0,166 1/8 P=0,055 1/9 P=0,102 |
| 2 | 2Si | 47200 46800 40800 44933±3585 | 2/3 P=0,331 2/6 P=0,019 2/8 P=0,088 | 2,750 1,870 1,319 1,979±0,722 | 2/3 P=0,301 2/6 P=0,247 2/8 P=0,094 |
| 3 | 4Si | 73500 33200 45600 50768±20641 | 3/7 P=0,271 3/9 P=0,297 | 2,210 2,282 2,226 2,239±0,038 | 3/7 P=0,401 3/9 P=0,355 |
| 4 | 200Al | 23200 53300 44800 40433±15518 | 4/5 P=0,433 4/6 P=0,179 4/7 P=0,419 | 2,148 2,206 1,676 2,010±0,291 | 4/5 P=0,426 4/6 P=0,161 4/7 P=0,437 |
| 5 | 350Al | 38800.00 28900.00 46900.00 38200±9015 | 5/8 P=0,374 5/9 P=0,112 | 3,015 1,415 1,283 1,904±0,964 | 5/8 P=0,160 5/9 P=0,341 |
| 6 | 200Al +2Si | 33500 28600 13600 25233±10368 | 6/7 P=0,036 | 2,183 2,398 2,887 2,489±0,361 | 6/7 P=0,205 |
| 7 | 200Al +4Si | 44700 42500 40900 42700±1908 | | 2,276 1,300 2,760 2,112±0,744 | |
| 8 | 350Al +2Si | 46300 34600 22220 34373±12042 | 8/9 P=0,185 | 2,75 2,790 7,050 2,530±0,416 | 8/9 P=0,005 |
| 9 | 350Al +4Si | 55400 30000 53000 46133±14023 | | 2,290 2,444 1,710 2,148±0,387 | |

*Μέση τιμή ± τυπική απόκλιση

Σε ό,τι αφορά τη τρίτη προσθήκη του Al και Si που έγινε 14 ημέρες μετά την αρχική προσθήκη, από τον Πίνακα 5.15 διαπιστώθηκε ότι η προσθήκη μόνο των 350 μM Al προκάλεσε στατιστικά σημαντική μείωση των τιμών του δείκτη.

Πίνακας 5.15 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2mM, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στις παραμέτρους φθορισμού «Επιφάνεια (Area)» και «Δείκτη απόδοσης (Performance index, PI)» της χλωροφύλλης φύλλων μέντας (3^η μέτρηση)

| Αριθμ. μεταχ. | Συντομ. μεταχ. | Εμβαδόν επιφ. (Area) | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) | Δείκτης απόδοσης (PI) | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) |
|---------------|----------------|--|---|--|--|
| 1 | Μάρτυρες | 23600 24200 27000 24933±1815* | 1/2 P= 0,016 1/3 P=0,022 1/4 P= 0,118 1/5 P=0,105 1/6 P= 0,410 1/7 P=0,345 1/8 P=0,068 1/9 P=0,160 | 2,227 2,240 2,125 2,197±0,063 | 1/2 P= 0,169 1/3 P=0,092 1/4 P=0,327 1/5 P= 0,005 1/6 P=0,092 1/7 P=0,211 1/8 P=0,462 1/9 P=0,385 |
| 2 | 2Si | 61700 52000 46600 53433±7651 | 2/3 P=0,107 2/6 P=0,083 2/8 P=0,067 | 3,185 3,164 1,808 2,719±0,789 | 2/3 P=0,389 2/6 P=0,389 2/8 P=0,223 |
| 3 | 4Si | 72800 46000 65000 61266±13784 | 3/7 P=0,019 3/9 P=0,044 | 2,447 3,562 2,584 2,864±0,608 | 3/7 P=0,313 3/9 P=0,114 |
| 4 | 200Al | 23500 45700 36800 35333±11172 | 4/5 P=0,077 4/6 P=0,095 4/7 P=0,338 | 2,634 1,808 2,607 2,349±0,469 | 4/5 P=0,009 4/6 P=0,247 4/7 P=0,112 |
| 5 | 350Al | 21600 23000 19600 21400±1709 | 5/8 P=0,070 5/9 P=0,044 | 1,240 0,833 1,012 1,028±0,204 | 5/8 P=0,084 5/9 P=0,084 |
| 6 | 200Al +2Si | 23700 30400 23000 25700±4085 | 6/7 P=0,404 | 2,447 3,562 2,584 2,864±0,608 | 6/7 P=0,313 |
| 7 | 200Al +4Si | 29500 12400 44700 28866±16159 | | 2,634 1,970 2,929 2,511±0,492 | |
| 8 | 350Al +2Si | 37000 26200 43400 35533±8693 | 8/9 P=0,346 | 1,460 2,900 2,100 2,153±0,721 | 8/9 P=0,441 |
| 9 | 350Al +4Si | 36500 35000 23500 31667±7112 | | 2,547 2,511 1,091 2,050±0,830 | |

*Μέση τιμή ± τυπική απόκλιση

Ωστόσο, όταν η προσθήκη των 350 μM Al συνοδεύτηκε από την προσθήκη των 2 ή 4 mM Si, παρουσιάστηκαν στατιστικά σημαντικές αυξήσεις με αποτέλεσμα ο δείκτης να μην διαφέρει πλέον από αυτόν των μαρτύρων.

5.7 Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΟΥ Al ΚΑΙ ΤΟΥ Si ΣΤΗ ΛΕΙΤΟΥΡΓΙΑ ΤΗΣ ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΣΗΣ ΜΕ ΤΗ ΜΕΘΟΔΟ ΑΝΤΑΛΛΑΓΗΣ ΑΕΡΙΩΝ

Η μέτρηση της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας των φυτών έγινε με τη μέθοδο της ανταλλαγής αερίων και μετρήθηκε με έναν αναλυτή αερίων υπέρυθρης ακτινοβολίας (Infra Red Gas Analyzer) χρησιμοποιώντας τις εξής παραμέτρους:

- το ρυθμό αφομοίωσης του CO₂ (A)
- το ρυθμό διαπνοής του H₂O (E)
- την στοματική αγωγιμότητα (gs)
- την ενδοκυτταρική συγκέντρωση του CO₂

5.7.1 Ο Ρυθμός Αφομοίωσης του CO₂ (A) και ο Ρυθμός Διαπνοής (E)

Σε ό,τι αφορά τον ρυθμό αφομοίωσης του CO₂ (A), από τον Πίνακα 5.16 διαπιστώνεται ότι η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας προκάλεσε σημαντικές μειώσεις των τιμών A σε σχέση με τους μάρτυρες, οι οποίες ήταν ανάλογες των επιπέδων προσθήκης του Al. Οι μειωμένες αυτές τιμές δεν έγινε δυνατόν να αυξηθούν με την περαιτέρω προσθήκη 2 ή 4 mM Si. Αξίζει ίσως μάλιστα ιδιαίτερα να επισημανθεί το γεγονός, ότι η προσθήκη 2 mM Si σε φυτά στα οποία είχαν ήδη προστεθεί 350 μM Al προκάλεσε, αντί αύξηση, σημαντική μείωση των τιμών A σε σχέση με τους μάρτυρες.

Σε ό,τι, πάλι, αφορά, τον ρυθμό διαπνοής (E), από τον Πίνακα 5.16, επίσης, διαπιστώνεται ότι η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας δεν προκάλεσε σημαντικές μεταβολές των τιμών E σε σχέση με τους μάρτυρες. Ωστόσο, όταν η προσθήκη των 350 μM Al συνοδεύτηκε και από την προσθήκη των 2 mM Si, οι τιμές E παρουσίασαν σημαντικές μειώσεις σε σχέση τόσο με τις προηγούμενες τιμές όσο και με τις τιμές των μαρτύρων.

5.7.2 Η Στοματική Αγωγιμότητα (gs) και η Ενδοκυτταρική Συγκέντρωση (Ci) του CO₂

Σε ό,τι αφορά την στοματική αγωγιμότητα του CO₂ (gs), από τον Πίνακα 5.17 διαπιστώνεται ότι η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας προκάλεσε

στατιστικά σημαντική ή αριθμητική μείωση, αντίστοιχα, των τιμών *gs* σε σχέση με τους μάρτυρες.

Πίνακας 5.16 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2mM, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στο ρυθμό αφομοίωσης CO_2 (A) και στο ρυθμό διαπνοής H_2O (E) σε φύλλα μέντας

| Αριθμ. μεταχ. | Συντομ. μεταχ. | Ρυθμός αφομ. CO_2 , A, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) | Ρυθμός διαπνοής, E, $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) |
|---------------|----------------|--|---|---|---|
| 1 | Μάρτυρες | 17.70 17.64 17.67 17.97 17,74 \pm 0,15* | 1/2: P=0,030 1/3: P=0,673 1/4: P= 0,029 1/5: P=0,000 1/6: P=0,017 1/7: P=0,001 1/8: P=0,000 1/9: P=0,000 | 6,63 6,63 4,73 5,80 5,95 \pm 0,91 | 1/2: P= 0,408 1/3: P=0,103 1/4: P= 0,267 1/5: P= 0,110 1/6: P= 0,386 1/7: P=0,161 1/8: P=0,020 1/8: P=0,191 |
| 2 | 2Si | 19.36 18.31 18.58 18.21 18,61 \pm 0,52 | 2/3: P=0,044 2/6 P=0,017 2/8 P=0,000 | 5,62 4,79 6,62 5,94 5,74 \pm 0,76 | 2/3: P=0,062 2/6 P=0,432 2/8 P=0,019 |
| 3 | 4Si | 16.24 17.03 17.42 17.89 17,15 \pm 0,70 | 3/7 P=0,019 3/9 P=0,002 | 5,47 4,67 5,28 5,01 5,11 \pm 0,35 | 3/7 P=0,405 3/9 P=0,155 |
| 4 | 200Al | 16.59 16.42 16.29 17.96 16,81 \pm 0,77 | 4/5: P=0,009 4/6 P=0,315 4/7 P=0,052 | 5,63 5,15 6,00 5,33 5,53 \pm 0,37 | 4/5: P=0,006 4/6 P=0,113 4/7 P=0,192 |
| 5 | 350Al | 15.15 14.29 15.32 15.23 15,00 \pm 0,48 | 5/8 P=0,003 5/9 P=0,075 | 5,37 4,87 5,43 4,83 5,12 \pm 0,32 | 5/8 P=0,017 5/9 P=0,086 |
| 6 | 200Al +2Si | 16.76 16.91 16.27 17.67 16,90 \pm 0,58 | 6/7: P=0,014 | 6,11 5,75 5,74 5,67 5,82 \pm 0,20 | 6/7: P=0,084 |
| 7 | 200Al +4Si | 16.04 16.28 16.13 16.98 16,36 \pm 0,43 | | 4,49 5,33 5,49 5,51 5,21 \pm 0,48 | |
| 8 | 350Al +2Si | 13.13 11.18 12.46 13.77 12,96 \pm 0,62 | 8/9: P=0,000 | 4,72 4,12 4,26 4,6 4,42 \pm 0,28 | 8/9: P=0,019 |
| 9 | 350Al +4Si | 15.17 15.08 15.4 15.75 15,35 \pm 0,30 | | 5,23 5,32 5,81 5,08 5,36 \pm 0,32 | |

*Μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση

Πίνακας 5.17 Επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ένυδρου θειϊκού καλιοαργιλίου (0, 200, 350 μM), ένυδρου πυριτικού οξέος (0, 2mM, 4 mM) και των μιγμάτων τους, στην στοματική αγωγιμότητα (gs) και την ενδοκυτταρική συγκέντρωση CO_2 (Ci) σε φύλλα μέντας

| Αριθμ. μεταχ. | Συντομ. μεταχ. | Στοματική αγωγιμ. gs, $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) | Ενδοκυττ. συγκ. CO_2 , (Ci) $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1} \text{air}$ | Σύγκρ. μεταχ. (Student's paired t-Test) |
|---------------|----------------|---|--|--|--|
| 1 | Μάρτυρες | 0,50 0,56 0,45 0,53 0,51 \pm 0,05 | 1/2: P= 0,238 1/3: P=0,008 1/4: P= 0,008 1/5: P= 0,129 1/6: P= 0,032 1/7: P=0,002 1/8: P=0,001 1/9: P=0,010 | 250 219 181 280 232,5 \pm 42,4 | 1/2: P=0,231 1/3: P=0,473 1/4: P=0,130 1/5: P=0,088 1/6: P=0,423 1/7: P=0,049 1/8: P=0,208 1/9: P=0,427 |
| 2 | 2Si | 0,63 0,46 0,62 0,53 0,56 \pm 0,08 | 2/3: P=0,025 2/6 P=0,000 2/8 P=0,001 | 197 218 218 221 213,5 \pm 10,9 | 2/3: P=0,249 2/6 P=0,212 2/8 P=0,012 |
| 3 | 4Si | 0,39 0,44 0,29 0,27 0,35 \pm 0,08 | 3/7 P=0,350 3/9 P=0,445 | 249 158 254 278 234,8 \pm 52,8 | 3/7 P=0,115 3/9 P=0,434 |
| 4 | 200Al | 0,42 0,39 0,35 0,33 0,37 \pm 0,04 | 4/5: P=0,432 4/6 P=0,184 4/7 P=0,131 | 255 219 239 291 251,0 \pm 30,2 | 4/5: P=0,448 4/6 P=0,139 4/7 P=0,093 |
| 5 | 350Al | 0,32 0,26 0,57 0,40 0,39 \pm 0,13 | 5/8 P=0,048 5/9 P=0,221 | 261 250 213 273 249,3 \pm 25,8 | 5/8 P=0,335 5/9 P=0,071 |
| 6 | 200Al +2Si | 0,44 0,26 0,37 0,27 0,34 \pm 0,09 | 6/7: P=0,437 | 178 222 237 272 227,3 \pm 38,9 | 6/7: P=0,083 |
| 7 | 200Al +4Si | 0,30 0,31 0,32 0,37 0,33 \pm 0,03 | | 283 251 254 281 267,3 \pm 17,2 | |
| 8 | 350Al +2Si | 0,24 0,17 0,20 0,28 0,22 \pm 0,04 | 8/9: P=0,012 | 266 254 272 240 258,0 \pm 14,1 | 8/9: P=0,075 |
| 9 | 350Al +4Si | 0,34 0,31 0,38 0,33 0,34 \pm 0,03 | | 218 248 210 240 229,0 \pm 17,8 | |

*Μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση

Οι μειωμένες αυτές τιμές δεν αυξήθηκαν, όπως αναμενόταν, με την προσθήκη 2 ή 4 mM Si. Αξίζει ίσως ιδιαίτερα να επισημανθεί το γεγονός ότι η προσθήκη 2 mM Si σε φυτά στα οποία είχαν ήδη προστεθεί 350 μ M Al προκάλεσε, αντί αύξησης, σημαντική περαιτέρω μείωση των τιμών gs σε σχέση με τις προηγούμενες τιμές.

Σε ό,τι, πάλι, αφορά την ενδοκυτταρική συγκέντρωση του CO₂ (Ci), από τον Πίνακα 5.17 επίσης διαπιστώνεται ότι η προσθήκη των 200 ή 350 μ M Al στα φυτά μέντας προκάλεσε μια αριθμητική αλλά όχι στατιστικά σημαντική αύξηση των τιμών Ci σε σχέση με τους μάρτυρες. Ωστόσο, όταν η προσθήκη των 200 μ M Al συνοδεύτηκε και από την προσθήκη των 4 mM Si, οι τιμές Ci παρουσίασαν μια στατιστικά σημαντική αύξηση σε σχέση με τις τιμές των μαρτύρων.

ΣΥΖΗΤΗΣΗ ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΩΝ

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 6. ΣΥΖΗΤΗΣΗ

6.1 Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΟΥ Al ΚΑΙ ΤΟΥ Si ΣΤΟ ΒΑΡΟΣ ΤΗΣ ΝΩΠΗΣ ΥΠΕΡΓΕΙΑΣ ΒΙΟΜΑΖΑΣ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ

Οι θετικές ή αρνητικές μεταβολές των φυσιολογικών ρυθμών ανάπτυξης των φυτών, όπως της βλαστικής και της αναπαραγωγικής ικανότητας, είναι άρρηκτα συνδεδεμένες με την φωτοσυνθετική δραστηριότητα.

Μια μορφή εκτίμησης της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας είναι η απόκτηση βάρους σε νωπή ή ξηρή βιομάζα από ολόκληρο ή συγκεκριμένο μέρος του φυτού σε βάθος χρόνου. Για ένα ετήσιο φυτό που ξεκινάει και ολοκληρώνει τον βίο του μέσα σε μια αυξητική περίοδο, η καθαρή φωτοσυνθετική του δραστηριότητα είναι άμεσα συσχετισμένη με το βάρος του φυτού κατά τη συγκομιδή του.

Η πιο συνηθισμένη αντίδραση των φυτών σε συνθήκες καταπόνησης, συμπεριλαμβανομένων των βαρέων μετάλλων, είναι ο περιορισμός της ανάπτυξης (Gajewska & Sklodowska 2010). Έχει αποδειχθεί ότι η ανθεκτικότητα των φυτών στα βαρέα μέταλλα εκτιμάται συνήθως βάσει του βαθμού αναστολής της ανάπτυξης των ριζών ή των βλαστών τους από το μέταλλο που υπάρχει σε ένα θρεπτικό μέσο (Gajewska & Sklodowska 2010, Wang & Zhou 2005). Έτσι, η αναστολή της ανάπτυξης είναι ένας ευρέως χρησιμοποιούμενος δείκτης και για την αξιολόγηση της τοξικότητας του Al. Η μειωμένη βιομάζα και το μήκος της ρίζας είναι κοινά χαρακτηριστικά της τοξικότητας του Al (Poschenrieder et al. 2008).

Ωστόσο, η τοξικότητα του Al παραμένει ένα πεδίο επιστημονικής συζήτησης (Ryder et al 2003). Η προσθήκη Si έχει προταθεί ως εναλλακτική προσέγγιση για την αντιμετώπιση της τοξικότητας του Al στην τομάτα (Peaslee et al. 1969), το σόργο (Galvez & Clark 1991, Galvez et al. 1987, Baylis et al. 1994) και το κριθάρι (Hammond et al. 1995). Ωστόσο, σε πειράματα με ρύζι (11 Okuda & Takahashi 1965) και βαμβάκι (Li et al. 1989), βρέθηκε ότι το Si μπορεί να έχει επίσης ελάχιστη ή καθόλου επίδραση στη μείωση της τοξικότητας του Al.

Η διαλυτή μορφή του Si στο έδαφος είναι το μονοπυριτικό οξύ (H_4SiO_4), το οποίο πρέπει να αφομοιωθεί, να μεταφερθεί και να συσσωρευτεί εύκολα από τα φυτά (Ma et al. 2007, Keller et al. 2012). Η συγκέντρωση αυτού του στοιχείου στο έδαφος κανονικά κυμαίνεται μεταξύ 0,1 και 0,6 mM (Epstein 1999). Οι ευεργετικές χρήσεις του πυριτίου (Si) στα ανώτερα φυτά διερευνούνται εντατικά (Lobato et al. 2009, Pereira et al. 2013, Marques et al. 2014). Οι αλληλεπιδράσεις του Al και Si έχουν μελετηθεί σε τουλάχιστον οκτώ φυτικά είδη, αλλά έχουν αναφερθεί αντιφατικά πορίσματα (Hodson & Evans 1995). Τα μισά από τα οκτώ είδη που ερευνήθηκαν (σόργος, κριθή, *teosinte* και σόγια έδειξαν σημαντική μετριαστική επίδραση της τοξικότητας του Al από το Si και τα άλλα αποδείχθηκαν ότι παρουσίαζαν ελάχιστα ή καθόλου τέτοια αποτελέσματα (ρύζι, σιτάρι, βαμβάκι και μπιζέλι). Οι Hammond et al. (1995) ανέφεραν ότι το Si προκάλεσε σημαντική βελτίωση της τοξικότητας του Al σε κριθάρι και η βελτίωση ήταν πιο έντονη όταν η τοξικότητα του Al ήταν μεγαλύτερη. Οι Baylis et al. (1994) διαπίστωσαν ότι το Si βελτίωσε την τοξικότητα του Al στην σόγια, αλλά η βελτίωση εξαρτώνταν από το pH. Στη μελέτη αυτή, όταν τα φυτά κριθαριού αναπτύχθηκαν με $50 \mu\text{mol L}^{-1}$ Al, η προσθήκη $0,5 \text{ mmol L}^{-1}$ Si έδειξε κάποια βελτιωτικά αποτελέσματα σε σύγκριση με την μεταχείριση χωρίς Al. Παρόμοια συμπτώματα τοξικότητας Al που περιγράφονται από τους Galvez et al. (Galvez et al. 1987) σε φυτά σόργου παρατηρήθηκαν σε αυτή τη μελέτη των φυτών κριθαριού που υποβλήθηκαν σε προσθήκη $50 \mu\text{mol L}^{-1}$ Al και άνω. Για παράδειγμα, οι ρίζες φυτών κριθαριού που καλλιεργούνταν με Al ήταν εύθραυστες και ακανόνιστες. Τα άνω φύλλα χαρακτηρίζονταν από ελαφράς έως μέτριας χλώρωσης, που προκλήθηκε από ανεπάρκεια Fe, η οποία αναφέρθηκε ότι είναι ένα από τα πιο ανεπιθύμητα τυπικά συμπτώματα της τοξικότητας του Al (Galvez et al. 1987). Τα φύλλα ήταν δερματοειδή στην αφή και μειωμένου μεγέθους σε σύγκριση με τα φυτά που καλλιεργήθηκαν απουσία Al. Αυτά τα συμπτώματα τοξικότητας του Al στις ρίζες κριθής που εκτέθηκε σε $50 \mu\text{mol L}^{-1}$ Al ελαφρώς ελαττώθηκαν με την προσθήκη $0,5 \text{ mmol Si L}^{-1}$. Αντίθετα, η προσθήκη Si μείωσε το μήκος της ρίζας και το ξηρό βάρος φυτών κριθής που εκτέθηκε σε $75 \mu\text{mol L}^{-1}$ Al και άνω. Αυτά τα συμπτώματα τοξικότητας στις ρίζες κριθαριού που αναπτύχθηκε με $75 \mu\text{mol L}^{-1}$ Al και άνω δεν μετριάστηκαν με την προσθήκη Si. Επομένως, τα βελτιωτικά αποτελέσματα της τοξικότητας του Al από το Si εξαρτώνται από τη συγκέντρωση του Al στην οποία εκτίθενται τα φυτά, καθώς και από τα φυτικά είδη. Αξίζει ίσως να σημειωθεί

και το γεγονός ότι οι Liang et al. (2001) βρήκαν ότι το Si μειώνει τη φυτοτοξικότητα του AI που προσθέτονταν σε χαμηλότερη συγκέντρωση σε φυτά κριθαριού, αλλά αύξησε την φυτοτοξικότητά του όταν προσθέτονταν σε υψηλότερη συγκέντρωση. Συνδυάζοντας τα ευρήματα αυτά με βιβλιογραφικές αναφορές, οι ερευνητές αυτοί συνεπέραναν ότι η επίδραση του Si σε καταπονημένα από AI φυτά εξαρτάται από το είδος του φυτού, τα επίπεδα προσθήκης AI και Si, καθώς και τη διάρκεια έκθεσης των φυτών στο φυτοτοξικό περιβάλλον του AI. Επομένως, οι λόγοι για τα αντιφατικά αυτά αποτελέσματα μπορεί να αποδοθούν στα διαφορετικά είδη φυτών που χρησιμοποιούνται και/ή στις διαφορετικές πειραματικές συνθήκες (Epstein 1994, 1999, Hodson & Evans 1995).

Από την άλλη πλευρά, οι μηχανισμοί με τους οποίους το Si ελαττώνει την τοξικότητα του AI δεν έχουν πλήρως διευκρινιστεί (Epstein 1994, 1999). Ενδεικτικά αναφέρεται η αναφορά των Liang et al. (2001) ότι το Si μειώνει τη φυτοτοξικότητα του AI που προσθέτεται σε χαμηλότερη συγκέντρωση σε φυτά κριθαριού, αλλά αυξάνει την φυτοτοξικότητά του όταν προσθέτεται σε υψηλότερη συγκέντρωση. Συνδυάζοντας τα ευρήματα αυτά με βιβλιογραφικές αναφορές, οι ερευνητές αυτοί συνεπέραναν ότι η επίδραση του Si σε καταπονημένα από AI φυτά εξαρτάται από το είδος του φυτού, τα επίπεδα προσθήκης AI και Si, καθώς και τη διάρκεια έκθεσης των φυτών στο φυτοτοξικό περιβάλλον του AI.

Ωστόσο, ο ρόλος του Si στην ανθεκτικότητα των φυτών έναντι των βιοτικών και αβιοτικών καταπονήσεων έχει αποδοθεί από άλλους ερευνητές στην τροποποίηση των ιδιοτήτων των κυτταρικών τοιχωμάτων (Chérif et al. 1992, Lux et al. 2002). Μελέτες κατέδειξαν ότι το Si μπορεί να ελαττώσει την τοξικότητα του AI σε κωνοφόρα (Ryder et al. 2003), σόγια (Baylis et al. 1994), κριθή (Hammond et al. 1995), σόργο (Galvez et al. 1987) και αραβόσιτο (Barceló et al. 1993).

Στην παρούσα μελέτη, βρέθηκε ότι η έκθεση των φυτών στα 2 ή 4 mM Si απουσία AI αύξησε το βάρος των νωπών βλαστών κατά 11% και 33%, αντίστοιχα, σε σχέση με τους μάρτυρες. Η αύξηση αυτή πιθανώς να οφείλεται στην καταπολέμηση από το Si κάποιων στρεσογόνων παραγόντων της ομάδας των μαρτύρων, δεδομένου ότι το βάρος των νωπών βλαστών αυξανόταν σταδιακά με την αύξηση της συγκέντρωσης του Si.

Ακόμη διαπιστώθηκε ότι η προσθήκη 200 μ M AI στα φυτά που είχαν εκτεθεί σε 2 mM Si, δεν επηρέασε στατιστικά σημαντικά το βάρος των νωπών βλαστών σε σχέση με τα

αντίστοιχα βάρη που είχαν καταγραφεί απουσία Al. Ωστόσο, η προσθήκη 350 αντί των 200 μM Al στα φυτά που είχαν εκτεθεί σε 2 mM Si, προκάλεσε στατιστικά οριακή μείωση του βάρους των νωπών βλαστών κατά 20% σε σχέση με τα αντίστοιχα βάρη που είχαν καταγραφεί απουσία Al. Επιπλέον βρέθηκε ότι η προσθήκη 200 μM Al στα φυτά που είχαν εκτεθεί σε 4 mM Si δεν επηρέασε σημαντικά το βάρος των νωπών βλαστών σε σχέση με τα αντίστοιχα βάρη που είχαν καταγραφεί απουσία Al. Ωστόσο, η προσθήκη 350 αντί των 200 μM Al στα φυτά που είχαν εκτεθεί σε 4 mM Si, προκάλεσε στατιστικά οριακή μείωση του βάρους των νωπών βλαστών κατά 17% σε σχέση με τα αντίστοιχα βάρη που είχαν καταγραφεί απουσία Al. Οι μειώσεις αυτές που παρατηρήθηκαν κατά την προσθήκη τόσο των 2 mM όσο και των 4 mM Si στα 350 μM Al, υποδεικνύουν ότι οι συγκεντρώσεις αυτές του Si δεν ήταν αρκετές για την αντιμετώπιση της επαγόμενης από τα 350 μM Al τοξικότητας. Οι παρατηρήσεις αυτές δεν έρχονται σε αντίθεση με τα ορατά συμπτώματα τοξικότητας, όπως η χλώρωση και η σμίκρυνση των φύλλων, που παρατηρήθηκαν κατά τη διάρκεια του πειραματισμού στις μεταχειρίσεις 5 (350 μM Al) και 8 (350 μM Al +2 mM Si) του Πίνακα 5.1.

Από τα παραπάνω γίνεται φανερό ότι οι συνολικές αλληλεπιδράσεις του Al και του Si είναι πολύπλοκες και απαιτούνται περισσότερες σχετικές μελέτες για την καλύτερη κατανόηση αυτών των αλληλεπιδράσεων.

6.2 Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΟΥ Al ΚΑΙ ΤΟΥ Si ΣΤΗΝ ΠΕΡΙΕΚΤΙΚΟΤΗΤΑ ΤΩΝ ΦΥΛΛΩΝ ΜΕΝΤΑΣ ΣΕ ΠΡΟΛΙΝΗ

Η τοξικότητα του Al αποτελεί σοβαρό πρόβλημα για τα φυτά που αναπτύσσονται σε όξινα εδάφη, αδιαφόρως του αν η οξύτητα αυτή προκαλείται από τη φύση, όπως σε πολλά τροπικά εδάφη, ή οφείλεται σε όξινη βροχή. Οι τοξικές επιδράσεις του Al στην ανάπτυξη των φυτών έχουν αποδοθεί σε διάφορους φυσιολογικούς και βιοχημικούς μηχανισμούς (Roy et al. 1998). Το κύριο σύμπτωμα της τοξικότητας του Al στα φυτά είναι η παρεμπόδιση της ανάπτυξης της ρίζας (Delhaize & Ryan 1995). Το Al παρεμβαίνει στην πρόσληψη, μεταφορά και χρησιμοποίηση των βασικών θρεπτικών συστατικών (Foy 1984, Guo et al. 2003). Η πρόσληψη του Al στον αποπλάστη και τον συμπλάστη είναι ταχεία (Lazoff et al. 1996, Vazquez et al. 1999) και, επομένως, διάφορες παρα- και ενδοκυτταρικές θέσεις μπορούν να επηρεαστούν.

Τις δύο τελευταίες δεκαετίες, διάφοροι ερευνητές έχουν αναφέρει ότι το Si μπορεί να μειώσει τις τοξικές επιδράσεις του Al σε καλλιέργειες υδροπονίας διαφόρων ειδών (Ma et al. 1997, Cocker et al. 1998, Zsoldos et al. 2000). Οι ευεργετικές επιδράσεις του Si στην ανάπτυξη, την αύξηση, τις αποδόσεις και την ανθεκτικότητα στις ασθένειες έχουν παρατηρηθεί σε μια μεγάλη ποικιλία φυτικών ειδών (Ma 2004) και είναι περισσότερο εμφανείς σε συνθήκες καταπόνησης (Ma & Takahashi 2002), αφού το Si είναι ικανό να προστατεύει τα φυτά από πολλαπλές αβιοτικές και βιοτικές καταπονήσεις (Ma & Yamaji 2006).

Η συσσώρευση της προλίνης είναι μία συνηθισμένη μεταβολική αντίδραση των φυτών στις αβιοτικές καταπονήσεις και έχει διερευνηθεί εντατικά την τελευταία εικοσαετία (Rhodes 1987, Samaras et al. 1995, Taylor 1996, Rhodes et al. 1999, Khan et al. 2000, Ashraf & Foolad 2007, Mishra & Dubey 2006, Giannakoula et al. 2008). Πολλοί ερευνητές υποστηρίζουν ότι η συσσώρευση της προλίνης αποτελεί στρατηγική των φυτών για την ανάπτυξη της ανθεκτικότητάς τους στις διάφορες καταπονήσεις (Hare & Cress 1997), συμπεριλαμβανομένης και αυτής των μετάλλων (Klimashevskii 1983, Saradhi 1991, Kastori et al. 1992, Bassi & Sharma 1993a, b, Chen & Kao 1995, Schat et al. 1997). Η επαγόμενη από μέταλλα, όπως το Al, αύξηση της συγκέντρωσης της ενδοκυτταρικής προλίνης έχει επαρκώς τεκμηριωθεί σε διάφορα φυτά (Alia et al. 1995, Bassi & Sharma 1993a, Chen et al. 2001, Costa & Morel 1994, Dhir et al. 2004, Schat et al. 1997, Shahnaz et al. 2011).

Διάφοροι ρόλοι έχουν προταθεί για την συσσώρευση της προλίνης ως μιας προσαρμοστικής αντίδρασης. Η προλίνη συσσωρεύεται στο φυτό όταν αυτό εκτεθεί σε μια μεγάλη ποικιλία περιβαλλοντικών καταπονήσεων και παρέχει ανθεκτικότητα στις καταπονήσεις (Alia & Mohanty 1997). Η προλίνη επίσης σταθεροποιεί τις κυτταρικές δομές (Hare & Cress 1997) και διαδραματίζει σημαντικούς ρόλους στην οσμωρύθμιση (Ahmad & Hellebust 1988, Laliberte & Hellebust 1989, Alia & Mohanty 1997), την προστασία των ενζύμων (Νικολόπουλος 1991, Laliberte & Hellebust 1989, Paleg et al. 1984), την σταθεροποίηση της αναδιπλωμένης πρωτεϊνικής δομής (Low 1985) και του μηχανισμού σύνθεσης των πρωτεϊνών (Kadpal & Rao 1985), τη ρύθμιση της κυτταρολυτικής οξύτητας (Venekemp 1989) και την εκκαθάριση των ελευθέρων ριζών (Smirnoff & Cumbe 1989, Hare & Cress 1997, Jain et al. 2001). Επίσης, δρα ως ένας

αποτελεσματικός παράγοντας εκκαθάρισης του οξυγόνου (Alia et al. 2001) και παίζει ρόλο στη ρύθμιση της κυτταρικής οξειδοαναγωγής (Saradhi & Saradhi 1991).

Η προλίνη ως κυτοσολικό οσμωτικό (Kavir et al. 2005) και εκκαθαριστής των ριζών OH (Saradhi & Saradhi 1991, Kavir et al. 2005), μπορεί να αλληλεπιδρά με κυτταρικά μακρομόρια όπως το DNA, οι πρωτεΐνες και οι μεμβράνες και να σταθεροποιεί τη δομή και τη λειτουργία τέτοιων μακρομορίων (Kavir et al. 2005). Έχει αποδειχθεί *in vitro* ότι η προλίνη μειώνει την μετουσίωση των ενζύμων που προκαλείται από θερμότητα, καταπόνηση NaCl, κλπ. (Hamilton & Heckathorn 2001).

Ο μηχανισμός συσσώρευσης της προλίνης σε φυτά ή μέρη φυτών που εκτίθενται σε καταπόνηση είναι ακόμη άγνωστος. Πιθανολογείται ότι οφείλεται σε μείωση της δραστηριότητας του συστήματος μεταφοράς ηλεκτρονίων (Venekemp 1989, Sawhney et al. 1990, Alia & Mohanty 1993) που οδηγεί σε συσσώρευση NaDH και H⁺. Η συσσώρευση της προλίνης (πιθανώς μέσω σύνθεσης από το γλουταμινικό οξύ) μπορεί να αποτελεί έναν προσαρμοστικό μηχανισμό για τη μείωση του επιπέδου του συσσωρευμένου NADH και της οξύτητας. Η αντίδραση 2NADH + 2H⁺ χρησιμοποιείται για τη σύνθεση κάθε μορίου προλίνης από γλουταμινικό οξύ (Venekemp et al. 1987). Η σύζευξή της με μεταλλικά ιόντα, λόγω της ικανότητας συμπλοκοποίησης της προλίνης, μπορεί επίσης να συνιστά έναν αμυντικό μηχανισμό για την ανάκαμψη του φυτού.

Μολονότι οι αναφορές για τις ευεργετικές επιδράσεις του Si στη βελτίωση της ανθεκτικότητας των φυτών στα μέταλλα πληθαίνουν τα τελευταία χρόνια, η έρευνα που έχει διεξαχθεί μέχρι σήμερα σχετικά με την αλληλεπίδραση του Si με το Al είναι σχετικά περιορισμένη, και τα αποτελέσματα είναι κάπως αντιφατικά. Είναι όμως πλέον σαφές ότι το Si περιορίζει την τοξικότητα του Al στα κωνοφόρα (Ryder et al. 2003), το κριθάρι (Hammond et al. 1995), τη σόγια (Baylis et al. 1994) και τον αραβόσιτο (Barcelo et al. 1993), αλλά ασκεί μικρή ή καθόλου επίδραση στην τοξικότητα του Al στο σιτάρι και το μπιζέλι (Hodson & Evans 1995), καθώς και στο βαμβάκι (Li et al. 1989). Ενδεικτικά αναφέρεται ότι οι Galvez et al. (1991) διαπίστωσαν ότι οι αυξημένες συγκεντρώσεις Al αυξάνουν την συγκέντρωση της προλίνης στις ρίζες των γενοτύπων σόργου. Ωστόσο, άλλοι ερευνητές υποστήριξαν ότι η προλίνη δεν αυξάνεται στους βλαστούς και τις ρίζες διαφόρων γενοτύπων σόργου μετά από έκθεσή τους σε 200, 400 και 600 μM Al (Zaifnejad et al. 1997). Ακόμη, άλλοι ερευνητές παρατήρησαν ότι οι συγκεντρώσεις της προλίνης στο

βλαστό 5 διαφορετικών ποικιλιών αραβοσίτου δεν διέφεραν στατιστικώς σημαντικά, ενώ στη ρίζα καταγράφονταν στατιστικά σημαντικές αυξήσεις της προλίνης, ιδιαίτερα στις ανθεκτικές ποικιλίες (Khan et al. 2000). Η τοξικότητα του Al μπορεί να προκαλέσει βλάβη στη ρίζα σε τέτοιο βαθμό ώστε να μη μπορεί να απορροφήσει επαρκή ποσότητα νερού με αποτέλεσμα την ελάττωση της πρόσληψης θρεπτικών στοιχείων από τα φυτά (Foy 1984). Η αύξηση της συγκέντρωσης της προλίνης στους φυτικούς ιστούς, οφείλεται προφανώς στο ότι ο αντίστοιχος γενότυπος έχει την ικανότητα να ενεργοποιεί άμεσα τους μηχανισμούς βιοσύνθεσης του αμινοξέος αυτού. Η συσσώρευση της προλίνης φαίνεται να συνεισφέρει στη σταδιακή προσαρμογή των φυτών στις συνεχώς αυξανόμενες συγκεντρώσεις του Al εντός των ιστών τους. Οι υποθέσεις αυτές δεν είναι δυνατόν να υιοθετηθούν χωρίς περαιτέρω έρευνα και, επομένως, οι αλληλεπιδράσεις του Si με το Al θα πρέπει να διερευνηθούν σε περισσότερα φυτικά είδη και ποικιλίες.

Η παρούσα μελέτη αποτελεί την πρώτη προσέγγιση στην τεκμηρίωση της δυνατότητας χρησιμοποίησης του Si για την μείωση της καταπόνησης του Al στη μέντα, ένα φυτό της οικογένειας *Lamiaceae*. Διαπιστώθηκε ότι η έκθεση των φυτών στα 2 ή 4 mM Si απουσία Al, προκάλεσε μείωση των συγκεντρώσεων της προλίνης σε ποσοστά 16,3% ή 30,4%, αντίστοιχα, σε σχέση με τους μάρτυρες. Η μείωση αυτή υποδεικνύει ότι στην ομάδα των μαρτύρων υπήρχε πιθανώς κάποια μορφή καταπόνηση η οποία περιοριζόταν με την προσθήκη του Si, δεδομένου ότι η συγκέντρωση της προλίνης δεν αυξανόταν αλλά μειωνόταν σταδιακά με την αύξηση της συγκέντρωσης του Si.

Η έκθεση των φυτών στα 200 μ M Al απουσία Si, προκάλεσε, επίσης, μείωση των συγκεντρώσεων της προλίνης σε ποσοστό 20,7% σε σχέση με τους μάρτυρες. Ωστόσο, η προσθήκη 2 ή 4 mM Si κατά την έκθεση των φυτών στα 200 μ M Al, πυροδότησε αύξηση της προλίνης στα φύλλα και τους βλαστούς κατά 16,8% ή 28,2%, αντίστοιχα, σε σχέση με την προηγούμενη τιμή από την έκθεση των φυτών στα 200 μ M Al απουσία Si. Αυτά υποδεικνύουν ότι η προσθήκη των 200 μ M Al προκάλεσε επίσης μείωση των στρεσογόνων παραγόντων που υπήρχαν στους μάρτυρες, αλλά δεν ήταν αρκετή να προσφέρει τη δυνατότητα άμεσης ενεργοποίησης των μηχανισμών βιοσύνθεσης της προλίνης. Τη δυνατότητα αυτή προσέφερε η προσθήκη των 2 ή 4 mM Si, που διευκόλυνε την σταδιακή προσαρμογή των φυτών στις συνεχώς αυξανόμενες συγκεντρώσεις του Al εντός των ιστών τους.

Σε αντίθεση με τα 200 μM Al, η έκθεση των φυτών στα 350 μM Al απουσία Si, πυροδότησε την αύξηση της συγκέντρωσης της προλίνης στα φύλλα και τους βλαστούς κατά 11,1% σε σχέση με τους μάρτυρες. Η προσθήκη 2 ή 4 mM Si κατά την έκθεση των φυτών στα 350 μM Al, είχε ως αποτέλεσμα την αύξηση των συγκεντρώσεων της προλίνης στα φύλλα και τους βλαστούς κατά 11,8% ή 22,2%, αντίστοιχα, σε σχέση με τους μάρτυρες. Η σταδιακή αυτή αύξηση της προλίνης με την αύξηση της συγκέντρωσης του Si, πιθανώς υποδείκνυε ότι και η συγκέντρωση των 4 mM Si δεν ήταν αρκετή για τον περιορισμό της επαγόμενης από τα 350 μM Al τοξικότητας.

6.3 Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΟΥ Al ΚΑΙ ΤΟΥ Si ΣΤΙΣ ΣΥΓΚΕΝΤΡΩΣΕΙΣ ΤΗΣ ΜΗΛΟΝΙΚΗΣ ΔΙΑΛΔΕΨΗΣ ΣΤΑ ΦΥΛΛΑ ΜΕΝΤΑΣ ΟΠΩΣ ΜΕΤΡΗΘΗΚΑΝ ΜΕ ΔΙΑΦΟΡΙΚΗ ΦΑΣΜΑΤΟΦΩΤΟΜΕΤΡΙΑ

Στα φυτά παράγονται συνεχώς δραστικά είδη οξυγόνου (ROS) ως υποπροϊόντα διαφόρων μεταβολικών οδών που εντοπίζονται σε διάφορα μέρη των κυττάρων (Gratao et al. 2005). Για τον έλεγχο του επιπέδου των ROS και για την προστασία των κυττάρων, τα φυτά διαθέτουν αντιοξειδωτικά χαμηλού μοριακού βάρους, όπως το ασκορβικό οξύ, η ανηγμένη γλουταθειόνη και διάφορα αντιοξειδωτικά ένζυμα όπως το SOD και η CAT (Gratao et al. 2005). Στις περιπτώσεις καταπόνησεων από μέταλλα, τα φυτά διαθέτουν και πολλούς άλλους αμυντικούς μηχανισμούς, όπως η μείωση της πρόσληψης μετάλλων, η άντληση εκροών των μετάλλων που εισέρχονται στο κυτόσωμα (Hall 2002), η δέσμευσή τους από ενώσεις όπως τα οργανικά οξέα, τα αμινοξέα, η γλουταθειόνη και οι φυτοχελατίνες, ώστε να καταστήσουν τα μέταλλα αβλαβή στα αρχικά στάδια της εισόδου τους στο κύτταρο (Malecka et al. 2001). Ωστόσο, σε συνθήκες καταπόνησης, δεν αποκλείεται ο σχηματισμός των ROS να υπερβαίνει την αντιοξειδωτική ικανότητα εκκαθάρισης, δημιουργώντας έτσι οξειδωτική καταπόνηση που συνεπάγεται βλάβη στα βιομόρια (Davies 2003).

Η οξειδωτική καταπόνηση, που περιλαμβάνει και την τοξικότητα των μετάλλων, συνιστά βασικό παράγοντα πρόκλησης βλαβών σε φυτά που εκτίθενται σε διάφορες συνθήκες καταπόνησης. Φυτά με υψηλά επίπεδα αντιοξειδωτικών, είτε ενδογενών είτε επαγόμενων, παρουσιάζουν μεγαλύτερη αντίσταση στις οξειδωτικές βλάβες (Sudhakar et al. 2001).

Οι περιβαλλοντικές αυτές καταπονήσεις αυξάνουν το σχηματισμό των ROS που οξειδώνουν τα λιπίδια των μεμβρανών, τις πρωτεΐνες και τα νουκλεϊνικά οξέα (Gong et al. 2005). Τα φυτά αντιστέκονται στις οξειδωτικές καταπονήσεις, ενεργοποιώντας την δράση των αντιοξειδωτικών ενζύμων (Cuypers et al. 2002, Verma & Dubey 2003).

Ένα από τα πιο επιβλαβή αποτελέσματα των ROS και των προϊόντων τους είναι η υπεροξείδωση των λιπιδίων των μεμβρανών και η διαρροή ιόντων (Sharma & Dubey 2005). Η υπεροξείδωση των λιπιδίων, ως επακόλουθο της τοξικότητας του Al, έχει παρατηρηθεί σε πολλά είδη. Οι Cakmak και Horst (1991) ανέφεραν ότι η υπεροξείδωση των λιπιδίων αυξανόταν σε ποικιλίες σόγιας μετά την προσθήκη Al. Οι Yamamoto et al. (2001) επίσης διαπίστωσαν αύξηση της υπεροξείδωσης των λιπιδίων σε φυτά μπιζελιού τέσσερις ώρες μετά την προσθήκη Al. Σε αντίθεση με τους παραπάνω ερευνητές, οι Patricia et al. (2003) δεν διαπίστωσαν υπεροξείδωση λιπιδίων μετά την προσθήκη Al σε αραβόσιτο. Οι αναφορές αυτές υποδεικνύουν ότι ο βαθμός της οξειδωτικής καταπόνησης ποικίλει ανάλογα με το είδος του φυτού που εκτίθεται στην τοξικότητα του Al.

Έχει αναφερθεί ότι το ιόν Al^{+3} , που είναι η πιο τοξική μορφή του Al (Parker et al. 1988), επάγει την οξειδωτική καταπόνηση (Yamamoto et al. 2002, Jorge et al. 2003, Tamás et al. 2004) που συνδέεται με τις ελεύθερες ρίζες και την υπεροξείδωση των λιπιδίων στη σόγια (Cakmak & Horst 1991), στο μπιζέλι (Yamamoto et al. 2001) και στον καπνό (Ono et al. 1995, Yamamoto et al. 2000). Η οξειδωτική καταπόνηση που προκαλείται από το Al^{+3} μπορεί να επιφέρει ακόμη και κυτταρικό θάνατο, όπως παρατηρήθηκε σε ακρορρίζια κριθαριού (Pan et al. 2001) και σιταριού (Deslile et al. 2001). Η οξειδωτική καταπόνηση προκαλεί την αποικοδόμηση ποικίλων σημαντικών βιολογικά μορίων, όπως των λιπιδίων, των αμινοξέων, των πρωτεϊνών και των υδατανθράκων, με τελικό αποτέλεσμα τον σχηματισμό, μεταξύ άλλων ενώσεων, της μηλονικής διαλδεϋδης (Balestrasse et al. 2006). Η διαδικασία αυτή που λαμβάνει χώρα κυρίως στις βιομεμβράνες, είναι το πιο σοβαρό σύμπτωμα οξειδωτικής καταπόνησης σε φυτά και ζώα (Yamamoto et al. 2001, Jorge et al. 2003).

Στην παρούσα μελέτη διαπιστώθηκε ότι η έκθεση των φυτών στα 2 ή 4 mM Si απουσία Al, δεν επηρέασε τις συγκεντρώσεις της MDA στα φύλλα σε σχέση με τους μάρτυρες. Αντίθετα, η προσθήκη στα φυτά των 200 ή 350 μ M Al απουσία Si προκάλεσε στατιστικά σημαντικές αυξήσεις της MDA κατά 18% ή 28%, αντίστοιχα, σε σχέση με τους

μάρτυρες. Τα αποτελέσματά αυτά είναι σε συμφωνία με τα ευρήματα των Cakmak & Horst (1991) και Balestrasse et al. (2006) για τη σόγια, των Yamamoto et al. (2001) για το μπιζέλι, των Jorge et al. (2003) για το καλαμπόκι, καθώς και των Meriga et al. (2004) για το ρύζι, αφού και οι ερευνητές αυτοί διαπίστωσαν, μετά από προσθήκη Al^{+3} , σημαντική αύξηση των συγκεντρώσεων της MDA.

Ακόμη βρέθηκε ότι η προσθήκη 2 ή 4 mM Si στα εκτεθειμένα σε 200 μM Al φυτά, προκάλεσε σταδιακή μείωση των συγκεντρώσεων της MDA κατά 16% ή 23%, αντίστοιχα, σε σχέση με τους μάρτυρες. Ανάλογα αποτελέσματα καταγράφηκαν και στα εκτεθειμένα σε 350 μM Al φυτά. Οι προσθήκες των 2 ή 4 mM Si στα φυτά αυτά, προκάλεσαν μείωση των συγκεντρώσεων της MDA κατά 13% ή 16%, αντίστοιχα, σε σχέση με τους μάρτυρες.

Τα χαμηλότερα επίπεδα MDA που καταγράφονταν στα φυτά που αναπτύχθηκαν παρουσία Al και Si, υποδεικνύουν τον προστατευτικό ρόλο του Si στις κυτταρικές μεμβράνες. Η δράση του Si ενάντια στις οξειδωτικές βλάβες, έγκειται στην παρεμπόδιση της δομικής και λειτουργικής υποβάθμισης της διαπερατότητας των μεμβρανών (Shahnaz et al. 2011). Το Si αυξάνει, επίσης, τις ενζυματικές δραστηριότητες που συνδέονται με τα αντιοξειδωτικά αμυντικά συστήματα με στόχο την εξουδετέρωση των ROS και τη μείωση της υπεροξειδωσίας των λιπιδίων (Feng et al. 2009).

Στο σημείο αυτό δεν θα πρέπει να παραληφθεί να επισημανθεί και το γεγονός, ότι οι τιμές MDA που καταγράφηκαν στην παρούσα εργασία και παρουσιάζονται στον Πίνακα 5.3, είναι συγκριτικά πολύ χαμηλότερες από τις τιμές MDA που γενικά αναφέρονται στη βιβλιογραφία για άλλα φυτικά είδη. Θα πρέπει να επισημανθεί ότι η ασυμφωνία αυτή των τιμών δεν οφείλεται σε διαφορές μεταξύ των φυτικών ειδών, αλλά στην τελείως διαφορετική προσέγγιση της αναλυτικής μεθοδολογίας που εφαρμόστηκε στην παρούσα μελέτη.

Σε αυτήν την προσέγγιση, η μέτρηση του συμπλόκου της MDA με το θειοβαρβιτουρικό οξύ δεν διενεργήθηκε με την ευρύτερα χρησιμοποιούμενη μέθοδο των Heath και Packer (1968), η οποία στηρίζεται στη μέτρηση της απορρόφησης στα 532 nm και την επακόλουθη διόρθωσή της με την αφαίρεση της απορρόφησης στα 600 nm, προκειμένου να μην προσμετρηθεί στη μέτρηση του συμπλόκου της MDA και η θολρότητα του εκχυλίσματος του δείγματος. Και αυτό, γιατί στα φυτά απαντούν διάφοροι υδατάνθρακες όπως η γλυκόζη, η φρουκτόζη και η σακχαρόζη, καθώς και φλαβονοειδείς

ενώσεις όπως οι ανθοκυανίνες, που μπορούν να προκαλέσουν αύξηση των τιμών απορρόφησης στα 532 nm και να οδηγήσουν, έτσι, σε υπερεκτιμημένα αποτελέσματα.

Ακόμη, αποφασίστηκε να μην εφαρμοστεί και η μέθοδος των Du και Bramlage (1992), η οποία αποτελεί βελτιωμένη μορφή της μεθόδου των Heath και Packer (1968), γιατί προτείνει τη διόρθωση της παρενοχλήσης των υδατανθράκων σε φυτικούς ιστούς, όπως τα μήλα που είναι πλούσια σε υδατάθρακες, με την αφαίρεση από την απορρόφηση στα 532 nm όχι μόνο της απορρόφησης στα 600 nm αλλά και της απορρόφησης στα 440 nm, όπου απορροφούν οι υδατάνθρακες. Και αυτό, γιατί η μέθοδος αυτή, μολονότι βελτιωμένη, εξακολουθεί να πάσχει από τις παρενοχλήσεις φλαβονοειδών που τυχόν συνυπάρχουν στα δείγματα.

Επιπλέον, αποφασίστηκε να μην χρησιμοποιηθεί και η δεύτερη περισσότερο διαδεδομένη μέθοδος των Hodges et al. (1999), η οποία προτείνει τη διόρθωση των παρενοχλήσεων των φλαβονοειδών αφαιρώντας από την απορρόφηση στα 532 nm ενός δείγματος με θειοβαρβιτουρικό οξύ, την απορρόφηση στα 532 nm ενός εκχυλίσματος δείγματος στο οποίο δεν έχει προηγουμένως προστεθεί θειοβαρβιτουρικό οξύ. Και αυτό γιατί η διαδικασία αυτή όχι μόνο είναι πολύπλοκη και χρονοβόρα, αλλά και δεν διασφαλίζει την αποφυγή παρενοχλήσεων εφόσον υπάρχουν στο δείγμα και άλλες ουσίες εκτός της MDA, που αντιδρούν με το θειοβαρβιτουρικό οξύ.

Για τους παραπάνω λόγους, επιλέχθηκε και εφαρμόστηκε τελικά μια τελείως διαφορετική αναλυτική μεθοδολογία, η οποία επιτρέπει τη μέτρηση του συμπλόκου της MDA με θειοβαρβιτουρικό οξύ, με πολύ μικρές έως και καθόλου παρενοχλήσεις. Σύμφωνα με αυτήν την μεθοδολογία, το φάσμα του συμπλόκου της MDA με θειοβαρβιτουρικό οξύ καταγράφεται στην περιοχή μηκών κύματος 400-650 nm και, στη συνέχεια, γίνεται κατάλληλη μαθηματική επεξεργασία του ενλόγω φάσματος με το διαθέσιμο λογισμικό του φασματοφωτομέτρου, ώστε το αρχικό φάσμα να μετατραπεί μετά στο φάσμα 3^{ης} παραγώγου του αρχικού φάσματος. Στο διαφορικό αυτό φάσμα της 3^{ης} παραγώγου, όλες οι απότομες μεταβολές κλίσης του αρχικού φάσματος, οι οποίες τις περισσότερες φορές είναι αόρατες στο ανθρώπινο μάτι και μπορεί να οφείλονται στην παρουσία στο δείγμα διαφόρων ουσιών ή ενώσεων που παρενοχλούν την κλασική φωτομετρική μέτρηση αυξάνοντας τις πραγματικές τιμές της MDA, μετατρέπονται σε μια σειρά διαδοχικών κορυφών και κοιλάδων. Μεταξύ αυτών, το ύψος της κορυφής που

καταγράφεται γύρω στα 521 nm, διαπιστώθηκε ότι αποτελεί ένα πολύ αξιόπιστο μέτρο της περιεκτικότητας των δειγμάτων σε MDA. Η αποτίμηση των αναλυτικών χαρακτηριστικών της μεθόδου αυτής έχει δείξει ότι προσφέρει μεγάλη ταχύτητα χειρισμών, εξαιρετική ευαισθησία μέτρησης, ακρίβεια, επαναληψιμότητα και χαρακτηριστική αξιοπιστία.

Αξίζει ίσως ιδιαίτερα να επισημανθεί το γεγονός ότι η εφαρμογή της μεθοδολογίας αυτής στην ανάλυση των φύλλων της μέντας έδωσε τιμές 600-800 ng MDA/g ξηρών φύλλων (Πίνακας 5.3). Ωστόσο, η εφαρμογή της μεθοδολογίας των Heath και Packer (1968) στα ίδια δείγματα, έδωσε τιμές της περιοχής 1450-1600 ng MDA/g ξηρών φύλλων, ενώ της μεθοδολογίας των Hodges et al. (1999) έδωσε τιμές στην περιοχή 1100-1300 ng MDA/g ξηρών φύλλων.

6.4 Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΟΥ AL ΚΑΙ ΤΟΥ SI ΣΤΙΣ ΣΧΕΤΙΚΕΣ ΣΥΓΚΕΝΤΡΩΣΕΙΣ ΧΛΩΡΟΦΥΛΛΗΣ (ΑΥΘΑΙΡΕΤΕΣ ΤΙΜΕΣ SPAD) ΣΕ ΦΥΛΛΑ ΦΥΤΩΝ ΜΕΝΤΑΣ

Οι διάφορες οπτικές μέθοδοι μέτρησης της χλωροφύλλης, όπως ο μετρητής SPAD, που έχουν τα τελευταία χρόνια αναπτυχθεί, δίνουν γενικά μια ενδεικτική τιμή, η οποία εκφράζει την σχετική περιεκτικότητα της χλωροφύλλης αλλά όχι και την απόλυτη τιμή της ανά μονάδα επιφάνειας ή βάρους νωπού φύλλου. Επομένως, θα μπορούσε κανείς να υποθέσει ότι οι νέες αυτές γρήγορες και φθηνές μέθοδοι μέτρησης της χλωροφύλλης που αναπτύχθηκαν για εφαρμογή στους αγρούς, είναι υποδεέστερες των παραδοσιακών εργαστηριακών μεθόδων εκχύλισης των φύλλων και μέτρησης των συγκεντρώσεων της χλωροφύλλης που περιέχονται σε αυτά.

Ωστόσο, σε πολλές βιβλιογραφικές μελέτες υποστηρίζεται ότι οι τιμές SPAD συσχετίζονται τις περισσότερες φορές γραμμικά με την απόλυτη περιεκτικότητα των φύλλων σε συνολική χλωροφύλλη. Οι Ruiz-Espinoza et al. (2010) διαπίστωσαν γραμμική παλινδρόμηση μεταξύ των ενδείξεων SPAD και των αναλυτικών αποτελεσμάτων της κλασικής μεθόδου σε φύλλα βασιλικού, ενώ ο Yadava (1986) ανέφερε γραμμική συσχέτιση μεταξύ των ενδείξεων SPAD και της κλασικής μεθόδου σε φύλλα 22 διαφορετικών ειδών. Επίσης, οι Xian-Xiang & Vergara (1986) διαπίστωσαν σημαντική συσχέτιση μεταξύ των τιμών SPAD και της κλασικής μεθόδου σε φύλλα ρυζιού. Ακόμη, οι Marquard & Tipton (1987) βρήκαν υψηλή συσχέτιση μεταξύ των τιμών SPAD και της

κλασικής μεθόδου σε 12 διαφορετικά είδη. Επιπλέον, οι Himelrick et al. (1992) ανέφεραν γραμμική συσχέτιση μεταξύ των τιμών SPAD και της κλασικής μεθόδου σε φύλλα φράουλας, ενώ οι Azia και Stewart (2007) διαπίστωσαν υψηλή συσχέτιση μεταξύ των τιμών SPAD και της κλασικής μεθόδου σε φύλλα πεπονιού.

Ωστόσο, έχουν παρατηρηθεί σε ορισμένες καλλιέργειες και παρεκκλίσεις μεταξύ των εξισώσεων παλινδρόμησης των τιμών SPAD και των απόλυτων τιμών περιεκτικότητας χλωροφύλλης (Campbell et al. 1990, Fanizza et al. 1991, Yamamoto et al. 2002). Οι παρεκκλίσεις αυτές έχουν εν μέρει αποδοθεί σε διαφορές του ειδικού βάρους των φύλλων (SLW), ενός δείκτη πάχους των φύλλων που επηρεάζει την περιεκτικότητα των φύλλων σε χλωροφύλλες α και β καθώς και σε συνολική χλωροφύλλη (Yamamoto et al. 2002). Και αυτό γιατί η αύξηση του πάχους του φύλλου προκαλεί αύξηση της ανάκλασης και μείωση της διαπερατότητάς του (Knapp & Carter 1998), παράγοντες που καθορίζουν τις τιμές SPAD ανάλογα με το είδος της καλλιέργειας, τις συνθήκες ανάπτυξης και τα στάδια ανάπτυξης (Yamamoto et al. 2002).

Η τοξική δράση των μετάλλων στη βιοσύνθεση της χλωροφύλλης έχει ευρύτερα διερευνηθεί (Clijsters & Van Assche 1985, Baszynski 1986). Οι Shamsi et al. (2006) διαπίστωσαν σημαντική μείωση της χλωροφύλλης σε σόγια μετά την έκθεση των φυτών στην επίδραση Al (150 $\mu\text{mol/L}$) σε όξινο περιβάλλον (pH 4,0). Αντιθέτως, αισθητή αύξηση της συγκέντρωσης της χλωροφύλλης και των καροτενοειδών διαπίστωσαν άλλοι ερευνητές σε σπανάκι, μετά από έκθεση των φυτών σε χαμηλές συγκεντρώσεις Cu (Baszynski & Tukendorf 1984), ή μετά από καλλιέργεια διαφόρων φυτικών ειδών σε μεταλλοφόρες περιοχές (Ouzounidou 1993).

Οι βιβλιογραφικές αυτές αναφορές, μολονότι αντιφατικές μεταξύ τους, δεν έρχονται σε αντίθεση με τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης. Από τους Πίνακες 5.4 και 5.5 φαίνεται ότι η έκθεση των φυτών στα 200 μM Al+2 mM Si προκάλεσε στατιστικά οριακή ($P=0,058$) αύξηση της μέσης τιμής SPAD σε σχέση με τους μάρτυρες, ενώ η έκθεση των φυτών στα 350 μM Al+2 mM Si προκάλεσε, αντίθετα, στατιστικά οριακή ($P=0,062$) μείωση της μέσης τιμής SPAD σε σχέση με τους μάρτυρες, γεγονός που δικαιολογεί και τις εκτεταμένες χλωρώσεις που παρατηρήθηκαν στα φυτά αυτής της μεταχείρισης. Ακόμη διαπιστώνεται, ότι η μειωμένη SPAD που σημειώθηκε κατά την έκθεση των φυτών στα 350 μM Al+2 mM Si παρουσίασε στατιστικά οριακή ($P=0,069$)

βελτίωση όταν αντί των 2 mM Si προστέθηκαν 4 mM Si (μεταχείριση 350 μ M Al+4 mM Si). Τα αποτελέσματα αυτά υποδεικνύουν ότι η συγκέντρωση των 2 mM Si, μολονότι ήταν αρκετή για την αντιμετώπιση της επαγόμενης από τα 200 μ M Al τοξικότητας και την ενεργοποίηση της σύνθεσης της χλωροφύλλης, ήταν ανεπαρκής για την επαγόμενη από τα 350 μ M Al τοξικότητας.

Τα αποτελέσματα της παρούσης έρευνας δεν έρχονται σε αντίθεση με τη μελέτη των Tomiooka et al. (2007), οι οποίοι κατέγραψαν αύξηση της χλωροφύλλης και γενικότερα της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας σε αρτίβλαστα του *Quercus serrata* μετά από επίδραση Al για μεγάλο χρονικό διάστημα (17 μήνες). Οι ίδιοι ερευνητές ακόμη υποστήριξαν ότι το Al μπορεί να δρά ως ενεργοποιητής διαφόρων μεταβολικών διεργασιών που ευνοούν την ανάπτυξη του φυτού. Επίσης, τα αποτελέσματα αυτά είναι σε συμφωνία με τα ευρήματα της Giannakoula (2009), η οποία μελετώντας την επίδραση του Al σε δύο καθαρές σειρές καλαμποκιού με διαφορετική ανθεκτικότητα ως προς το Al, διαπίστωσε ότι, μολονότι στην ευαίσθητη καθαρή σειρά παρατηρήθηκε κατακόρυφη μείωση της συγκέντρωσης της χλωροφύλλης, στην ανθεκτική σειρά παρατηρήθηκε αύξηση της συγκέντρωσης της χλωροφύλλης σε όλες τις συγκεντρώσεις Al και διατύπωσε την άποψη ότι αυτό πιθανώς οφείλεται στην ενεργοποίηση πολλών μεταβολικών λειτουργιών, μεταξύ των οποίων και η σύνθεση της χλωροφύλλης. Ακόμη, τα ευρήματα αυτά είναι σε συμφωνία με τους Lima et al. (2016), οι οποίοι ανέφεραν ότι το Si προκάλεσε αύξηση της συνολικής χλωροφύλλης σε φυτά *Eucalyptus platyphylla* που αναπτύχθηκαν παρουσία Al και διατύπωσαν την άποψη ότι η επίδραση αυτή σχετιζόταν με τη μείωση της οξειδωσης των μεμβρανών, όπως αυτό υποδεικνυόταν από τις μετρήσεις της MDA. Ευεργετική επίδραση του Si στη σύνθεση της χλωροφύλλης διαπιστώθηκε επίσης και από τους Bharwana et al. (2013) σε φυτά βαμβακιού εκτεθειμένα σε τοξικότητα μολύβδου. Οι Paula et al. (2015) επίσης ανέφεραν, ότι η εφαρμογή Si σε φυτά καλαμποκιού που είχαν εκτεθεί σε τοξικότητα Zn προκάλεσε αύξηση της συνολικής χλωροφύλλης κατά 7,3% σε σχέση με τους μάρτυρες.

6.5 Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΟΥ AI ΚΑΙ ΤΟΥ Si ΣΤΟ ΔΕΙΚΤΗ ΒΛΑΣΤΗΣΗΣ ΚΑΝΟΝΙΚΟΠΟΙΗΜΕΝΗΣ ΔΙΑΦΟΡΑΣ (NDVI) ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ ΜΕΝΤΑΣ

Ο δείκτης βλάστησης κανονικοποιημένης διαφοράς (Normalized Difference Vegetation Index, NDVI) υποδεικνύει την ζωτικότητα της βλάστησης. Επομένως, κατά τη διάρκεια των αρχικών σταδίων της ανάπτυξης των φυτών, η συγκέντρωση της χλωροφύλλης είναι σχετικά χαμηλή έναντι των καροτενοειδών και, έτσι, το χρώμα των φύλλων αναμένεται να είναι ανοιχτό πράσινο. Καθώς τα φυτά ωριμάζουν, η αύξηση της συγκέντρωσης της χλωροφύλλης είναι ανάλογη με αυτή των άλλων χρωστικών και έτσι το χρώμα των φύλλων εμφανίζεται από πράσινο έως σκούρο πράσινο μέχρι την γήρανσή τους, οπότε η σύνθεση της χλωροφύλλης αναστέλλεται, με συνέπεια να μειώνεται η απορρόφηση του κυανού και ερυθρού φωτός. Στο γερασμένο φυτό, κυριαρχούν τώρα άλλες χρωστικές ουσίες εκτός της χλωροφύλλης, με συνέπεια τα φύλλα να εμφανίζονται με ένα κίτρινο έως καφετί χρώμα.

Από τα παραπάνω γίνεται σαφές, ότι ο δείκτης NDVI είναι άρρηκτα συνδεδεμένος με την αύξηση και την ανάπτυξη των φυτών. Η διαχρονική αύξηση της τιμής του σε μελέτες και αναλύσεις χρονοσειρών, αντικατοπτρίζει την αύξηση των βιοχημικών και φυσιολογικών ρυθμών ανάπτυξης των φυτών, όπως έντονη βλαστική και αναπαραγωγική ανάπτυξη (ανθοφορία, καρποφορία) λόγω έντονης φωτοσυνθετικής δραστηριότητας, καθώς και ικανοποιητική συσχέτιση με την τελική παραγωγή βιομάζας στο τέλος μιας βλαστικής ή καλλιεργητικής περιόδου. Αντίθετα, βαθμιαία πτώση στις τιμές του NDVI υποδηλώνει καταπονήσεις από έλλειψη νερού ή υπερβολικά υψηλές για την εποχή ή για τα φυτά θερμοκρασίες, οι οποίες οδηγούν σε μείωση του ρυθμού φωτοσύνθεσης και, τελικά, σε ποιοτική και ποσοτική υποβάθμισή τους με την παρακάτω σειρά:

Καταπόνηση-Μάρανση > Ξήρανση > Θάνατος

Από την μελέτη του Πίνακα 5.6 γίνεται σαφές ότι η έκθεση των φυτών στα 200 ή 350 μM Al, στα 200 μM Al+2 mM Si, στα 200 μM Al+4 mM Si, καθώς και στα 350 μM Al+4 mM Si προκάλεσε την στατιστικά σημαντική ή οριακή αύξηση του δείκτη NDVI σε σχέση με τους μάρτυρες. Ωστόσο, η έκθεση των φυτών στα 350 μM Al+2 mM Si δεν είχε επίδραση στο δείκτη σε σχέση με τους μάρτυρες, γεγονός που υποδεικνύει ότι η συγκέντρωση των 2 mM Si ήταν αρκετή για την αντιμετώπιση της επαγόμενης από τα 200

μM Al τοξικότητας και την ενεργοποίηση της σύνθεσης της χλωροφύλλης, αλλά ανεπαρκής για την επαγόμενη από τα $350 \mu\text{M}$ Al τοξικότητας, η οποία απαιτούσε μεγαλύτερη συμμετοχή Si.

6.6 Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΟΥ Al ΚΑΙ ΤΟΥ Si ΣΤΗ ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΣΗ

Μολονότι το φως είναι απαραίτητο για τη λειτουργία της φωτοσύνθεσης, όταν η έντασή του είναι μεγαλύτερη από αυτή που χρειάζονται τα φυτά για τον κορεσμό της φωτοσύνθεσης, παρατηρείται το φαινόμενο της φωτοαναστολής της φωτοσύνθεσης (Bertamini & Nedunchezian 2003). Το φαινόμενο αυτό παρατηρείται όταν ο ρυθμός μεταφοράς των ηλεκτρονίων από τις αντέννες του PSII στα κέντρα αντίδρασής του, υπερβαίνει την ταχύτητα μεταφοράς από τα κέντρα αντίδρασης του PSII στην αλυσίδα μεταφοράς τους προς το PSI (Choudhury & Behera 2001).

Έχει διατυπωθεί η άποψη ότι η φωτοαναστολή της φωτοσύνθεσης είναι κυρίως το αποτέλεσμα της δημιουργίας φωτοχημικά ανενεργών κέντρων αντίδρασης στο PSII (Aro et al. 1993). Όταν κάτω από ακραίες περιβαλλοντικές συνθήκες απορροφηθεί φως σε περίσσεια, η πλεονάζουσα ενέργεια πρέπει να διαχυθεί, διαφορετικά οι μεμβράνες των χλωροπλαστών θα υποστούν καταστροφή από οξειδωση (Foyer et al. 1994). Στις περιπτώσεις αυτές, η μερική απενεργοποίηση του PSII και η απώλεια της φωτεινής ενέργειας υπό μορφή θερμότητας, λειτουργεί ως βραχυπρόθεσμη προστασία έναντι της φωτοοξειδωσης, συμβάλλοντας έτσι ουσιαστικά στην προστασία της φωτοχημικής λειτουργίας (Wegner et al. 1993, Aro et al. 1993).

Επιπλέον, η έκθεση των φυτών σε μια σειρά περιβαλλοντικών καταπονήσεων, όπως η ξηρασία και η τοξικότητα μετάλλων, μπορεί να προκαλέσει μείωση της φωτοσύνθεσης (Pereira et al. 2000, Peixoto et al. 2002), με επακόλουθο την αύξηση της πλεονάζουσας ενέργειας διέγερσης, που μπορεί να οδηγήσει σε αναγωγή του O_2 και συνεπώς στη δημιουργία ενεργών μορφών οξυγόνου (Smirnoff 1993, Asada 1996, Osmond et al. 1997) που μπορούν να προκαλέσουν θάνατο των κυττάρων, αφού καθιστούν τα φυτά ανίκανα να αναγεννήσουν τις βιομεμβράνες τους (Quartacci et al. 1997).

Η φωτοαναστολή μπορεί να αναγνωρισθεί από τη μείωση της μέγιστης απόδοσης των φωτονίων της φωτοσύνθεσης ή από τη μείωση του λόγου Fv/Fm (Werner et al. 2001), αφού έχει διαπιστωθεί ότι η μέγιστη απόδοση των φωτονίων της φωτοσύνθεσης και ο λόγος Fv/Fm συνδέονται γραμμικά (Bjorkman & Demmig 1987, Adams & Demmig 1990, Kao & Tsai 1998). Η γραμμική αυτή συσχέτιση επιτρέπει τη χρησιμοποίηση του λόγου Fv/Fm για την εκτίμηση της λειτουργίας της φωτοσυνθετικής λειτουργίας. Μείωση του λόγου αυτού σε φυτά τα οποία έχουν προηγουμένως προσαρμοστεί στο σκοτάδι, υποδηλώνει φωτοαναστολή του PSII, το οποίο θεωρείται ότι διαδραματίζει κυρίαρχο ρόλο στη φωτοσύνθεση κάτω από συνθήκες περιβαλλοντικής καταπόνησης (Barber & Anderson 1991, Baker 1991).

6.6.1. Η εκτίμηση της φωτοσυνθετικής λειτουργίας με χρήση της μεθόδου φθορισμού της χλωροφύλλης

Είναι γνωστό, ότι το μεγαλύτερο μέρος της φωτεινής ακτινοβολίας που δεσμεύεται από τα μόρια της χλωροφύλλης, χρησιμοποιείται στις φωτοχημικές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης, ενώ η πλεονάζουσα ενέργεια είτε επανεκπέμπεται ως φθορισμός, είτε χάνεται με τη μορφή θερμότητας. Οι διαδικασίες αυτές δρουν ανταγωνιστικά, όταν δηλαδή αυξάνεται η απόδοση ενός εκ των τριών, μειώνεται η απόδοση των υπολοίπων. Έτσι, με την μέτρηση του φθορισμού των μορίων της χλωροφύλλης, καταγράφονται πληροφορίες σχετικές με την απόδοση των φωτοχημικών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης (White & Critchley 1999).

Η μέτρηση του φθορισμού της χλωροφύλλης είναι μια εύκολη σχετικά και αξιόπιστη διαδικασία με την οποία καταγράφονται πλήθος παραμέτρων που σχετίζονται με τη λειτουργία του φωτοσυνθετικού μηχανισμού και χρησιμοποιούνται για την μελέτη της επίδρασης διαφόρων περιβαλλοντικών παραγόντων στη φωτοσύνθεση (Schreiber et al. 1994, Maxwell & Johnson 2000, Baker & Rosenqvist 2004). Κατά την έναρξη αυτής της διαδικασίας, όλα τα κέντρα αντίδρασης είναι ανοικτά και οξειδωμένα, αφού τα φυτά ή τα μέρη των φυτών έχουν προηγουμένως τοποθετηθεί στο σκοτάδι. Μέρη φυτών που έχουν προσαρμοστεί στο σκοτάδι, αποκρίνονται σε μια ξαφνική αύξηση έντασης του φωτός με μεταβολές του φθορισμού της χλωροφύλλης. Ο φθορισμός που εκπέμπεται σε 50 μs ύστερα από το φωτισμό του δείγματος, όταν θεωρητικώς όλα τα ενεργά κέντρα του PSII

είναι ανοικτά και υπάρχει μια ελεύθερη ροή ηλεκτρονίων, θεωρείται ως ο ελάχιστος φθορισμός (F_0).

Ως μέγιστος φθορισμός (F_m) θεωρείται ο φθορισμός που προκαλείται από φως συνεχούς έντασης. Τα ενεργά κέντρα του PSII είναι τώρα κλειστά, ο αποδέκτης ηλεκτρονίων (QA) πλήρως αναγμένος και η ροή των ηλεκτρονίων εμποδίζεται, επειδή η ποσότητα του QA δεν μπορεί να μεταφέρει τα ηλεκτρόνια αρκετά γρήγορα, έτσι ώστε να συμβαδίσει με την εισροή των φωτονίων, με αποτέλεσμα να εμφανίζεται η μέγιστη κβαντική απόδοση του PSII και η μέγιστη εκπομπή φθορισμού (F_m). Η διαφορά στην ένταση φθορισμού μεταξύ των κλειστών και ανοικτών κέντρων αντίδρασης ($F_v = F_m - F_0$), καλείται μέγιστος μεταβαλλόμενος φθορισμός (F_v). Η διαφορά αυτή ουσιαστικά αντιστοιχεί στο μέρος της απορροφημένης φωτεινής ενέργειας που θα χρησιμοποιούνταν στη φωτοσύνθεση εάν όλα τα κέντρα αντίδρασης ήταν ανοικτά.

Από τα αποτελέσματα των Πινάκων 5.7, 5.8 και 5.9 συνάγεται ότι η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας, προκάλεσε σημαντική αύξηση των τιμών F_0 σε σχέση με τους μάρτυρες. Η σημαντική αυτή αύξηση διατηρήθηκε ακόμη και όταν η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al συνοδεύονταν από την προσθήκη 2 mM Si. Ωστόσο, η προσθήκη, αντί των 2 mM, 4 mM Si προκάλεσε την στατιστικά οριακή μείωση της παραμέτρου F_0 στις μεταχειρίσεις τόσο των 200 όσο και των 350 μM Al, σε τελικές τιμές οι οποίες δεν διέφεραν σημαντικά σε σχέση με αυτήν των μαρτύρων. Επομένως, η προσθήκη των 4 αντί των 2 mM Si μπορούσε να εξομαλύνει την επαγόμενη από το Al αύξηση των τιμών F_0 .

Η αύξηση του F_0 είναι χαρακτηριστικό της απενεργοποίησης των αντιδρώντων κέντρων του PSII (Baker & Horton 1987). Η ευαισθησία του F_0 στις περιβαλλοντικές πιέσεις, που προκαλούν δομικές αλλοιώσεις στις φωτοσυνθετικές χρωστικές του PSII και βλάβη των κέντρων αντίδρασης του PSII (Baker & Horton 1987), μελετήθηκε πρωταρχικά από τους Krause & Weis (1984). Αύξηση της τιμής F_0 από την επίδραση υψηλών θερμοκρασιών (Schreiber & Berry 1977), φωτοαναστολής (Barenyl & Krause 1985) και τοξικότητας Al (Moustakas et al. 1995, 1997), έχει επισημανθεί και από άλλους ερευνητές. Σύμφωνα με τους Schreiber & Armond (1978), η αύξηση της παρεμπόδισης της μεταφοράς της ενέργειας ενεργοποίησης από τις αντέννες του PSII στα ενεργά κέντρα αντίδρασης, προκαλεί την άνοδο του αρχικού επιπέδου φθορισμού. Οι Bolhar-Nordenkamp et al. (1989) ανέφεραν, επιπλέον, ότι η ολική ή μερική βλάβη των κέντρων

αντίδρασης του PSII, συντελεί στην αύξηση του F_o . Επιπλέον, οι Moustakas et al. (1993) υποστήριξαν ότι η τοξική δράση του Al προκάλεσε αύξηση του F_o και βλάβη των κέντρων αντίδρασης του PSII (Demming & Bjorkman 1987). Αποτέλεσμα αυτών, είναι το κλείσιμο των κέντρων αντίδρασης του PSII και η αναστολή των πρωταρχικών φωτοσυνθετικών αντιδράσεων, κυρίως ανάμεσα στην QA που είναι ο αρχικός δέκτης ηλεκτρονίων και την QB.

Οι Πίνακες 5.7, 5.8 και 5.9 υποδεικνύουν ακόμη την στατιστικά σημαντική ή οριακή μείωση των παραμέτρων F_m και F_v σε σχέση με τους μάρτυρες, μετά την προσθήκη των 200 ή 350 μM Al στα φυτά της μέντας. Στην περίπτωση της προσθήκης των 200 μM Al, η μείωση αυτή διατηρείται ακόμη και μετά την προσθήκη των 2 mM Si, αλλά εκμηδενίζεται με την προσθήκη των 4 mM Si. Στην περίπτωση πάλι της προσθήκης των 350 μM Al, η αρχική μείωση των παραμέτρων F_m και F_v εκμηδενίζεται με την προσθήκη τόσο των 2 όσο και των 4 mM Si. Η συμπεριφορά αυτή είναι ένδειξη της βλάβης του PSII (Baker & Horton 1987), καθώς επίσης και των περιοχών προέλευσης του δότη και του δέκτη ηλεκτρονίων (Neubauer & Schreiber 1987, Schmidt et al. 1990).

Η τιμή F_v αντανακλά την ισορροπία ανάμεσα στις QA και QB, με αποτέλεσμα η αύξηση της τιμής F_v να συμπίπτει με την επιβράδυνση της ροής ηλεκτρονίων στο PSII (Papageorgiou 1975) και, επομένως, το μέγεθος του μεταβαλλόμενου φθορισμού F_v να αποτελεί έναν αξιόπιστο δείκτη της ικανότητας μεταφοράς ηλεκτρονίων στο PSII (Havaux & Lannoye 1985c). Η ανασχεση της τιμής του μεταβαλλόμενου φθορισμού F_v παρουσία Al, δηλώνει την ανασταλτική δράση του μετάλλου στην φωτοοξειδωτική θέση του PSII (Havaux & Lannoye 1985a, 1985c). Οι Moustakas et al. (1997) διαπίστωσαν ότι τα τοξικά συμπτώματα του Al στη φωτοσυνθετική λειτουργία των φυτών, εντοπίζονται στην αναστολή της μεταφοράς ηλεκτρονίων με την παρεμπόδιση την οξειδωτικής θέσης των κέντρων αντίδρασης του PSII. Βλάβη της φωτοσυνθετικής λειτουργίας από καταπονήσεις όπως η καταπόνηση ξηρασίας, έχουν επισημάνει και άλλοι ερευνητές (De Prado et al. 1992, Van Rensburg & Kruger 1993). Σύμφωνα όμως με τις παρατηρήσεις των Lichtenthaler & Rinderle (1988), η αυξημένη τιμή του F_v υποδηλώνει καλύτερες λειτουργικές συνθήκες του φωτοσυνθετικού μηχανισμού, παρόλο που σε προηγούμενες μελέτες έχει υποστηριχθεί η άποψη ότι η σχετική αύξηση του μεταβαλλόμενου φθορισμού F_v υπό την επίδραση ακραίων περιβαλλοντικών καταπονήσεων, σχετίζεται με βλάβη της

φωτοοξειδωτικής λειτουργίας του PSII (Sundbom & Oquist 1982, Havaux & Lannoye 1985c).

Σύμφωνα με τους Khamis et al. (1990), η ικανότητα των ανοικτών κέντρων αντίδρασης του PSII, δηλ. της κατάστασης όπου ο πρώτος δέκτης ηλεκτρονίων QA είναι οξειδωμένος, εκφράζεται από το λόγο Fv/Fm (Lichtenthaler & Rinderle 1988, Ogren & Baker 1985). Είναι γνωστό, ότι ο λόγος Fv/Fm χρησιμοποιείται για την εκτίμηση της αποδοτικότητας των φωτονίων στις αρχικές φωτοχημικές αντιδράσεις του PSII (Havaux & Lannoye 1985c, Moustakas et al. 1995), ενώ θα μπορούσε να χρησιμοποιηθεί και ως δείκτης της ικανότητας μεταφοράς ηλεκτρονίων στο PSII (Khamis et al. 1990). Οποιαδήποτε μείωση του λόγου αυτού (Fv/Fm), είναι ένας ποσοτικός δείκτης μείωσης της μέγιστης απόδοσης της αρχικής φωτοχημείας του PSII. Με το λόγο Fv/Fm επιτυγχάνεται η μέτρηση της αποδοτικότητας της απορροφούμενης ενέργειας από τις αντέννες του PSII και η μεταφορά από τα κέντρα αντίδρασης του PSII για την απόδοση της στις φωτοχημικές αντιδράσεις (Baker et al. 1990).

Από τα αποτελέσματα που παραθέτονται στους Πίνακες 5.10, 5.11 και 5.12, διαπιστώνεται ότι η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας προκάλεσε σημαντικές μειώσεις των τιμών Fv/Fm σε σχέση με τους μάρτυρες. Οι μειώσεις μάλιστα αυτές, οι οποίες υποδεικνύουν σημαντικές καταπονήσεις στις αντίστοιχες μεταχειρίσεις, ήταν ανάλογες των επιπέδων προσθήκης του Al, αφού στην προσθήκη των 350 μM ήταν στατιστικά μεγαλύτερες από αυτές των 200 μM Al. Ωστόσο, όταν η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al συνοδευόταν από την προσθήκη των 4 mM Si, οι τιμές Fv/Fm παρουσίαζαν σημαντικές αυξήσεις σε σχέση με τους μάρτυρες, με τιμές κυμαινόμενες μεταξύ 0,800 και 0,850, γεγονός που υποδείκνυε υγιή φυτά με άριστη φωτοσυνθετική δραστηριότητα. Σε περίπτωση όμως που η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al συνοδευόταν από προσθήκη 2 αντί των 4 mM Si, οι τιμές Fv/Fm, μολονότι παρουσίαζαν σημαντικές αυξήσεις, παρέμεναν χαμηλότερες από τα κατώτερα όρια της περιοχής 0,800-0,850, γεγονός που έδειχνε ότι οι μεταχειρίσεις αυτές συνέχιζαν να είναι εκτεθειμένες στην καταπόνηση Al.

Μείωση του λόγου Fv/Fm κατέγραψαν επίσης και οι Perreira et al. (2000) καθώς και οι Peixoto et al. (2002) σε υποκείμενα λεμονιάς και σε φυτά σόργου, αντίστοιχα, μετά από επίδραση Al, γεγονός που υποδεκνύει μείωση της φωτοχημικής απόδοσης του PSII. Ανάλογες παρατηρήσεις έγιναν και σε φυτά καλαμποκιού σε συνθήκες έλλειψης NO_3 και

ταυτόχρονης επίδρασης υψηλής ακτινοβολίας (Khamis et al. 1990) ή χαμηλής θερμοκρασίας, αντίστοιχα (Baker et al. 1990). Οι Liu et al. (2006) επίσης ανέφεραν ότι η μέγιστη φωτοχημική απόδοση του PSII με βάση τον λόγο F_v/F_m μειώνεται, όταν υπάρχει έκθεση των φυτών σε υψηλές εντάσεις φωτός.

Χρήσιμες πληροφορίες σχετικά με την απόδοση της φωτοσύνθεσης, μπορεί να δώσει και ο λόγος F_v/F_o , που εκφράζει την ικανότητα παροχής ηλεκτρονίων καθώς και την ταχύτητα της φωτοσυνθετικής μετατροπής των κβάντων στα κέντρα αντιδράσεων του PS II. Από τα αποτελέσματα των Πινάκων 5.10, 5.11 και 5.12, συνάγεται ότι η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας, προκάλεσε σημαντικές μειώσεις των τιμών F_v/F_o σε σχέση με τους μάρτυρες, οι οποίες ήταν ανάλογες των επιπέδων προσθήκης του Al. Ωστόσο, όταν η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al συνοδευόταν από την προσθήκη των 4 mM Si, οι τιμές F_v/F_o παρουσίαζαν σημαντικές αυξήσεις σε σχέση με τους μάρτυρες, κυμαινόμενες μεταξύ 4,3 και 4,5, γεγονός που υποδεικνύει άριστη φωτοσυνθετική δραστηριότητα. Σε περίπτωση όμως που η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al συνοδευόταν από προσθήκη 2 αντί των 4 mM Si, οι τιμές F_v/F_o , μολονότι παρουσίαζαν σημαντικές αυξήσεις, εξακολουθούσαν να είναι χαμηλότερες της τιμής 4,0, γεγονός που υποδείκνυε μειωμένη φωτοσυνθετική δραστηριότητα. Γενικά, η συμπεριφορά του λόγου του μεταβαλλόμενου προς τον αρχικό φθορισμό F_v/F_o παρουσία Al, ήταν παρόμοια προς αυτήν που παρατηρήθηκε και στον λόγο F_v/F_m , όπου είχαμε σημαντική μείωση των τιμών. Στο σημείο αυτό αξίζει ίσως να αναφερθεί και η παρατήρηση των Havaux και Lannoye (1985b) και Pereira et al. (2000) σχετικά με τη μείωση του λόγου F_v/F_o μετά από προσθήκη Al σε φυτά καλαμποκιού, ότι η μείωση αυτή υποδηλώνει βλάβη της δομής των θυλακοειδών, που επηρεάζει έμμεσα τη μεταφορά των ηλεκτρονίων, ανεξάρτητα του εάν αυτή η μείωση προέρχεται από αύξηση του F_o ή μείωση του F_v .

Χρήσιμες πληροφορίες σχετικά με την απόδοση της φωτοσύνθεσης, παρέχονται πολλές φορές και από την παράμετρο 'Επιφάνεια' (A_{rea}), που σχετίζεται με το απόθεμα των φορέων ηλεκτρονίων ανά αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων. Ωστόσο, από τους Πίνακες 5.13, 5.14 και 5.15, διαπιστώνεται ότι δεν υπήρξε καμία στατιστικά σημαντική διαφορά μεταξύ των διαφόρων μεταχειρίσεων και της ομάδας των μαρτύρων, μολονότι οι μεταχειρίσεις των 200 ή 350 μM Al με προσθήκη 4 mM Si παρουσίαζαν κάποιες αριθμητικές αλλά όχι στατιστικά σημαντικές διαφορές σε σχέση με τους μάρτυρες. Στο

σημείο αυτό αξίζει ίσως ιδιαίτερα να επισημανθεί το γεγονός ότι τα παραπάνω αποτελέσματα της στατιστικής ανάλυσης θα πρέπει ίσως να ληφθούν υπόψη με επιφύλαξη, δεδομένης της μεγάλης παραλλακτικότητας των μετρήσεων και του πολύ περιορισμένου αριθμού των επαναλήψεων.

Χρήσιμες πληροφορίες σχετικά με την απόδοση της φωτοσύνθεσης παρέχονται συχνά και από τον δείκτη απόδοσης (PI), που αποτελεί έναν φωτοσυνθετικό δείκτη της απόδοσης της μετατροπής ενέργειας από τα φωτόνια που απορροφούνται από τη φωτοσυλλεκτική κεραία του PSII έως την αναγωγή της QB. Από τα αποτελέσματα των Πινάκων 5.13, 5.14 και 5.15, διαπιστώνεται ότι η πρώτη προσθήκη των 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας προκάλεσε σημαντικές μειώσεις του δείκτη σε σχέση με τους μάρτυρες, οι οποίες ήταν ανάλογες των επιπέδων προσθήκης του Al. Ωστόσο, όταν η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al συνοδεύτηκε από την προσθήκη των 2 ή 4 mM Si, αντίστοιχα, παρουσιάστηκαν στατιστικά σημαντικές αυξήσεις του δείκτη σε σχέση με τις προηγούμενες τιμές, οι οποίες όμως εξακολουθούσαν να είναι μικρότερες από αυτές των μαρτύρων.

6.6.2 Η εκτίμηση της φωτοσυνθετικής λειτουργίας με χρήση της μεθόδου ανταλλαγής αερίων

Η φωτοσυνθετική λειτουργία επηρεάζεται από έναν μεγάλο αριθμό μετάλλων, μεταξύ των οποίων το Al κατέχει κύρια θέση, αφού εμπλέκεται άμεσα στην φωτοσυνθετική διαδικασία της μεταφοράς ηλεκτρονίων και αναστέλλει την σταθεροποίηση του CO_2 (Krupa & Baszynski 1995, Clijsters & Van Assche 1985, Prasad 1997, Prasad & Hagemeyer 1999). Έχει επανειλημμένα αποδειχθεί ότι τα φυτά που εκτίθενται σε τοξικές συγκεντρώσεις μετάλλων, παρουσιάζουν αυξημένη στοματική αντίσταση και ως εκ τούτου μειωμένη στοματική αγωγιμότητα. Παρόλα αυτά, η σπουδαιότητα του ρόλου της μειωμένης στοματικής αγωγιμότητας που προκαλείται από μέταλλα στην αναστολή της φωτοσύνθεσης δεν έχει ακόμη επαρκώς διερευνηθεί. Πολλοί ερευνητές επισημαίνουν ότι η διαδικασία που συμβάλλει ουσιαστικά στη μείωση της φωτοσύνθεσης σε φυτά που έχουν υποστεί επίδραση μετάλλων είναι το κλείσιμο των στομάτων (Carlson et al. 1975, Prasad 1996), ενώ άλλοι υποστηρίζουν ότι η αύξηση της στοματικής αντίστασης είναι δευτερεύουσας σημασίας, αφού τα μέταλλα παίζουν

πρωταρχικούς ρόλους στις μεταβολικές διαδικασίες της φωτοσύνθεσης (Van Assche & Clijsters 1993). Επιπλέον, αξίζει ίσως να επισημανθεί ότι ένα μέταλλο που προκαλεί αναστολή της φωτοσύνθεσης, μπορεί να αυξήσει την ενδοκυτταρική συγκέντρωση του CO₂ του φύλλου και να προκαλέσει κλείσιμο των στομάτων. Επομένως, η επίδραση του Al στην αύξηση ενός φυτού μπορεί να είναι αποτέλεσμα της μείωσης του ρυθμού αφομοίωσης (A), ο οποίος με τη σειρά του σχετίζεται με άλλα χαρακτηριστικά του φυτού (Ohk 1986), όπως η στοματική αγωγιμότητα (gs) και η ενδοκυτταρική συγκέντρωση του CO₂ (Ci).

Η στοματική αγωγιμότητα είναι από τους σημαντικότερους παράγοντες ρύθμισης της ροής του CO₂ και της διαπνοής του φύλλου (Kozlowski & Pallardy 1997, Jones 1998). Ο σχετικά μειωμένος ρυθμός αφομοίωσης του CO₂ που παρατηρήθηκε στα φύλλα της μέντας, σχετίζεται με την υψηλή αντίσταση στην διάχυση του CO₂ από τα στόματα στις καρβοξυλικές θέσεις (Lloyd et al. 1992, Syvertsen & Lloyd 1997).

Ωστόσο, υπάρχει σοβαρή ένδειξη ότι ο φωτοσυνθετικός μεταβολισμός βλάπτεται από τις καταπονήσεις. Ακόμη, έχει παρατηρηθεί αύξηση της ενδοκυτταρικής συγκέντρωσης του CO₂ στις υψηλές συγκεντρώσεις Al. Έχει αποδειχθεί ότι με ήπια καταπόνηση και μείωση της στοματικής αγωγιμότητας, η ενδοκυτταρική συγκέντρωση του CO₂ μειώνεται, όπως είναι αναμενόμενο, αφού ο ρυθμός αφομοίωσης του CO₂ παραμένει σχετικά ανεπηρέαστος, ενώ σε περίπτωση έντονης καταπόνησης, η ενδοκυτταρική συγκέντρωση του CO₂ αυξάνεται (Lawlor 1995, Lawlor et al. 1997), προκαλώντας αναστολή της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας, η οποία δεν οφείλεται σε στοματικές επιδράσεις.

Πρόσφατα οι Bhargava & Paranjpe (2004) μελέτησαν τη συμπεριφορά 11 ποικιλιών σόργου μετά την τοποθέτησή τους σε διάλυμα πολυαιθυλενογλυκόλης και παρατήρησαν μείωση των φωτοσυνθετικών παραμέτρων, όπως του ρυθμού αφομοίωσης του CO₂, της στοματικής αγωγιμότητας (gs) και της φωτοχημικής απόδοσης του PSII, με την αύξηση της συγκέντρωσης της πολυαιθυλενογλυκόλης σε όλες τις ποικιλίες. Επιπρόσθετα, σε υψηλές συγκεντρώσεις πολυαιθυλενογλυκόλης, διαπιστώθηκε αύξηση της ενδοκυτταρικής συγκέντρωσης του CO₂ σε κάποιες ποικιλίες, προκαλώντας αναστολή της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας που δεν οφειλόταν σε στοματικές επιδράσεις.

Από τη μελέτη του Πίνακα 5.16 διαπιστώνεται ότι η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας προκάλεσε σημαντικές μειώσεις του ρυθμού αφομοίωσης του CO_2 (A) σε σχέση με τους μάρτυρες, οι οποίες ήταν ανάλογες των επιπέδων προσθήκης του Al. Οι μειωμένες αυτές τιμές δεν αυξήθηκαν με την περαιτέρω προσθήκη 2 ή 4 mM Si. Αξίζει μάλιστα ιδιαίτερα να επισημανθεί το γεγονός, ότι η προσθήκη 2 mM Si σε φυτά στα οποία είχαν ήδη προστεθεί 350 μM Al προκάλεσε, αντί αύξησης, σημαντική μείωση των τιμών A σε σχέση με τους μάρτυρες. Οι μειωμένοι αυτοί ρυθμοί αφομοίωσης του CO_2 που καταγράφηκαν και στις δύο συγκεντρώσεις του Al, καθώς και η παρατηρηθείσα χλώρωση των φύλλων, πιθανόν να οφείλονται σε βλάβη της δομής των θυλακοειδών, η οποία επηρέασε την φωτοσυνθετική μεταφορά των ηλεκτρονίων, όπως φαίνεται και από την μείωση του λόγου F_v/F_o . Η δομική αυτή βλάβη ίσως να είναι και ο λόγος για τον οποίο οι μειωμένοι αυτοί ρυθμοί αφομοίωσης δεν έγινε δυνατόν να αυξηθούν με την προσθήκη των 2 ή 4 mM Si.

Σε ό,τι, πάλι, αφορά, τον ρυθμό διαπνοής (E), από τον Πίνακα 5.16 διαπιστώνεται ότι η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας δεν προκάλεσε σημαντικές μεταβολές των τιμών E σε σχέση με τους μάρτυρες. Ωστόσο, όταν η προσθήκη των 350 μM Al συνοδεύτηκε από την προσθήκη των 2 mM Si, οι τιμές E παρουσίασαν σημαντικές μειώσεις σε σχέση με τις τιμές των μαρτύρων.

Μείωση της στοματικής αγωγιμότητας, η οποία με τη σειρά της περιορίζει την διάχυση του CO_2 και την συμμετοχή του στις μεταβολικές διεργασίες στους χλωροπλάστες, διαπιστώνεται ακόμη από την μελέτη του Πίνακα 5.17. Αύξηση της ενδοκυτταρικής συγκέντρωσης του CO_2 μετά την προσθήκη της μεγαλύτερης συγκέντρωσης Al, παρατηρείται επίσης σε αυτόν τον Πίνακα, γεγονός που υποδεικνύει αναστολή της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας εξαιτίας μη στοματικών επιδράσεων.

Μέχρι σήμερα έχουν διενεργηθεί πολλές σχετικές μελέτες και έχει τεκμηριωθεί από πολλούς ερευνητές ότι η παρουσία του Al προκαλεί μείωση του ρυθμού φωτοσύνθεσης σε πολλά φυτά (Chen 2005, Chen et al. 2006). Οι Cumming & Weistein (1990) παρατήρησαν ότι μετά από επίδραση 50 μM Al δεν αυξάνεται ο ρυθμός της φωτοσύνθεσης σε δασικά φυτά της οικογένειας που συμβιώνουν με μυκόρριζες, ενώ οι Greger et al. (1992) μελετώντας τη συμπεριφορά του *Scenedesmus obtusiusculus* κατέληξαν στο συμπέρασμα ότι μετά από την επίδραση Al προκαλείται μείωση του

ρυθμού της φωτοσύνθεσης. Επίσης, ο Zaifnejad (1993) και οι Haider et al. (2007) επισήμαναν μείωση του ρυθμού φωτοσύνθεσης, της στοματικής αγωγιμότητας και της χλωροφύλλης σε φυτά σόργου και σε δύο διαφορετικούς γενότυπους σόγιας, αντίστοιχα, μετά από επίδραση Al. Επιπλέον, οι Ridolfi & Garrec (2000) ανέφεραν ότι τα ιόντα Al^{+3} παρουσία χαμηλής συγκέντρωσης Mg^{+2} και Ca^{+2} στο θρεπτικό διάλυμα, προκαλούν το κλείσιμο των στομάτων και με αυτό τον τρόπο μείωση της φωτοσύνθεσης. Ακόμη, σε απομονωμένους χλωροπλάστες του *Beta vulgaris* L. διαπιστώθηκε ότι το Al μειώνει τη λειτουργία του φωτοσυστήματος I (Wavare et al. 1983, Subhan & Murthy 2000). Σε φυτά του σύνθετου γένους *Triticosecale*, η επίδραση 550 μM Al μείωσε τη φωτοσύνθεση σε ποσοστό 53% σε σχέση με τους μάρτυρες (Nunes et al. 1995), ενώ σε φυτά *Thinopyrum bessarabicum* Love που είχαν υποστεί επίδραση 1 mM Al σε αλκαλικό pH, μειώθηκε η φωτοσύνθεση σε ποσοστό 26% σε σχέση με τους μάρτυρες (Moustakas et al. 1996). Οι Akaya & Takenada (2001) παρατήρησαν ότι η μείωση της φωτοσύνθεσης σε δασικά δένδρα δρυός που είχαν υποστεί επίδραση Al, οφειλόταν στο κλείσιμο των στομάτων και την παρεμπόδιση της πρόσληψης CO_2 . Επιπλέον, η επίδραση 400 μM Al σε ευαίσθητα αρτίβλαστα του γένους *Citrus limonium* L. είχε ως αποτέλεσμα τη μείωση της φωτοσύνθεσης κατά 85% (Pereira et al. 2000). Οι Calatayud et al. (2006) εξάλλου ανέφεραν μεταβολή των παραμέτρων ανταλλαγής των αερίων μετά από την επίδραση όζοντος. Πιο συγκεκριμένα, ο καθαρός φωτοσυνθετικός ρυθμός και η στοματική αγωγιμότητα μειώθηκαν, ενώ η ενδοκυτταρική συγκέντρωση του CO_2 αυξήθηκε και κατά συνέπεια μειώθηκε η μη κυκλική ροή των ηλεκτρονίων καθώς και η ικανότητα μείωσης της δεξαμενής της κινόνης. Οι Danilov et al. (2002) επισήμαναν ότι η έκθεση του φύκου *Euglena gracilis* για μικρό ή και μεγάλο χρονικό διάστημα στο Al επέδρασε αρνητικά στη φωτοσυνθετική απόδοση σε όλα τα πειράματα που πραγματοποιήθηκαν. Πρόσφατα, οι Zhang et al. (2007) επισήμαναν ότι σε δύο διαφορετικούς γενοτύπους σόγιας δεν παρατηρήθηκε μείωση της φωτοσυνθετικής απόδοσης μετά από επίδραση μικρής συγκέντρωσης Al (200 mg/kg) ενώ σε μεγαλύτερες συγκεντρώσεις Al (800 mg/kg) παρατηρήθηκε δραστική μείωση της φωτοσυνθετικής απόδοσης. Σε αντίθεση με τα παραπάνω, οι Pereira et al. (2000) βρήκαν ότι η επίδραση 50 $\mu M/L$ Al σε αρτίβλαστα *Citrus limonium* L., *Citrus volkameriana* L., *Citrus reshii* L. και *Citrus sunki* L. προκάλεσε αύξηση της φωτοσύνθεσης σε ποσοστά που κυμαίνονταν από 22% έως 61%,

ενώ οι Lidon et al. (1997b) διαπίστωσαν ότι η επίδραση 27 g m^{-3} Al σε φυτά καλαμποκιού προκάλεσε αύξηση της φωτοσύνθεσης σε ποσοστό 62% σε σχέση με τους μάρτυρες. Μια πιθανή εξήγηση των Pereira et al. (2000) για την ευεργετική επίδραση του Al στο φωτοσυνθετικό μηχανισμό είναι αυτή που επισημαίνει ότι στα όξινα διαλύματα (pH 4,0), το Al ανταγωνίζεται με τα κατιόντα H^+ για τις θέσεις προσρόφησης στο κυτταρικό τοίχωμα (Kinraide & Parker 1987), μειώνει τη διαλυτή μορφή του Al (Horst et al. 1999) και ενεργοποιεί την έξοδο των πρωτονίων (H^+) τα οποία είναι απαραίτητα για την αύξηση της ρίζας σε χαμηλό pH (Yan et al. 1992). Ως αποτέλεσμα, παρατηρείται μια υψηλότερη αύξηση στο ριζικό σύστημα, απορροφούνται μεγαλύτερες ποσότητες θρεπτικών ουσιών και τελικά ενεργοποιείται η φωτοσύνθεση.

Τα αποτελέσματα της παρούσης μελέτης έρχονται σε συμφωνία με αυτά πολλών ερευνητών (Zaifnejad 1993, Moustakas et al. 1996, Akaya & Takenada 2000, Pereira et al. 2000, Haider et al. 2007), οι οποίοι παρατήρησαν μείωση της φωτοσύνθεσης σε σχέση με τους μάρτυρες, μετά από την επίδραση Al. Συνοψίζοντας, θα μπορούσαμε να πούμε ότι το Al προκαλεί αναστολή του φωτοσυνθετικού μηχανισμού με αποτέλεσμα τη μείωση του ρυθμού της φωτοσύνθεσης, το κλείσιμο των στομάτων, την αύξηση της ενδοκυτταρικής συγκέντρωσης και την παρεμπόδιση της πρόσληψης CO_2 .

ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Η παρούσα μελέτη αποτελεί την πρώτη πειραματική προσέγγιση στην τεκμηρίωση της δυνατότητας χρησιμοποίησης του Si για την μείωση της καταπόνησης του Al στη μέντα, ένα φυτό της οικογένειας *Lamiaceae*. Τα συμπεράσματα που προέκυψαν από την μελέτη αυτή είναι τα εξής:

Η έκθεση των φυτών στα 2 ή 4 mM Si βελτίωσε την ανάπτυξη των φυτών αφού προκάλεσε αύξηση του βάρους των νωπών βλαστών κατά 11% και 33%, αντίστοιχα, σε σχέση με τους μάρτυρες. Επιπλέον, η έκθεση αυτή προκάλεσε μείωση των συγκεντρώσεων της προλίνης σε ποσοστά 16,3% ή 30,4%, αντίστοιχα, σε σχέση με τους μάρτυρες. Τα αποτελέσματα αυτά υποδεικνύουν ότι υπήρχε πιθανώς κάποιας μορφής καταπόνηση, η οποία εκμηδενιζόταν με την προσθήκη του Si, δεδομένου ότι το βάρος των νωπών βλαστών αυξανόταν, ενώ οι συγκεντρώσεις της προλίνης μειώνονταν σταδιακά με την αύξηση της συγκέντρωσης του Si. Σε ανάλογα συμπεράσματα οδηγούν κατά την τρίτη

φάση των μετρήσεων και οι σημαντικές αυξήσεις της παραμέτρου «Επιφάνεια (Area), που σχετίζεται με το απόθεμα των φορέων ηλεκτρονίων ανά αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων.

Ωστόσο, οι μετρήσεις των συγκεντρώσεων της μηλονικής διαλδεΐδης, της χλωροφύλλης των φύλλων, του ρυθμού διαπνοής (E) και της ενδοκυτταρικής συγκέντρωσης του CO₂ δεν αποκαλύπτουν σημαντικές διαφορές, ενώ οι μετρήσεις του λόγου Fv/Fm, που είναι ανάλογος της ανά φωτόνιο απόδοσης της φωτοσύνθεσης και αποτελεί μέτρο της φωτοχημικής ικανότητας του PSII καθώς και του λόγου Fv/Fo που εκφράζει την ικανότητα παροχής ηλεκτρονίων στα δραστικά κέντρα του PSII και την ταχύτητα της φωτοσυνθετικής μετατροπής των κβάντων στα κέντρα αντιδράσεων του PSII, δίνουν αντιφατικά αποτελέσματα μεταξύ των μετρήσεων, τα οποία δεν μπορούν να οδηγήσουν στην εξαγωγή τελικών συμπερασμάτων. Αντιφατικά αποτελέσματα μεταξύ των μετρήσεων δίνουν επίσης και οι μετρήσεις του δείκτη απόδοσης (PI), που αποτελεί έναν φωτοσυνθετικό δείκτη απόδοσης της μετατροπής ενέργειας από τα φωτόνια που απορροφούνται από τη φωτοσυλλεκτική κεραία του PSII έως την αναγωγή της QB, του ρυθμού αφομοίωσης CO₂ (A), καθώς και του ρυθμού της στοματικής αγωγιμότητας. Τα αντιφατικά αυτά αποτελέσματα πιθανώς να οφείλονται στον πολύ περιορισμένο αριθμό των πειραματικών μονάδων στις διάφορες μεταχειρίσεις, ο οποίος υποδεικνύει βέβαια τις τάσεις, αλλά δύσκολα επιτρέπει την εξαγωγή αξιόπιστων στατιστικών αποτελεσμάτων.

Η έκθεση των φυτών στα 350 μM Al καθώς και σε όλους τους συνδυασμούς των 200 ή 350 μM Al με τα 2 ή 4 mM Si, δεν επηρέασε στατιστικά το βάρος των νωπών βλαστών, με εξαίρεση την έκθεση στα 200 μM Al, η οποία προκάλεσε μία απροσδόκητη αύξηση του βάρους κατά 20% σε σχέση με τους μάρτυρες.

Η έκθεση των φυτών στα 200 μM Al προκάλεσε, επίσης, μείωση των συγκεντρώσεων της προλίνης κατά ποσοστό 20,7% σε σχέση με τους μάρτυρες. Ωστόσο, η επακόλουθη προσθήκη των 2 ή 4 mM Si πυροδότησε αύξηση της συγκέντρωσης της προλίνης στα φύλλα και τους βλαστούς κατά 16,8% ή 28,2%, αντίστοιχα, σε σχέση με την προηγούμενη τιμή. Αυτά υποδεικνύουν ότι η προσθήκη μόνο των 200 μM Al, δεν ήταν αρκετή να προσφέρει τη δυνατότητα άμεσης ενεργοποίησης των μηχανισμών βιοσύνθεσης της προλίνης η οποία μπορούσε να διευκολύνει την σταδιακή προσαρμογή των φυτών στις συνεχώς αυξανόμενες συγκεντρώσεις του Al. Αντιθέτως, η έκθεση των φυτών στα 350 μM Al απουσία Si, πυροδότησε την αύξηση της συγκέντρωσης της προλίνης στα φύλλα και

τους βλαστούς κατά 11,1% σε σχέση με τους μάρτυρες. Η επακόλουθη προσθήκη 2 ή 4 mM Si είχε ως αποτέλεσμα την αύξηση των συγκεντρώσεων της προλίνης στα φύλλα και τους βλαστούς κατά 11,8% ή 22,2%, αντίστοιχα, σε σχέση με τους μάρτυρες. Η σταδιακή αυτή αύξηση της προλίνης με την αύξηση της συγκέντρωσης του Si πιθανώς υποδεικνύει ότι ακόμη και η συγκέντρωση των 4 mM Si δεν ήταν αρκετή υψηλή για τον περιορισμό της επαγόμενης από τα 350 μ M Al τοξικότητας.

Σε αντίθεση με τους παραπάνω δείκτες καταπόνησης των φυτών (βάρους βλαστών, συγκέντρωση προλίνης), η μέτρηση της συγκέντρωσης της MDA έδειξε ότι η έκθεση των φυτών στα 200 ή 350 μ M Al προκαλούσε σημαντικές καταπονήσεις που εκφράζονταν ως αυξήσεις της MDA κατά 18% ή 28%, αντίστοιχα, σε σχέση με τους μάρτυρες. Ακόμη βρέθηκε, ότι η προσθήκη των 2 ή 4 mM Si προκαλούσε σταδιακή μείωση των συγκεντρώσεων της MDA κατά 16% ή 23%, αντίστοιχα, στα εκτεθειμένα σε 200 μ M Al φυτά, καθώς και 13% ή 16%, αντίστοιχα, στα εκτεθειμένα σε 350 μ M Al φυτά.

Καταπονήσεις από την προσθήκη 200 ή 350 μ M Al στα φυτά μέντας αναγνωρίστηκαν, επίσης, από τις σημαντικές μειώσεις των τιμών του λόγου Fv/Fm σε σχέση με τους μάρτυρες. Οι μειώσεις μάλιστα αυτές, ήταν ανάλογες των επιπέδων προσθήκης του Al. Ωστόσο, όταν η προσθήκη των 200 ή 350 μ M Al συνοδευόταν από την προσθήκη των 4 mM Si, οι τιμές Fv/Fm παρουσίαζαν σημαντικές αυξήσεις με τιμές κυμαινόμενες μεταξύ 0,800 και 0,850, γεγονός που υποδεικνύει υγιή φυτά με άριστη φωτοσυνθετική δραστηριότητα. Σε περίπτωση όμως που η προσθήκη των 200 ή 350 μ M Al συνοδευόταν από προσθήκη των 2 αντί των 4 mM Si, οι τιμές Fv/Fm, μολονότι παρουσίαζαν σημαντικές αυξήσεις, παρέμεναν χαμηλότερες από τα κατώτερα όρια της περιοχής 0,800-0,850, γεγονός που έδειχνε ότι οι μεταχειρίσεις αυτές συνέχιζαν να είναι εκτεθειμένες στην καταπόνηση Al.

Καταπονήσεις από την προσθήκη 200 ή 350 μ M Al στα φυτά μέντας διαπιστώθηκαν ακόμη από τις σημαντικές μειώσεις του λόγου Fv/Fo σε σχέση με τους μάρτυρες, οι οποίες ήταν ανάλογες των επιπέδων προσθήκης του Al. Ωστόσο, όταν η προσθήκη των 200 ή 350 μ M Al συνοδευόταν από την προσθήκη των 4 mM Si, οι τιμές Fv/Fo παρουσίασαν σημαντικές αυξήσεις σε σχέση με τους μάρτυρες, κυμαινόμενες μεταξύ 4,3 και 4,5. Σε περίπτωση όμως που η προσθήκη των 200 ή 350 μ M Al

συνοδευόταν από προσθήκη 2 αντί 4 mM Si, οι τιμές Fv/Fo μολονότι παρουσίαζαν σημαντικές αυξήσεις εξακολουθούσαν να είναι χαμηλότερες του 4,0.

Σε αντίθεση με τις παραπάνω παραμέτρους, η «Επιφάνεια (Area)» δεν έδειξε σημαντικές διαφορές μεταξύ των διαφόρων μεταχειρίσεων και της ομάδας των μαρτύρων, μολονότι οι μεταχειρίσεις των 200 ή 350 μM Al με προσθήκη 4 mM Si παρουσίασαν κάποιες αριθμητικές αλλά όχι στατιστικά σημαντικές διαφορές σε σχέση με τους μάρτυρες, εξαιτίας πιθανώς της μεγάλης παραλλακτικότητας όλων των μετρήσεων. Σε ανάλογα συμπεράσματα οδηγούν και τα αποτελέσματα μέτρησης της συνολικής χλωροφύλλης κατά SPAD.

Ωστόσο, από τον δείκτη απόδοσης (PI), διαπιστώθηκε ότι η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας προκαλούσε σημαντικές μειώσεις του δείκτη σε σχέση με τους μάρτυρες, οι οποίες ήταν ανάλογες των επιπέδων προσθήκης του Al. Όταν όμως η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al συνοδευόταν από την προσθήκη των 2 ή 4 mM Si, αντίστοιχα, παρουσιάζονταν σημαντικές αυξήσεις του δείκτη σε σχέση με τις προηγούμενες τιμές, οι οποίες όμως παρέμεναν χαμηλότερες από αυτές των μαρτύρων.

Σε ό,τι αφορά τον ρυθμό αφομοίωσης του CO_2 (A), η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας προκαλούσε σημαντικές μειώσεις των τιμών A σε σχέση με τους μάρτυρες, οι οποίες ήταν ανάλογες των επιπέδων προσθήκης του Al. Οι μειωμένες αυτές τιμές δεν έγινε δυνατόν να αυξηθούν με την περαιτέρω προσθήκη 2 ή 4 mM Si. Αξίζει ίσως μάλιστα ιδιαίτερα να επισημανθεί το γεγονός ότι η προσθήκη 2 mM Si σε φυτά στα οποία είχαν ήδη προστεθεί 350 μM Al, προκαλούσε αντί αύξησης σημαντική μείωση των τιμών A σε σχέση με τους μάρτυρες.

Ανάλογες τιμές καταγράφηκαν κατά τη μέτρηση της στοματικής αγωγιμότητας του CO_2 (gs), αφού η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας προκάλεσε στατιστικά σημαντική ή αριθμητική μείωση, αντίστοιχα, των τιμών gs σε σχέση με τους μάρτυρες. Οι μειωμένες αυτές τιμές δεν αυξήθηκαν, όπως αναμενόταν, με την προσθήκη 2 ή 4 mM Si. Αξίζει ίσως μάλιστα ιδιαίτερα να επισημανθεί το γεγονός, ότι η προσθήκη 2 mM Si σε φυτά στα οποία είχαν ήδη προστεθεί 350 μM Al προκάλεσε αντί αύξησης σημαντική περαιτέρω μείωση των τιμών gs σε σχέση με τις προηγούμενες τιμές.

Σε ό,τι, πάλι, αφορά, τον ρυθμό διαπνοής (E) και την ενδοκυτταρική συγκέντρωση του CO_2 (Ci), η προσθήκη των 200 ή 350 μM Al στα φυτά μέντας δεν προκαλούσε

σημαντικές μεταβολές των τιμών E και Ci σε σχέση με τους μάρτυρες. Ωστόσο, όταν η προσθήκη των 350 μM Al συνοδευόταν από την προσθήκη των 2 mM Si, ή όταν η προσθήκη των 200 μM Al συνοδευόταν από την προσθήκη των 4 mM Si, αντίστοιχα, οι τιμές E ή Ci παρουσίαζαν σημαντικές μειώσεις ή αυξήσεις, αντίστοιχα, σε σχέση με τους μάρτυρες.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Διεθνής βιβλιογραφία

- Abbas A., Uusitalo J., Ek. S., Hohtola A. (2005). Variation in the Amount of Yield and in the Extract Composition Between Conventionally Produced and Micropropagated Peppermint and Spearmint. *Journal of Essential Oil Research* 17: 66–70
- Adams F. (1984). Crop response to lime in the southern United States. In: Adams F., ed. *Soil Acidity and Liming*, 2nd ed. Madison, WI: Soil Science Society of America, pp. 211–265
- Adatia M.H. & Besford R.T. (1986). The effects of silicon on cucumber plants grown in recirculating nutrient solution. *Annals of Botany* 58:343–51
- Aftab T., Khan M.M.A., Idrees M., Naeem M., Moinuddin, Hashmi N. (2010c). Methyl jasmonate counteracts boron toxicity by preventing oxidative stress and regulating antioxidant enzyme activities and artemisinin biosynthesis in *Artemisia annua* L. *Protoplasma* 248: 601-612
- Aftab T., Khan M.M.A., Idrees M., Naeem M., Ram M. (2010b). Boron induced oxidative stress, antioxidant defense response and changes in artemisinin content in *Artemisia annua* L. *Journal of Agronomy and Crop Science* 196: 423–430
- Aftab T., Masroor M., Khan A., Idrees M.M., Naeem M., Moinuddin N. (2010). Effects of aluminium exposures on growth, photosynthetic efficiency, lipid peroxidation, antioxidant enzymes and artemisinin content of *Artemisia*. *Annual Journal of Phytology* 2 : 23–37
- Agarie S., Hanaoka N., Ueno O., Miyazaki A., Kubota F., Agata W., Kaufman P.B. (1998). Effects of silicon on tolerance to water deficit and heat stress in rice plants (*Oryza sativa* L.), monitored by electrolyte leakage. *Plant Production Science* 1:96–103
- Ahmad I. & Hellebust A. (1988).The relationship between inorganic nitrogen metabolism and proline accumulation in osmoregulatory responses of two euryhaline microalgae. *Plant Physiology* 88: 348-354
- Ahmed M., Hassen F.U., Qadeer U., Aslam M.A. (2011). Silicon application and drought tolerance mechanism of sorghum. *African Journal of Agricultural Research* 6:594–607
- Akaya M. & Takenaka C. (2001). Effects of aluminum stress on photosynthesis of *Quercus glauca* Thumb. *Plant Soil* 237: 137-146

- Alexandre A., Meunier J.D., Colin F., Koud J.M. (1997). Plant impact on the biogeochemical cycle of silicon and related weathering processes. *Geochimica Cosmochimica Acta* 61:677–82
- Ali S., Farooq M.A., Yasmeen T., Hussain S., Arif M.S., Abbas F., Bharwana S.A., Zhang G. (2013). The influence of silicon on barley growth, photosynthesis and ultra-structure under chromium stress. *Ecotoxicological and Environmental Safety* 89: 66–72
- Ali A. & Pardha Saradhi P. (1991). Proline accumulation under heavy metal stress. *Journal of Plant Physiology* 138: 504-508
- Alia A., Pardha Saradhi P., Mohanty P. (1991). Proline enhances primary photochemical activity in isolated thylakoid membranes of *Brassica juncea* by arresting photo-inhibitory damage. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 181, 1238-1244
- Alia S.P.P. & Mohanty P. (1993). Proline in relation to free radical production in seedlings of *Brassica juncea* raised under sodium chloride stress. *Plant Soil* 155/156: 497-500
- Alia S.P.P. & Mohanty P. (1997). Involvement of proline in protecting thylakoid membranes against free radical induced photodamage. *Journal of Photochemistry and Photobiology B* 38: 253-257
- Alia, Mohanty P., Matysik J. (2001). Effect of proline on the production of singlet oxygen. *Amino Acid* 21, 195–200
- Alia, Prasad K.V.S.K., Saradhi P.P. (1995). Effect of zinc on free radicals and proline in *Brassica* and *Cajanus*. *Phytochemistry* 39:45–47
- Allen B.L. & Hajek B.F. (1989). Mineral occurrence in soil environments. In: Dixon J.B., Weed S.B., eds. *Minerals in Soil Environments*, 2nd ed. Madison, WI: Soil Science Society of America, pp. 199–278
- Alscher R.G., Donahue J.L., Cramer C.L. (1997). Reactive oxygen species and antioxidants: Relationships in green cells. *Physiology Plant* 100: 224–223
- Alvarez J. & Datnoff L.E. (2001a). The economic potential of silicon for integrated management and sustainable rice production. *Crop Protection* 20:43–48
- Ambler J. E., Brown J.C., Gauch H.G. (1970). *Plant Physiology* 46:320
- Arnon D.I. & Stout P.R. (1939). The essentiality of certain elements in minute quantity for plants with special reference to copper. *Plant Physiology* 14:371–375

- Aro E.M., McCaffery S., Anderson J.M. (1993). Photoinhibition and D1 protein degradation in peas acclimated to different growth irradiances. *Plant Physiology* 103:835–843
- Aro E.M., Virgin I., Andersson B. (1993). Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochimica and Biophysica Acta* 1143: 113-134
- Asada K. (1996). Radical production and scavenging in the chloroplasts- Photosynthesis and the Environment, - Springer Neil Baker R. (ed): *Photosynthesis and the Environment*, pp. 123–150. Kluwer Academic Publishers. Printed in The Netherlands
- Ashraf M., Ahmad A., McNeilly T. (2001). Growth and photosynthetic characteristics in pearl millet under water stress and different potassium supply. *Photosynthetica* 39:389–394
- Ashraf M. & Bashir A. (2003). Salt stress induced changes in some organic metabolites and ionic relations in nodules and other plant parts of two crop legumes differing in salt tolerance. *Flora* 198: 486-498
- Ashraf M. & Harris P.J.C. (2013). Photosynthesis under stressful environments: an overview. *Photosynthetica* 51:163–190
- Ashraf M. & Foolad M.R. (2007). Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany* 59:206–216
- Asp H., Bengtsson B., Jensen P.(1988). Growth and cation uptake in spruce (*Picea abies* Karst.) grown in sand culture at various aluminium supply. *Plant Soil* 111: 127-133
- Azia F. & Stewart K. A. (2001). Relationships between extractable chlorophyll and SPAD values in muskmelon leaves. *Journal of Plant Nutrition* 24: 961–966
- Babini E., Marconi S., Cozzolino S., Ritota M., Taglienti A., Sequi P., Valentini M. (2012). Bio-available silicon fertilization effects on strawberry shelf-life. *Acta Horticulture* 934:815–818
- Baker A.J.M., Nie G., Ortiz-Lopez A., Ort D.R., Long S.P. (1990). Analysis of chill-induced depressions of photosynthesis in maize. In: Baltscheffsky M. (ed.). *Current Research of Photosynthesis* 4: 565-572. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands
- Baker N.R. & Horton R. (1987). Chlorophyll fluorescence quenching during photoinhibition, pp 145-168. In: Kyle D.J., Osmond C.B., and Arntzen C.J. (eds.) *Photoinhibition*. Elsevier, Amsterdam

- Baker N.R. & Rosenqvist E. (2004). Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany* 55: pp: 1607-1621
- Baker N.R. (2008). Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*, Volume 59, pages 89–113
- Balakhnina T.I., Matichenkov V.V., Włodarczyk T., Borkowska A., Nosalewicz M., Fomina I.R. (2012). Effects of silicon on growth processes and adaptive potential of barley plants under optimal soil watering and flooding. *Plant Growth Regulation* 67:35–43
- Balestrasse K.B., Gallego S.M., Tomaro M.L. (2006). Aluminium stress affects nitrogen fixation and assimilation in soybean (*Glycine max* L.). *Plant Growth Regulation* 48: 271-280
- Barber J. & Anderson B. (1991). *Trends in Biochemical Science* 17: 61-66
- Barber S.A. (1984). Soil nutrient bioavailability: a mechanistic approach. New York: *Wiley-Interscience Publication*
- Barcelo J. & Poschenrieder C. (2002). Fast root growth responses, root exudates and internal detoxification as clues to the mechanisms of aluminium toxicity and resistance. *Environmental and Experimental Botany* 48: 75–92
- Barcelo J. & Poschenrieder C.H. (1990). Plant water relations as affected by heavy metal stress: a review. *Journal of Plant Nutrition* 13:1–37
- Barcelo J., Guevara P., Poschenrieder C. (1993). Silicon amelioration of aluminium toxicity in teosinte (*Zea mays* L. ssp. *Mexicana*). *Plant Soil* 154: 249-255
- Barenyl B. & Krause G.H. (1985). Inhibition of photosynthetic reactions by light. *Planta* 163: 218-226
- Bartlett R.J. & Riego D.C. (1972). Effect of chelation on the toxicity of aluminum. *Plant Soil* 37:419–423
- Bassi R. & Sharma S.S. (1993b). Changes in proline content accompanying the uptake of zinc and copper by *Lemna minor*. *Annals of Botany* 72: 151-154
- Bassi R. & Sharma S.S. (1993a). Proline accumulation in wheat seedlings exposed to zinc and copper. *Phytochemistry* 33:1339–1342
- Basu U., Godbold D., Taylor G.J. (1994). Aluminum resistance in *Triticum aestivum* associated with enhanced exudation of malate. *Journal Plant of Physiology* 144:747–753

- Baszynski T. & Tukendorf A. (1984). Copper binding proteins in spinach tolerant to excess copper. *Journal of Plant Physiology* 115: 351-360
- Baszynski T. (1986). Interference of Cd²⁺ in functioning of the photosynthetic apparatus of higher plants. *Acta of Poland Society and Botany* 55: 291-304
- Bates L., Waldren R., Teare I. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil* 39: 205-207
- Bayat R. & Borici-Mazi R. (2014). A case of anaphylaxis to peppermint. *Allergy, Asthma & Clinical Immunology* 10: 6
- Baylis A.D., Gragopoulou C., Davidson K.J., Birchall J.D. (1994). Effects of silicon on the toxicity of aluminum to soybean. *Communication Soil Science Plant Analysis* 25:537-46
- Beckwith R.S. & Reeve R. (1963). Studies on soluble silica in soils. I. The sorption of silicic acid by soils and minerals. *Australian Journal Soil Research* 1:157-168
- Bengtsson B. (1992). Influence of aluminium and nitrogen on uptake and distribution of minerals in beech roots (*Fagus sylvatica*). *Vefetatio* 101: 35-41
- Bengtsson B., Asp H., Jensen P., Berggren D. (1988). Influence of aluminium on phosphate and calcium uptake in beech (*Fagus syvatica*) grown in nutrient solution and soil solution. *Physiology Plant* 74: 299-305
- Berner E.K. & Berner R.A. (1996). Global environment: Water, air and geochemical cycles. *Upper SaddleRiver: Prentice Hall*, 376 pp
- Bertamini M. & Nedunchezian N. (2003). Photoinhibition of photosynthesis in mature and young leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Plant Science* 164: 635-644
- Bertsch P.M. & Parker D.R. (1996). Aqueous polynuclear aluminum species. In: Sposito G., ed. *The Environmental Chemistry of Aluminum*. Boca Raton, FL: Lewis Publisher, pp. 117-168
- Bhargava S. & Paranjpe S. (2004). Genotypic variation in the photosynthetic competence of *Sorghum bicolor* seedlings subjected to polyethylene glycol-mediated drought stress. *Journal of Plant Physiology* 161: 125-129
- Bharwana S.A., Ali S., Farooq M.A., Iqbal N., Abbas F., Ahmad M.S.A. (2013). Alleviation of lead toxicity by silicon is related to elevated photosynthesis, antioxidant enzymes suppressed lead uptake and oxidative stress in cotton. *Journal of Bioremediation and Biodegradation* 4: 2-11

- Birchall J.D. (1990). The role of silicon in biology. *Chemistry in Britain* 26:141–144
- Blamey F.P.C., Robinson N.J., Asher C.J. (1993). Interspecific differences in aluminium tolerance in relation to root cation exchange capacity. In: Randall P.J., ed. *Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition*. New York: Kluwer Academic Press, pp. 91–96
- Blancaflor E.B., Jones D.L., Gilroy S. (1998). Alterations in the cytoskeleton accompany aluminum-induced growth inhibition and morphological changes in primary roots of maize. *Plant Physiology* 118:159-172
- Blanchard R.W., Stearman G.K. (1984). Ion products and solid-phase activity to describe phosphate sorption by soils. *Soil Science Society of American Journal* 48:1253–1258
- Bloom. P.R., McBride M.B., Weaver R.M. (1979). Aluminum organic matter in acid soils: Buffering and solution aluminum activity. *Soil Science Society of American Journal* 43:488–493
- Bluth G.J.S. & Kump L.R. (1994). Lithologic and climatologic controls of river chemistry. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 58:2341–2359
- Bolhar-Nordenkamp H.R., Long S.P., Baker N.R., Oquist G., Schreiber U., Lechner E.G. (1989). Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Functional Ecology* 3: 497-514
- Boon H. & Smith M. (2004). Bob Hilderley, ed. *The Complete Natural Medicine Guide to the Most Common Medicinal Herbs* (2nd ed.). Canada: Robert Rose, pp. 227–229
- Boswell C., Sharma N.C., Sahi S.V. (2002). Copper tolerance and accumulation potential of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 69, 546–553
- Botsoglou N., Fletouris D.J., Papageorgiou G.E., Vassilopoulos V.N., Mantis A.J. & Trakatellis A.G. (1994). A rapid, sensitive, and specific thiobarbituric acid method for measuring lipid peroxidation in animal tissues, food, and feedstuff samples. *Journal of Agricultural Food Chemistry* 42, 1931-1937
- Bounds G. Death by Mint Oil: Natural Pesticides, *The Wall Street Journal*, July 30, 2009, accessed December 6, 2010
- Bradley F. (1992). *Rodale's All-new Encyclopedia of Organic Gardening*. Emmaus, Pennsylvania, USA: Rodale Press, p. 390
- Brait JF. (2002). Metalion activated oxidative stress and its control. In: Inze D, Montagu MV (eds) *Oxidative stress in plants*. Taylor and Francis, New York, pp 171–189

- Breusegem F.V., James E.V., Dat F., Inze D. (2001). The role of active oxygen species in plant signal transduction. *Plant Science* 161: 423–431
- Brickell C. & Cole T. (2002). The American Horticultural Society: *Encyclopedia of Plants & Flowers*. New York, NY, USA: DK Publishing, p. 605
- Brickell C. & Zuk J. (1997). The American Horticultural Society: *A-Z Encyclopedia of Garden Plants*. New York, NY, USA: DK Publishing, p. 668
- Broadley M., Brown P., Cakmak I., Ma J.F., Rengel Z., Zhao F. (2011). Beneficial elements. In: Marschner P., editor. *Marschner's mineral nutrition of higher plants*. 3rd ed. Amsterdam: Elsevier, p. 257–261
- Buchanan B.B., Gruissem W., Jones R.L. (2000). Biochemistry and Molecular Biology of Plants. Rockville, MD: *American Society of Plant Physiology*, pp. 2–50, 52–108, 110–158, 202–258, 930–987, 1204–1249, 1250–1318
- Bunsawat J., Elliott N., Hertweck K., Sproles E., Alice L. (2004). Phylogenetics of *Mentha* (Lamiaceae): Evidence from Chloroplast DNA Sequences. *Systematic Botany* 29 (4): 959–964
- Cai A.Y., Xue Z.Z., Peng J.G., Lu H.D., Lin Y.J. (1997). Studies of available silica content in the soils of Fujian province and the prerequisite for its variation. *Journal of Fujian Academic Agricultural Science* 12(4):47–51
- Cakmak I & Kirkby E.A. (2008). Role of magnesium in carbon partitioning and alleviating photooxidative damage. *Physiology Plantarum* 133:692–704
- Cakmak I. & Horst J. (1991). Effect of aluminium on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase and peroxidase activities in root tips of soybean (*Glycine max*). *Physiology Plant* 83: 463–468
- Calatayud A., Iglesias D.J., Talón M., Barreno E., (2006). Effects of long-term ozone exposure on citrus: Chlorophyll *a* fluorescence and gas exchange *Photosynthetica* 44: 548-554
- Cambraria J., Galvani F.R., Esteveao M.M. (1983). Effects of aluminum on organic acid, sugar and amino acid composition of the root system of sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). *Journal of Plant Nutrition* 6:313–322
- Cameron. R.C., Ritchie G.S.P., Robson A.D. (1986). Relative toxicities of inorganic aluminium complexes to barley. *Soil Science Society of American Journal* 50:1231–1236
- Campbell R.J., Mobley K.N., Marini R.P. (1990). Growing conditions alter the relationship between SPAD-501 values and apple leaf chlorophyll. *HortScience* 25: 330–331.

- Carlson R.W., Bazzaz F.A., Rolfe G.L. (1975). The effect of heavy metals on plants, Net photosynthesis and transpiration on whole corn and sunflower plants treated with Pb, Cd, Ni and Ti. *Environmental Rescue* 10: 113-120
- Cattivelli L., Rizza F., Badeck F.W., Mazzucotelli E., Mastrangelo A.M., Francia E., Marè C., Tondelli A., Stanca A.M. (2008). Drought tolerance improvement in crop plants: an integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Research* 105:1–14
- Chain F., Côté-Beaulieu C., Belzile F., Menzies J.G., Bélanger R.R. (2009). A comprehensive transcriptomic analysis of the effect of silicon on wheat plants under control and pathogen stress conditions. *Molecular Plant Microbe Interactions* 22:1323–1330
- Chaoui A., Mazhoudi S., Ghorbal M.H., Ferjani E.L. (1997). Cadmium and zinc induction of lipid peroxidation and effects on antioxidant enzyme activities in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) *Plant Science* 127: 139-147
- Chappell J.S. & Birchall J.D. (1988). Aspects of the interactions of silicic acid with aluminium in dilute solutions and its biological significance. *Inorganic Chimica Acta* 153:1–4
- Charest C. & Phan C.T. (1990). Cold acclimation of wheat (*Triticum aestivum*): properties of enzymes involved in proline metabolism. *Physiology Plant* 80: 159-168
- Chatzistathis T. A., Papadakis I. E., Therios I. N., Giannakoula A., Dimassi K. (2010). Is chlorophyll fluorescence technique a useful tool to assess manganese deficiency and toxicity stress in olive plants? *Journal of Plant Nutrition* 34:1, 98-114
- Chen C.T., Chen L.M., Lin C.C., Kao C.H. (2001). Regulation of proline accumulation in detached rice leaves exposed to excess copper. *Plant Science* 160:283–290
- Chen H.M., Zheng C.R., Tu C., Shen Z.G. (2000). Chemical methods and phytoremediation of soil contaminated with heavy metals. *Chemosphere* 41:229–234
- Chen L.S. (2005). Physiological responses and tolerance of plant shoot to aluminum toxicity. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology* 32: 143-155
- Chen L.S., Qi Y.P., Smith B.R., Liu X.H. (2005). Aluminum-induced decrease in CO₂ assimilation in citrus seedlings is unaccompanied by decreased activities of key enzymes involved in CO₂ assimilation. *Tree Physiology* 25: 317–324
- Chen S.L. & Kao C.H. (1995). Cd induced changes in proline level and peroxidase activity in roots of rice seedlings. *Plant Growth Regulation* 17: 67-67

- Chen T.H.H., Gusta L.V., Fowler D.B. (1983). Freezing injury and root development in winter cereals. *Plant Physiology* 73:773–777
- Chen W., Yao X.Q., Cai K.Z., Chen J. (2011). Silicon alleviates drought stress of rice plants by improving plant water status, photosynthesis and mineral nutrient absorption. *Biological Trace of Elementary Research* 142:67–76
- Chen W.R., Liu P., Huang C.B., Xu G.D., Zhang S.J., Li C.S. (2006). Effects of aluminum on influx and translocation of aluminum and other essential elements in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *Journal of Soil Water Conservation* 20: 173-176
- Chenery E.M. & Sporne K.R.(1976). A note on the evolutionary status of aluminium-accumulators among dicotyledons. *New Phytology* 76: 551–554
- Chenery E.M. (1946). Aluminium in the plant world. Part II. Monocotyledons and gymnosperms. *Kew Bull* 4:463–466
- Chenery E.M. (1948). Aluminum in the Plant World. Part I, General Survey in Dicotyledons. *Kew Bull* 2: 173–183
- Chérif M. & Bélanger R.R. (1992). Use of potassium silicate amendments in recirculating nutrient solutions to suppress *Pythium ultimum* on long English cucumber. *Plant Diseases* 76:1008–11
- Chérif M., Benhamou N., Menzies J.G., Bélanger R.R. (1992). Silicon induced resistance in cucumber plants against *Pythium ultimum*. *Physiology Molecular and Plant Pathology* 41:411–425
- Ciamporova M. (2002). Morphological and structural responses of plant roots to aluminium at organ, tissue, and cellular levels. *Biological Plant* 45:161-171
- Clarkson D.T. (1965). The effect of aluminium and some other trivalent metal cations on cell division in the root apices of *Allium cepa*. *Annals of Botany* 29:309–315
- Clarkson D.T. (1988). The uptake and translocation of manganese by plant roots. In: Graham RD, Hannam RJ, Uren NC, editors. *Manganese in soils and plants*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, p. 101–111
- Clements H.F. (1965). The roles of calcium silicate slags in sugarcane growth. *Reports of the Hawaiian Sugar Technologists* 25:103–126
- Clijsters H. & Van Assche F. (1985). Inhibition of photosynthesis by heavy metals. *Photosynthetical Rescue* 7: 31-40

- Cocker K.M., Evans D.E., Hodson M.J. (1998a). The amelioration of aluminium toxicity by silicon in higher plants: solution chemistry or an in planta mechanism? *Physiology Plant* 104:608–614
- Cocker K.M., Evans D.E., Hodson M.J. (1998b) The amelioration of aluminium toxicity by silicon in wheat (*Triticum aestivum* L.): malate exudation as evidence for an in planta mechanism. *Planta* 204:318–323
- Cocker K.M., Hodson M.J., Evans D.E., Sangster A.G. (1997). The interaction between silicon and aluminum in *Triticum aestivum* L. (cv. Celtic). *Israel Journal of Plant Science* 45:285–292
- Conyers M. (1990). The control of aluminium solubility in some acidic Australian Soils. *Journal of Soil Science* 41:147–156
- Corrales I., Poschenrieder C., Barceló J. (1997). Influence of silicon pretreatment on aluminium toxicity in maize roots. *Plant Soil* 190:203–209
- Correa-Victoria F.J., Datnoff L.E., Okada K., Friesen D.K., Sanz J.I., Snyder G.H. (2001). Effects of silicon fertilization on disease development and yields of rice in Colombia. In: Datnoff LE, Snyder GH, Korndorfer GH, editors. *Silicon in agriculture*. Amsterdam: Elsevier Science, p. 313–322
- Costa G & Morel J.-L.(1994). Water relations, gas exchange and amino acid content in Cd-treated lettuce. *Plant Physiology and Biochemistry* 32:561–570
- Cui D.J., Wang Y.F., Liu Y.J., Zhang X.S., Song H.W. (1999). Study on effects of silicon and potassium in winter wheat. *Chine Journal Soil Science* 30:121–122
- Cumming J.R. & Weistein L.H. (1990). Aluminum-mycorrhizal interactions in the physiology of pitch pine seedlings. *Plant and Soil* 125: 7-18
- Cuypers A., Vangronsveld J., Clijsters H. (2002). Peroxidases in roots and primary leaves of *Phaseolus vulgaris*, copper and zinc phytotoxicity: a comparison. *Journal of Plant Physiology* 159: 869–876
- Dai G.L., Duanmu H.S., Wang Z., Zhao Y.B., Zhu G., Zhou J. (2004). Study on characteristics of available silicon content in Shaanxi province. *Journal of Soil Water Conservation* 18:51–53
- Danilov R.A. & Ekelund N.G. (2002). Effects of Short-term and Long-term Aluminium Stress on Photosynthesis, Respiration, and Reproductive Capacity in a Unicellular Green Flagellate (*Euglena gracilis*.) *Acta hydrochimica et hydrobiologia*. 30: 190-196

- Davidson A. (1999). *The Oxford Companion to Food*. Oxford: *Oxford University Press.*, p. 508
- Davies M.J. (2003). Singlet oxygen-mediated damage to proteins and its consequences. *Biochemical and Biophysics Research Communications* 305, 761–770
- de la Fuente. J.M., Ramirez-Rodriguez V., Cabrera-Ponce J.L., Herrera-Estrella L. (1997). Aluminum tolerance in transgenic plants by alteration of citrate synthesis. *Science* 276:1566–1568
- De Prado R., Dominguez C., Rodriguez I., Tena M. (1992). Photosynthetic activity and chloroplast structural characteristics in triazine resistant biotypes of three weed species. *Physiologia Plantarum* 84: 477-485
- Deer W.A., Howie R.A., Zussman J. (1992). *An introduction to the rock-forming minerals*. 2nd ed. London: *Longman*
- de-Lacerda C.F., Cambraia J., Oliva M.A., Ruiz H.A., Prisco J.T. (2003). Solute accumulation and distribution during shoot and leaf development in two sorghum genotypes under salt stress. *Environmental and Experimental Botany* 49:107–120
- Delhaize E. & Ryan P.R. (1995). Aluminum toxicity and tolerance in plants. *Plant Physiology* 107: 315-321
- Delhaize E., Craig S., Eaton C.D. B., Bennet R.J., Jagadish V.C., Randall P.R. (1993). Aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) I. Uptake and distribution of aluminum in root apices. *Plant Physiology* 103:685–693
- Delhaize. E., Ryan P.R., Randall P.J. (1993). Aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) II. Aluminum-stimulated excretion of malic acid from root apices. *Plant Physiology* 103:695–702
- Delisle. G., Champoux M., Houde M. (2001). Characterization of oxalate oxidase and cell death in Al-sensitive and tolerant wheat roots. *Plant Cell Physiology* 42:324–333
- Demirezen D. & Aksoy A. (2006). Common hydrophytes as bioindicators of iron and manganese pollutions. *Ecological Indicators* 6, 388–393
- Demming B. & Bjorkman O. (1987). Comparison of the effects of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O₂ evolution in leaves of higher plants. *Planta* 171: 171-184
- Deren C.W. (2001). Plant genotype, silicon concentration, and silicon-related responses. In: Datnoff LE, Snyder GH, Korndorfer GH, editors. *Silicon in agriculture*. Amsterdam: Elsevier Science, p. 149–158

- Deslile G., Champoux M., Houde M. (2001). Characterization of oxalate oxidase and cell death in Al-sensitive and tolerant wheat roots. *Plant Cell Physiology* 42: 324–333
- Detmann K.C., Araújo L., Martins S.C.V. et al. (2012). Silicon nutrition increases grain yield, which, in turn, exerts a feed-forward stimulation of photosynthetic rates via enhanced mesophyll conductance and alters primary metabolism in rice. *New Phytology* 196:752–762
- Devi S.R., Yamamoto Y., Matsumoto H. (2003). An intracellular mechanism of aluminum tolerance associated with high antioxidant status in cultured tobacco cells. *Journal of Inorganic Biochemistry* 97:59-68
- Dhir B., Sharmila P., Saradhi P.P. (2004). Hydrophytes lack the potential to exhibit cadmium stress induced enhancement in lipid peroxidation and accumulation of proline. *Aquat Toxicological* 66:141–147
- Ding Y.F. (2006). Mechanisms of silicon-enhancement of drought tolerance in wheat seedlings. MSc thesis, Nanjing Agricultural University
- Doncheva S., Poschenrieder C., Stoyanova Z., Georgieva K., Velichkova M., Barceló J. (2009). Silicon amelioration of manganese toxicity in Mn-sensitive and Mn-tolerant maize varieties. *Environmental and Experimental Botany* 65:189–197
- Dos Santos M.G., Ribeiro R.V., de Oliveira R.F., Machado E.C., Pimentel C. (2006). The role of inorganic phosphate on photosynthesis recovery of common bean after a mild water deficit. *Plant Science* 170:659–664
- Doubnerová V. & Ryšlavá H. (2011). What can enzymes of C4 photosynthesis do for C3 plants under stress? *Plant Science* 180:575–583
- Dragisic Maksimovic J., Bogdanovic J., Maksimovic V., Nikolic M. (2007). Silicon modulates the metabolism and utilization of phenolic compounds in cucumber (*Cucumis sativus* L.) grown at excess manganese. *Journal of Plant Nutrition Soil Science* 170:739–44
- Dragisic Maksimovic J., Mojovic M., Maksimovic V., Römheld V., Nikolic M. (2012). Silicon ameliorates manganese toxicity in cucumber by decreasing hydroxyl radical accumulation in the leaf apoplast. *Journal of Experimental Botany* 63:2411–20
- Du Z. & Bramlage W.J. (1992). Modified thiobarbituric acid assay for measuring lipid oxidation in sugar-rich plant tissue extracts. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 40: 1566-1570
- Dürr H.H., Meybeck M., Hartmann J., Laruelle G.G., Roubex V. (2011). Global spatial distribution of natural riverine silica inputs to the coastal zone. *Biogeosciences* 8:597–62

- Edwards D.G., Asher C.J. (1982). Tolerance of crop and pasture species to manganese toxicity. In: Scaife A, editor. *Proceedings of the ninth plant nutrition colloquium*. Warwick: Commonwealth Agricultural Bureaux, p. 145–150
- El-Jaoual T & Cox D.A. (1998) Manganese toxicity in plants. *Journal of Plant Nutrition* 21:353–386
- Elstner E.F., Wagner G.A., Schutz W. (1988). *Plant Biochemistry and Physiology* 7: 159
- Encyclopaedia Britannica, "Peppermint". (2009). *Britannica Concise Encyclopedia*. Chicago: Encyclopaedia Britannica
- Eneji A.E., Inanaga S., Muranaka S., Li J., Hattori T., An P., Tsuji W. (2005). Growth and nutrient use in four grasses under drought stress as mediated by silicon fertilizers. *Journal of Plant Nutrition* 31:355–365
- Epstein, E., and Bloom, A. J. (2005) *Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives*, 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA
- Epstein E. (1994). The Anomaly of Silicon in Plant Biology. *Proceedings of National Academy Science* 91: 11–17
- Epstein E. (1999). Silicon. *Annual Reviews of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50:641–664
- Epstein E. (2001). Silicon in plants: facts vs. concepts. In: Datnoff L.E., Snyder G.H., Korndöfer G.H., editors. *Silicon in Agriculture*. Amsterdam: Elsevier Science, p. 1–15
- Ericsson E., Göransson A., Van Oene H., Gobran G. (1995). Interactions between aluminium, calcium and magnesium - Impacts on nutrition and growth of forest trees. *Ecological Bulletins* 44: 191-196
- Exley C. & Birchall J.D. (1992). Hydroxyaluminosilicate formation in solutions of low total aluminium concentration. *Polyhedron* 11:1901–1907
- Exley C. & Birchall J.D. (1993). A mechanism of hydroxyaluminosilicate formation. *Polyhedron* 12:1007–1017
- Exley C. (2004). The pro-oxidant activity of aluminum. *Free Radicals and Biological Medicine* 36:380-387
- Ezaki B., Gardner R.C., Ezaki Y., Matsumoto H. (2000) Expression of aluminum-induced genes in transgenic Arabidopsis plants can ameliorate aluminum stress and/or oxidative stress. *Plant Physiology* 122:657-665

- Fanizza G., Della Gatta C., Bagnulo C. (1991). A nondestructive determination of leaf chlorophyll in *Vitis vinifera*. *Annals Applied Biology* 119: 203–205
- Faraloni C., Torzillo G., Leva A.R., Lazzeri S., Petrucelli R. (2006). Chlorophyll fluorescence technique as a useful tool for assessing drought stress in olive leaves. In: Proceedings of the Second International Olive biotech Seminar, *Biotechnology and Quality of Olive Tree Products Around the Mediterranean Basin*, pp. 311–318. Marsala-Mazara del Vallo, Italy: University of Palermo
- Farooq M., Wahid A., Kobayashi N., Fujita D., Basra S.M.A. (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development* 29:185–212
- Fauteux F., Rémus-Borel W., Menzies J.G., Bélanger R.R. (2005). Silicon and plant disease resistance against pathogenic fungi. *F.E.M.S. Microbiology Letters* 249:1–6
- Feng J.-P., Shi Q.-H., Wang X.-F. (2009). Effects of exogenous silicon on photosynthetic capacity and antioxidant enzyme activities in chloroplast of cucumber seedlings under excess manganese. *Agricultural Sciences in China* 8: 40–50
- Feng J.P., Shi Q.H., Wang X.F., Wei M., Yang F.J., Xu H.N. (2010). Silicon supplementation ameliorated the inhibition of photosynthesis and nitrate metabolism by cadmium (Cd) toxicity in *Cucumis sativus* L. *Science Horticulture* 123:521–530
- Fiskesjo. G. (1990). Occurrence and degeneration of “Al structures” in root cap cells of *Allium cepa* L. after Al treatment. *Hereditas* 112:193–202
- Fleck A.T., Nye T., Repenning C., Stahl F., Zahn M., Schenk M.K. (2011). Silicon enhances suberization and lignification in roots of rice (*Oryza sativa*). *Journal of Experimental Botany* 62: 2001–2011
- Fox R.L., Silva J.A., Younge O.R., Plucknett D.L., Sherman G.D. (1967). Soil and plant silicon and silicate response by sugarcane. *Soil Science Society of American Proceedings* 31:775–779
- Foy C.D. (1988). Plant Adaptation to Acid, Aluminum-Toxic Soils. *Communication of Soil Science and Plant Analysis* 19: 959–987
- Foy C.D., Chaney R.L., White M.C. (1978) The physiology of metal toxicity in plants. *Annual Revue Plant Physiology* 29:511-566
- Foy C.D., Weil R.R., Coradetti C.A. (1995). Differential manganese tolerances of cotton genotypes in nutrient solution. *Journal of Plant Nutrition* 18:685–706

- Foy CD. (1984). Physiological effects of hydrogen, Aluminum and manganese toxicities in acid soil. In: Pearson RW, Adams F (ed.): *Soil Acidity and Liming*. Wisconsin, Am. Soc. Agron. pp. 57-97
- Foyer C.H., Lelandais M., Kunert K.J. (1994). Photooxidative stress in plants. *Physiologia Plantarum* 92: 696-717
- Führs H., Götze S., Specht A., Erban A., Gallien S., Heintz D., Van Dorsselaer A., Kopka J., Braun H.P., Fulweiler R.W., Nixon S.W. (2005). Terrestrial vegetation and the seasonal cycle of dissolved silica in a southern New England coastal river. *Biogeochemistry* 74:115–130
- Gajewska E. & Sklodowska M. (2010). Differential effect of equal copper, cadmium and nickel concentration on biochemical reactions in wheat seedlings. *Ecotoxicological Environmental Safety* 73:996–1003
- Galvez L, Clark R.B, Gourley L.M, Maranville J.W. (1987). Silicon interactions with manganese and aluminum toxicity in sorghum. *Journal of Plant Nutrition* 10: 1139-1147
- Galvez L, Clark R.B., Klepper L.A., Hansen L. (1991). Organic acid and free proline accumulation and nitrate reductase activity in sorghum (*Sorghum bicolor*) genotypes differing in aluminum tolerance. In: Wright R.J., Baligar V.C., Murrmann R.P., editors, *Plant soil-interactions at low pH*. Dordrecht, MA: Kluwer Academic Publishers, p. 859–67
- Galvez L. & Clark R.B. (1991). Effects of Silicon on Growth and Mineral Composition of Sorghum (*Sorghum bicolor*) Grown with Toxic Levels of Aluminum, *In Plant-Soil Interactions at Low pH*. Wright, R.J.; et al., Eds.; Kluwer Academic Publishers: Dordrecht, The Netherlands 815–823
- Gao X., Zou C., Wang L., Zhang F. (2004). Silicon improves water use efficiency in maize plants. *Journal of Plant Nutrition* 27:1457–1470
- Gao X., Zou C., Wang L., Zhang F. (2006). Silicon decreases transpiration rate and conductance from stomata of maize plants. *Journal of Plant Nutrition* 29:1637–1647
- Ghareeb H., Bozsó Z., Ott P.G., Repenning C., Stahl F., Wydra K. (2011a). Transcriptome of silicon-induced resistance against *Ralstonia solanacearum* in the silicon non accumulator tomato implicates priming effect. *Physiology Molecular and Plant Pathology* 75:83–89
- Giannakoula A, Moustakas M, Mylona P, Papadakis I, Yupsanis T. (2008). Aluminum tolerance in maize is correlated with increased levels of mineral nutrients, carbohydrates and proline, and decreased levels of lipid peroxidation and Al accumulation. *Journal of Plant Physiology* 165, 385-396

- Giannakoula A., Moustakas M., Syros T., Yupsanis T. (2010). Aluminum stress induces up-regulation of an efficient antioxidant system in the Al-tolerant maize line but not in the Al-sensitive line. *Environmental and Experimental Botany* 67, 487-494
- Giannakoula A, Moustakas M., Mylona P., Papadakis I., Yupsanis T. (2008). *Journal of Plant Physiology* 165, 385—396
- Giannakoula A. (2009). Μελέτη της επίδρασης του αργιλίου σε δυο καθαρές σειρές καλαμποκιού (*zea mays* L.) με διαφορετική ανθεκτικότητα ως προς το αργίλιο. Διδακτορική Διατριβή. Πανεπιστήμιο Θεσσαλονίκης.
- Gill S.S. & Tuteja N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology Biochemistry* 48: 909–930
- Gong H. & Chen K. (2012). The regulatory role of silicon on water relations, photosynthetic gas exchange, and carboxylation activities of wheat leaves in field drought conditions. *Acta Physiology Plant* 34:1589–1594
- Gong H., Zhu X., Chen K., Wang S., Zhang C. (2005). Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought. *Plant Science* 169: 313–321
- Gong H.J., Chen K.M., Chen G.C., Wang S.M., Zhang C.L. (2003). Effects of silicon on growth of wheat under drought. *Journal of Plant Nutrition* 26:1055–1063
- Gong H.J., Chen K.M., Zhao Z.G., Chen G.C., Zhou W.J. (2008). Effects of silicon on defense of wheat against oxidative stress under drought at different developmental stages. *Biologia Plantarum* 52:592–596
- Gratao P.L., Polle A., Lea P.J., Azevedo R.A. (2005). Making the life of heavy-metal stressed plants a little easier. *Functional Plant Biology* 32, 481–494
- Greger M., Tillberg J.E., Johansson M. (1992). Aluminium effects on *Scenedesmusobtusiusculus* with different phosphorus status. II: Growth, photosynthesis and pH. *Physiologia Plantarum* 184: 202-208
- Grégoire C., Rémus-Borel W., Vivancos J., Labbé C., Belzile F., Bélanger R.R. (2012). Discovery of a multigene family of aquaporin silicon transporters in the primitive plant *Equisetum arvense*. *Plant Journal* 72:320–330
- Gu H.H., Qiu H., Tian T., Zhan S.S., Deng T.H.B., Chaney R.L., Wang S.Z., Tang Y.T., Morel J.L., Qiu R.L. (2011). Mitigation effects of silicon rich amendments on heavy metal accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) planted on multi-metal contaminated acidic soil. *Chemosphere* 83:1234–1240

- Guével M.H., Menzies J.G., Bélanger R.R. (2007). Effect of root and foliar applications of soluble silicon on powdery mildew control and growth of wheat plants. *European Journal of Plant Pathology* 119:429–436
- Gunes A., Pilbeam D.J., Inal A., Bagci E.G., Coban S. (2007). Influence of silicon on antioxidant mechanisms and lipid peroxidation in chickpea (*Cicer arietinum* L.) cultivars under drought stress. *Journal of Plant Interaction* 2:105–113
- Gunes A., Pilbeam D.J., Inal A., Coban S. (2008). Influence of silicon on sunflower cultivars under drought stress. I: Growth, antioxidant mechanisms, and lipid peroxidation. *Communication of Soil Science and Plant Analysis* 39:1885–1903
- Gunnarsson I. & Arnórsson S. (2000). Amorphous silica solubility and the thermodynamic properties of H_4SiO_4 in the range of 0 degrees to 350 degrees C at P-sat. *Geochim Cosmochim Acta* 64:2295–2307
- Gunse B, Poschenrieder C, Barcelo J. (1997). Water transport properties of roots and root cortical cells on proton and Al-stressed maize varieties. *Plant Physiology* 113: 595–602
- Guo T.R., Zhang G.P., Lu W.Y., Wu H.P., Wu F.B., Chen J.X., Zhou M.X. (2003). Effect of Al on dry matter accumulation and Al and nutrients in barleys differing in Al tolerance. *Plant Nutrition and Fertilization Science* 9: 324-330
- Guo T.R., Zhang G.P., Zhou M.X., Wu F.B., Chen J.X. (2004). Effect of aluminum and cadmium toxicity on growth and antioxidant enzyme activities of two barley genotypes with difference Al tolerance. *Plant Soil* 258: 241-248
- Guo W., Hou Y.L., Wang S.G., Zhu Y.G. (2005). Effect of silicate on the growth and arsenate uptake by rice (*Oryza sativa* L.) seedlings in solution culture. *Plant Soil* 272:173–181
- Gupta D.K., Nicoloso F.T., Schetinger M.R.C., Rossato L.V., Pereira L.B., Castro G.Y., Srivastava S., Tripathi R.D. (2009). Antioxidant defense mechanism in hydroponically grown *Zea mays* seedlings under moderate lead stress. *Journal of Hazard Mater* 172, 479–484
- Haider S.I., Wei K., Jilani G., Zhang G-P. (2007). Interactions of cadmium and aluminium toxicity in their effect on growth and physiological parameters in soybean. *Journal of Zhejiang University Science* 8:181-188
- Hall J.L. (2002). Cellular mechanism for heavy metal detoxification and tolerance. *Journal of Experimental Botany* 53, 1–11

- Hamel F., Breton C., Houde M. (1998). Isolation and characterization of wheat aluminum-regulated genes: possible involvement of aluminum as a pathogenesis response elicitor. *Planta* 205:531–538
- Hamilton III E.W. & Heckathorn S.A. (2001). Mitochondrial adaptations to NaCl. Complex I is protected by antioxidants and small heat shock proteins, whereas complex II is protected by proline and betaine. *Plant Physiology* 126: 1266-1274
- Hammond K.E., Evans D.E., Hodson M.J. (1995). Aluminium/silicon interactions in barley (*Hordeum vulgare* L.) seedlings. *Plant Soil* 173:89–95
- Hampp R. & Schnabl. H. (1975). Effect of aluminium ions on ¹⁴CO₂-fixation and membrane system of isolated spinach chloroplasts. *Z. Pflanzenphysiologie* 76: 300-306.
- Hara T., Gu M.H., Koyama H. (1999). Ameliorative effect of silicon an aluminum injury in the rice plant. *Soil Science of Plant Nutrition* 45:929–936
- Hare P.D. & Cress W.A. (1997). Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. *Plant Growth Regulation* 21:79–102
- Harley R., Atkins S., Budantsev A., Cantino P., et al. (2004). Labiatae. In Kubitzki, Klaus; Kadereit, Joachim W. *The Families and Genera of Vascular Plants. VII*. Berlin; Heidelberg, Germany: Springer-Verlag, pp. 167–275
- Hasanuzzaman M., Nahar K, Fujita M. (2013). Extreme temperature responses, oxidative stress and antioxidant defense in plants. In Vahdati K, Leslie C, editors. *Abiotic stress – plant responses and applications in agriculture*: InTech Open, pp. 171-205
- Hasegawa P.M., Bressan R.A., Zhu J.K., Bohnert H.J. (2000). Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual Reviews of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 51:463–99
- Hasenstein K.H., Evans M., Stinemetz C.L., Moore R., Fondren W.M., Koon E.C., Higby M.A., Smucker A.J.M. (1988). Comparative effectiveness of metal ions in inducing curvature of primary roots of *Zea mays*. *Plant Physiology* 86:885–889
- Hattori T., Inanaga S., Araki H., An P., Morita S., Luxová M., Lux A. (2005). Application of silicon enhanced drought tolerance in *Sorghum bicolor*. *Physiology Plant* 123:459–466
- Hattori T., Inanaga S., Tanimoto E., Lux A., Luxova M., Sugimoto Y. (2003). Silicon-induced changes in viscoelastic properties of sorghum root cell walls. *Plant Cell Physiology* 44:743–749

- Hattori T., Sonobe K., Araki H., Inanaga S., An P., Morita S. (2008a). Silicon application by sorghum through the alleviation of stress-induced increase in hydraulic resistance. *Journal of Plant Nutrition* 31:1482–1495
- Hattori T., Sonobe K., Inanaga S., An P., Morita S. (2008b). Effects of silicon on photosynthesis of young cucumber seedlings under osmotic stress. *Journal of Plant Nutrition* 31:1046–1058
- Hattori T., Sonobe K., Inanaga S., An P., Tsuji W., Araki H., Eneji A.E., Morita S. (2007). Short term stomatal responses to light intensity changes and osmotic stress in sorghum seedlings raised with and without silicon. *Environmental and Experimental Botany* 60:177–182
- Haug A. & Vitorello V. (1996). Aluminium coordination to calmodulin: Thermodynamic and kinetic aspects. *Coordination Chemistry Reviews* 149:113-124
- Havaux M. & Lannoye R. (1985a). Effects of dehydration on the photochemical function of thylakoids in bean leaves. *Photosynthetica* 18: 388-396
- Havaux M. & Lannoye R. (1985b). Drought resistance of hard wheat cultivars measured by a rapid chlorophyll fluorescence test. *Journal of Agriculture Science, Cambridge* 104: 501-504
- Havaux M. & Lannoye R. (1985c). Effect des basses temperatures positives sur les reaction photochimiques primaires de la photosynthese du maïs (*Zea mays* L.) *Agronomy* 5: 331-337
- He C.W., Ma J., Wang L.J. (2015). A hemicellulose-bound form of silicon with potential to improve the mechanical properties and regeneration of the cell wall of rice. *New Phytology* 206:1051–1062
- He D.Y. (1993). Form, content and availability of silicon in main farmland of Hunan province and researchon furnace slag fertilizer. *Research in Agricultural Modernization* 14:43–47
- He D.Y., Zang H.L., Zhang X.P. (1980). The effect of silicate slags on rice in paddy soils derived from red earth. *Acta of Pedological Sinica* 17:355–363
- He L.Y. & Li X.L. (1995). Content and distribution of available silicon in paddy soils of Hubei province. *Journal of Huazhong Agricultural University* 14:363–368
- He L.Y. & Wang Z.L. (1998). Study on relationships between soil particle size or pH and soil available silicon content. *Soils* 5: 243–246
- Heath R.L. & Packer L. (1968). Photoperoxidation in isolated chloroplasts. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 125:189–98

- Henriques F.S. (2009). Leaf chlorophyll fluorescence: Background and fundamentals for plant biologists. *Botanical Review*, Volume 75, pages 249-270
- Himelrick D.G., Wood C.W., Dozier W.A. Jr. (1992). Relationship between SPAD-502 meter values and extractable chlorophyll in strawberry. *Advances in Strawberry Research* 11: 59–61
- Hodges D.M., DeLong J.M., Forney C.F., Prange R.K. (1999). Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds. *Planta* 207: 604-611
- Hodson M.J. & Sangster A.G. (1999). Aluminum/silicon interactions in conifers. *Journal of Inorganic Biochemistry* 76:89–98
- Hodson M.J. & Evans D.E. (1995). Aluminum/Silicon interactions in higher plants. *Journal of Experimental Botany* 46: 161-171
- Hodson M.J. & Sangster A.G. (1993). The interaction between silicon and aluminium in *Sorghum bicolor* (L.) Moench: growth analysis and X-ray microanalysis. *Annals of Botany* 72: 389–400
- Hong Z., Lakkineni K., Zhang Z., Verma D.P.S. (2000). Removal of feedback inhibition of 1-pyrroline-5-carboxylate synthetase results in increased proline accumulation and protection of plants from osmotic stress. *Plant Physiology* 122:1129–36
- Horiguchi T. & Morita S. (1987). Mechanism of manganese toxicity and tolerance of plants. 6. Effect of silicon on alleviation of manganese toxicity of barley. *Journal of Plant Nutrition* 10:2299–2310
- Horiguchi T. (1988). Mechanism of manganese toxicity and tolerance of plants. 4. Effect of silicon on alleviation of manganese toxicity of rice plants. *Soil Science of Plant Nutrition* 34:65–73
- Horst W.J., Wagner A., Marschner H. (1983). Effect of aluminium on root growth, cell-division rate and mineral element contents in roots of *Vigna unguiculata* genotypes. *Z.Pflanzenphysiologie Bodenkd* 109:95–103
- Horst W.J. & Marschner H. (1978a). Effect of silicon on manganese tolerance of bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant Soil* 50:287–303
- Horst W.J. & Marschner H. (1978b). Einfluß von Silizium auf den Bindungszustand von Mangan im Blattgewebe von Bohnen (*Phaseolus vulgaris*). *Z Pflanzenernaehr Bodenkd* 141:487–497

- Horst W.J. (1995). The role of the apoplast in aluminum toxicity and resistance of higher-plants – a review. *Z Pflanzenernahr Bodenkd* 158:419–428
- Horst W.J. (2009). Characterization of leaf apoplastic peroxidases and metabolites in *Vigna unguiculata* in response to toxic manganese supply and silicon. *Journal of Experimental Botany* 60:1663–1678
- Horst W.J., Asher C.J., Cakmak I., Szulkiewicz P., Wissemeier A.H. (1992). Short-term responses of soybean roots to aluminium. *Journal of Plant Physiology* 140:174–178
- Horst W.J., Fecht M., Naumann A., Wissemeier A.H., Maier P. (1999). Physiology of manganese toxicity and tolerance in *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Journal of Plant Nutrition Soil Science* 162:263–274
- Horst W.J., Schmohl N., Kollmeier M., Baluska F., Sivaguru M. (1999). Does aluminium affect root growth of maize through interaction with the cell wall-plasma membrane cytoskeleton continuum? *Plant and Soil* 215:163-174
- Hou W., Chen X., Song G., Wang Q., Chang C.C. (2007). Effect of copper and cadmium on heavy metal polluted water body restoration by duckweed (*Lemna minor*). *Plant Physiology Biochemistry* 45, 62–69
- Huang J., Ji M., Liu Y., Zhang L., Gong D. (2013). An overview of arid and semi-arid climate change. *Progressus Inquisitiones De Mutatione Climatis* 9:9–14
- Huang Y. & Yang F. (1996). Physical state change of phospholipids mediated by Mg^{2+} modulates activity and conformation of reconstituted mitochondrial F₀-F₁-ATPase. In: Yang F., Wang F., editors. Membrane lipid-protein interaction and its application in medicine and agriculture. Jinan: *Shandong Science Press*, p. 1–17
- Hue N.V. (1992). Correcting soil acidity of a highly weathered Ultisol with chicken manure and sewage sludge. *Communication of Soil Science and Plant Analysis* 23:241–264
- Hue N.V., Adams F., Evans C.E. (1985). Sulfate retention by an acid BE horizon of an Ultisol. *Soil Science Society of American Journal* 49:1196–1200
- Hue N.V., Craddock G.R., Adams F. (1986). Effect of organic acids on aluminum toxicity in subsoils. *Soil Science Society of American Journal* 50:28–34
- Hue N.V., Amien I. (1989). Aluminum detoxification with green manures. *Communication of Soil Science and Plant Analysis* 20:1499–1511
- Humphreys F.R. & Truman R. (1964). Aluminum and phosphorus requirements of *Pinus radiata*. *Plant Soil* 20:131–134

- Hungria M. & Vargas M.A.T. (2000). Environmental factors affecting N₂ fixation in grain legumes in the tropics, with an emphasis on Brazil. *Field Crops Research* 65:151-164
- Hunt R., Dienemann J., Norton H.J., Hartley W., Hudgens A., Stern T., Divine G. (2013). Aromatherapy as Treatment for Postoperative Nausea. *Anesthesia & Analgesia* 117: 597
- Hurlbut C.S. & Klein C. (1985). *Manual of mineralogy*. 20th ed. New York: Wiley
- Husnain, Wakatsuki T., Setyorini D., Hermansah S.K., Masunaga T. (2008). Silica availability in soils and river water in two watersheds on Java Island, Indonesia. *Soil Science of Plant Nutrition* 54:916–927
- I.R.R.I., International Rice Research Institute. (1965). *Annual report 1965*. Los Banos: Laguna
- Ikegawa H., Yamamoto Y., Matsumoto H. (1998). Cell death caused by a combination of aluminum and iron in cultured tobacco cells. *Physiology Plant* 104:474–478
- Iler R.K. (1979). *The Chemistry of Silica*. New York: Wiley
- Imaizumi K & Yoshidai S. (1958). Edaphological studies on the silicon supplying power of paddy soils. *Buletin ofl National Institute of Agricultural Science of Tokyo B* 8:261–304
- Ishikawa S. & Wagatsuma T. (1998). Plasma membrane permeability of root-tip cells following temporary exposure to Al ions is a rapid measure of Al tolerance among plant species. *Plant Cell Physiology* 39:516-525
- Ishikawa.S., Wagatsuma T., Sasaki R., Ofei-Manu P. (2000). Comparison of the amount of citric and malic acids in Al media of seven plant species and two cultivars each in five plant species. *Soil Science of Plant Nutrition* 46:751–758
- Iwasaki K & Matsumura A. (1999). Effect of silicon on alleviation of manganese toxicity in pumpkin (*Cucurbita moschata* Duch cv. Shintosa). *Soil Science of Plant Nutrition* 45:909–920
- Iwasaki K., Maier P., Fecht M., Horst W.J. (2002a). Effects of silicon supply on apoplastic manganese concentrations in leaves and their relation to manganese tolerance in cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.). *Plant Soil* 238:281–288
- Iwasaki K., Maier P., Fecht M., Horst W.J. (2002b). Leaf apoplastic silicon enhances manganese tolerance of cowpea (*Vigna unguiculata*). *Journal of Plant Physiology* 159:167–173

- Jacks T.J. & Hinojosa O. (1993). Superoxide radicals in intact tissues and in dimethyl sulfoxidebased extracts. *Phytochemistry* 33: 563-568
- Jain M., Mathur G., Koul S., Sarin N.B. (2001). Ameliorative effects of proline on salt stressinduced lipid peroxidation in cell lines of groundnut (*Arachis hypogea*L.). *Plant Cell Report* 20: 463-468
- Jamila F. & Mostafa E. (2014). Ethnobotanical survey of medicinal plants used by people in Oriental Morocco to manage various ailments. *Journal of Ethnopharmacology* 154: 176
- Jansen S., Broadley M.R., Robbrecht E., Smets E. (2002). Aluminum hyperaccumulation in agiosperms: A review of its phylogenetic significance. *Botanical Reviews* 68: 235–269
- Jenny H. (1980). The soil resource: origin and behavior. *Ecological studies* 37. New York: Springer, p. 95–112
- Ma J.F. & Yamaji N. (2006). Silicon uptake and accumulation in higher plants, *Trends in Plant Science* 11: 1392-397
- Jiang C.D., Gao H.Y., Zou Q. (2002). Characteristics of photosynthetic apparatus in Mn-starved maize leaves. *Photosynthetica* 40: 209–213
- Jones D.L. & Kochian L.V. (1995). Aluminium inhibition of the inositol 1,4,5-triphosphate signal transduction pathway in wheat roots: a role in aluminium toxicity. *Plant Cell* 7: 1913– 1922
- Jones D.L., Blancaflor E.B., Kochian L.V., Gilroy S. (2006). Spatial coordination of aluminum uptake, production of reactive oxygen species, callose production and wall rigidification in maize roots. *Plant Cell Environment* 29:1309–1318
- Jones D.L., Shaff J.E., Kochian L.V. (1995). Effect of aluminum on calcium homeostasis and IP₃ mediated signal-transduction in *Triticum aestivum* and *Nicotiana plumbaginifolia* . *Plant Physiology* 108:41-41
- Jones H.B. (1998). Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experinmental Botany* 49: 387-398
- Jones L.H.P. & Handreck K.A. (1967). Silica in soils, plants and animals. *Advanced Agronomy* 19:107–149
- Jorge R.A., Boscolo P.R.S., Menossi M. (2003). Aluminum-induced oxidative stress in maize. *Phytochemistry* 62: 181-189

- Júnior L.A.Z., Fontes R.L.F., Neves J.C.L., Korndörfer G.H., de Ávila V.T. (2010). Rice grown in nutrient solution with doses of manganese and silicon. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 34:1629–1639
- Kadpal R.P. & Rao N.A. (1985). Alteration in the biosynthesis of proteins and nucleic acid in finger millet (*Eleusine coracana*) seedling during water stress and the effect of proline on protein biosynthesis. *Plant Science* 40: 73-79
- Kamenidou S., Cavins T.J., Marek S. (2010). Silicon supplements affect floricultural quality traits and elemental nutrient concentrations of greenhouse produced gerbera. *Science Horticulture* 123:390–394
- Kastori R., Petrovic M., Petrovic N. (1992). Effect of excess lead, cadmium, copper and zinc on water relations in sunflower. *Journal of Plant Nutrition* 15: 2427-2439
- Kavir K.P.B., Sangam S., Amrutha R.N., Laxmi P.S., N.K.R. (2005). Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. *Current science* 88 : 424-438
- Kawaguchi K. & Kyuma K. (1977). Paddy soils in tropical Asia, their material nature and fertility. Honolulu: *University Press of Hawaii*
- Kaya C., Tuna A.L., Sonmez O., Ince F., Higgs D. (2009). Mitigation effects of silicon on maize plants grown at high zinc. *Journal of Plant Nutrition* 32:1788–1798
- Kaya C., Tuna L., Higgs D. (2006). Effect of silicon on plant growth and mineral nutrition of maize grown under water-stress conditions. *Journal of Plant Nutrition* 29:1469–1480
- Khamis S. Lamaze T. Lemoine Y., Foyer C. (1990). Adaptation of the photosynthetic apparatus in maize leaves as a result of nitrogen limitation. *Plant Physiology* 94: 1436–1443
- Khan A.A., Mc Neilly T., Collins C. (2000). Accumulation of amino acids, proline, and carbohydrates in response to aluminum and manganese stress in maize. *Journal of Plant Nutrition* 23:1303–1314
- Khandekar S. & Leisner S. (2011). Soluble silicon modulates expression of *Arabidopsis thaliana* genes involved in copper stress. *Journal of Plant Physiology* 168:699–705
- Kidd P. & Proctor J. (2001). The growth response of ecotypes of *Holcus lanatus* L. from different soil types in northwestern Europe to aluminium and silicon. *Fresenius Environmental Bulletin* 10:590–594
- Kidd P.S. & Proctor J. (2000). Effects of aluminium on the growth and mineral composition of *Betula pendula* Roth. *Journal of Experimental Botany* 51: 1057-1066

- Kidd P.S., Llugany M., Poschenrieder C., Gunsé B., Barceló J. (2001): The role of root exudates in aluminium resistance and silicon-induced amelioration of aluminium toxicity in three varieties of maize (*Zea mays* L.). *Journal of Experimental Botany* 52: 1339–1352
- Kinraide T.B. & Parker D.R. (1987). Cation amelioration of aluminum toxicity in wheat. *Plant Physiology* 83: 546-551
- Kinraide T.B. (1991). Identity of the rhizotoxic aluminium species. *Plant Soil* 134:167–178
- Kitao M., Lei T.T., Koike T. (1997). Effects of manganese toxicity on photosynthesis of white birch (*Betulla platyphylla* var. japonica) seedlings. *Physiologia Plantarum* 101: 249–256
- Klimashevskii E.L. (1983). Identification of plant resistance to soil acidity. *Soviety Agriculture Science* 10: 1-5
- Klug B. & Horst W.J. (2010). Oxalate exudation into the root-tip water free space confers protection from aluminum toxicity and allows aluminum accumulation in the symplast in buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *New Phytology* 187:380–391
- Knapp A.K. & Carter G.A. (1998). Variability in leaf optical properties among 26 species from a broad range of habitats. *American Journal of Botany* 85: 940–946
- Kobayashi J. (1960). A chemical study of the average quality and characteristics of river waters of Japan. *Berichte Ohara Institute für Landwirtschaft Biologie* 11:313–357
- Kochian L.V. & Jones D.L. (1997). Aluminum toxicity and resistance in plants. In: R.A. Yokel, M.S. Golub, eds. *Research Issues in Aluminum Toxicity*. New York: Taylor & Francis, pp. 69–89
- Kochian L.V. (1995). Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 46:237-260
- Kochian L.V., Pence N.S., Letham D.L.D., Pineros M.A., Magalhaes J.V., Hoenkenga O.A., Garvin D.F. (2002). Mechanisms of metal resistance in plants: Aluminum and heavy metals. *Plant Soil* 247:109–119
- Kochian L.V., Hoekenga O.A., Pineros M.A. (2004). How do crop plants tolerate acid soils? - Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. *Annual Review of Plant Biology* 55:459-493

- Korndörfer G.H. & Lepsch I. (2001). Effect of silicon on plant growth and crop yield. In: Datnoff LE, Snyder GH, Korndorfer GH, editors. *Silicon in agriculture*. Amsterdam: Elsevier, p. 133–147
- Kovacik J., Backor M., Kadukova J. (2008). Physiological responses of *Matricaria chamomilla* to cadmium and copper excess. *Environmental Toxicology* 23: 123–130
- Kozlowski T.T. & Pallardy S.G. (1997). *Physiology of woody plants*, Academic Press, San Diego
- Krause G.H. & Weis E. (1984). Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology. II Interpretation of the fluorescence signals. *Photosynthesis Research* 5: 139-157
- Krause G.S. & Weis E. (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 42: 313-349
- Krupa Z. & Baszynski T. (1995). Some aspects of heavy metals toxicity towards photosynthetic apparatus—direct and indirect effects on light and dark reactions. *Acta Physiologia Plantarum* 17: 177–191
- Kunert K.J. & Ederer M. (1985) *Physiology Plant* 65: 85
- Laliberte G. & Hellebust J.A. (1989). Regulation of proline content of *Chlorella autotopica* in response to change in salinity. *Canadian Journal of Botany* 67: 1959-1965
- Larsen P.B., Degenhardt J., Tai C.-Y., Stenzler L.M., Howell S.H., Kochian L.V. (1998). Aluminum-resistant *Arabidopsis* mutants that exhibits altered patterns of aluminum accumulation and organic release from roots. *Plant Physiology* 117:9–18
- Lawlor D.W. (1995). The effects of water deficit on photosynthesis, in Smirnoff N. (ed), *Environment and Plant Metabolism*, Bios Scientific Publishers Oxford, pp. 129-160
- Lawlor D.W., Tezara W., Mitchell V.J., Driscoll S.P., Lawlor D.W. (1997). Causes of decreased photosynthesis under water stress and consequences, *Handbook of Photosynthesis*, Marcel Dekker Inc., New York, pp. 575-596
- Lazof D.B., Goldsmith J.G., Rufty T.W., Linton R.W. (1996). The early entry of Al into cells of intact soybean roots. A comparison of three developmental root regions using secondary ion mass spectrometry imaging. *Plant Physiology* 112: 1289-1300
- Lewin J. & Reimann B.E.F. (1969). Silicon and plant growth. *Annual Revue Plant Physiology* 20:289–304
- Li C.H., Chu T.D., Liu X.B., Yang Q. (1999). Silicon nutrition effects and its study and application development in China. *Proceedings of Symposium of Plant Nutrition, Shaanxi Science and Technology Press*, China, pp. 329–333

- Li H.S., Zhang Z.Q., Chen L.Z. (2000). The effects of aluminium to the growth of tea seedlings. *Journal of Guangdong Education Institute* 20: 107-110
- Li P., Song A.L., Li Z.J., Fan F.L., Liang Y.C. (2012a). Silicon ameliorates manganese toxicity by regulating manganese transport and antioxidant reactions in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Soil* 354:407–419
- Li Q.F. & Ma C.C. (2002). Effect of available silicon in soil on cucumber seed germination and seedling growth metabolism. *Acta Horticultura Sinica* 29:433–437
- Li Y.C., Alva A.K., Sumner M.E. (1989). Response of cotton cultivars to aluminum in solutions with varying silicon concentrations. *Journal of Plant Nutrition* 12:881–892.
- Li Y.C., Sumner M.E., Miller W.P., Alva A.K. (1996). Mechanism of silicon induced alleviation of aluminum phytotoxicity. *Journal Plant of Nutrition* 19:1075–1087
- Li Z.Z., Tao Q.X., Liu G.R., Zhang H.Z., Liu Y.R. (1999). Investigation of available silicon content in cultivated soil in Jiangxi province. *Acta Agricultural Jiangxi* 11:1–9
- Lian S. (1976). Silica fertilization of rice. In: *The fertility of paddy soils and fertilizer applications for rice*. Taipei: Food Fertilizer Technology Center, p. 197–220
- Liang Y.C. (1999). Effects of silicon on enzyme activity, and sodium, potassium and calcium concentration in barley under salt stress. *Plant Soil* 209:217–224
- Liang Y.C., Chen X.H., Ma T.S., Qian Z.J., Liu L.R. (1993). Effect of Si on the growth, yield and quality of tomato. *Jiangsu Agricultural Science* 4:48–50
- Liang Y.C., Chen X.H., Zhang Y.C., Ma T.S. (1992). Effects of flooding and incorporation of organic materials on soil available silicon. *Soils* 5:244–247
- Liang Y.C., Hua H.X., Zhu Y.G., Zhang J., Cheng C.M., Römheld V. (2006). Importance of plant species and external silicon concentration to active silicon uptake and transport. *New Phytology* 172:63–72
- Liang Y.C., Ma T.S., Li F.J., Feng Y.J. (1994). Silicon availability and response of rice and wheat to silicon in calcareous soils. *Communication of Soil Science and Plant Analysis* 25:2285–2297
- Liang Y.C., Shen Q.R., Zhang A.G., Shen Z.G. (1999). Effects of Calcium and Silicon on Growth of and Nutrient Uptake by Wheat Exposed to Simulated Acid Rain. *Chinese Journal of Applied Ecology* 10, 589–592 (in Chinese)

- Liang Y.C., Si J., Römheld V. (2005). Silicon uptake and transport is an active process in *Cucumis sativus*. *New Phytology* 167:797–804
- Liang Y.C., Wong J.W.C., Wei L. (2005). Silicon-mediated enhancement of cadmium tolerance in maize (*Zea mays* L.) grown in cadmium contaminated soil. *Chemosphere* 58:475–483
- Liang Y.C., Yang C.G., Shi H.H. (2001). Effects of silicon on growth and mineral composition of barley grown under toxic levels of aluminum. *Journal of Plant Nutrition* 24:229–243
- Liang Y.C., Zhang W.H., Chen Q, Ding R.X. (2005). Effects of silicon on H⁺-ATPase and H⁺-PPase activity, fatty acid composition and fluidity of tonoplast vesicles from roots of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.). *Environmental and Experimental Botany* 53:29–37
- Liang Y.C., Zhang W.H., Chen Q., Liu Y.L., Ding R.X. (2006). Effect of exogenous silicon (Si) on H⁺-ATPase activity, phospholipids and fluidity of plasma membrane in leaves of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.). *Environmental and Experimental Botany* 57:212–219
- Liang Y.C., Zhu J., Li Z.J., Chu G.X., Ding Y.F., Zhang J., Sun W.C. (2008). Role of silicon in enhancing resistance to freezing stress in two contrasting winter wheat cultivars. *Environmental and Experimental Botany* 64:286–294
- Lichtenthaler H.K. & Rinderle U. (1988). The role of chlorophyll fluorescence in the detection of stress conditions in plants. *CRC Critical Review in Analytical Chemistry* 19: 29-85
- Lidon F.C. & Barreiro M.G. (2002). An overview into aluminum toxicity in maize.- *Bulg. Journal of Plant Physiology* 28: 96-112
- Lidon F.C., Ramalho J.C., Barreiro M.G. (1997b). Aluminium modulation of the photosynthetic carbon reduction cycle in *Zea mays*. *Photosynthetica* 34: 393-400
- Lima M.D.R., Barros Jr. U.O., Barbosa M.A.M., Segura F.R., Silva F.F., Batista B.L., Lobato A.K.S. (2016). Silicon mitigates oxidative stress and has positive effects in *Eucalyptus platyphylla* under aluminium toxicity. *Plant of Soil Environment* 62, 164–170
- Lin Y.C. & Kao C.H. (2007). Proline accumulation induced by excess nickel in detached rice leaves. *Biologia Plantarum* 51: 351-354
- Lindsay W.L. (1979). *Chemical Equilibria in Soils*. New York: Wiley, pp. 35–49

- Liu H., Li J.-M., Zheng G., Du Q.-J., Pan T.-H., Chang Y.-B. (2014). Effects of silicon on plant growth and fruit quality of cucumber. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica* 23:117–121
- Liu H.Y. (1997). Preliminary report on effect of Si fertilizer on tomato growth. *Journal of Guizhou Agricultural College* 16:76–77
- Liu J., Ma J., He C.W., Li X.L., Zhang W.J., Xu F.X., Lin Y.J., Wang L.J. (2013b). Inhibition of cadmium ion uptake in rice (*Oryza sativa*) cells by a wall-bound form of silicon. *New Phytology* 200:691–699
- Liu J., Zhang H., Zhang Y., Chai T. (2013). Silicon attenuates cadmium toxicity in *Solanum nigrum* L. by reducing cadmium uptake and oxidative stress. *Plant Physiology and Biochemistry* 68: 1–7
- Liu J.M., Han C., Sheng X.B., Liu S.K., Qi X. (2011). Potassium-containing silicate fertilizer: its manufacturing technology and agronomic effects. *Oral presentation at 5th International Conference on Silicon in Agriculture*, September 13–18, Beijing
- Liu K., Luan S. (2001). Internal aluminum block of plant inward K⁺ channels. *Plant Cell* 13:1453-1465
- Liu P, Yang Y.S., Xu G.D., Guo S.L., Zheng X.B., Wang M. (2006). Physiological response of four southern herbaceous plants to aluminum stress. *Frontiers of Biology in China* 3: 295-302
- Lloyd J., Syvertsen J.P., Kriedemann P.E., Farquhar G.D. (1992). Low conductances for CO₂ diffusion from stomata to the sites of carboxylation in leaves of woody species. *Plant Cell and Environment* 15: 873-899
- Lobato A.K.S., Coimbra G.K., Neto M.A.M., Costa R.C.L., Filho B.G.S., Neto C.F.O., Luz L.M., Barreto A.G.T., Pereira B.W.F., Alves G.A.R., Monteiro B.S., Marochio C.A. (2009). Protective action of silicon on water relations and photosynthetic pigments in pepper plants induced to water deficit. *Research in Journal of Biological Science* 4:617–623
- Low P.S. (1985). Molecular basis of the biological compatibility of nature's osmolytes. In Gilles R and Gilles-Baillien M [Eds.] *Transport Processes, Iono- and Osmoregulation*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 469-477
- Lux A., Luxová M., Hattori T., Inanga S., Sugimoto Y. (2002) Silicification in sorghum (*Sorghum bicolor*) cultivars with different drought tolerance. *Physiology Plant* 115:87–92
- Lux A., Martinka M., Vaculik M., White P.J. (2011). Root responses to cadmium in the rhizosphere: a review. *Journal of Experimental Botany* 62:21–37

- Ma J.F. (2000). Role of organic acids in detoxification of aluminum in higher plants. *Plant Cell Physiology* 41:383–390
- Ma G.R., He N.Z., Shi W.Y. (1987). A survey on the concentration of sulphur, potassium and silicon and the pH value of the major water streams in Zhejiang province. *Zhejiang Agricultural Science* 1:14–17
- Ma J.F., Hiradate S., Matsumoto H. (1998). High aluminum resistance in buckwheat: II. Oxalic acid detoxifies aluminum internally. *Plant Physiology* 117:753–759
- Ma J.F., Hiradate S. (2000). Form of aluminum for uptake and translocation in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *Planta* 211:355–360
- Ma J.F. & Takahashi E. (2002). Soil, fertilizer, and plant Silicon research in Japan. Elsevier Sci., Amsterdam. Mishra S, Dubey RS. *Inhibition of ribonuclease and protease activities in arsenic exposed rice seedlings* : Elsevier, p. 1–190
- Ma J.F. (2004). Role of Silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses. *Soil Science of Plant Nutrition* 50: 11-18
- Ma J.F. , Ryan P.R., Delhaize E. (2001). Aluminium tolerance in plants and the complexing role of organic acids. *Trends Plant Science* 6:273–278
- Ma J.F., Higashitani A., Sato K., Tateda K. (2003). Genotypic variation in Si content of barley grain. *Plant Soil* 249:383–387
- Ma J.F., Zheng S.J., Hiradate S, Matsumoto H. (1997). Detoxifying aluminum with buckwheat. *Nature* 390:569–570
- Ma J.F., Sasaki M., Matsumoto H. (1997). Al-induced inhibition of root elongation in corn, *Zea mays* L. is overcome by Si addition. *Plant Soil* 188:171–176
- Ma J.F., Yamaji N. (2008). Functions and transport of silicon in plants. A review. *Cell Molecular Life and Science* 65:3049–3057
- Ma J.F., Yamaji N., Mitani-Ueno N. (2011). Transport of silicon from roots to panicles in plants. *Japan Academy, Series B* 87:377–385
- Ma T.S., Feng Y.J., Liang Y.C., Hua W., Sun B., Wang Q.S., Huang S.H., Zhang B.K. (1994). Silicon supplying power and silicon fertilizer application in areas along Yangtze River. *Soils* 26:154–156
- Ma T.S., Li F.J., Liang Y.C., Chen X.H. (1993). Silicon nutrient status and yield increase effect of silicon fertilizers. *Chinese Journal of Soil Science* 24:262–263

- Ma. J.F., Hiradate S., Nomoto K., Iwashita T., Matsumoto H. (1997). Internal detoxification mechanism of Al in hydrangea. *Plant Physiology* 113:1033–1039
- MacNicol P.K., Dudzinski M.I., Condon B.N. (1976). Estimation of chlorophyll in tobacco leaves by direct photometry. *Annals of Botany* 40: 143–152
- Mahajan S., Tuteja N. (2005). Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Archives in Biochemistry and Biophysics* 444:139–158
- Malecka A., Jarmuszkiewicz W., Tomaszewska B. (2001). Antioxidant defense to lead stress in sub cellular compartments of pea root cells. *Acta Biochimica of Poland* 48, 687–698
- Marquard R.D. & Tipton J.L. (1987). Relationship between extractable chlorophyll and an in situ method to estimate leaf greenness. *HortScience* 22: 1327
- Marschner H. (1995). Beneficial mineral elements. - In: - Marschner, H. (ed.): *Mineral Nutrition of Higher Plants*. 2nd Ed. pp. 405-434. Academic Press, London
- Marschner H., Oberle H., Cakmak L., Romheld V. (1990). Growth enhancement by silicon in cucumber (*Cucumis sativus*) plants depends on imbalance in phosphorus and zinc supply. *Plant Soil* 124:211–219
- Martin D.F. (1970). *Marine Chemistry*, vol. 2. New York: Dekker
- Masunaga T., Kubota D., Hotta M., Wakatsuki T. (1998). Mineral composition of leaves and bark in aluminum accumulators in tropical rain forest in Indonesia. *Soil Science of Plant Nutrition* 44:347–358
- Matsumoto H. (2000). Cell biology of aluminum toxicity and tolerance in higher plants. *International Review in Cytology* 200:1–46
- Matsumoto H., Hirasawa E., Morimura S., Takahashi E. (1976). Localization of aluminium in tea leaves. *Plant Cell Physiology* 17: 627–631
- Matysik Alia, Bhalu J., Mohanty B.P. (2002). Molecular mechanisms of quenching of reactive oxygen species by proline under stress in plants. *Current Science* 82, 525–532
- Maxwell K. & Johnson G.N. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51: 659-668
- McCanny S.J., Hendershot W.H., Lechowicz M.J., Shipley B. (1995). The effects of aluminum on *Picearubens*: factorial experiments using sand culture. *Canadian Journal of Forensic Research* 25:8–17

- McKeague J.A., Cline M.G. (1963). Silica in soils. *Advanced Agronomy* 15:339–396
- Meena V.D., Dotaniya M.L., Coumar V., Rajendiran S., Ajay, Kundu S., Rao A.S. (2014). A case for silicon fertilization to improve crop yields in tropical soils. *Proceedings of National Academy Science, India, Sect. B Biol. Science* 84: 505–518
- Menzies N.W., Bell L.C., Edwards D.G. (1994). Exchange and solution phase chemistry of acid, highly weathered soils: II. Investigation of mechanisms controlling Al release into solution. *Australian Journal of Soil Research* 32:269–283
- Meriga B., Krishna Reddy B., Rajender Rao K., Ananda Reddy L., Kavi Kishor P.B. (2004). Aluminium-induced production of oxygen radicals, lipid peroxidation and DNA damage in seedlings of rice (*Oryza sativa*). *Journal of Plant Nutrition* 161: 63-68
- Meriga B., Reddy K., Rao R., Reddy A., Kishor K. (2004). Aluminium induced production of oxygen radicals, lipid peroxidation and DNA damage in seedlings of rice (*Oryza sativa*). *Journal of Plant Physiology* 161 :63-68
- Metha S.K. & Gaur J.P. (1999). Heavy-metal-induced proline accumulation and its role in ameliorating metal toxicity in *Chlorella vulgaris*. *New Phytology* 143: 253-259
- Meybeck M. (1987). Global chemical weathering of surficial rocks estimated from river dissolved loads. *American Journal of Science* 287:401–428
- Milla M.A., Butler E., Huete A.R., Wilson C.F., Anderson O., Gustafson J.P. (2002). Expressed sequence tag-based gene expression analysis under aluminum stress in rye. *Plant Physiology* 130:1706-1716
- Ming D.F. (2012). Regulatory mechanisms of silicon on physiological and biochemical characteristics, ultrastructure and related gene expression of rice under water stress. PhD thesis, Zhejiang University
- Ming D.F., Pei Z.F., Naeem M.S., Gong H.J., Zhou W.J. (2012b) Silicon alleviates PEG-induced water-deficit stress in upland rice seedlings by enhancing osmotic adjustment. *Journal of Agronomy and Crop Science* 198:14–26
- Ming D.F., Yuan H.M., Wang Y.H., Gong H.J., Zhou W.J. (2012a). Effects of silicon on the physiological and biochemical characteristics of roots of rice seedlings under water stress. *Science of Agricultural Sinica* 45:2510–2519
- Mishra S. & Dubey R.S. (2006). Inhibition of ribonuclease and protease activities in arsenic exposed rice seedlings: role of proline as enzyme protectant. *Journal of Plant Nutrition* 163:927–36

- Mitani N., Yamaji N., Ma J.F. (2009). Identification of maize silicon influx transporters. *Plant Cell Physiology* 50:5–12
- Miyake Y. & Takahashi E. (1983a). Effect of silicon on the growth of solution-cultured cucumber plant. *Soil Science of Plant Nutrition* 29:71–8
- Miyake Y. & Takahashi E. (1983b). Effect of silicon on the growth of cucumber plant in soil culture. *Soil Science of Plant Nutrition* 29:463–471
- Miyasaka S.C. & Hawes M.C. (2001). Possible role of root border cells in detection and avoidance of aluminum toxicity. *Plant Physiology* 125:1978–1987
- Miyasaka S.C., Buta J.G, Howell R.K., Foy C.D. (1991). Mechanism of aluminum tolerance in snapbeans: Root exudation of citric acid. *Plant Physiology* 96:737–743
- Morikawa C.K. & Saigusa M. (2002). Si amelioration of Al toxicity in barley (*Hordeum vulgare* L.) growing in two Andosols. *Plant Soil* 240:161–168
- Morris H.D. & Pierre W.H. (1949). Minimum concentrations of manganese necessary for injury to various legumes in culture solutions. *Agronomy Journal* 41:107–112
- Moustakas M., Ouzounidou G., Lannoye R. (1995). Aluminum effects on photosynthesis and elemental uptake in an aluminum-tolerant and non-tolerant wheat cultivars. *Journal of Plant Nutrition* 18: 669–683
- Moustakas M., Eleftheriou E.P., Ouzounidou G. (1997). Short effects of aluminium at alkaline pH on the structure and function of the photosynthetic apparatus. *Photosynthetica* 34: 169-177
- Moustakas M., Ouzounidou G., Eleftheriou E.P., Lannoye R. (1996). Indirect effects of aluminium stress on the photosynthetic apparatus. *Plant Physiology and Biochemistry* 34: 553-560
- Moustakas M., Ouzounidou G., Lannoye R. (1993). Rapid screening for aluminium tolerance in cereals by use of the chlorophyll fluorescence test. *Plant Breeding* 111: 343-346
- Mugwira L.M. & Elgawhary S.M. (1979). Aluminum accumulation and tolerance of triticale and wheat in relation to root cation exchange capacity. *Soil Science Society of American Journal* 43:736–740
- Nagata T., Hayatsu M., Kosuge N. (1992). Identification of aluminium forms in tea leaves by ^{27}Al -NMR. *Phytochemistry* 31:1215–1218
- Nayer P.K., Misra A.K, Patnaik S. (1977). Evaluation of silica-supplying power of soils for growing rice. *Plant Soil* 47:487–494

- Nayyar H. & Walia D.P. (2003). Water stress induced proline accumulation in contrasting wheat genotypes as affected by calcium and abscisic acid. *Biologia Plantarum* 46:275–279
- Neubauer C. & Schreiber U. (1987). The polyphasic rise of chlorophyll fluorescence upon onset of strong continuous illumination. 2. Partial control by the photosystem II donor side and possible ways of interpretation. *Zeitschrift für Naturforschung* 42:1255–1264
- Nikolic M., Nikolic N., Liang Y., Kirkby E.A., Römheld V. (2007). Germanium-68 as an adequate tracer for silicon transport in plants. Characterization of silicon uptake in different crop species. *Plant Physiology* 143:495–503
- Nordstrom. D.K & May H.M. (1996). Aqueous equilibrium data for mononuclear aluminum species. In: G. Sposito, ed. *The Environmental Chemistry of Aluminum*. Boca Raton, FL: CRC Press, pp. 39–80
- Nunes M.A., Matos C.M., Azinheira H.G., Quartim V.L. (1995). Indirect effects of aluminium on photosynthesis and mineral concentration in triticales. In: Mathis P. ed. *Photosynthesis: from Light to Biosphere*, Kluwer Academic Publisher, Netherlands, pp. 713–717
- Nwugo C.C. & Huerta A.J. (2008). Effects of silicon nutrition on cadmium uptake, growth and photosynthesis of rice plants exposed to low-level cadmium. *Plant Soil* 311:73–86
- Ofei-Manu P., Wagatsuma T., Ishikawa S., Tawarayama K. (2001). The plasma membrane strength of the root tip cells and root phenolic compounds are correlated with Al tolerance in several common woody plants. *Soil Science of Plant Nutrition* 47:359–375
- Ogawa A. & Yamauchi A. (2006). Root osmotic adjustment under osmotic stress in maize seedlings 1. Transient change of growth and water relations in roots in response to osmotic stress. *Plant Production Science* 9:27–38
- Ogren E. & Baker N.R. (1985). Evaluation of a technique for the measurement of chlorophyll fluorescence from leaves exposed to continuous white light. *Plant Cell and Environment* 8: 539–547
- Ohkawa H., Ohishi N., Yagi K. (1979). Assay for lipid peroxidation in animal tissues by thiobarbituric acid reaction. *Analytical Biochemistry* 95: 351
- Ohki K. (1986). Photosynthesis, chlorophyll and transpiration responses in aluminium stressed wheat and sorghum. *Crop Science* 26: 572–575

- Okuda A. & Takahashi E. (1962). Effect of silicon supply on the injuries due to excessive amounts of Fe, Mn, Cu, As, Al, Co of barley and rice plant. *Journal Soil Science of Plant Nutrition* 33:1–8
- Okuda A. & Takahashi E. (1965). The Role of Silicon. In *The Mineral Nutrition of the Rice Plant. Proceedings Symposium International Rice Research Institute*. Johns Hopkins Press: Baltimore, M.D. 123–146
- Ono K., Yamamoto Y., Hachiya A., Matsumoto H. (1995). Synergistic inhibition of growth by aluminum and iron of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) cells in suspension culture. *Plant Cell Physiology* 36:115-125
- Ortiz E. (1992). *The Encyclopedia of Herbs, Spices & Flavorings*. London: Dorling Kindersley, pp. 36–37
- Orvig C. (1993). The aqueous coordination chemistry of aluminum. In: Robinson GH (ed), *Coordination chemistry of aluminum*, pp.85-121. VCH Publishers, New York, NY
- Ouzounidou G. (1993). Μελέτη της επίδρασης των βαρέων μετάλλων σε αυτοφυή φυτικά είδη μεταλλοφόρων περιοχών της Β. Ελλάδας. Διδακτορική Διατριβή. Πανεπιστήμιο Θεσσαλονίκης
- Ouzounidou G., Moustakas M., Eleftheriou E.P. (1997) Physiological and ultrastructural effects of cadmium on wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves. *Archives of Environmental and Contamination Toxicology* 32:154–160
- Paleg L.G., Steward G.R., Bradbeer J.W. (1984). Proline and glycine betaine influence proline salvation. *Plant Physiology* 75: 974-978
- Pan W., Zhu M.Y., Chen H. (2001). Aluminum-induced cell death in root-tip cells of barley. *Environmental and Experimental Botany* 46: 71–79
- Panda S.K., Baluska F., Matsumoto H. (2009). Aluminum stress signaling in plants. *Plant Signal Behaviour* 4: 592–597
- Papadakis I. E., Giannakoula A., Antonopoulou C. P., Moustakas M., Avramaki E., Therios I.N. (2007a). Photosystem 2 activity of *Citrus volkameriana* (L.) leaves as affected by Mn nutrition and irradiance. *Photosynthetica* 45: 208–213
- Papadakis I. E., Giannakoula A., Therios I. N., Bosabalidis A.M., Moustakas M., Nastou A. (2007b). Mn-induced changes in leaf structure and chloroplast ultrastructure of *Citrus volkameriana* (L.) plants. *Journal of Plant Physiology* 164: 100–103
- Papageorgiou G. (1975). Chlorophyll fluorescence: An intrinsic probe of photosynthesis. In *Bioenergetics of photosynthesis* (Govindjee ed.) pp. 319-371. *Academic Press*, New York

- Parker D.R. & Bertsch P.M. (1992). Formation of the Al-13 tridecameric polycation under diverse synthesis conditions. *Environmental Science and Technology* 26:914-921
- Parker D.R., Norvell W.A., Zelazny L.W., Kinraide T.B. (1988). Aluminum Speciation and Phytotoxicity in Dilute Hydroxy-Aluminum Solutions. *Journal of America Society and Soil Science* 52:438-444
- Parker D.R., Kinraide T.B., Zelazny L.W. (1988). Aluminum speciation and phytotoxicity in dilute hydroxylaluminum solutions. *Soil Science Society of American Journal* 52:438-444
- Parker D.R., Kinraide T.B., Zelazny L.W. (1989). On the phytotoxicity of polynuclear hydroxy aluminum complexes. *Soil Science Society of American Journal* 53:789-796
- Patra J. & Panda B.B. (1998). A comparison of biochemical responses to oxidative and metal stress in seedlings of barley (*Hordeum vulgare*L.). *Environmental Pollution* 101: 99-105
- Patricia R.S.B., Marcelo M., Renato A.J. (2003). Aluminium-induced oxidative stress in maize. *Phytochemistry* 62: 181- 189
- Paula L.S., Silva B.C., Pinho W.C.S., Barbosa M.A.M., Elaine Maria Silva Guedes-Lobato E.M.S.G., Segura F.R., Batista B.L., Barbosa Júnior F., Lobato A.K.S.(2015). Silicon (Si) ameliorates the gas exchange and reduces negative impacts on photosynthetic pigments in maize plants under Zinc (Zn) toxicity. *Australian Journal of Crop Science* 9 : 901-908
- Pavlovic J., Samardzic J., Masimović V., Timotijevic G., Stevic N., Laursen K.H., Hansen T.H., Husted S., Schjoerring J.K., Liang Y., Nikolic M. (2013). Silicon alleviates iron deficiency in cucumber by promoting mobilization of iron in the root apoplast. *New Phytology* 198:1096-1107
- Peaslee D.E. & Frink C.R. (1969). Influence of silicic acid on uptake of Mn, Al, Zn, and Cu by tomatoes (*Lycopersicum esculentum*) grown on an acid soil. *Soil Science Society of America Proceedings* 33:569-571
- Pei Z.F., Ming D.F., Liu D., Wan G.L., Geng X.X., Gong H.J., Zhou W.J. (2010). Silicon improves the tolerance to water-deficit stress induced by polyethylene glycol in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. *Journal of Plant Growth Regulation* 29:106-115
- Peixoto P.H., Da Matta F.M., Cambraia J. (2002). Responses of the photosynthetic apparatus to aluminium stress in two sorghum cultivars. *Journal of Plant Nutrition* 25: 821- 832

- Peixoto P.H.P., Cambraia J., Sant'Anna R., Mosquim P.R., Moreira M.A. (2001). Aluminum effects on fatty acid composition and lipid peroxidation of a purified plasma membrane fraction of root apices of two sorghum cultivars. *Journal of Plant Nutrition* 24:1061-1070
- Pereira W.E., de Siqueira D.L., Martinez C.A., Puiatti M. (2000). Gas exchange and chlorophyll fluorescence in four citrus rootstocks under aluminum stress. *Journal of Plant Physiology* 157: 513–520
- Pettersson A. & Bergman B. (1989). Effects of aluminum on ATP pools and utilization in the cyanobacterium *Anabaena cylindrica* - a model for the *in vivo* toxicity. *Physiology Plant* 76:527-534
- Piñeros M.A. & Kochian L.V. (2001). A patch-clamp study on the physiology of aluminum toxicity and aluminum tolerance in maize. Identification and characterization of Al³⁺-induced anion channels. *Plant Physiology* 125: 292-305
- Piñeros M.A., Shaff J.E., Manslank H.S., Carvalho V.M., Kochian L.V. (2005). Aluminum resistance in maize cannot be solely explained by root organic acid exudation. A comparative physiology study. *Plant Physiology* 137: 231–241
- Ponnamperuma F.N. (1965). Dynamic aspects of flooded soils and the nutrition of the rice plant. In: *The mineral nutrition of the rice plant*. Baltimore: John Hopkins, p. 295–328
- Ponnamperuma F.N. (1978). *Soils and rice*. Philippine: Los Banos, p. 427
- Poschenrieder C, Gunsé B, Corrales I, Barceló J. (2008). A glance into aluminum toxicity and resistance in plants. *Science of Total Environment* 400:356–368
- Powles S.B. (1984). Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 35:15–44
- Prabagar S., Hodson M.J., Evans D.E. (2011). Silicon amelioration of aluminium toxicity and cell death in suspension cultures of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst). *Environmental and Experimental Botany* 70:266–276
- Prabhu A.S., Filho M.P.B., Filippi M.C., Datnoff L.E., Snyder G.H. (2001). Silicon from rice disease control perspective in Brazil. In: Datnoff LE, Snyder GH, Korndörfer GH, editors. *Silicon in agriculture*. Amsterdam: Elsevier, p. 293–311
- Prasad M.N.V. & Hangemeyer J. (1999). Heavy metal stress in plants, *From molecules to Ecosystems*, Springer

- Prasad M.N.V. (1996). Trace elements. In: Prasad, M.N.V. Editor, 1996. *Plant Ecophysiology* Wiley, New York, pp. 107–209
- Prasad M.N.V. (1997). Trace metals. In: Prasad MNV (ed) *Plant ecophysiology*, Wiley, New York, pp. 207-249
- Qin F.J., Wang F., Lu H., Cen T.X., Wang B., Han H.X., Zhuang Y.Q., Zhang H. (2012). Study on available silicon contents in cultivated land and its influencing factors in Ningbo City. *Acta Agricultural Zhejiangensis* 24:263–267
- Qin R.J. & Chen. F.X. (1999). The aluminium toxicity of some crop seedlings in red soil of Southern Hunan. *Plant Nutrition Fertilizer Science* 5: 50-55
- Quattrocchi U. (1947). C.R.C. *World dictionary of plant names: Common names, Scientific Names, Eponyms, Synonyms, and Etymology*. III M-Q. C.R.C.Press, p. 1658
- Rahman M.T., Kawamura K., Koyama H., Hara T. (1998). Varietal differences in the growth of rice plants in response to aluminum and silicon. *Soil Science of Plant Nutrition* 44:423–431
- Rai V.K. (2002). Role of amino acids in plant response to stresses. *Biologia Plantarum* 45: 481-487
- Rama Devi S., Yamamoto Y., Matsumoto H. (2003). An intracellular mechanism of aluminum tolerance associated with high antioxidant status in cultured tobacco cells. *Journal of Inorganic Biochemistry* 97:59–68
- Raven J.A. (1983). The transport and function of silicon in plants. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 58:179–207
- Raven J.A. (2001). Silicon transport at the cell and tissue level. In: Datnoff L.E., Snyder G.H., Korndörfer G.H., editors. *Silicon in agriculture*. Amsterdam: Elsevier, p. 41–55
- Raven J.A. (2003). Cycling silicon—the role of accumulation in plants. *New Phytology* 158:419–421
- Raynal D.J., Joslin J.D., Thornton F.C., Schaedle M., Henderson G.S. (1990). Sensitivity of tree seedlings to aluminum: III. Red spruce and loblolly pine. *Journal of Environmental Quality* 19:180–187
- Reddy A.R., Chaitanya K.V., Vivekanandanb M. (2004). Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology* 161:1189–1202

- Rengel Z. & Zhang W.H. (2003). Role of dynamics of intracellular calcium in aluminium-toxicity syndrome. *New Phytology* 159:295-314
- Rengel Z. (1992). Role of calcium in aluminum toxicity. *New Phytology* 121:499-513
- Rengel Z. (1996). Tansley review no 89 - Uptake of aluminium by plant cells. *New Phytology* 134:389-406
- Rhodes D. (1987). Metabolic responses to stress. In "*The Biochemistry of Plants*" D.D. Davies ed., Vol. 12, Academic Press, New York, pp. 201-241
- Rhodes D., Verslues P.E., Sharp R.E. (1999). Role of amino acids in abiotic stress resistance. In (BK Singh ed.) *Plant Amino Acids: Biochemistry and Biotechnology*, Marcel Dekker, NY, pp. 319-356
- Richardson A.D., Duigan S.P., Berlyn G. P. (2002). An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content. *New Phytologist* 153: 185–194
- Richmond K.E. & Sussman M. (2003). Got silicon? The non-essential beneficial plant nutrient. *Current Opinion in Plant Biology* 6:268-272
- Ridolfi M. & Garrec J.P. (2000). Consequences of an excess Al and a deficiency in Ca and Mg for stomatal functioning and net carbon assimilation of peach leaves. *Annual Forestry Science* 57: 209-218
- Rincon M. & Gonzales R.A. (1992). Aluminum partitioning in intact roots of aluminum-tolerant and aluminum-sensitive wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Plant Physiology* 99:1021–1028
- Ritchie G.S.P. (1989). The chemical behaviour of aluminum, hydrogen and manganese in acid soils. In: Robson A.D., ed. *Soil Acidity and Plant Growth*. Marrickville, Australia: Academic Press Australia, pp. 1–60
- Rodrigues F.Á., Benhamou N., Datnoff L.E., Jones J.B., Bélanger R.R. (2003). Ultrastructural and cytochemical aspects of silicon-mediated rice blast resistance. *Phytopathology* 93:535–546
- Rodrigues F.Á., McNally D.J., Datnoff L.E., Jones J.B., Labbé C., Benhamou N., Bélanger R.R. (2004). Silicon enhances the accumulation of diterpenoid phytoalexins in rice: a potential mechanism for blast resistance. *Phytopathology* 94:177–183
- Rogalla H. & Römheld V. (2002). Role of leaf apoplast in silicon-mediated manganese tolerance of *Cucumis sativus* L. *Plant Cell Environment* 25:549–555
- Rorison I.H. (1960). The calcicole-calcifuge problem. II The effects of mineral nutrition on seedling growth in solution culture. *Journal of Ecology* 48:679–688

- Rose F. (1981). *The Wild Flower Key*. Frederick Warne & Co, p. 310
- Roy A.K., Sharma A., Talukder G. (1998). Some aspects of Aluminum toxicity. *Botany Revue* 54: 145-178
- Ruiz-Espinoza F.H., Murillo-Amador B., García-Hernández J.L., Fenech-Larios L. , Rueda-Puente E.O., Troyo-Diéguez E. , Kaya C. , Beltrán-Morales A., (2010). Field evaluation of the relationship between chlorophyll content in basil leaves and a portable chlorophyll meter (SPAD-502) readings, *Journal of Plant Nutrition* 33: 423-438
- Ryan P.R. , Delhaize E., Randall P.J. (1995). Characterization of Al-stimulated efflux of malate from the apices of Al-tolerant wheat roots. *Planta* 196:103–110
- Ryan P.R., Ditomaso J.M., Kochian L.V. (1993). Aluminium toxicity in roots – an investigation of spatial sensitivity and the role of the root cap. *Journal of Experimental Biology* 44: 437–446
- Ryder M., Gerard F., Evans D.E., Hodson M.J. (2003). The use of root growth and modelling data to investigate amelioration of aluminium toxicity by silicon in *Picea abies* seedlings. *Journal of Inorganic Biochemistry* 97:52–58
- Samaras Y., Bressan R.A., Csonka L.N., Garcia-Rios M.G., Paino D'Urzo M., Rhodes D. (1995). Proline accumulation during drought and salinity. In (N Smirnoff) *Environment and Plant Metabolism: Flexibility and Acclimation*. Bios Scientific Publishers, Oxford, pp 161-187
- Sanchez P.A. & Logan T.J. (1992). Myths and science about the chemistry and fertility of soils in the tropics. In: Lal R., Sanchez P.A., eds. *Myths and Science of Soils of the Tropics*. Madison, WI: Soil Science Society of America, pp. 35–46
- Sandalio L.M., Dalurzo H.C., Gomez M., Romero-Puertas M.C., delRío L.A. (2001). Cadmium induced changes in the growth and oxidative metabolism of pea plants. *Journal of Experimental Botany* 52: 2115–2126
- Saradhi A. & Saradhi P.P. (1991). Proline accumulation under heavy metal stress. *Journal of Plant Physiology* 138: 554-558
- Sasaki M., Yamamoto Y., Ma J.F., Matsumoto H. (1997). Early events induced by aluminum stress in elongating cells of wheat root. *Soil Science of Plant Nutrition* 43:1009–1014
- Sasaki M., Yamamoto Y., Matsumoto H. (1996). Lignin deposition induced by aluminum in wheat (*Triticum aestivum*) roots. *Plant Physiology* 96:193–198

- Savant N.K., Snyder G.H., Datnoff L.E. (1997). Silicon management and sustainable rice production. *Advanced Agronomy* 58:151–199
- Savvas D., Manos G., Kotsiras A., Souvaliotis S. (2002). Effects of silicon and nutrient-induced salinity on yield, flower quality and nutrient uptake of gerbera grown in a closed hydroponic system. *Journal of Applied Botany* 76:153–158
- Sawhney V., Shearan I.S., Singh R. (1990). Nitrogen fixation photosynthesis and enzymes of ammonia assimilation and ureide biogenesis in nodules of mungbean (*Vigna radiata*) grown in presence of cadmium. *Indian Journal of Experimental Biology* 28: 883-886
- Schansker G., Toth S.Z., Strasser R.J. (2005). Methylviologen and dibromothymoquinone treatments of pea leaves reveal the role of photosystem I in the Chl a fluorescence rise OJIP. *Biochimica and Biophysica Acta*, Volume 1706, pp 250-261
- Schat H., Sharma S.S., Vooijs R. (1997). Heavy metal-induced accumulation of free proline in a metal tolerant and non-tolerant ecotype of *Sylene vulgaris*. *Physiologia Plantarum* 101: 477-482
- Schlegel H. & Godbold D.L. (1991). The influence of Al on the metabolism of spruce needles. *Water Air Soil Pollution* 57-58: 131-138
- Schmidt W., Neubauer C., Kolbowski J., Schreiber U., Urbach W. (1990). Comparison of effects of air pollutants (SO₂, O₃, NO₂) on intact leaves by measurements of chlorophyll fluorescence and P700 absorbance changes. *Photosynthetic Research* 25: 241-258
- Schmohl N. & Horst W.J. (2000). Cell wall pectin content modulates aluminium sensitivity of *Zea mays* (L.) cells grown in suspension culture. *Plant Cell Environment* 23:735-742
- Schnable H. & Zeiger H. (1975). The influence of aluminium ions on movement of the stomata in *Vicia faba* epidermis strips. *Z. Pflanzenphysiologie* 74: 394-403
- Schreiber U. & Armond P. (1978). Heat induced changes in chlorophyll fluorescence in isolated chloroplasts and related heat-damage at the pigment level. *Biochimica et Biophysica Acta* 502: 138-151
- Schreiber U. & Berry J.A. (1977). Heat induced changes of chlorophyll fluorescence in intact leaves correlated with damage of the photosynthetic apparatus. *Planta* 136: 233-238
- Schreiber U., Bilger W., Neubauer C. (1994). Chlorophyll fluorescence as a non intrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: Schulze, E.D.; Caldwell, M.M. (Ed.). *Ecophysiology of photosynthesis*. Berlin: Springer, pp.49-70

- Schreiber U., Schliwa U., Bilger W. (1995). Continuous recording of photochemical and nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometre. *Photosynthetica Research* 10: 51–62
- Schwarz K. (1973). A bound form of silicon in glycosaminoglycans and polyuronides. *Proceedings of National Academy Science U.S.A.* 70:1608–1612
- Segalin S.R., Huth C., Rosa T.D., Pahins D.B., Mertz L.M., Nunes U.R., Martin T.N. (2013). Foliar application of silicon and the effect on wheat seed yield and quality. *Journal of Seed Science* 35:86–91
- Shahnaz G., Shekoofeh E., Kouros D., Moohamadbagher B. (2011). Interactive effects of silicon and aluminum on the malondialdehyde (MDA), proline, protein and phenolic compounds in *Borago officinalis* L. *Journal of Medicinal Plants Research* 5: 5818–5827
- Shamsi I.H., Wei K., Jilani G., Zhang G. (2007). Interactions of cadmium and aluminium toxicity in their effect on growth and physiological parameters in soybean. *Journal of Zhejiang University Science* 8: 181-188
- Shamsi I.H., Wei K., Zhang G.P., Jilan G.H., Hassan M.J. (2008). Interactive effects of cadmium and aluminum on growth and antioxidative enzymes in soybean. *Biologia Plantarum* 52 (1): 165-169
- Shang Q.Y., Zhang W.Z., Han Y.D., Rong R., Xu H., Xu Z.J., Chen W.F. (2009). Effect of silicon fertilizer application on yield and grain quality of japonica rice from Northeast China. *China Journal of Rice Science* 23:661–664
- Sharma P. & Dubey R.S. (2005). Lead toxicity in plants. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 17, 35–52
- Sharma P. & Dubey R.S. (2005). Modulation of nitrate reductase activity in rice seedlings under aluminum toxicity and water stress: role of osmolytes as enzyme protectant. *Journal of Plant Physiology* 162:854–64
- Sharma S.S. & Dietz K.-J. (2006). The significance of amino acid and amino acid derived molecules in plant responses and adaptation to heavy metal stress. *Journal of Experimental Botany* 57:711–726
- Shen R., Ma J.F., Kyo M., Iwashita T. (2002). Compartmentation of aluminium in leaves of an Al-accumulator, *Fagopyrum esculentum* Moench. *Planta* 215:394–398
- Shen X., Zhou Y., Duan L., Li Z., Eneji A.E., Li J. (2010). Silicon effects on photosynthesis and antioxidant parameters of soybean seedlings under drought and ultraviolet-B radiation. *Journal of Plant Physiology* 167:1248–1252

- Shen Y.Z., Pan W.Q., Xu J.B., Fu C.C. (1994). Dynamic changes of soil available silicon over last decade in Yangzhou City and application of silicon fertilizers to rice. *Soil Fertilization* 5:23–26
- Shi G.R., Cai Q.S., Liu C.F., Wu L. (2010). Silicon alleviates cadmium toxicity in peanut plants in relation to cadmium distribution and stimulation of antioxidative enzymes. *Plant Growth Regulation* 61:45–52
- Shi G.Y. (2004). Effect of aluminium on growth and some physiological function of rice seedlings. *Guihaia* 24: 77-80
- Shi Q.H., Bao Z.Y., Zhu Z.J., He Y., Qian Q.Q., Yu J.Q. (2005). Silicon-mediated alleviation of Mn toxicity in *Cucumis sativus* in relation to activities of superoxide dismutase and ascorbate peroxidase. *Phytochemistry* 66: 1551–1559
- Shi Y.-Z., Rong J.-F., Su L., Li C., Feng Y. (2010). Study on effects of silicon on grapevine physiology and fruit quality. *Jilin Agriculture* 11:98–100
- Shinitzky M. (1984). Membrane fluidity and cellular functions. In: Shinitzky M, editor. *Physiology of membrane fluidity*, vol. 1. Boca Raton: CRC Press, p. 1–51
- Siddique M.R.B., Hamid A., Islam M.S. (2001). Drought stress effects on water relations of wheat. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 41:35–39
- Simon L., Smalley T.J., Jones J.B. Jr, Lasseigne F.T. (1994). Aluminium toxicity in tomato. Part 2. Leaf gas exchange, chlorophyll content, and invertase activity. *Journal of Plant Nutrition* 17:307–317
- Singh K.K., Kalyan S., Singh R.S., Raghavendra S., Chandel R.S. (2005). Silicon nutrition in rice – a review. *Agricultural Reviews* 26(3):223–228
- Singh V., Tripathi B.N., Sharma V. (2016). Interaction of Mg with heavy metals (Cu, Cd) in *T. aestivum* with special reference to oxidative and proline metabolism. *Journal of Plant Research* 129:487–497
- Singh V.P., Tripathi D.K., Kumar D., Chauhan D.K. (2011). Influence of exogenous silicon addition on aluminium tolerance in rice seedlings. *Biological Trace of Elementary Research* 144:1260–1274
- Sistani K.R., Savant N.K., Reddy K.C. (1997). Effect of rice hull ash silicon on rice seedling growth. *Journal Plant of Nutrition* 20:195–201
- Sivaguru M., Baluska F., Volkmann D., Felle H.H., Horst W.J. (1999). Impacts of aluminum on the cytoskeleton of the maize root apex. Short-term effects on the distal part of the transition zone. *Plant Physiology* 119:1073-1082

- Smirnoff N. & Cumbes Q.J. (1989). Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solute. *Phytochemistry* 28: 1057-1060
- Smirnoff N. (1998). Plant resistance to environmental stress. *Current Opinion in Biotechnology* 9:214–219.
- Song A., Li P., Fan F.L., Li Z.J., Liang Y.C. (2014). The effect of silicon on photosynthesis and expression of its relevant genes in rice (*Oryza sativa* L.) under high-zinc stress. *Plos One* 9: 1–21
- Song A.L., Li P., Li Z.J., Fan F.L., Nikolic M., Liang Y.C. (2011). The alleviation of zinc toxicity by silicon is related to zinc transport and antioxidative reactions in rice. *Plant Soil* 344:319–333
- Song A.L., Li Z.J., Zhang J., Xue G.F., Fan F.L., Liang Y.C. (2009). Silicon-enhanced resistance to cadmium toxicity in *Brassica chinensis* L. is attributed to Si-suppressed cadmium uptake and transport and Si-enhanced antioxidant defense capacity. *Journal Hazard Mater* 172:74–83
- Sonobe K., Hattori T., An P., Tsuji W., Eneji A.E., Kobayashi S., Kawamura Y., Tanaka K., Inanaga S. (2011). Effect of silicon application on sorghum root responses to water stress. *Journal of Plant Nutrition* 34:71–82
- Stamatakis A., Papadantonakis N., Lydakis-Simantiris N., Kefalas P., Savvas D. (2003). Effects of silicon and salinity on fruit yield and quality of tomato grown hydroponically. *Acta Horticulture* 609:141–147
- Steel R.G.D. & Torrie J.H. (1980). Principles and Procedures of Statistics. - *McGraw Hill Book Co., New York*
- Stiborova M., Ditrichova M., Brezinva, A. (1987). *Biologia Plantarum* 29: 453
- Stienen H. (1986). Veränderungen in Wasserhaushalt junger Koniferen in säurer and Al³⁺ haltiger Nähr und Bodenlösung. *Forstarchiv* 57: 227-231
- Stohs S.J. & Bagchi D. (1995) Oxidative mechanisms in the toxicity of metalions. *Free Radicals in Biology and Medicine* 18:321–336
- Strasser R.J., Strivastava A., Govindjee (1995). Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria. *Photochemistry and Photobiology*, Volume 61, pp 32-42
- Strasser R.J., Strivastava A., Tsimilli-Michael M. (2004). Analysis of the chlorophyllfluorescence transient. In *Chlorophyll fluorescence: a signature of*

photosynthesis: Advances in photosynthesis and respiration series, Volume 19, Kluwer, Rotterdam

- Struyf E., Smis A., Van Damme S., Meire P., Conley D.J. (2010a). The global biogeochemical silicon cycle. *Silicon* 1:207–213
- Su X.W., Wei S.C., Jiang Y.M., Huang Y.Y. (2011). Effects of silicon on quality of apple fruit and Mn content in plants on acid soils. *Shandong Agricultural Science* 6:59–61
- Subhan D. & Murthy S.D.S. (2000). Synergistic effect of AlCl₃ and kinetin on chlorophyll and proteins contents and photochemical activities in detached wheat primary leaves during dark incubation. *Photosynthetica* 38: 211-214
- Subrahmanyam. (1998). Effect of aluminium on growth, lipid peroxidation, superoxide dismutase and peroxidase activities in rice and French bean seedlings. *Indian Journal of Plant Physiology* 3: 240– 242
- Subrahmanyam D. & Rathore V.S. (2000). Influence of manganese toxicity on photosynthesis in ricebean (*Vigna umbellata*) seedlings. *Photosynthetica* 38: 449–453
- Sudhakar C., Lakshmi S., Giridarakumar S. (2001) Changes in the antioxidant enzyme efficacy in two high yielding genotypes Tariq Aftab et al./J Phytol 2/8 (2010) 23-37 of mulberry (*Morus alba* L.) under NaCl salinity. *Plant Science* 161: 613–619
- Sumida H. (2002). Plant-available silicon in paddy soils. *Proceedings of the Second Silicon in Agriculture Conference*, 2002 August 22–26; Tsuruoka, Yamagata, Japan, pp. 43–49
- Sumner M.E. & Noble A.D. (2003). Soil acidification: The World Story. In: Rengel Z., ed. *Handbook of Soil Acidity*. New York, NY, pp. 1–28
- Sundbom E. & Oquist G. (1982). Temperature induced changes of variable fluorescence yield in intact leaves. *Plant Cell Physiology* 23: 1161-1167
- Syvertsen J.P. & Lloyd J. (1997). CO₂ assimilation of Citrus leaves: from mesophyll conductance to gross primary productivity of seedlings in different climates. *Acta Horticulture* 416: 147-154
- Tabuchi A. & Matsumoto H. (2001). Changes in cell-wall properties of wheat (*Triticum aestivum*) roots during aluminum induced growth inhibition. *Physiology Plant* 112: 353–358
- Taiz, L. and Zeiger, E. (2006) *Plant Physiology*, Fourth Edition. Sinauer Associates. Sunderland, MA.

- Takeda K., Kariuda M., Itoi H. (1985). Blueing of sepal colour of *Hydrangea macrophylla*. *Phytochemistry* 24:2251–2254
- Tamai K. & Ma J.F. (2003). Characterization of silicon uptake by rice roots. *New Phytology* 158:431–436
- Tamas L., Huttova J., Mistrík I., Simonovicov M., Siroka B. (2006). Aluminum-induced drought and oxidative stress in barley roots. *Journal of Plant Physiology* 163:781–784
- Tamas L., Simonovicov M., Huttova J., Mistrík I. (2004). Aluminum stimulated hydrogen peroxide production of germinating barley seeds. *Environmental and Experimental Botany* 51: 281–288
- Tamas L., Simonovicova M., Huttova J., Mistrík I. (2004). Elevated oxalate oxidase activity is correlated with Al-induced plasma membrane injury and root growth inhibition in young barley roots. *Acta Physiologia Plantarum* 26: 85–93
- Tanaka A. & Park Y.D. (1966). Significance of the absorption and distribution of silica in the growth of the rice plant. *Soil Science of Plant Nutrition* 12:23–28
- Tao H.-Z., Zhao C.-L., Li W.-Q. (2012). Photosynthetic response to low temperature in plant. *Chinese Journal of Biochemistry and Molecular Biology* 28:501–508 (In Chinese with English Abstract)
- Tavakkoli E., English P., Guppy C.N. (2011). Interaction of silicon and phosphorus mitigate manganese toxicity in rice in a highly weathered soil. *Communication of Soil Science and Plant Analysis* 42:503–513
- Taylor C.B. (1996). Proline and water deficit: ups and downs. *Plant Cell* 8: 1221-1224
- Taylor G.J. (1989). Aluminum toxicity and tolerance in plants. In *Acidic Precipitation, Vol 2: Biological and Ecological Effects*. Eds Adriano D.C. & Johnson A.H. pp 327-361. Springer Verlag, New York
- Taylor G.J. (1991). Current views of the aluminum stress response. The physiological basis of tolerance. *Current Topics in Plant Biochemistry and Physiology* 10:57–93
- Taylor G.J. (1995). Overcoming barriers to understanding the cellular basis of aluminium resistance. *Plant Soil* 171:89–103
- Taylor P.D., Jugdaohsingh R., Powell J.J. (1997). Soluble silica with high affinity for aluminum under physiological and natural conditions. *Journal of the American Chemical Society* 119:8852–8856

- Tester M. & Davenport R. (2003). Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Annals of Botany* 91:503–27
- Thornton F.C., Schaedle M., Raynal D.J. (1987). Effects of aluminum on red spruce seedlings in solution culture. *Environmental and Experimental Botany* 27:489–498
- Tomioka R. & Takenaka C. (2007). Enhancement of root respiration and photosynthesis in *Quercus serrata* Thunb. seedlings by long-term aluminum treatment. *Environmental Science* 14: 141-148
- Toth S.Z., Schansker G., Strasser R.J. (2007). A non-invasive assay of the plastoquinone pool redox state based on the OJIP-transient. *Photosynthesis Research*, Volume 93, pp 193-203
- Tripathi D.K., Singh V.P., Kumar D., Chauhan D.K. (2012a). Rice seedlings under cadmium stress: effect of silicon on growth, cadmium uptake, oxidative stress, antioxidant capacity and root and leaf structures. *Chemistry and Ecology* 28:281–291
- Tripathi D.K., Singh V.P., Kumar D., Chauhan D.K. (2012b). Impact of exogenous silicon addition on chromium uptake, growth, mineral elements, oxidative stress, antioxidant capacity, and leaf and root structures in rice seedlings exposed to hexavalent chromium. *Acta Physiology Plant* 34:279–289
- Tripathi P., Tripathi R.D., Singh R.P., Dwivedi S., Goutam D., Shri M., Trivedi P.K., Chakrabarty D. (2013). Silicon mediates arsenic tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) through lowering of arsenic uptake and improved antioxidant defence system. *Ecology Engineering* 52:96–103
- Tripathy B.C. & Mohanty P. (1980) Zinc-inhibited Electron Transport of Photosynthesis in Isolated Barley Chloroplasts. *Plant Physiology* 66: 1174–1178
- Troll W. & Lindsley J. (1955). A photometric method for the determination of proline. *Journal of Biological Chemistry* 215: 655–660
- Truman R.A., Humphreys F.R., Ryan P.J. (1986). Effect of varying solution ratios of Al to Ca and Mg on the uptake of phosphorus by *Pinus radiata*. *Plant Soil* 96:109–123
- Tucker A. & Naczi R. (2007). *Mentha: An Overview of its Classification and Relationships*. In Lawrence, Brian M. *Mint: The Genus Mentha*. Boca Raton, FL, USA: CRC Press, Taylor and Francis Group
- U.S. National Institutes of Health, Peppermint oil. (2014). *National Center for Complementary and Alternative Medicine*
- U.S. National Library of Medicine, Peppermint. (2010). *Mosby's Handbook of Herbs & Natural Supplements*. Credo Reference: Elsevier Health Sciences

- U.S. National Library of Medicine, Peppermint.(2015). MedlinePLus, *US National Library of Medicine V.C. & Murrmann RP, editors*.(1991). *Plant soil-interactions at low pH*. Dordrecht, MA: Kluwer Academic Publishers, p. 859–867
- Van Assche F. & Clijsters H. (1986) Inhibition of photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* by treatment with toxic concentrations of zinc: effects on electron transport and photophosphorylation. *Physiologia Plantarum* 66: 717-721
- Van Assche F. & Clijsters H. (1990). Effects of metals on enzyme activity in plants *Plant Cell Environment* 13:195–206
- Van Assche F. & Clijsters H. (1993). Photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* L., as influenced by supra- optimal zinc nutrition. *Environment Pollution* 66: 157-172
- Van Praag H.J., Weissen F., Delecour F., Ponette Q. (1991). Aluminium effects on forest stands growing on acid soil in the Ardennes (Belgium). *Belgian Journal of Botany* 124: 128-136
- Van Praag H.J., Weissen F., Dreze P., Cogneau M. (1997). Effects of aluminium on calcium and magnesium uptake and translocation by root segments of whole seedlings of Norway spruce (*Picea abies* Karst.). *Plant Soil* 189: 267-273
- Van Praag H.J., Weissen F., Sougnez-Remy S., Carletti G. (1995). Aluminium effects on spruce and beech seedlings. II Statistical analysis of sand culture experiments. *Plant Soil* 83: 339-356
- Van Rensburg L. & Krüger G.H.J. (1993). Differential inhibition of photosynthesis (in vivo and in vitro) changes in chlorophyll a fluorescence induction kinetics of four tobacco cultivars under drought stress. *Journal of Plant Physiology* 141: 357-365
- Vazquez M.D., Poschenrieder C., Barcelo J. (1987). Chromium (VI) induced structural and ultra structural changes in bush bean plants (*Phaseolus vulgaris*). *Annals of Botany* 59, 427–438
- Vazquez M.D., Poschenrieder C., Corrales I., Barcelo J. (1999). Change in apoplastic Aluminum during the initial growth response to Aluminum by roots of a tolerant maize variety. *Plant Physiology* 119: 435-444
- Venekemp J.H. (1989). Regulation of cytosolic acidity in plants under condition of drought. *Plant Physiology* 76:112-117

- Venekemp J.H., Lampe J.E., Kout T.M. (1987). Organic acid as a source of drought-induced proline synthesis in field bean plant *Vicia faba*, L. *Journal of Plant Physiology* 133: 654-659
- Verma S. & Dubey R.S. (2003). Lead toxicity induces lipid peroxidation and alters the activities of antioxidant enzymes in growing rice plants. *Plant Science* 164: 645– 655
- Verslues P.E., Agarwal M., Katiyar-Agarwal S., Zhu J., Zhu J.K. (2006). Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *Plant Journal* 45:523–539
- Verstraeten S.V., Erlejmán A.G., Zago M.P., Oteiza P.I. (2002). Aluminum affects membrane physical properties in human neuroblastoma (IMR-32) cells both before and after differentiation. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 399:167-173
- Vijay Pratap Singh V.P., Tripathi D.K., Kumar D., Chauhan D.K. (2011). Influence of Exogenous Silicon Addition on Aluminium Tolerance in Rice Seedlings. *Biological Trace Element Research* 144:1260–1274
- Vitorello V.A. & Haug A. (1996). Short-term aluminium uptake by tobacco cells: Growth dependence and evidence for internalization in a discrete peripheral region. *Physiology Plant* 97:536-544
- Vitória A.P., Lea P.J., Azevedo A.A. (2001). Antioxidant enzymes responses to cadmium in radish tissues. *Phytochemistry* 57:701–710
- Vlamiš J. & Williams D.E. (1967). Manganese and silicon interaction in the gramineae. *Plant Soil* 27:131–140
- Von Uexküll H.R. & Mutert E. (1995). Global extent, development and economic impact of acid soils. *Plant Soil* 171:1-15
- Voogt W. & Sonneveld C. (2001). Silicon in horticultural crops grown in soilless culture. In: Datnoff L.E., Snyder G.H., Korndörfer G.H., editors. *Silicon in agriculture*. Amsterdam: Elsevier, p. 115–131
- Wada K. Allophane & imogolite. (1989). In: Dixon J.B., Weed S.B., eds. *Minerals in Soil Environments*, 2nd ed. Madison, WI: *Soil Science Society of America*, 1989, pp. 1051–1087
- Wagatsuma T. & Akiba R. Low surface negativity of root protoplasts from aluminum-tolerant plant species. *Soil Science of Plant Nutrition* 35:443–452
- Wagner F. (1940). The importance of silicic acid for the growth of some cultivated plants, their metabolism, and their susceptibility to true mildews. *Phytopathology Z* 12:427–479

- Wan X.S., He D.Y., Liao X.L. (1993). Silicon forms of soils in Hunan province in relation to soil properties. *Soils* 25:146–151
- Wang H.L., Li C.H., Liang Y.C. (2001). Agricultural utilization of silicon in China. In: Datnoff LE, Snyder GH, Korndörfer GH, editors. *Silicon in agriculture*. Amsterdam: Elsevier, p. 343–352
- Wang M. & Zhou Q. (2005). Single and joint toxicity of chlorimuron-ethyl, cadmium, and copper acting on wheat *Triticum aestivum*. *Ecotoxicological and Environmental Safety* 60:169–175
- Wang S.Y. & Galletta G.J. (1998). Foliar application of potassium silicate induces metabolic changes in strawberry plants. *Journal of Plant Nutrition* 21:157–167
- Wang W, Sardans J, Lai D.Y.F., Wang C, Zeng C, Tong C, Liang Y, Penuelas J. Effects of steel slag application on greenhouse gas emissions and crop yield over multiple growing seasons in a subtropical paddy field in China. *Field Crops Research* 171:146–156
- Wang W., Lai D.Y.F., Li S., Kim P.J., Zeng C., Li P., Liang Y. (2014). Steel slag amendment reduces methane emission and increases rice productivity in subtropical paddy fields in China. *Wetlands Ecology and Management* 22:683–691
- Wang X.Y., Zhang Y.L., Yu N., Meng Q.L., Li J. (2007). Effect of silicon fertilizer on cucumber photosynthesis and yield in protected field. *Journal of Changjiang Vegetation* 2:45–47
- Wang Y.X., Stass A., Horst W.J. (2004). Apoplastic binding of aluminum is involved in silicon-induced amelioration of aluminum toxicity in maize. *Plant Physiology* 136:3762–3770
- Watanabe T. & Osaki M. (2001). Influence of aluminum and phosphorus on growth and xylem sap composition in *Melastoma malabathricum* L. *Plant Soil* 237:63–70
- Watanabe T. & Osaki M. (2002). Mechanisms of adaptation to high aluminum condition in native plant species growing in acid soils: A review. *Communication of Soil Science and Plant Analysis* 33:1247-1260
- Watanabe T., Osaki M., Yoshihara T., Tadano T. (1998). Distribution and chemical speciation of aluminum in the Al accumulator plant, *Melastoma malabathricum* L. *Plant Soil* 201:165–173
- Watanabe T., Osaki M., Tadano T. (1997). Aluminum-induced growth stimulation in relation to calcium, magnesium, and silicate nutrition in *Melastoma malabathricum* L. *Soil Science of Plant Nutrition* 43:827–837

- Wavare R.A., Subbalakshmi B., Mohanty P. (1983). Effect of Al on electrontransport catalysed by photosystem I and photosystem II of photosynthesis incyanobacterium, *Synechococcus cederum* spheroplasts and *Beta vulgaris* chloroplasts. *Indian Journal of Biochemistry and Biophysics* 20:301-303
- Wegner H.G., Silim S.N., Guy R.D. (1993). Photosynthetic acclimationto low temperature by western red cedar seedlings. *Plant Cell and Environment* 16: 711-717
- Wenzl P., Patino G.M., Chaves A.L., Mayer J.E., Rao I.M. (2001). The high level of aluminum resistance in signalgrass is not associated with known mechanisms of external aluminum detoxification in root apices. *Plant Physiology* 125:1473–84
- White A.F., Blum A.E. (1995). Effects of climate on chemical weathering in watersheds. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 66:1891–1904
- White A.J. & Critchley C. (1999). Rapid light curves: A new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. *Photosynthesis Research* 59: 63-72
- Wiese H., Nikolic M., Römheld V. (2007). Silicon in plant nutrition. In: Sattelmacher B, Horst WJ, editors. *The apoplast of higher plants: compartment of storage*. Transport and reactions. Heidelberg: Springer, p. 33–47
- Williams D.E. & Vlamis J. (1957a) Manganese toxicity in standard culture solutions. *Plant Soil* 8:183–193
- Williams D.E. & Vlamis J. (1957b).The effect of silicon on yield and manganese-54 uptake and distribution in the leaves of barley plants grown in culture solutions. *Plant Physiology* 32:404–409
- Winslow M.D. (1992). Silicon, disease resistance and yield of rice genotypes under upland cultural conditions. *Crop Science* 32:1208–1213
- Winslow M.D., Okada K., Correa-Victoria F. (1997). Silicon deficiency and the adaptation of tropical rice ecotypes. *Plant Soil* 188:239–248
- Wolt J.D. (1981). Sulfate retention by acid sulfate-polluted soils in the copper basin area of Tennessee. *Soil Science Society of American Journal* 45:283–287
- Xia S.Y., Huang S.H., Wang Q.S. (1999). Study on yield increase effect of foliar application of silicon in wheat and rice. *Soils Fertilization* 1:36–38
- Xian-Xiang J. & Vergara B.S. (1986). Chlorophyll meter (SPAD-501) to quantify relative cold tolerance in rice. *International Rice Research Newsletter* 11: 10–11

- Xiao X.X. (2002). The Physiological and Biochemical Response of Longan (*Dimocarpus Longana* Lour.) to Aluminum Stress and Rectification of Aluminum Toxicity. *Fujian Journal of Agricultural Science* 17: 182-185
- Xue G., Zhang G., Sun Y., Liao S., Chen Y. (2012). Influences of spraying two different forms of silicon on plant growth and quality of tomato in solar greenhouse. *Chinese Agricultural Science Bulletin* 28 :272–276
- Yadav S.K. (2010). Cold stress tolerance mechanisms in plants. A review. *Agronomy of Sustainable Development* 30:515–527
- Yadava U.L. (1986). A rapid and non destructive method to determine chlorophyll in intact leaves. *HortScience* 21: 1449–1450
- Yamamoto A., Nakamura T., Adu-Gyamfi J.J., Saigusa M. (2002). Relationship between chlorophyll content in leaves of sorghum and pigeon pea determined by extraction method and by chlorophyll meter (SPAD-502). *Journal of Plant Nutrition* 25: 2295–2301
- Yamamoto Y., Hachiya A., Matsumoto H. (1997). Oxidative damage to membranes by a combination of aluminum and iron in suspension-cultured tobacco cells. *Plant Cell Physiology* 38:1333–1339
- Yamamoto Y., Ikegawa H., Matsumoto H. (2000). Responses to Aluminium of Suspension-Cultured Tobacco Cells in a Simple Calcium Solution. *Soil Science and Plant Nutrition* 46: 503-514
- Yamamoto Y., Kobayashi Y., Devi S.R., Rikiishi S., Matsumoto H. (2002). Aluminum toxicity is associated with mitochondrial dysfunction and the production of reactive oxygen species in plant cells. *Plant Physiology* 128:63-72
- Yamamoto Y., Kobayashi Y., Matsumoto H. (2001). Lipid peroxidation is an early symptom triggered by aluminum, but not the primary cause of elongation inhibition in pea roots. *Plant Physiology* 125:199-208
- Yamamoto Y., Masamoto K., Rikiishi S., Hachiya A., Yamaguchi Y., Matsumoto H. (1996). Aluminium tolerance acquired during phosphate starvation in cultured tobacco cells. *Plant Physiology* 112: 217–227
- Yamauchi M. & Winslow M.D. (1989). Effect of silica and magnesium on yield of upland rice in the humid tropics. *Plant Soil* 113:265–269
- Yan F., Schubert S., Mengel K. (1992). Effect of low root medium pH on net protons released, root respiration and growth of corn (*Zea mays* L.) and broad bean (*Vicia faba* L.). *Plant Physiology* 99: 415-421

- Yan S.C., Mao X.W., Yang Y.L. (2003). Effect of aluminium on Posum savium growth. *Chinese Journal of Ecology* 22: 80-81
- Yang C.G., Dou H., Liang Y.C., Lou Y.S. (2005). Influence of silicon on cadmium availability and cadmium uptake by maize in cadmium-contaminated soil. *Scientia Agricultura Sinica* 38:116–121
- Yang J.L., Li Y.Y., Zhang Y.J., Zhang S.S., Wu Y.R., Wu P., Zheng S.J.(2008). Cell wall polysaccharides are specifically involved in the exclusion of aluminum from the rice root apex. *Plant Physiology* 146:602–611
- Yang J.L., Zhang L., Li Y.Y., You J.F., Wu P., Zheng S.J. (2006). Citrate transporters play a critical role in aluminum-stimulated citrate efflux in rice bean (*Vigna umbellata*) roots. *Annals of Botany* 97:579–584
- Yang J.L., Zheng S.J., He Y.F., Matsumoto H. (2005). Aluminum resistance requires resistance to acid stress: a case study with spinach that exudes oxalate rapidly when exposed to Al stress. *Journal of Experimental Botany* 56:1197–1203
- Yang Q., Wang Y., Zhang J., Shi W., Qian C., Peng X.X. (2007). Identification of aluminum-responsive proteins in rice roots by a proteomic approach: Cysteine synthase as a key player in Al response. *Proteomics* 7: 737–749
- Yang Y.H., Chen S.M., Chen Z., Zhang H.Y., Shen H.G., Hua Z.C., Li N. (1999). Silicon effects on aluminum toxicity to mungbean seedling growth. *Journal of Plant Nutrition* 22:693–700
- Ye M., Song Y., Long J., Wang R., Baerson S.R., Pan Z., Zhu-Salzman K., Xie J., Cai K., Luo S., Zeng R. (2013). Priming of jasmonate-mediated antiherbivore defense responses in rice by silicon. *Proceedings of National Academy Science U S A* 110:3631–3639
- Yılmaz D.D. & Parlak K.U. (2011). Changes in proline accumulation and antioxidative enzyme activities in *Groenlandia densa* under cadmium stress. *Ecological Indicators* 11: 417–423
- Yin L.N., Wang S.W., Liu P., Wang W.H., Cao D., Deng X.P., Zhang S.Q. (2014). Silicon-mediated changes in polyamine and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid are involved in silicon-induced drought resistance in *Sorghum bicolor* L. *Plant Physiology and Biochemistry* 80:268–277
- Ying X.F., Liu P., Xu G.D. (2006). Effect of aluminum on the isozymes of the seedlings of two soybeans [*Glycine max* (L.) Merrill] varieties. *Plant Soil Environment* 52: 262-270

- Yordanov I., Velikova V., Tsonev T. (2000). Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance. *Photosynthetica* 38:171–186
- Yoshiba Y., Kiyosue T., Nakashima K., Yamaguchi- Shinozaki K., Shinozaki K. (1997). Regulation of levels of proline as an osmolyte in plants under water stress. *Plant Cell Physiology* 38: 1095-1102
- Yoshida S., Ohnishi Y., Kitagishi K. (1959). The chemical nature of silicon in rice plant. *Soil Plant Food (Tokyo)* 5:23–27
- Yu L.H. & Gao J.L. (2012). Effects of silicon on yield and grain quality of wheat. *Journal of Triticeae Crops* 32:469–473
- Yu Q.Y., Li X.L., Zhang Y.L. (1998). Available silicon distribution and affecting factors in paddy soils of Anhui province. *Journal of Anhui Agrotech Teachers Coll* 12:5–9
- Yuan Z.G., Zhang Q.R., Yin W.R. (1996). Effect of combined application of Si, Zn and Mn on growth rate of wheat and corn. *Soil Fertilization* 1:56–58
- Zaifnejad M. (1993). Aluminum toxicity and water deficit effects on leaf photosynthesis and stomatal conductance, growth traits, proline, organic acids, and mineral nutrients in sorghum. PhD Thesis ,University of Nebraska, Linkoln
- Zaifnejad M., Clark R.B., Sullivan C.Y. (1997). Aluminum and water stress effects on growth and proline of sorghum. *Journal of Plant Physiology* 150:338–344
- Zang H.L. (1987). A preliminary study on changes in soil available silicon content. *Soils* 19:123–125
- Zeng F.R., Zhao F.S., Qiu B.Y., Ouyang Y.N., Wu F.B., Zhang G.P. (2011). Alleviation of chromium toxicity by silicon addition in rice plants. *Agricultural Sciences in China* 10:1188–1196
- Zhang G. & Taylor G.J. (1991). Effects of biological inhibitors on kinetics of aluminium uptake by excised roots and purified cell wall material of aluminium-tolerant and aluminium-sensitive cultivars of *Triticum aestivum* L. *Journal of Plant Physiology* 138:533–539
- Zhang G.L., Dai Q.G., Wang J.W., Zhang H.C., Huo Z.Y., Ling L., et al. (2007). Effects of silicon fertilizer rate on yield and quality of japonica rice Wuyujing. *China Journal of Rice Science* 21:299–303
- Zhang S.R., Li S.Y., Ding X.D., Li F.B., Liu C.P., Liao X.R., Wang R.P. (2013b). Silicon mediated the detoxification of Cr on pakchoi (*Brassica chinensis* L.) in Cr-contaminated soil. *Journal Food Agriculture and Environment* 11:814–819

- Zhang W., Chen Q., Liu Y. (2002). Relationship between H⁺-ATPase activity and fluidity of tonoplast in barley roots under NaCl stress. *Acta Botanica Sinica* 44:292–296
- Zhang X.-B., Li U.P., Yang Y.S., X.U. G.-D. (2007). Effect of Al in soil on photosynthesis and related morphological and physiological characteristics of twosoybean genotypes. *Botanical Studies* 48: 435-444
- Zhang X.M., Zhang Z.Y., Yin K.S., Li G.L., Qiu Z.X., Liu Y.Q. (1996). Study on the available silicon content and its relationship with soil physico-chemical properties. *Journal of Heilongjiang August First Land Reclamation University* 8:42–45
- Zhang Y.L., Li J., Liu M.D., Huang Y. (2003). A preliminary study of soil silicon status of paddy soils in Liaoning province. *China Journal Soil Science* 34:543–547
- Zhang Y.X., Yang P.Q., Xu T., Yu Y.X., Li X.F. (2009). Al-detoxification by Si in *Stylosanthes*. *Genomics and Applied Biology* 1:57–61
- Zhao X.J., Sucoff E., Stadelmann E.J. (1987). Al³⁺ and Ca²⁺ alteration of membrane permeability of *Quercus rubra* root cortex cells. *Plant Physiology* 83:159-162
- Zheng L. (1998). Available silicon content and its distribution in cultivated soils in Anhui province. *China Journal Soil Science* 29:126–128
- Zhu J., Liang Y.-C., Ding Y.-F., Li Z.-J. (2006). Effect of silicon on photosynthesis and its related physiological parameters in two winter wheat cultivars under cold stress. *Science of Agricola Sinica* 39:1780–1788
- Zhu J.K. (2002). Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology* 53:247–273
- Zhu Q. & Chen E.F. (1963). The properties of iron and steel slags and their effects on crops grown on different types of soils. *Acta of Pedological Sinica* 11:70–83
- Zsoldos F., Vashegyi A., Bona L., Pecsvaradi A., Szegletes Z.S. (2000). Growth and potassium transport of winter wheat and durum wheat as affected by various aluminum exposure times. *Journal of Plant Nutrition* 23: 913-926
- Zsoldos F., Vashegyi A., Pecsvaradi A., Bona L. (2003). Influence of silicon on aluminium toxicity in common and durum wheats. *Agronomie* 23:349–354

2. Εθνική Βιβλιογραφία

Λόλας Π. (2007). Φυσιολογία Φυτού - Σημειώσεις. Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Θεσσαλίας, Βόλος.

Πετρίδης Δ (2000) Εφαρμοσμένη Στατιστική, Όμηρος Εκδοτική, Θεσσαλονίκη.