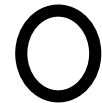


# Μακροστοιχεία (N, P, K, S, Mg και Ca)

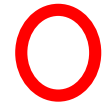
1 H																	2 He	
3 Li	4 Be											5 B	6 C	7 N	8 O	9 F	10 Ne	
11 Na	12 Mg											13 Al	14 Si	15 P	16 S	17 Cl	18 Ar	
19 K	20 Ca	21 Sc	22 Ti	23 V	24 Cr	25 Mn	26 Fe	27 Co	28 Ni	29 Cu	30 Zn	31 Ga	32 Ge	33 As	34 Se	35 Br	36 Kr	
37 Rb	38 Sr	39 Y	40 Zr	41 Nb	42 Mo	43 Tc	44 Ru	45 Rh	46 Pd	47 Ag	48 Cd	49 In	50 Sn	51 Sb	52 Te	53 I	54 Xe	
55 Cs	56 Ba	57-71	72 Hf	73 Ta	74 W	75 Re	76 Os	77 Ir	78 Pt	79 Au	80 Hg	81 Tl	82 Pb	83 Bi	84 Po	85 At	86 Rn	
87 Fr	88 Ra	89-103	104 Rf	105 Db	106 Sg	107 Bh	108 Hs	109 Mt	110 Ds	111 Rg	112 Cn	113 Uut	114 Fl	115 Uup	116 Lv	117 Uus	118 Uuo	
		57 La	58 Ce	59 Pr	60 Nd	61 Pm	62 Sm	63 Eu	64 Gd	65 Tb	66 Dy	67 Ho	68 Er	69 Tm	70 Yb	71 Lu		
		89 Ac	90 Th	91 Pa	92 U	93 Np	94 Pu	95 Am	96 Cm	97 Bk	98 Cf	99 Es	100 Fm	101 Md	102 No	103 Lr		

# Ιχνοστοιχεία και Μέταλλα

1 H																	2 He										
3 Li	4 Be											5 B	6 C	7 N	8 O	9 F	10 Ne										
11 Na	12 Mg											13 Al	14 Si	15 P	16 S	17 Cl	18 Ar										
19 K	20 Ca	D-block metals										21 Sc	22 Ti	23 V	24 Cr	25 Mn	26 Fe	27 Co	28 Ni	29 Cu	30 Zn	31 Ga	32 Ge	33 As	34 Se	35 Br	36 Kr
37 Rb	38 Sr	39 Y	40 Zr	41 Nb	42 Mo	43 Tc	44 Ru	45 Rh	46 Pd	47 Ag	48 Cd	49 In	50 Sn	51 Sb	52 Te	53 I	54 Xe										
55 Cs	56 Ba	57-71	72 Hf	73 Ta	74 W	75 Re	76 Os	77 Ir	78 Pt	79 Au	80 Hg	81 Tl	82 Pb	83 Bi	84 Po	85 At	86 Rn										
87 Fr	88 Ra	89-103	104 Rf	105 Db	106 Sg	107 Bh	108 Hs	109 Mt	110 Ds	111 Rg	112 Cn	113 Uut	114 Fl	115 Uup	116 Lv	117 Uus	118 Uuo										
57 La	58 Ce	59 Pr	60 Nd	61 Pm	62 Sm	63 Eu	64 Gd	65 Tb	66 Dy	67 Ho	68 Er	69 Tm	70 Yb	71 Lu													
89 Ac	90 Th	91 Pa	92 U	93 Np	94 Pu	95 Am	96 Cm	97 Bk	98 Cf	99 Es	100 Fm	101 Md	102 No	103 Lr													



Απαραίτητα



Μη απαραίτητα  
(τοξικά)



Απαραίτητα για  
τα ζώα και  
σημαντικά για τα  
φυτά

## Αφομοίωση ανόργανων θρεπτικών στοιχείων

- **Άζωτο** (αμινοξέα, πρωτεΐνες, νουκλεϊκά οξέα, χλωροφύλλες κ.α.)
- **Φωσφόρος** (φωσφορυλίωση ενώσεων, φωσφολιπίδια, ATP, PPI κ.α)
- **Κάλιο** (τροπισμοί, ωσμωτική ρύθμιση, ενεργοποίηση ενζύμων κ.α.)
- **Θείο** (αμινοξέα, συνένζυμο A, θειαμίνη, βιοτίνη κ.α.)
- **Ασβέστιο** (συστατικό κυτταρικής πλάκας, ρύθμιση αύξησης και ανάπτυξης)
- **Μαγνήσιο** (χλωροφύλλη, ενεργοποίηση κινασών κ.α.)
- **Χλώριο** (αυξίνη, κυτταροδιαιρέσεις, ώσμωση, φωτόλυση κ.α.)
- **Σίδηρος** (χλωροφύλλη, καταλυτική δράση, κυτοχρώματα, κ.α.)
  
- **Χαλκός** (κυτοχρωμική οξειδάση, πλαστοκυανίνη κ.α.)
- **Ψευδάργυρος** (ενεργότητα ενζύμων π.χ. ινδολυλοξικού οξέος κ.α.)
- **Μολυβδαίνιο** (αναγωγή νιτρικών, καταβολισμός πουρινών, κ.α.)
- **Νικέλιο** (ουρεάση)
- **Μαγγάνιο** (φωτόλυση, μεμβράνες χλωροπλαστών)
- **Βόριο** (σύνθεση DNA /RNA κ.α.)

# Τα φυτά αφομοιώνουν τα θρεπτικά στοιχεία κυρίως ως κατιόντα και ανιόντα

## MACRONUTRIENTS

μmol / g (dry wt)	Element	Assimilated form
250	Potassium (K)	$K^+$
1000	Nitrogen (N)	$NO_3^-$ , $NH_4^+$
60	Phosphorus (P)	$HPO_4^{2-}$ , $H_2PO_4^-$
30	Sulfur (S)	$SO_4^{2-}$
80	Magnesium (Mg)	$Mg^{2+}$
125	Calcium (Ca)	$Ca^{2+}$

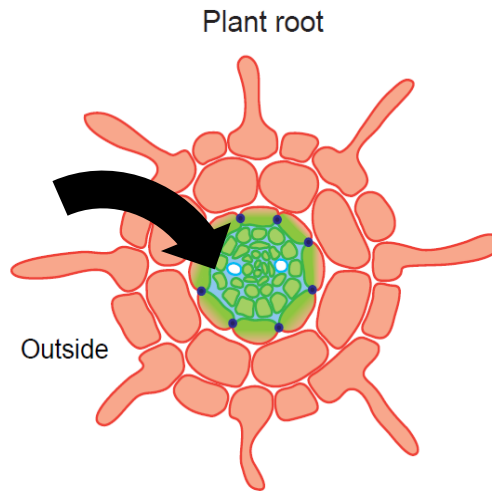
## MICRONUTRIENTS

μmol / g (dry wt)	Element	Assimilated form
2	Iron (Fe)	$Fe^{3+}$ , $Fe^{2+}$
0.002	Nickel (Ni)	$Ni^+$
1	Manganese (Mn)	$Mn^{2+}$
0.1	Copper (Cu)	$Cu^{2+}$
0.001	Molybdenum (Mo)	$MoO_4^{2-}$
2	Boron (B)	$H_3BO_3$
3	Chlorine (Cl)	$Cl^-$
0.3	Zinc (Zn)	$Zn^{2+}$

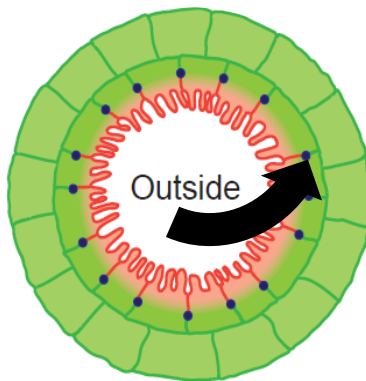
**Απαιτείται η διαμεμβρανική μεταφορά με ειδικούς μεταφορείς**



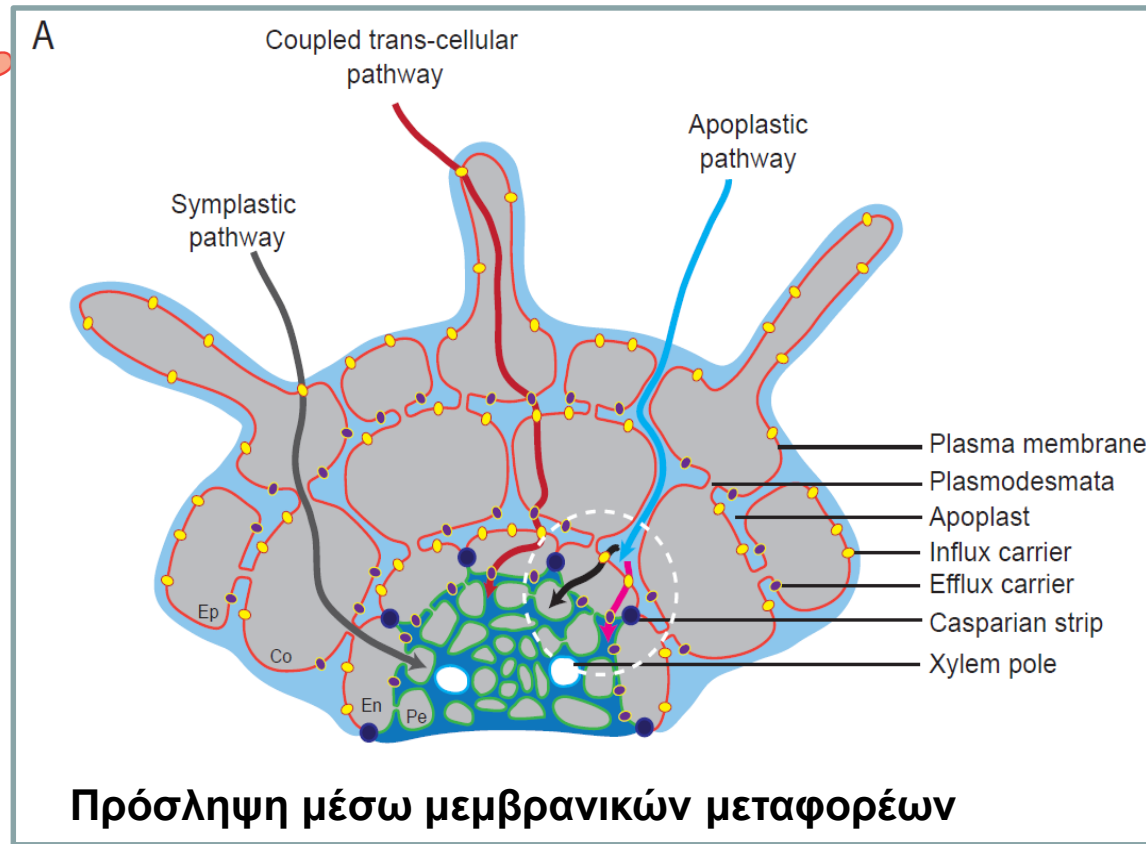
# Η αφομοίωση γίνεται κυρίως μέσω των ριζών



Αύξηση της επιφάνειας πρόσληψης μέσω των ριζικών τριχιδίων



Animal intestinal epithelium



# Τα θρεπτικά στοιχεία μετακινούνται από τον συμπλάστη ή τον αποπλάστη

Μεταφορά μέσω των πλασματικών μεμβρανών

Η μεταφορά μέσω των μεμβρανών απαιτεί  $> 1/3$  της κυτταρικής ενέργειας

*Symplastic or transcellular pathway*

*Casparian strip*

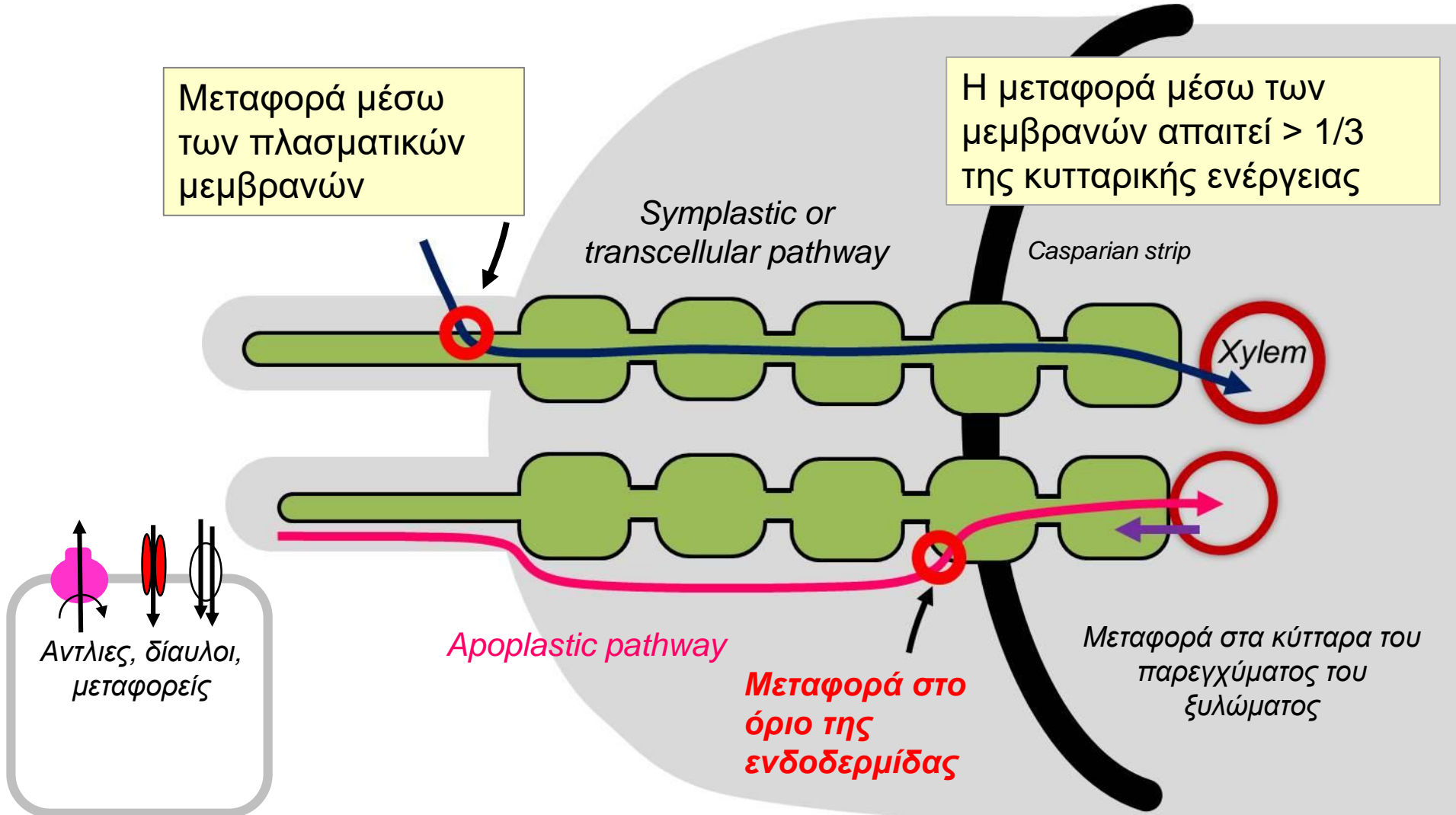
Xylem

Αντλίες, διάυλοι, μεταφορείς

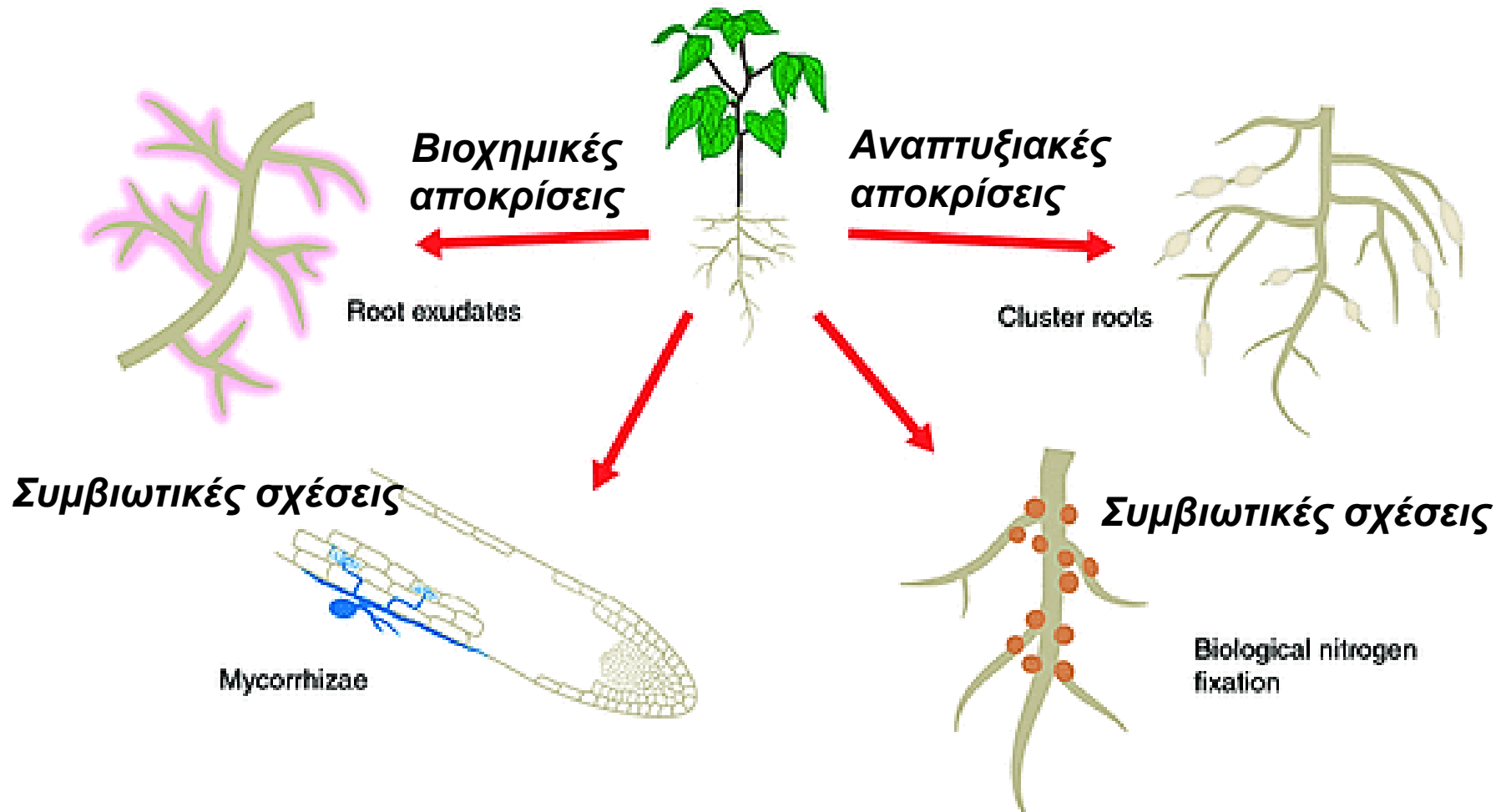
*Apoplastic pathway*

**Μεταφορά στο όριο της ενδοδερμίδας**

Μεταφορά στα κύτταρα του παρεγχύματος του ξυλώματος



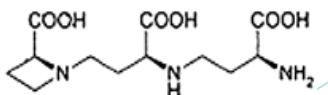
# Προσαρμογή των ριζών για την ενίσχυση της πρόσληψης θρεπτικών



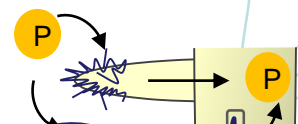
## Αποτελεσματικότητα προσληψης

## Αποτελεσματικότητα αφομοίωσης και χρήσης

Εκκρίσεις ριζας



Αρχιτεκτονική ριζικού συστήματος



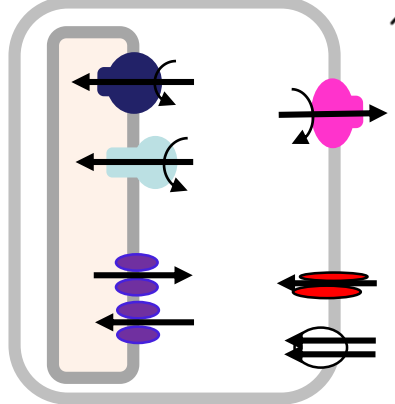
Συμβιώσεις



NH<sub>3</sub>

Μικροβίωμα Ριζόσφαιρας

Μεταφορείς και Αντλίες

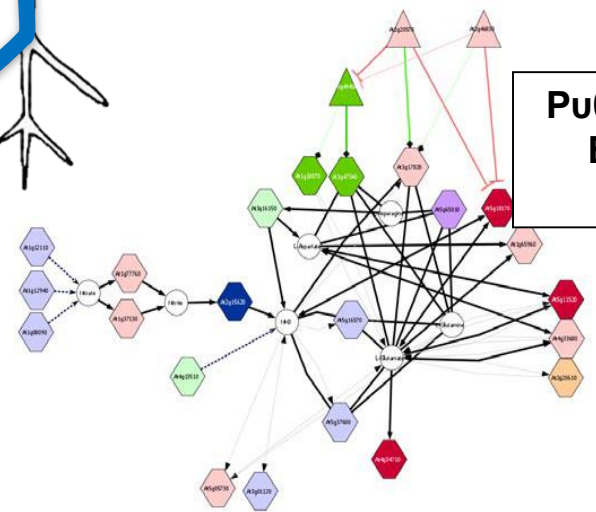


Απόδοση Διακυτταρικής μεταφοράς

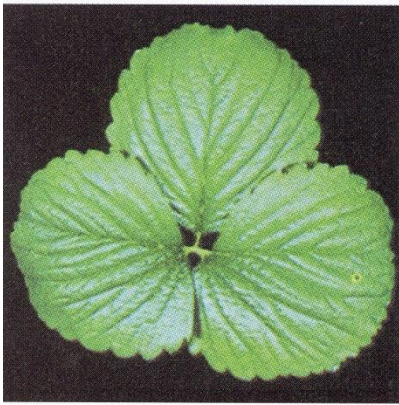


Απόδοση Αφομοίωσης και Αναδιανομής

Ρυθμιστικά και Ελεγκτικά Δίκτυα



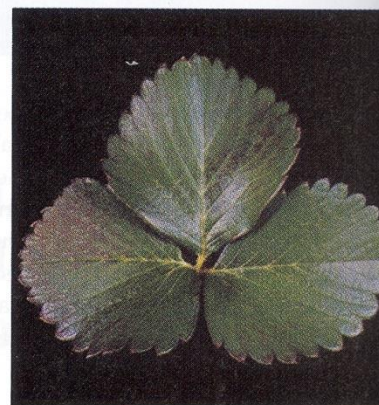




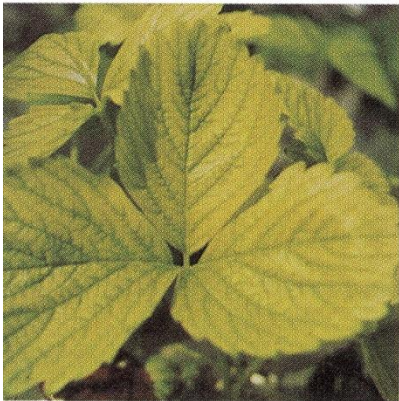
Mineral-sufficient  
(control)



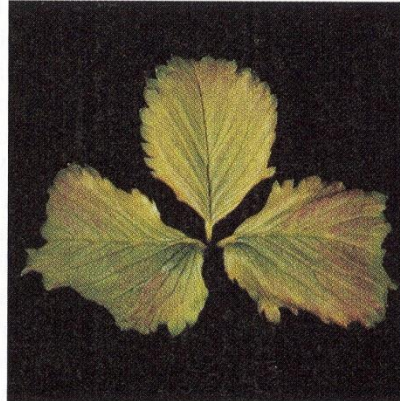
Potassium-deficient  
(-K)



Phosphorous-deficient  
(-P)



Iron-deficient  
(-Fe)



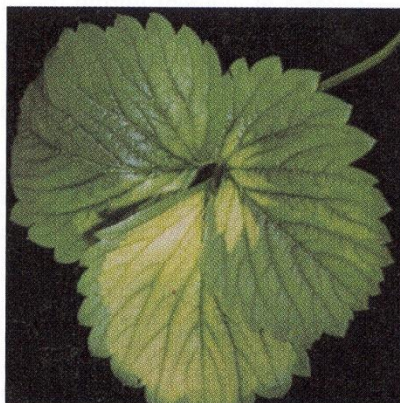
Zinc-deficient  
(-Zn)



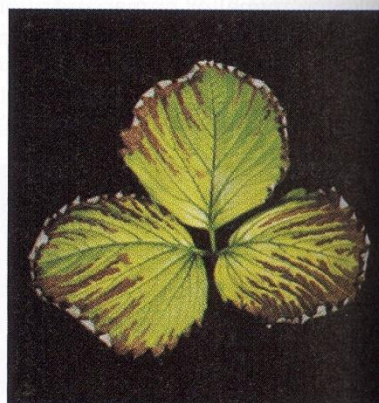
Calcium-deficient  
(-Ca)



Magnesium-deficient  
(-Mg)



Copper-deficient  
(-Cu)

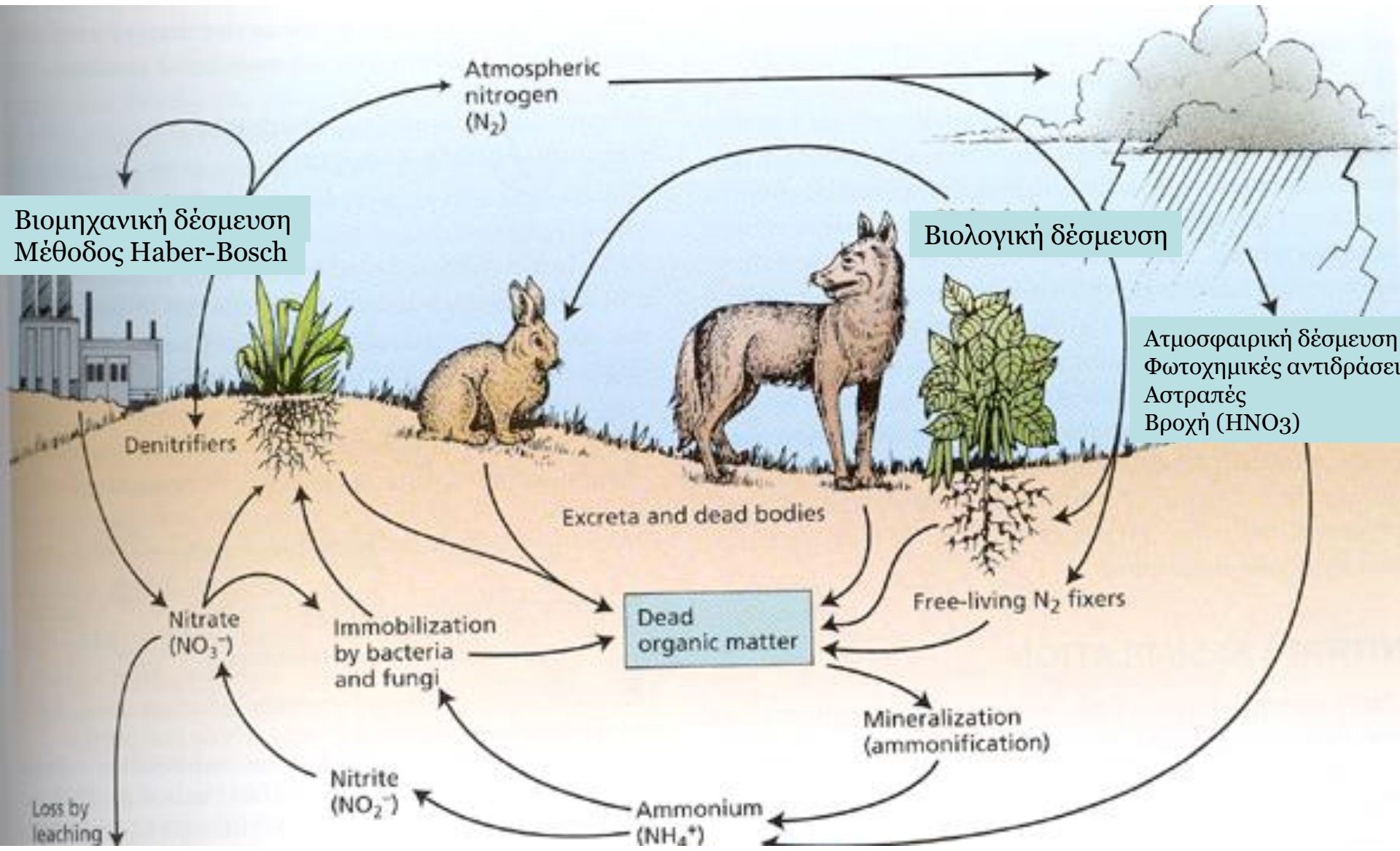


Manganese-deficient  
(-Mn)

*Αφομοίωση αζώτου*



# Ο βιογεωχημικός κύκλος του αζώτου στη φύση

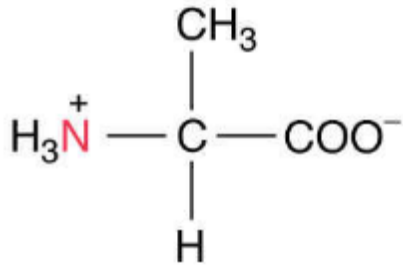


Βιομηχανική δέσμευση  
Μέθοδος Haber-Bosch

Βιολογική δέσμευση

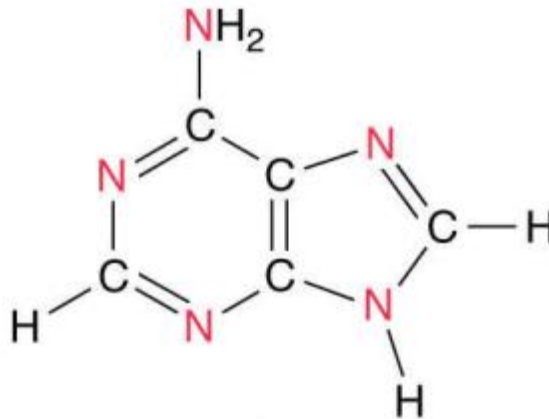
Ατμοσφαιρική δέσμευση  
Φωτοχημικές αντιδράσεις  
Αστράπες  
Βροχή ( $HNO_3$ )

# Το άζωτο είναι απαραίτητο θρεπτικό στοχείο

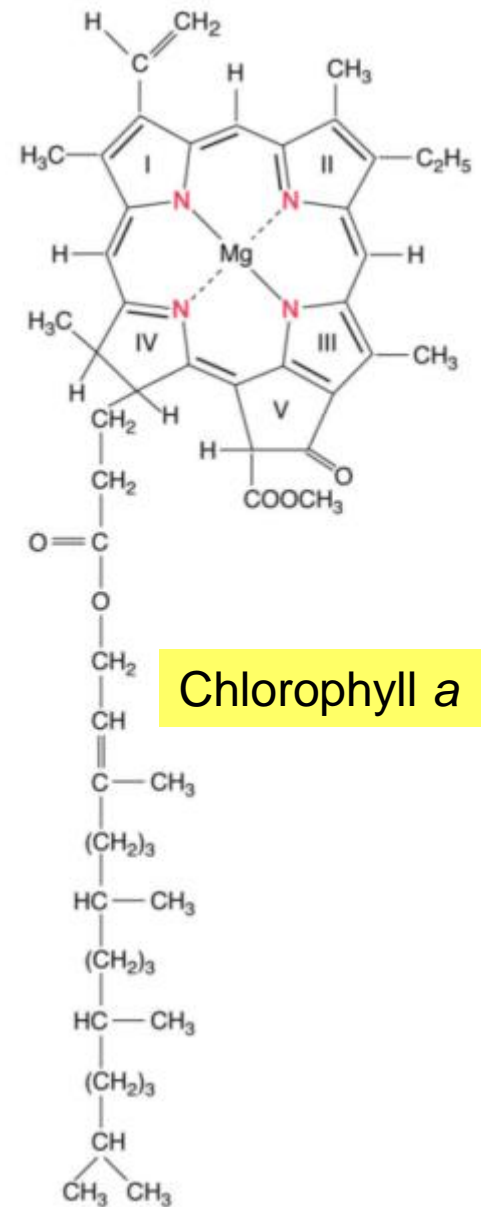


Alanine and other amino acids contain nitrogen

Adenine and other nucleoside bases contain nitrogen



Nitrogen is the 4<sup>th</sup> most abundant element in living organisms. It is a component of amino acids and proteins, nucleic acids (DNA and RNA), chlorophyll, hormones, and secondary metabolites.

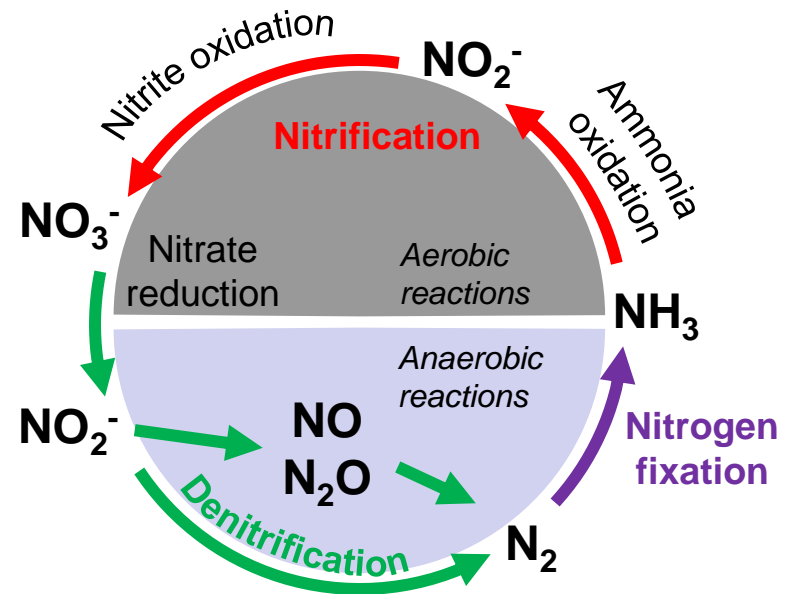


Chlorophyll a

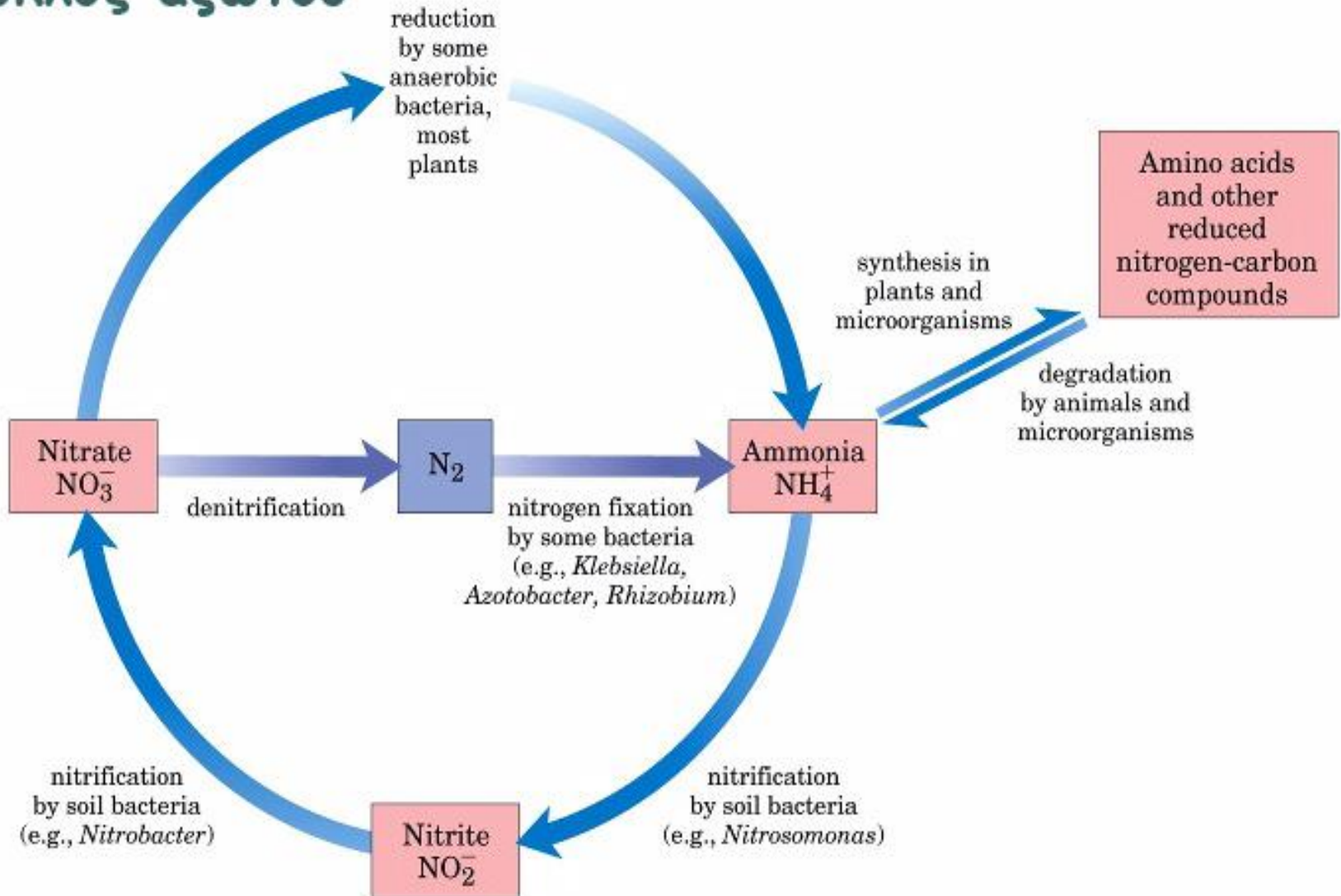


# Το αζωτο συναντάται σε πολλές μορφές

Species	Name	Oxidation State
R-NH <sub>2</sub>	Organic nitrogen, urea	-3
NH <sub>3</sub> , NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	Ammonia, ammonium ion	-3
N <sub>2</sub>	Nitrogen	0
N <sub>2</sub> O	Nitrous oxide	+1
NO	Nitric oxide	+2
HNO <sub>2</sub> , NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	Nitrous acid, nitrite ion	+3
NO <sub>2</sub>	Nitrogen dioxide	+4
HNO <sub>3</sub> , NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	Nitric acid, nitrate ion	+5

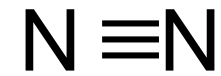
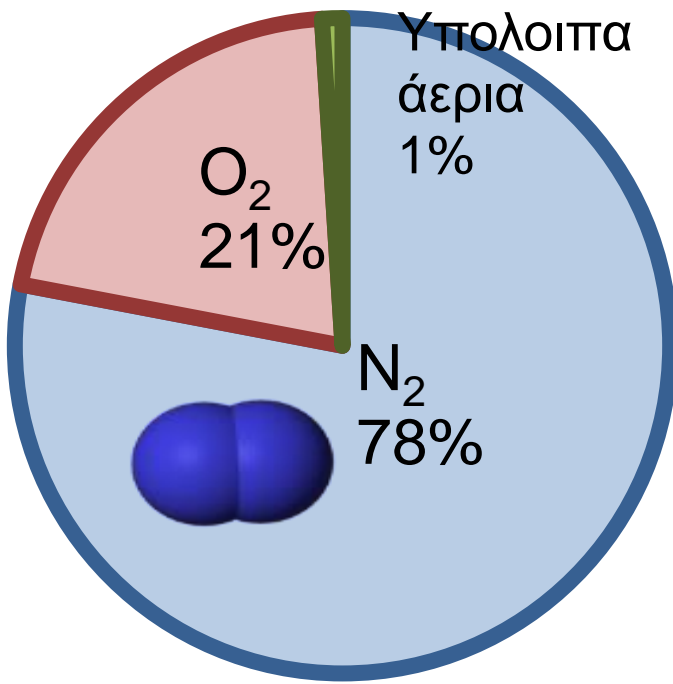


# Κύκλος αζώτου



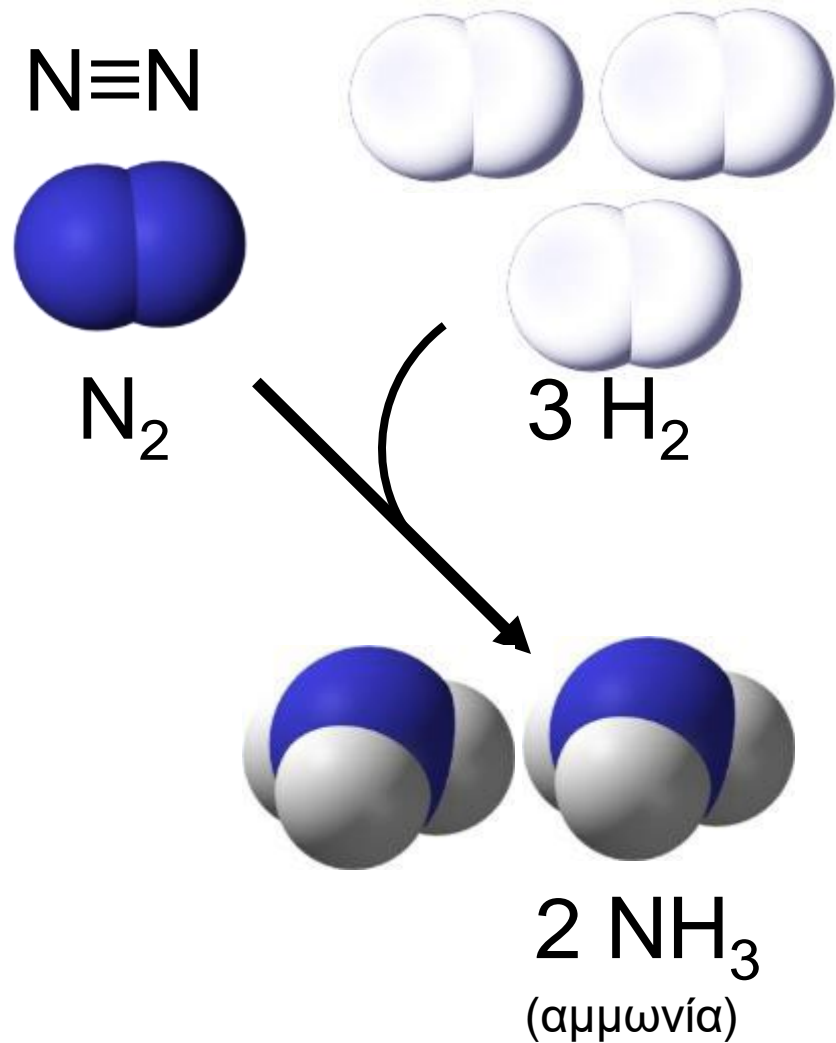
# Το άζωτο είναι άφθονο αλλά μη διαθέσιμο

Ατμόσφαιρη σύσταση



Καθήλωση (αναγωγή)  
του αζώτου.

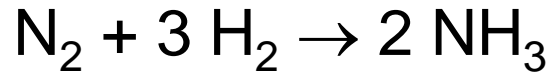
Υψηλή κατανάλωση  
ενέργειας



# Καθήλωση αζώτου μέσω βιολογικών και μη βιολογικών διαδικασιών

<b>Source</b>	<b>Amount of N fixed</b>
Lightning	<10 Tg/year
Biological N-fixation (terrestrial systems)	90-140 Tg/year
Biological N-fixation (marine systems)	30-300 Tg/year
N fertilizer synthesis	80 Tg/year
Fossil fuel combustion	>20 Tg/year

# Η πορεία Haber-Bosch για τη βιομηχανική καθήλωση αζώτου



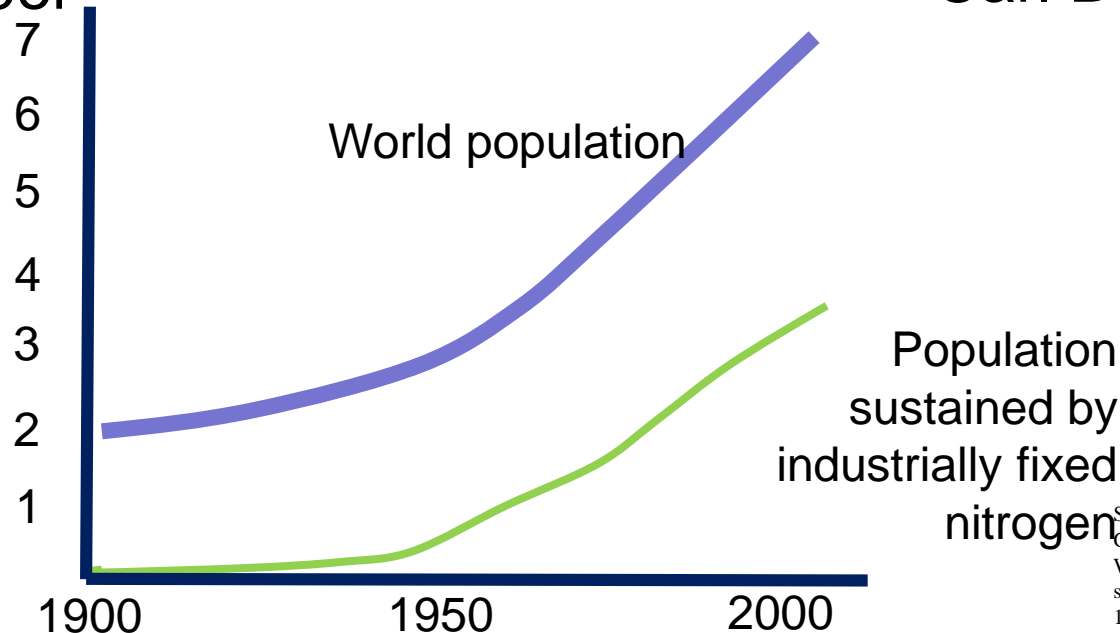
~500 Atmospheres  
~600°C

Αντίδραση κατάλυσης



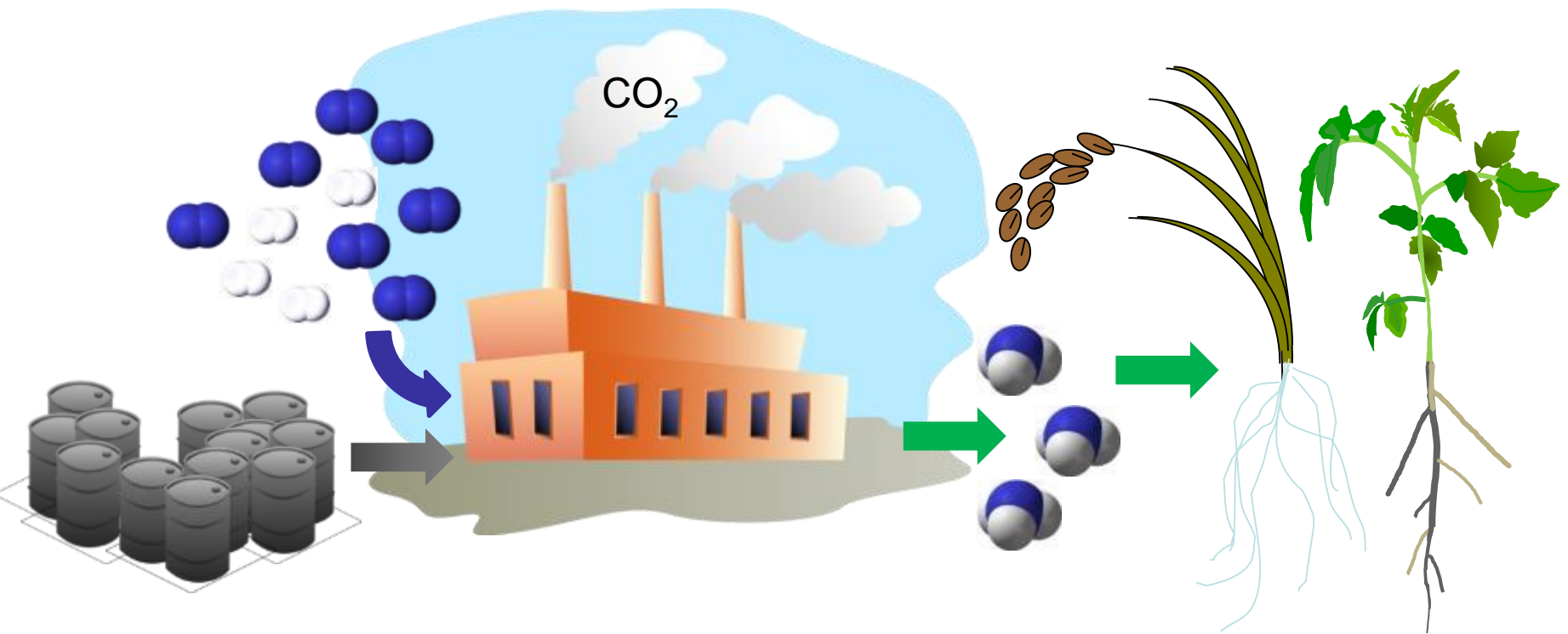
Fritz Haber

Carl Bosch



Source: Erismann, J.W., Sutton, M.A., Galloway, J., Klimont, Z., and Winiwarter, W. (2008). How a century of ammonia synthesis changed the world. *Nature Geoscience* 1: 636-639.

Fixing nitrogen to fertilize plants accounts for ~2% of global energy use

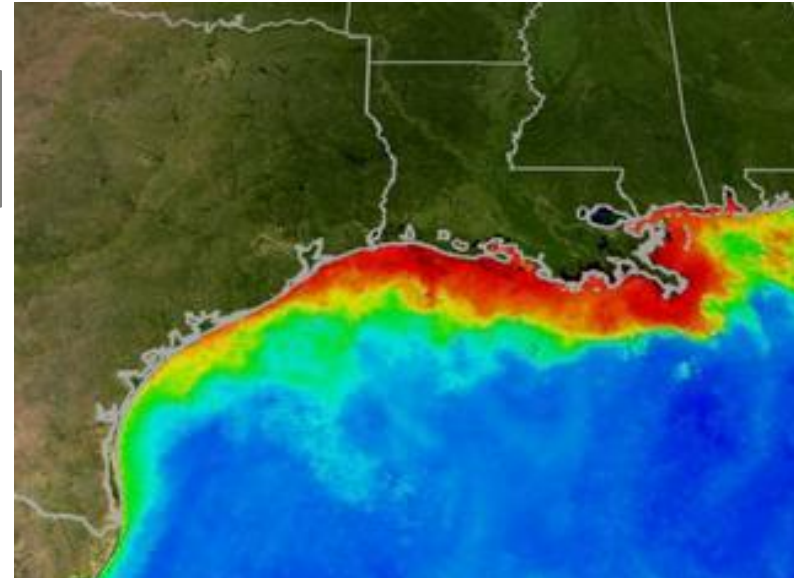


# Τα νιτρικά λιπάσματα αποτελούν σημαντική πηγή ρυπανσης

Παράγουν αέρια θερμοκηπίου και μολύνουν τα υπογεια υδατα



Υπερτροφία άλγεων



Algal bloom due to nitrogen run-off in the Gulf of Mexico



# Πρόσληψη και χρήση

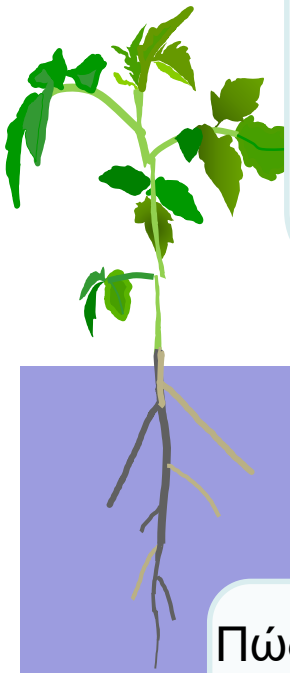
Πώς αφομοιώνεται το ανόργανο άζωτο σε οργανικές δομές;

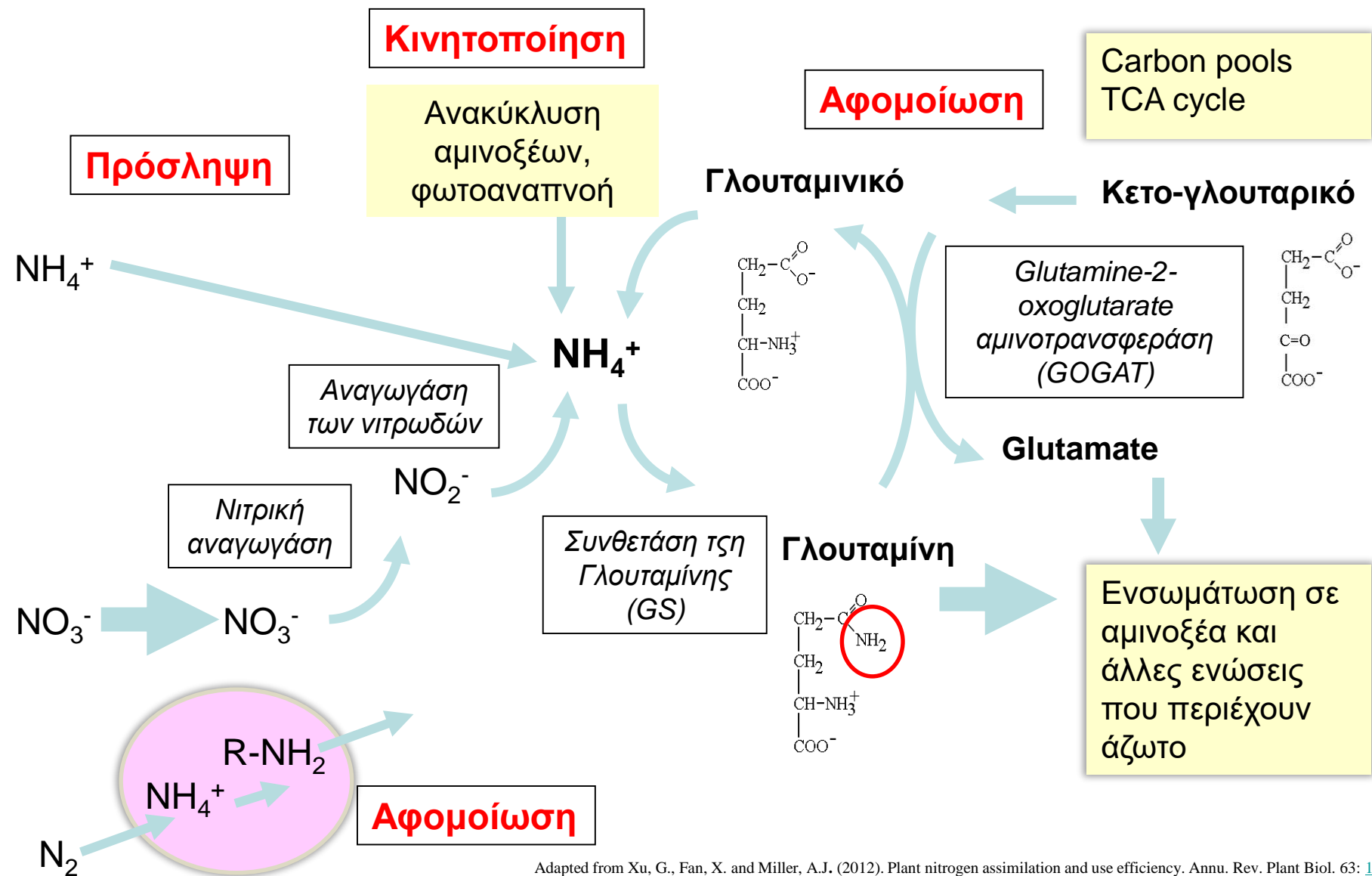
Πώς αντιλαμβάνονται τα φυτά τα επίπεδα αζώτου στο έδαφος και τη θρεπτική κατάσταση τους ;

Πώς προσλαμβάνεται το άζωτο?

Πώς αποκρίνονται στα φυτά στην έλλειψη αζώτου; Πώς αυξάνουν την πρόσληψη;

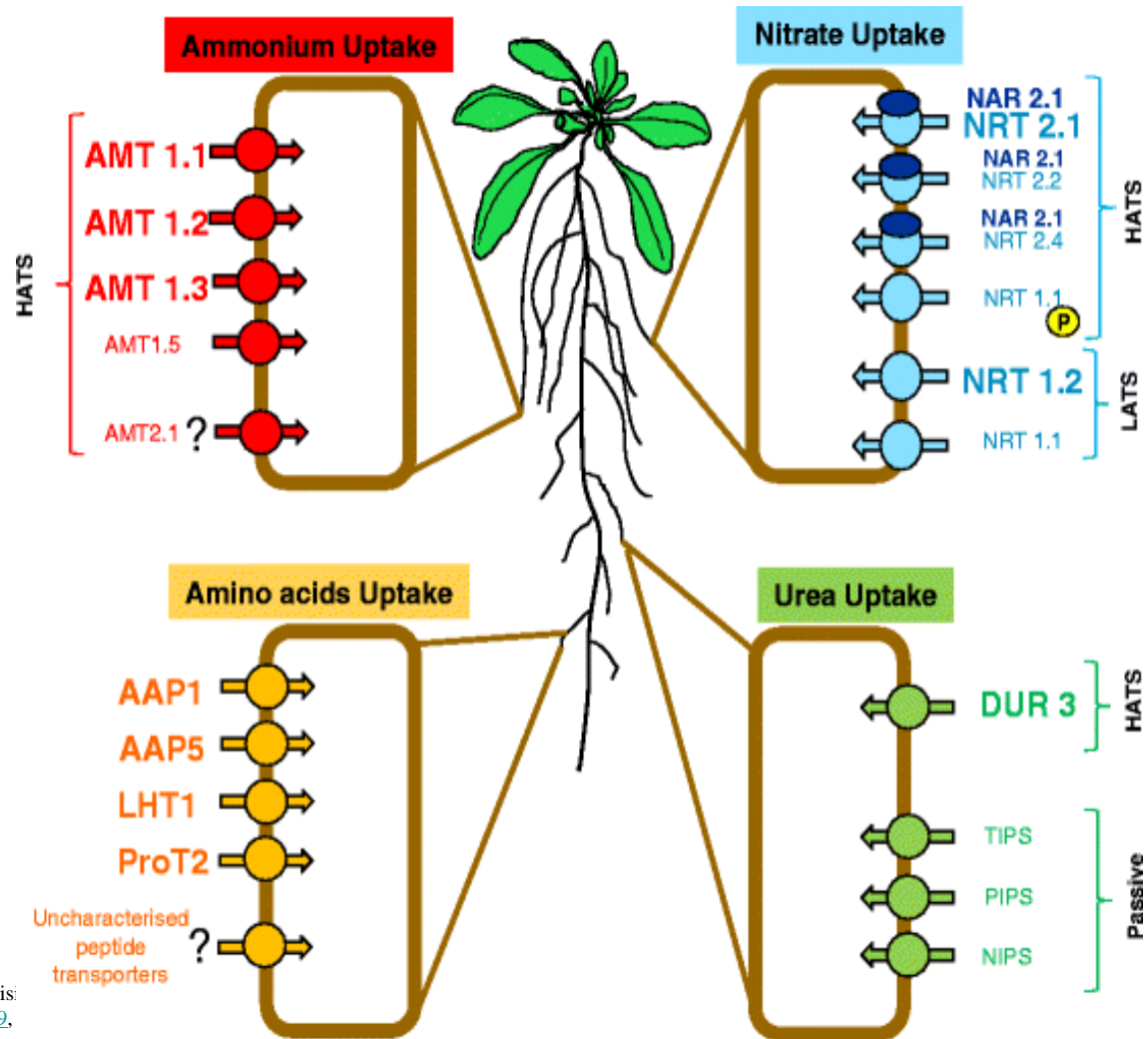
Πώς κινητοποιείται το δεσμευμένο άζωτο





# Μεταφορείς για $\text{NO}_3^-$ , $\text{NH}_4^+$ και άλλες N μορφές

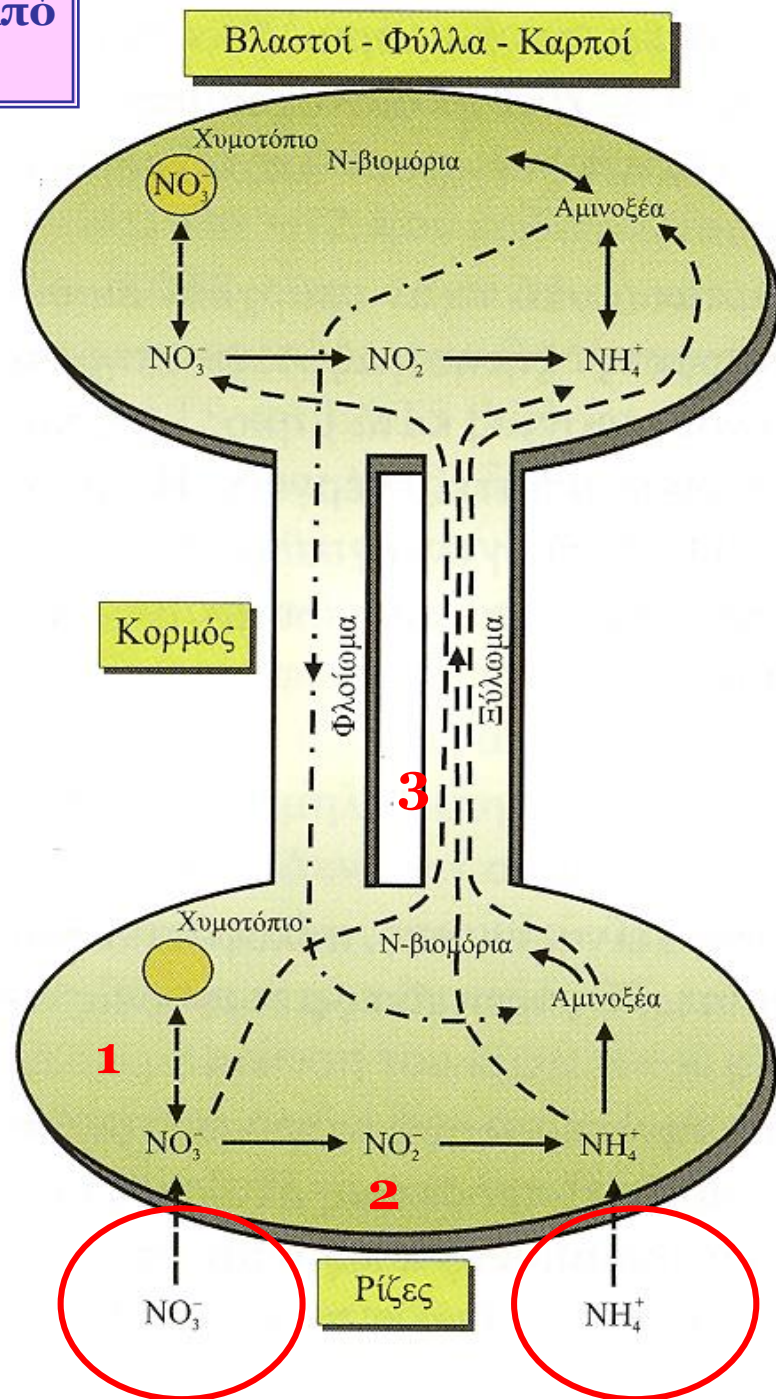
**HATS** = high affinity transporters  
**LATS** = low affinity transporters



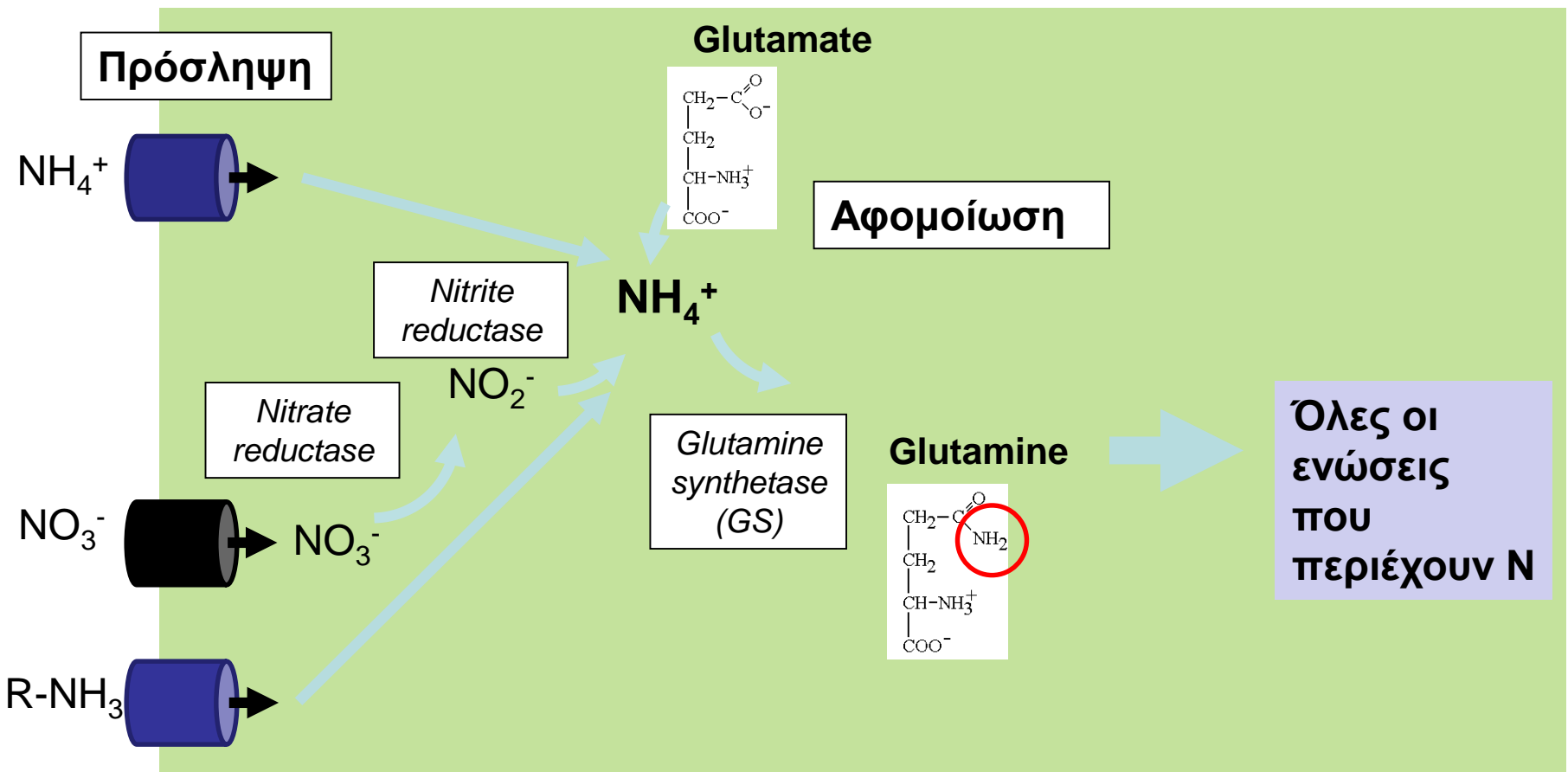
# Πρόσληψη και αφομοίωση του αζώτου από τα φυτά

## (Α) αφομοίωση νιτρικών $\text{NO}_3^-$

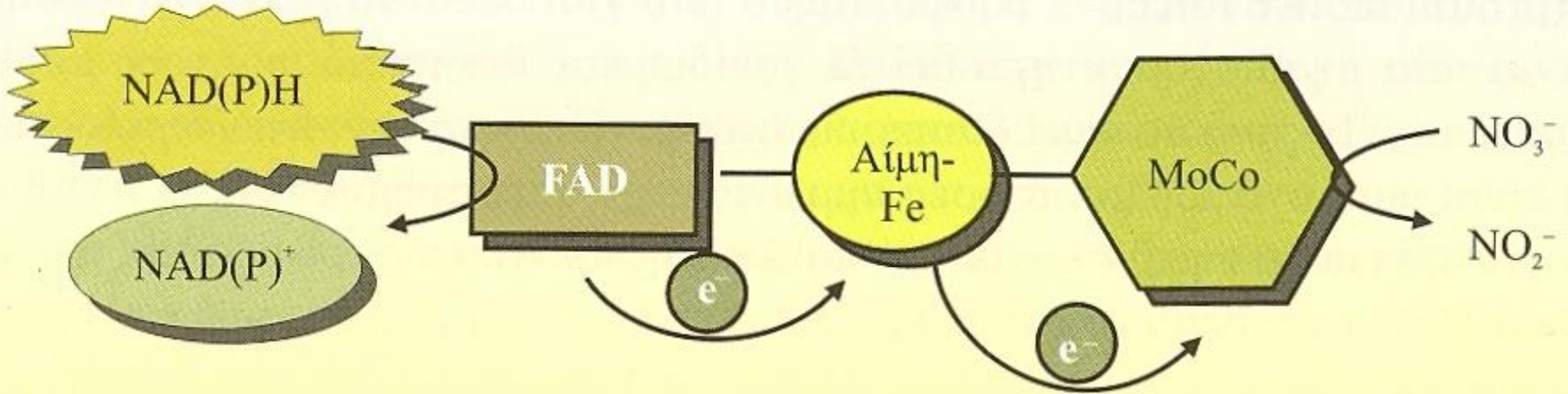
1. Αποθήκευση στο χυμοτόπιο
2. Αναγωγή σε νιτρώδη-αμμωνιακά
3. Μεταφορά μέσω του ξυλώματος στο υπεργειο τμήμα



# Το $\text{NO}_3^-$ ανάγεται σε $\text{NH}_4^+$ πριν την αφομοίωση

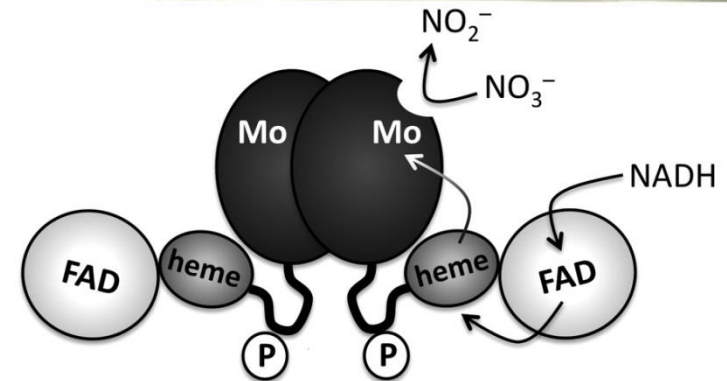


## Αναγωγή νιτρικών ιόντων σε νιτρώδη



### Νιτρική αναγωγή (nitrate reductase-NR)

- Δ μερές ένζυμο με δύο προσθετικές ομάδες (FAD και αίμη)
- Συμπαράγοντας μολυβδαινίου με πτερίνη
- Στο κυτταρόπλασμα
- Τρία ισοένζυμα

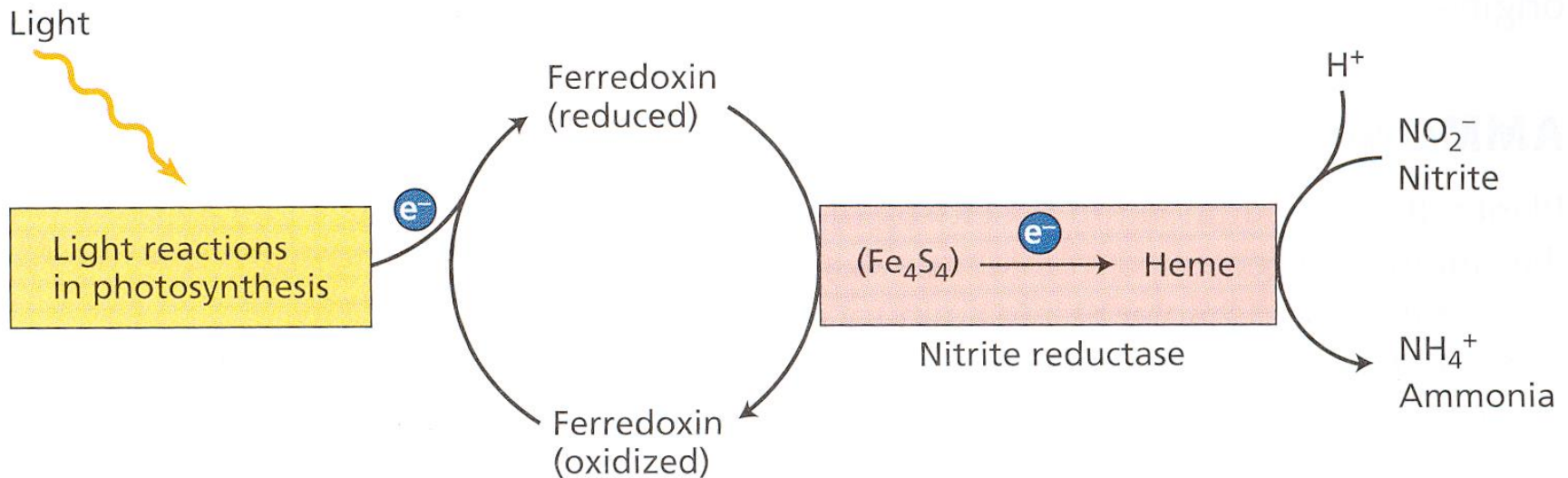




## Αναγωγή νιτρωδών σε αμμωνιακά ιόντα



### Αναγωγή νιτρωδών (nitrite reductase-NiR)



- Δυο προσθετικές ομάδες (αίμη και σύμπλοκο σιδήρου-θείου)
- Διαφορετικά ισοένζυμα στους χλωροπλάστες και στα πλαστίδια

## Ρύθμιση της αναγωγής νιτρικών ιόντων

- ✓ Ρύθμιση των συστημάτων πρόσληψης (συμ-μεταφορέων)
- ✓ Ρύθμιση των NR και NiR
- ✓ Ρύθμιση σε μεταγραφικό, μετα-μεταγραφικό, και μετα-μεταφραστικό επίπεδο

(+): νιτρικά ιόντα, φως, διαθεσιμότητα σακχάρων, κυτοκινίνη

(-): γλουταμίνη, ασπαραγίνη (τελικά προϊόντα), σκοτάδι, συνθήκες καταπόνησης, χαμηλή συγκέντρωση CO<sub>2</sub>,



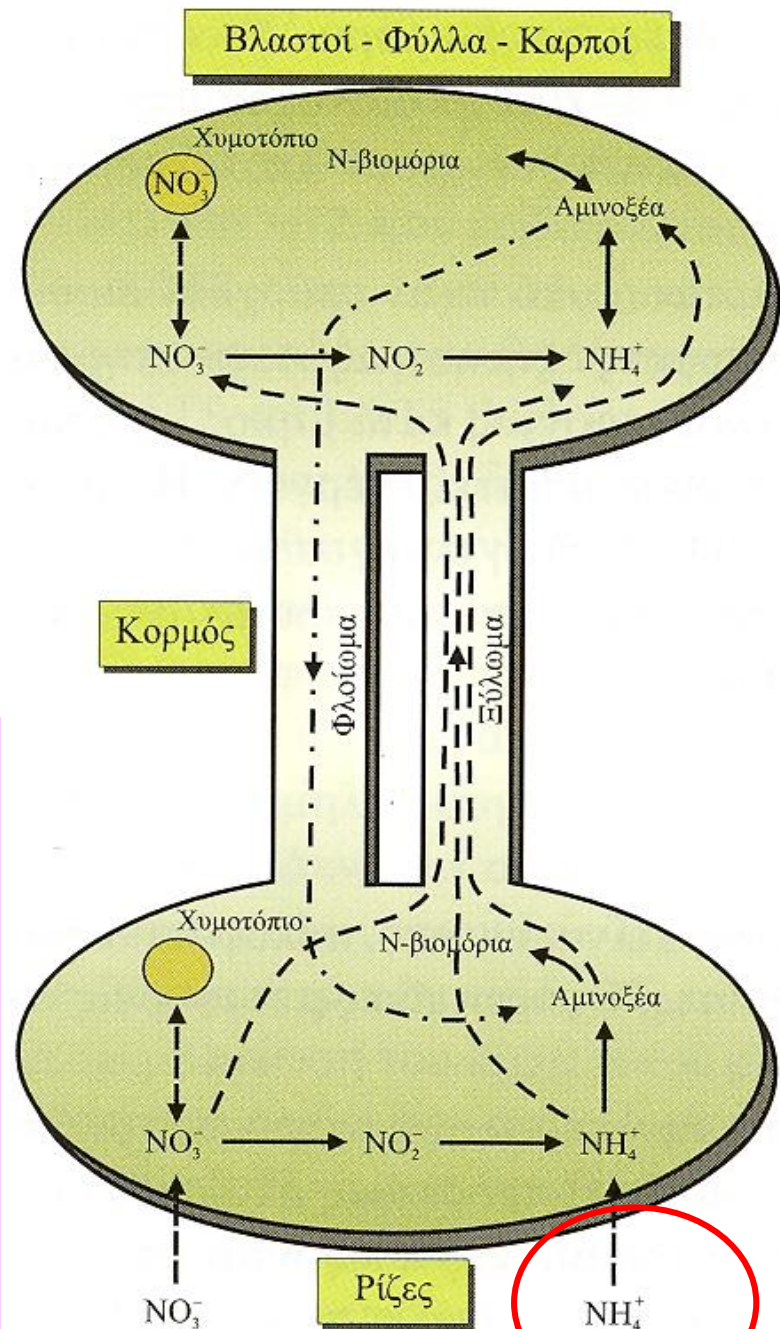
## Πρόσληψη και αφομοίωση του αζώτου από τα φυτά

### (B) αφομοίωση αμμωνίας

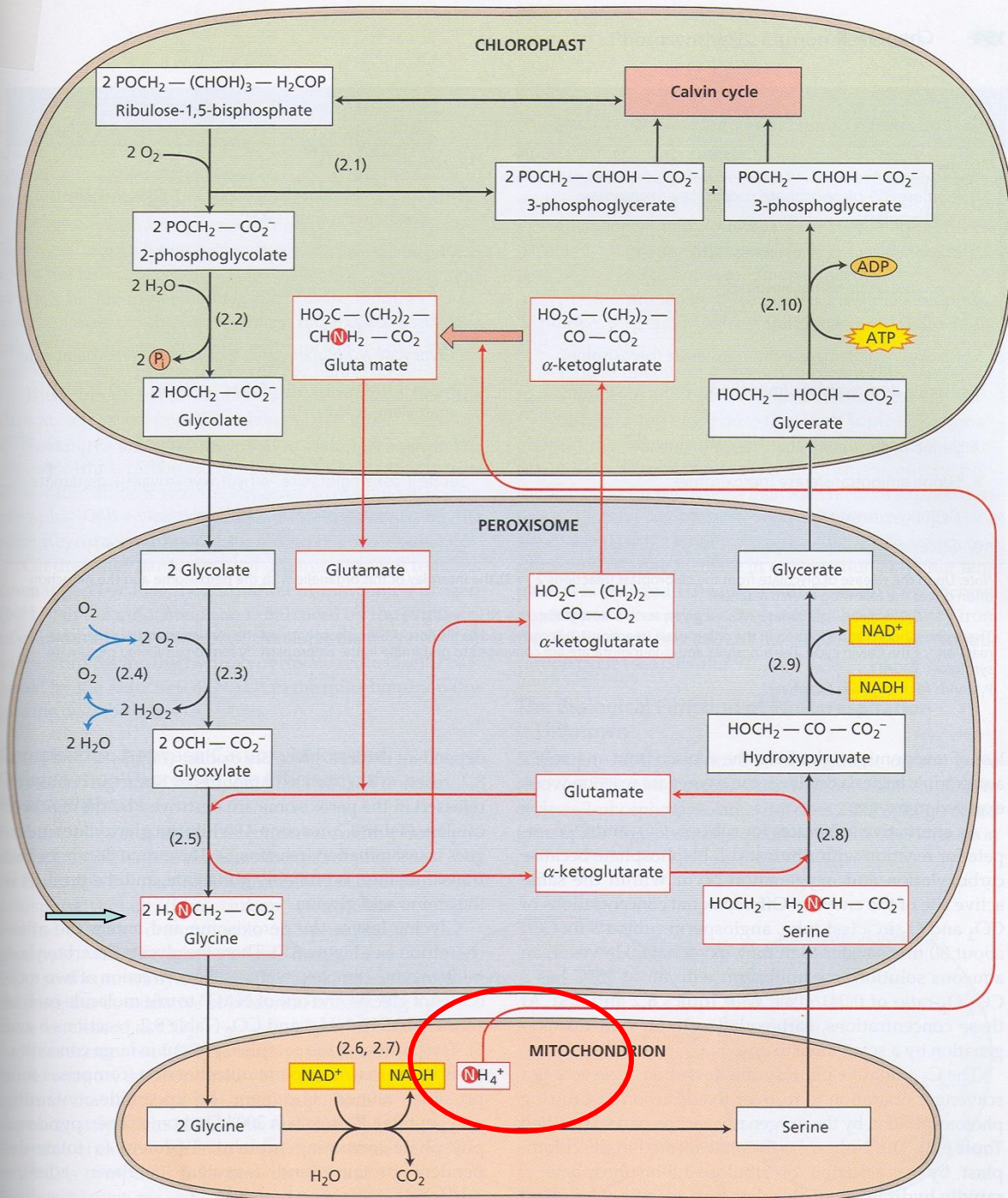
1. Ενσωμάτωση σε αζωτούχα βιομόρια (αμινοξέα κυρίως)
2. Μεταφορά μέσω του ξυλώματος στο υπεργείο τμήμα

### Πηγές αμμωνιακών στα φυτά

- ✓ Πρόσληψη από τις ρίζες
- ✓ Αναγωγή νιτρικών
- ✓ Συμβιωτική αζωτοδέσμευση
- ✓ Αλαμινώσεις (πχ γήρανση)
- ✓ Φωτοαναπνοή
- ✓ Μεταβολισμός φαινυλοπροπανοειδών

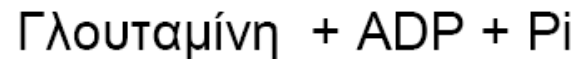


# φωτοαναπνοή



## Βιοσύνθεση αμινοξέων

### Συνθετάση της Γλουταμίνης



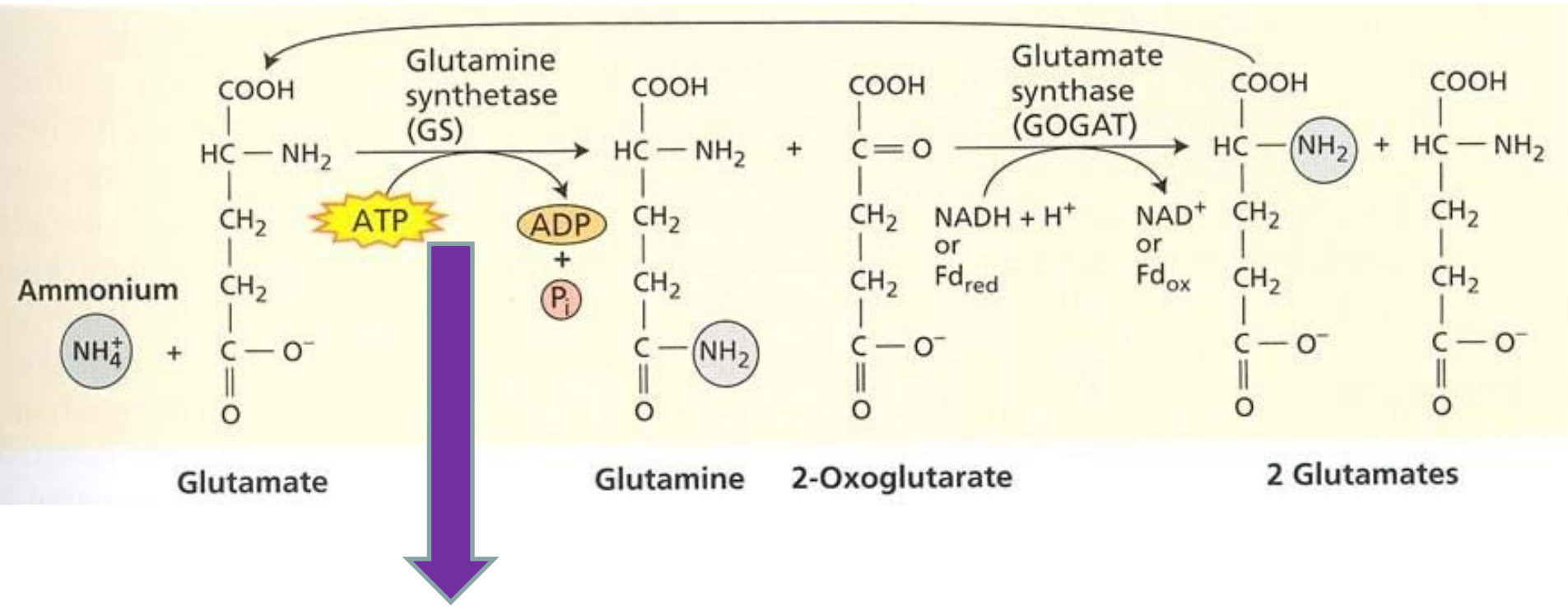
### Συνθάση του γλουταμινικού



### Συνθετάση της Γλουταμίνης + Συνθάση του γλουταμινικού





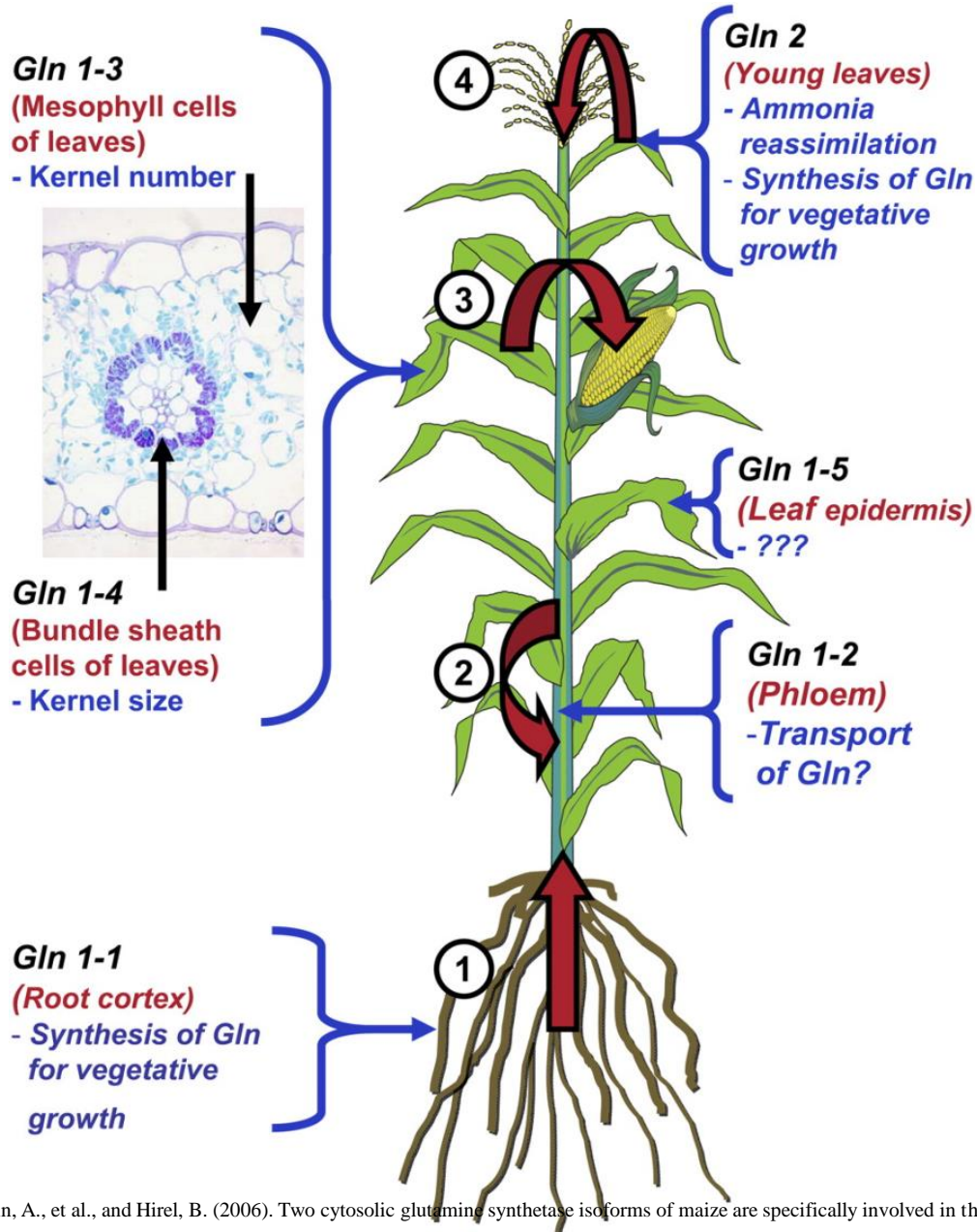


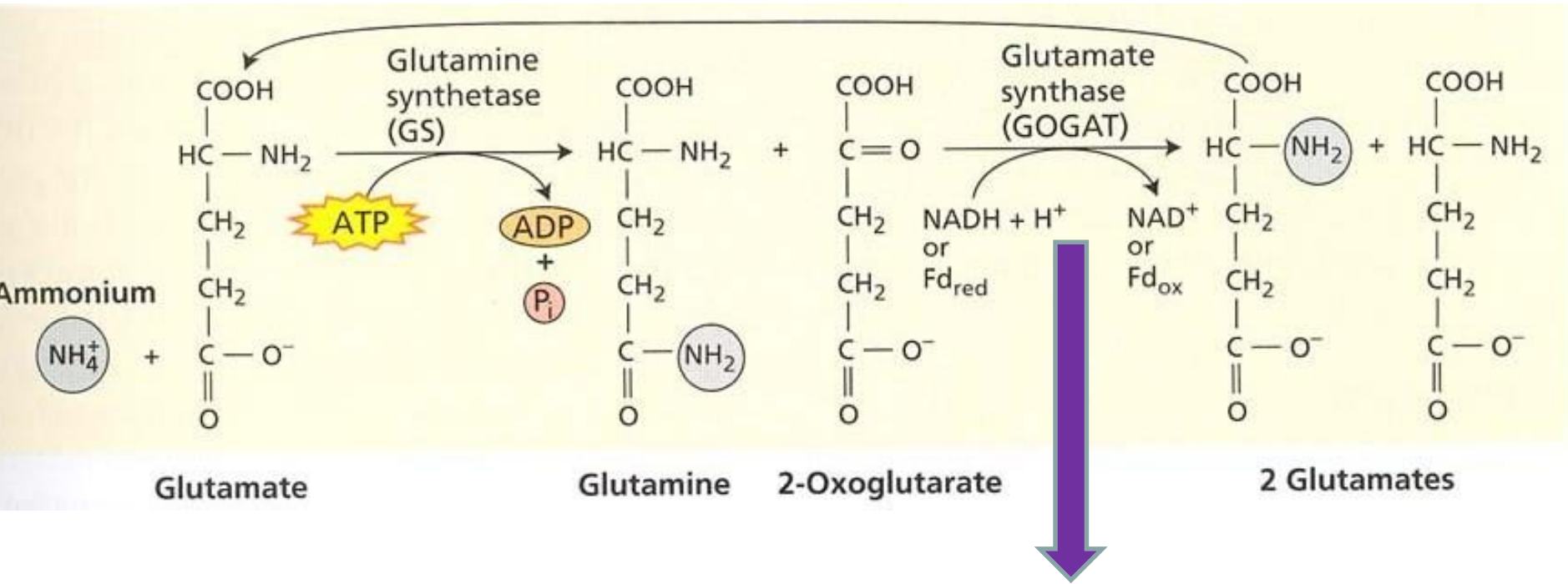
## Γλουταμινική Συνθετάση

✓ Δύο ισοένζυμα, κυτταροπλασματική *GS1* και πλαστιδιακή *GS2*

- *GS1*: σε βλαστώνοντα σπέρματα, στο αγωγό σύστημα για μεταφορά αζώτου
- *GS2*: στη ρίζα για τοπική κατανάλωση, στα φύλλα κατά τη φωτοαναπνοή- επίδραση από φως και διαθέσιμους υδατάνθρακες

# Γλουταμινική συνθετάση στον αραβόσιτο



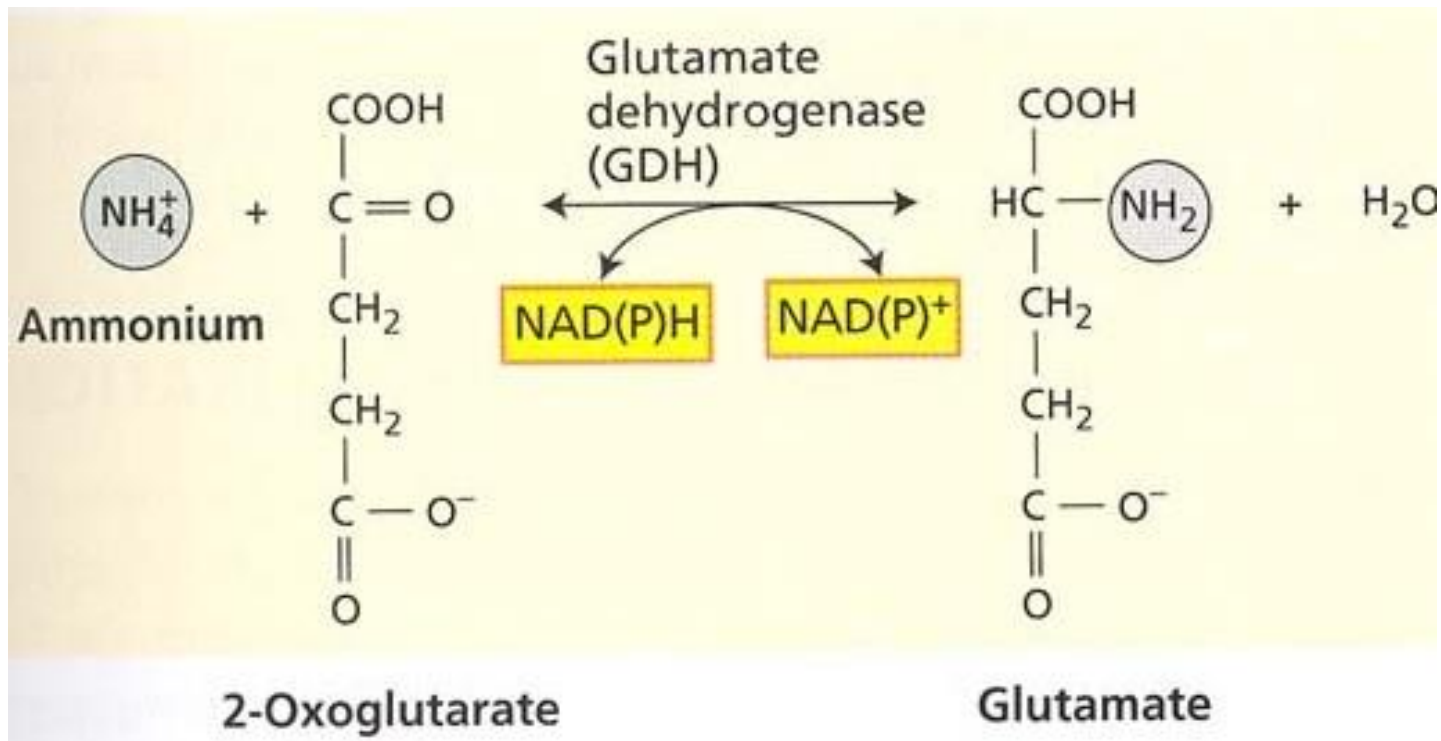


### Συνθετάση του γλουταμινικού

✓ Δύο ισοένζυμα, με δότες  $e^-$

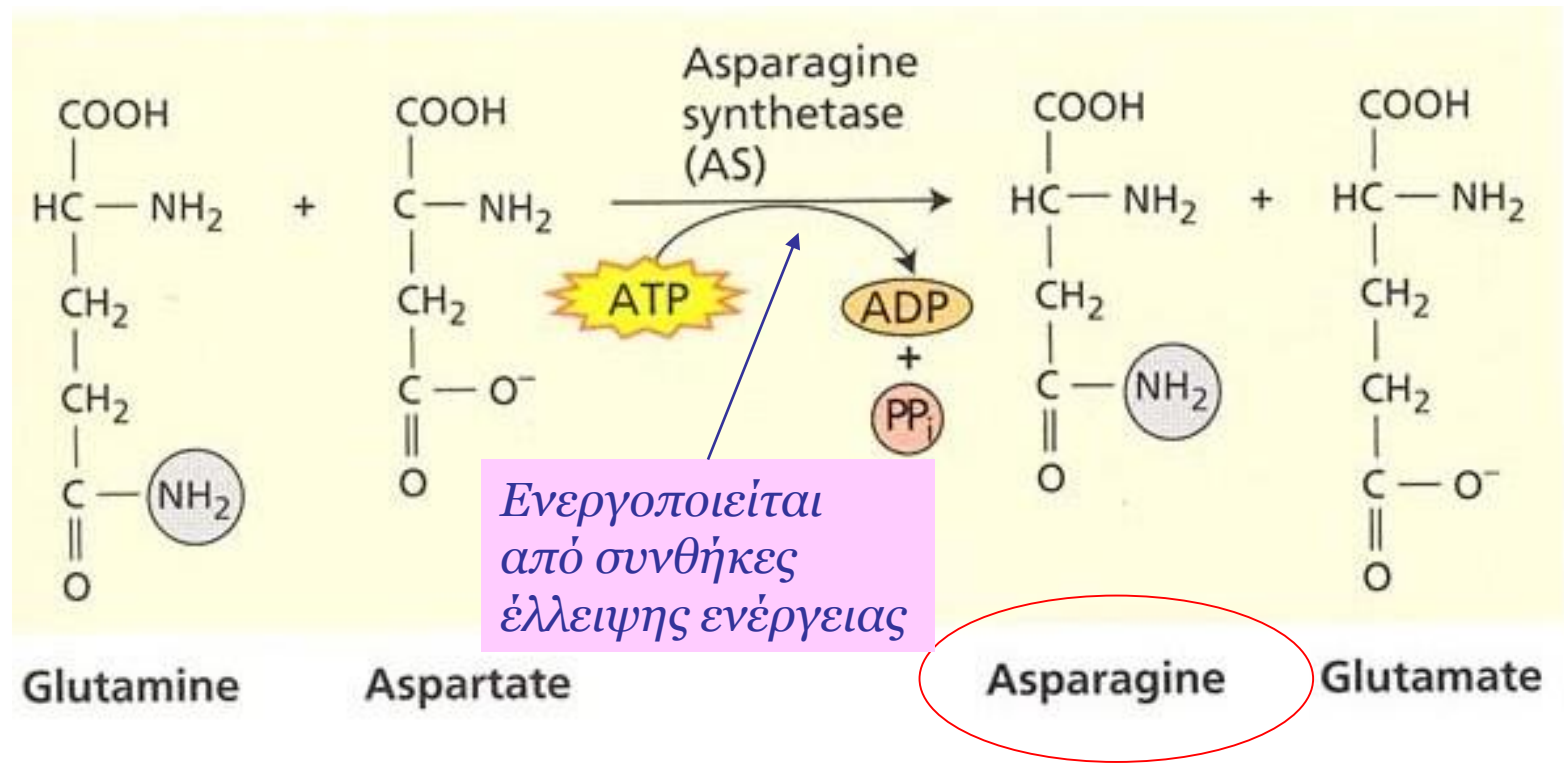
είτε  $\text{NADH}$  (πλαστίδια μη φωτοσυνθετικών ιστών, π.χ. ρίζα, αγωγό σύστημα φύλλων)

είτε ανηγμένη φερρεδοξίνη (χλωροπλάστες, θετική ρύθμιση από το φως)



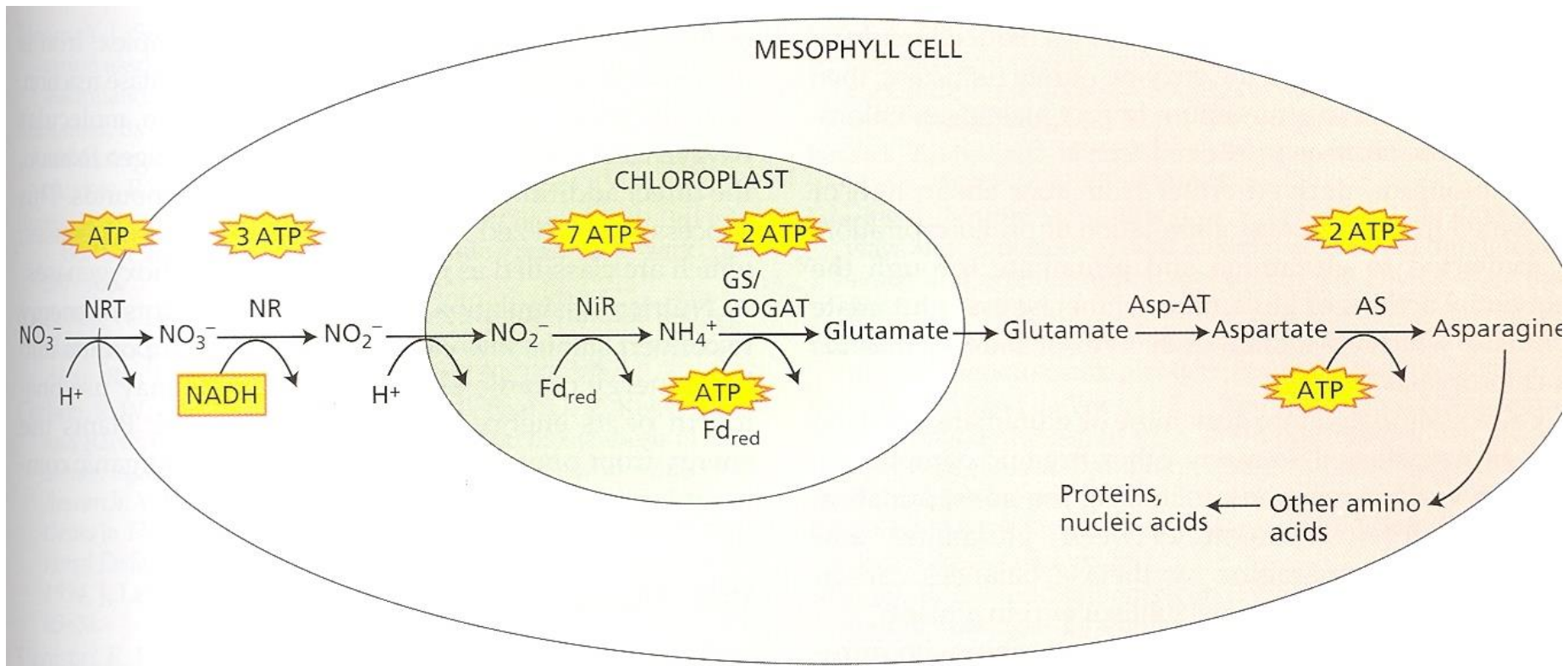
*Αφυδρογονάση του γλουταμινικού*

✓ Δύο ισοένζυμα, μιτοχονδριακή (*NADH*) και χλωροπλαστική (*NADPH*)



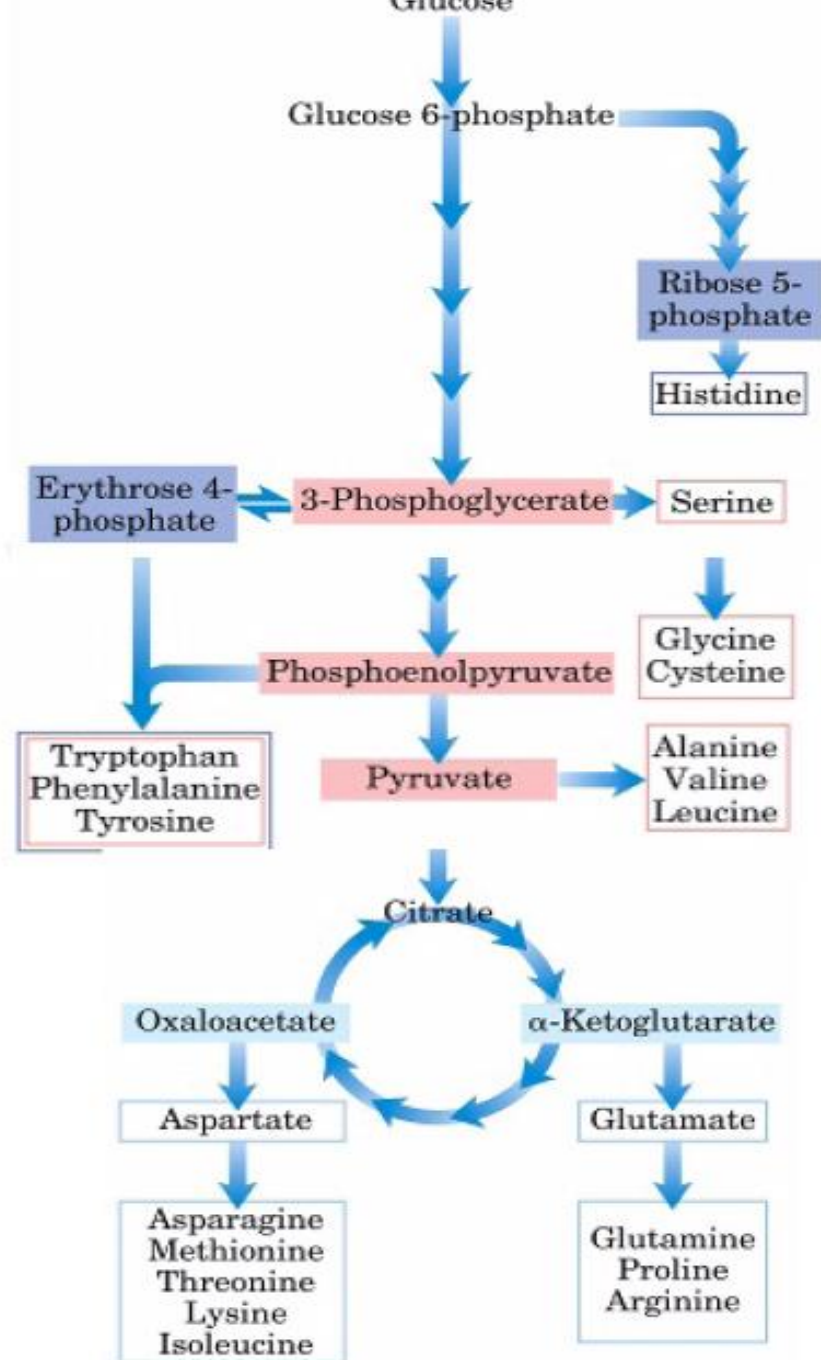
**N:C= 2:4**  
 ↻  
**Μεταφορά και αποθήκευση αζώτου**



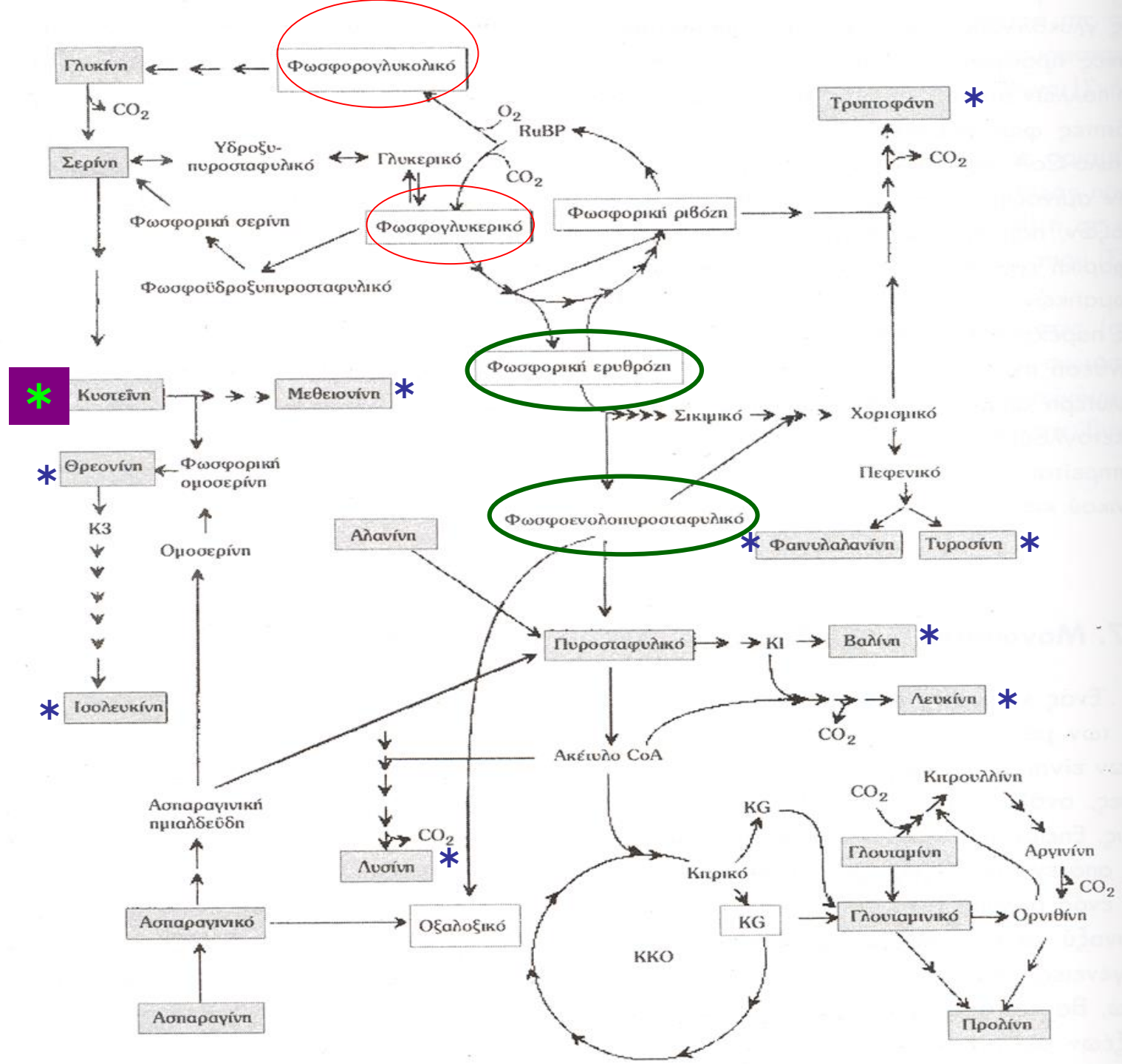


Το ενεργειακό κόστος της “φωτοαφομοίωσης” είναι περίπου το 25% του συνολικού τόσο στις ρίζες όσο και στο υπέργειο τμήμα του φυτού

Από πού προκύπτουν οι ανθρακικοί σκελετοί στους οποίους ενσωματώνεται η αμμωνία;



Αλλά και



# Ρύθμιση: αντίληψη N, σηματοδότηση και απόκριση σε έλλειψη N

## Έλλειψη N

### ✓ Αύξηση της πρόσληψης

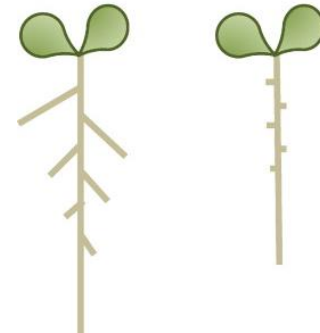
Ενεργοποίηση μεταφορέων  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$   
Αύξηση ρίζας

### ✓ Μεταβολικές προσαρμογές

Μείωση της συσσώρευσης χλωροφύλλης  
Αύξηση συσσώρευσης ανθοκυανινών  
Μείωση των αποθεμάτων αμινοξέων  
Αύξηση αποθεμάτων οργανικών οξέων και αμύλου)

### ✓ Επιταχυνόμενη γήρανση και κινητοποίηση αζώτου

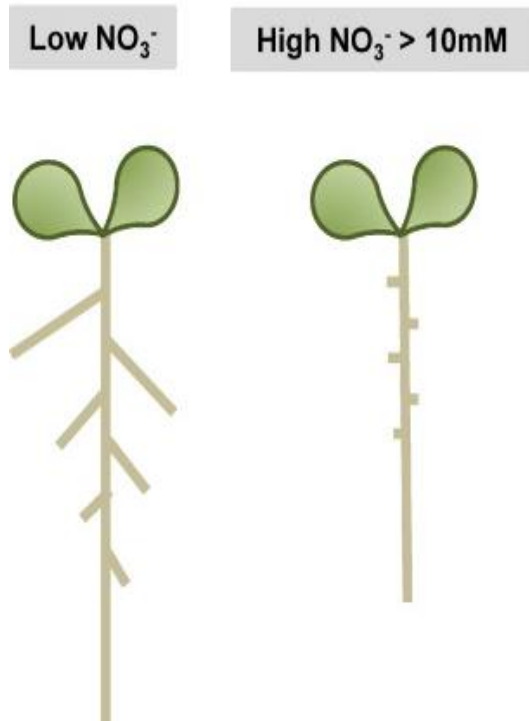
Low  $\text{NO}_3^-$       High  $\text{NO}_3^- > 10\text{mM}$



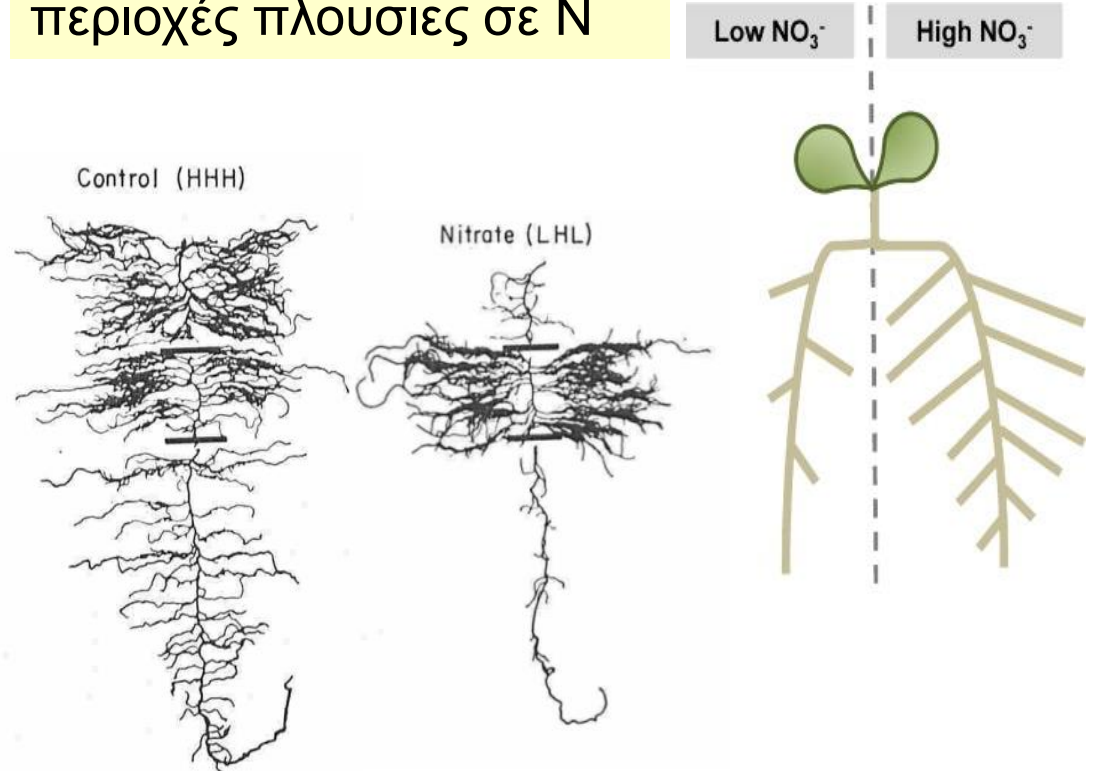
See for example Scheible, W.-R., et al and Stitt, M. (2004). Genome-wide reprogramming of primary and secondary metabolism, protein synthesis, cellular growth processes, and the regulatory infrastructure of Arabidopsis in response to nitrogen. *Plant Physiol.* 136: [2483-2499](#); Krapp, A. et al and Daniel-Vedele, F. (2011). Arabidopsis roots and shoots show distinct temporal adaptation patterns toward nitrogen starvation. *Plant Physiol.* 157: [1255-1282](#). Schlüter, U., et al. and Sonnewald, U. (2012). Maize source leaf adaptation to nitrogen deficiency affects not only nitrogen and carbon metabolism but also control of phosphate homeostasis. *Plant Physiol.* 160: [1384-1406](#). Amieur, N. et al and Hirel, B. (2012). The use of metabolomics integrated with transcriptomic and proteomic studies for identifying key steps involved in the control of nitrogen metabolism in crops such as maize. *J. Exp. Bot.* 63: [5017-5033](#). Balazadeh, S., et al. and Mueller-Roeber, B. (2014). Reversal of senescence by N resupply to N-starved Arabidopsis thaliana: transcriptomic and metabolomic consequences. *J. Exp. Bot.* 63: [5017-5033](#).

# Απόκριση σε διαθεσιμότητα αζώτου

Διαθεσιμότητα επαρκούς N, μικρότερη βιομάζα ρίζας



Σποραδική διαθεσιμότητα N, αναπτυξη ρίζας στις περιοχές πλουσιες σε N



Reprinted by permission from Wiley from Drew, M.C. (1975). Comparison of the effects of a localised supply of phosphate, nitrate and ammonium and potassium on the growth of the seminal root system, and the shoot, in barley. *New Phytol.* 75: 479-490. Reprinted from Bouguyon, E., Gojon, A. and Nacry, P. (2012). Nitrate sensing and signaling in plants. *Sem. Cell Devel. Biol.* 23: 648-654, with permission from Elsevier. See also Gersani, M. and Sachs, T. (1992). Development correlations between roots in heterogeneous environments. *Plant Cell Environ.* 15: 463-469.



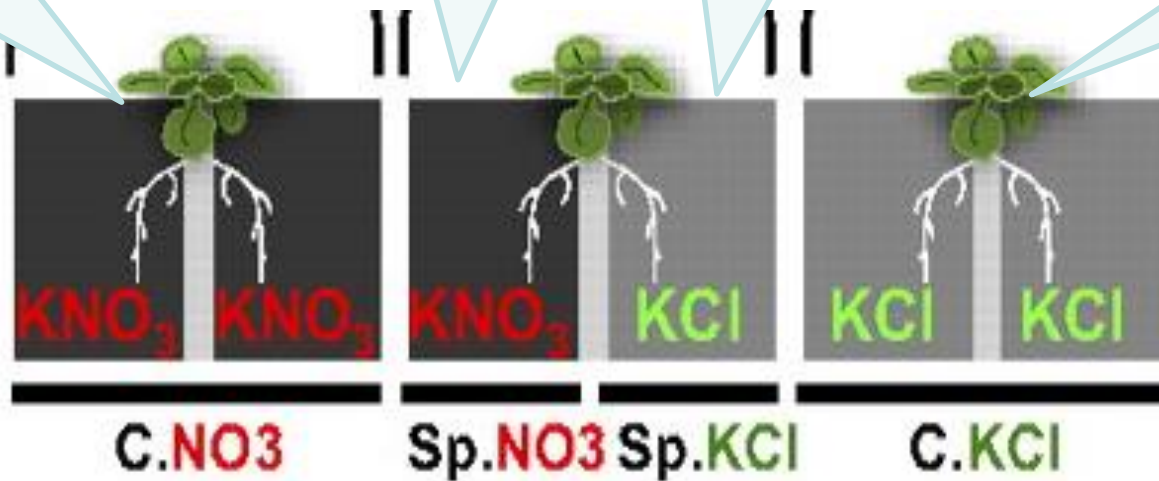
# Σύστημα «διαιρεμένης ρίζας»

**C.NO<sub>3</sub>** plants  
Both chambers contain KNO<sub>3</sub>  
(local and systemic signals indicate NO<sub>3</sub><sup>-</sup> available)

**Sp.NO<sub>3</sub>** roots  
experience locally high NO<sub>3</sub><sup>-</sup> but also N-deficiency signals derived from **Sp.KCl** roots

**Sp.KCl** roots  
Experience locally deficient NO<sub>3</sub><sup>-</sup> conditions but also N-sufficient signals from **Sp.NO<sub>3</sub> roots**

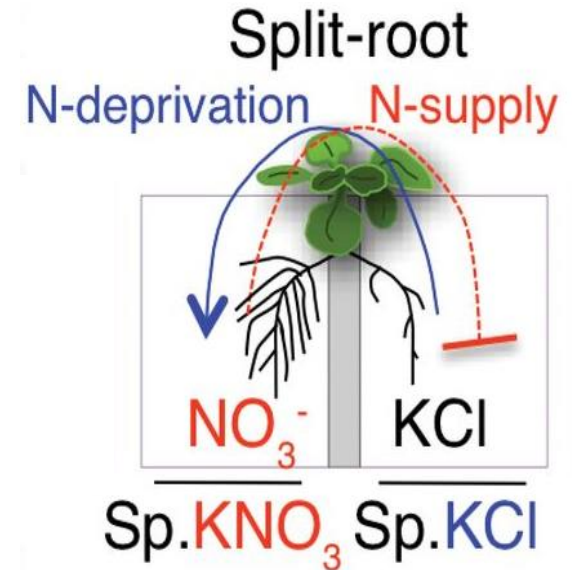
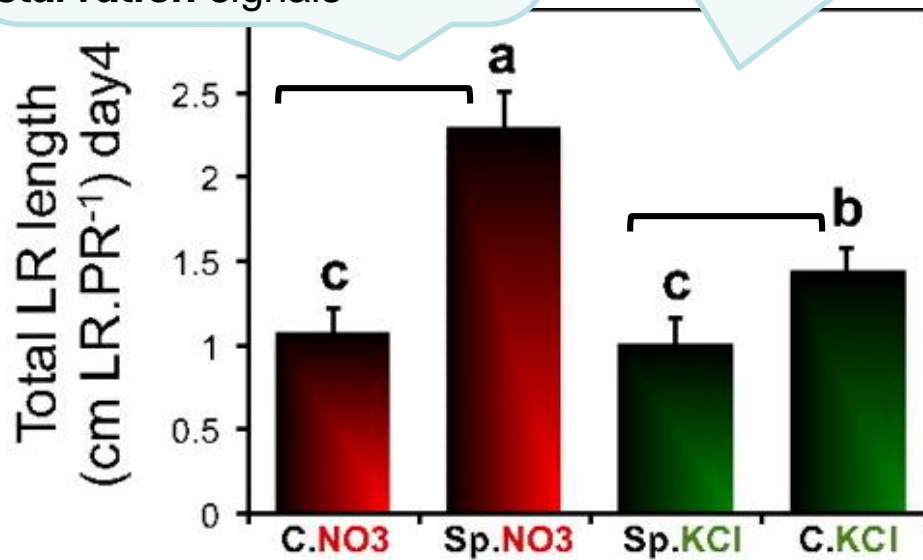
**C.KCl** plants  
Both chambers contain KCl (local and systemic signals indicate NO<sub>3</sub><sup>-</sup> deficiency)



# Ανάπτυξη ρίζας ως απόκριση σε συστημικό σήμα έλλειψης N

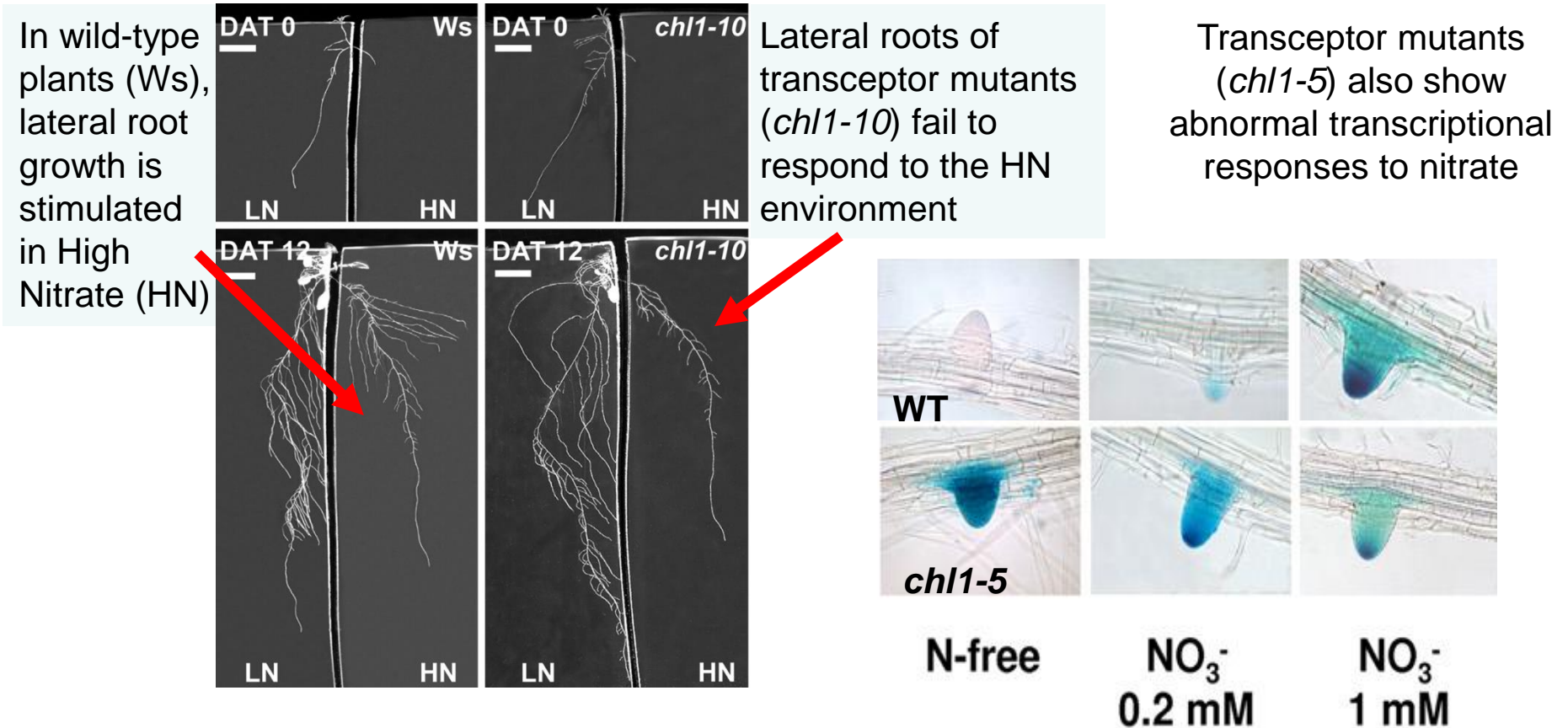
Signals from the N-deficient roots promote *elevated* root growth in **Sp.NO<sub>3</sub>** as compared to **C.NO<sub>3</sub>**, indicating that a response to systemic *N-starvation* signals

Signals from the N-replete **Sp.NO<sub>3</sub>** roots suppress root growth in **Sp.KCI** as compared to **C.KCI** roots, indicating that a response to systemic *N-repletion* signals

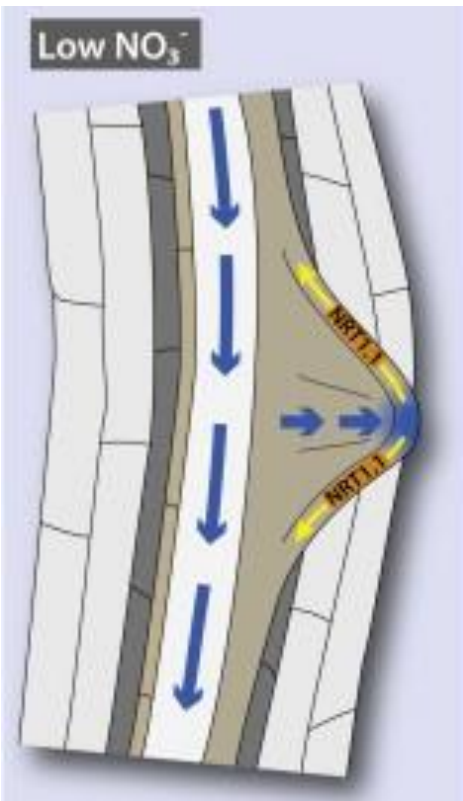


Model: Systemic signals promote root growth and suppress root growth

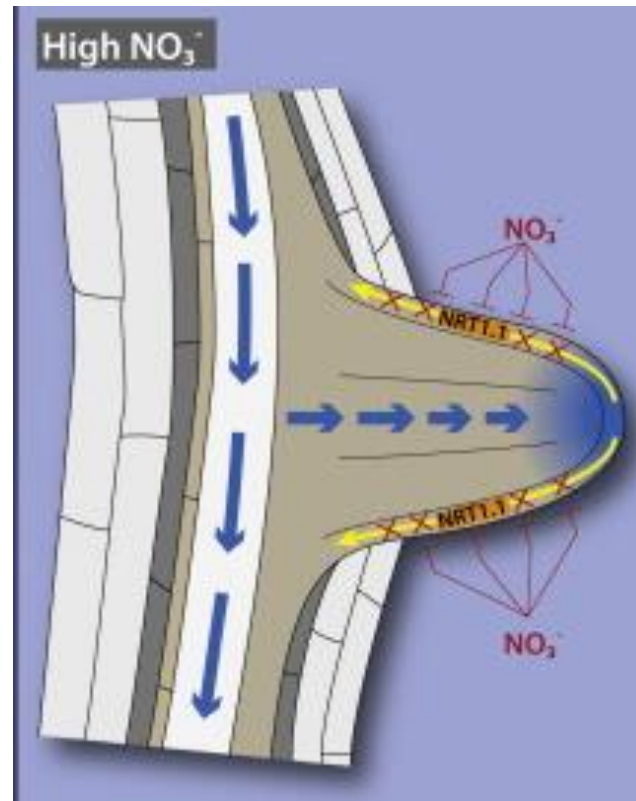
# Ο μεταφορέας CHL1/NRT1.1/NPF6.3 είναι transceptor (sensor)



# Δραση του transceptor: ανταγωνισμός $\text{NO}_3^-$ και αυξίνης για μεταφορά



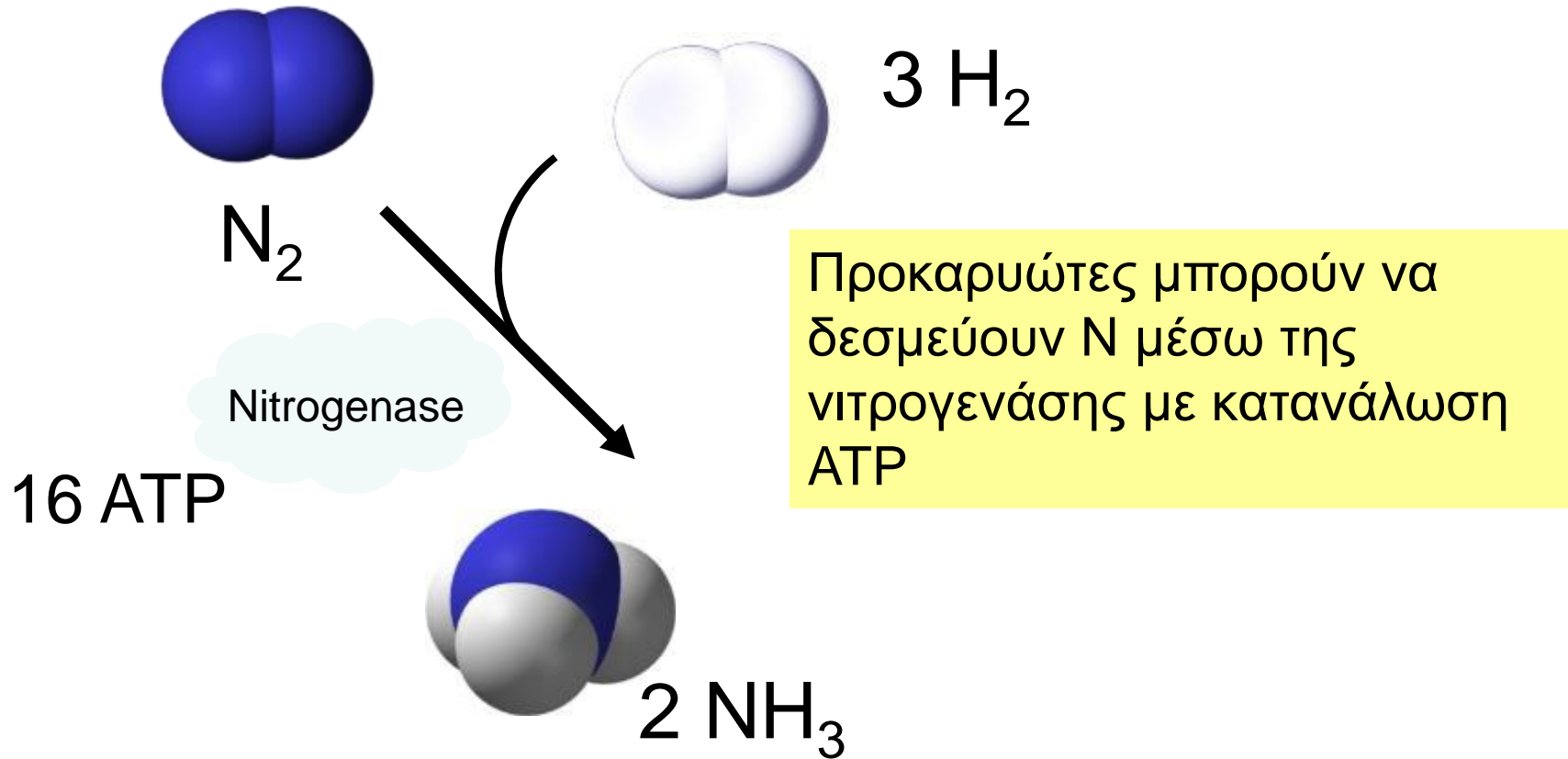
Όταν τα επίπεδα  $\text{NO}_3^-$  είναι χαμηλά, ο NPF6.3 μεταφέρει την αυξίνη από το άκρο της ρίζας και η αύξηση αναστέλλεται



Όταν τα επίπεδα  $\text{NO}_3^-$  είναι υψηλά, η μεταφορά αυξίνης μέσω του NPF6.3 καταστέλλεται και προάγεται η αύξηση της ρίζας



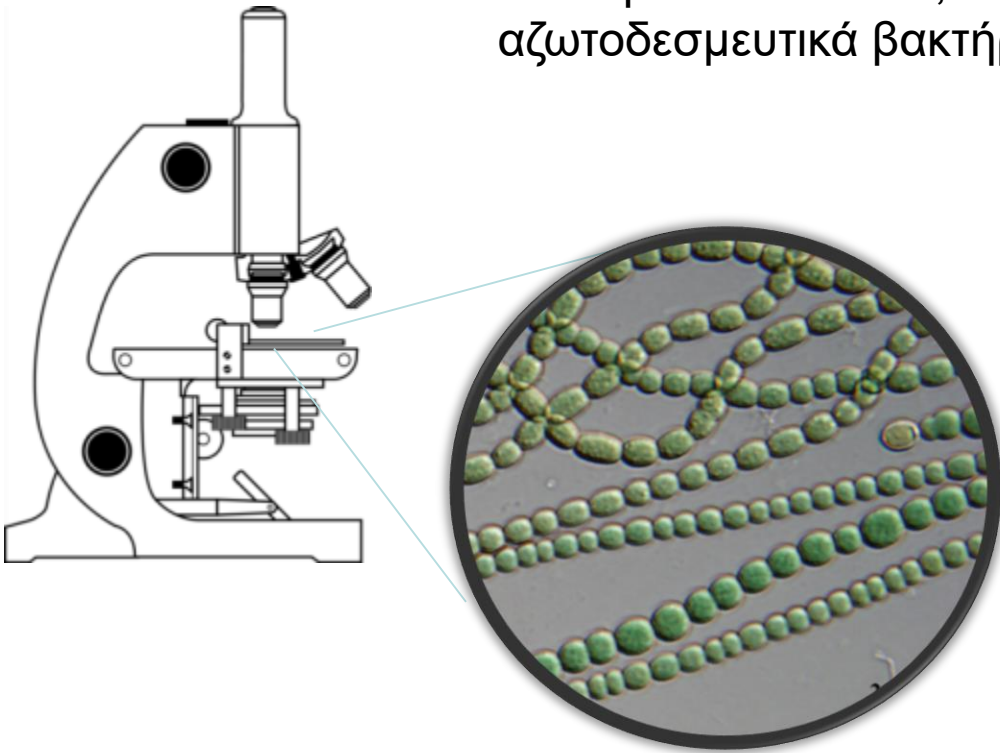
# Βιολογική δέσμευση αζώτου





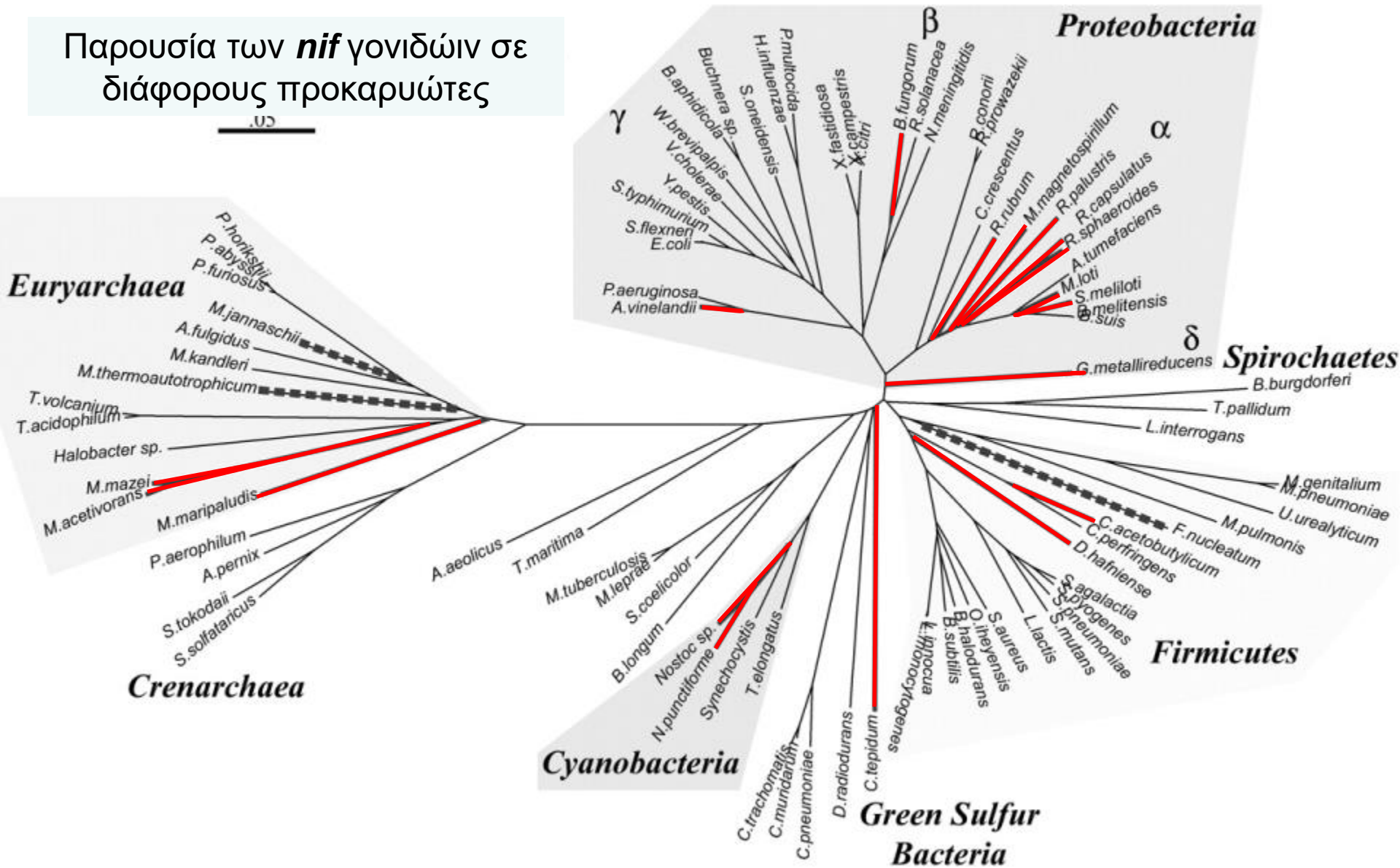
Ελεύθερα διαβιώντα βακτήρια, ή σε  
σχέσεις με μύκητες και φυτά

Κυανοβακτήρια:  
φωτοσυνθετικά,  
αζωτοδεσμευτικά βακτήρια



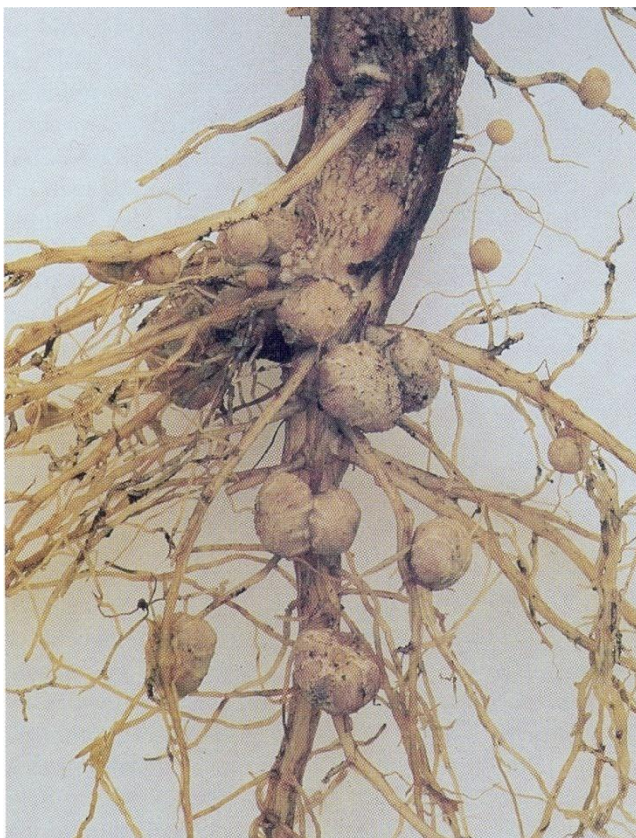
Φτέρες *Azolla* σε συμβίωση με  
*Anabaena*,

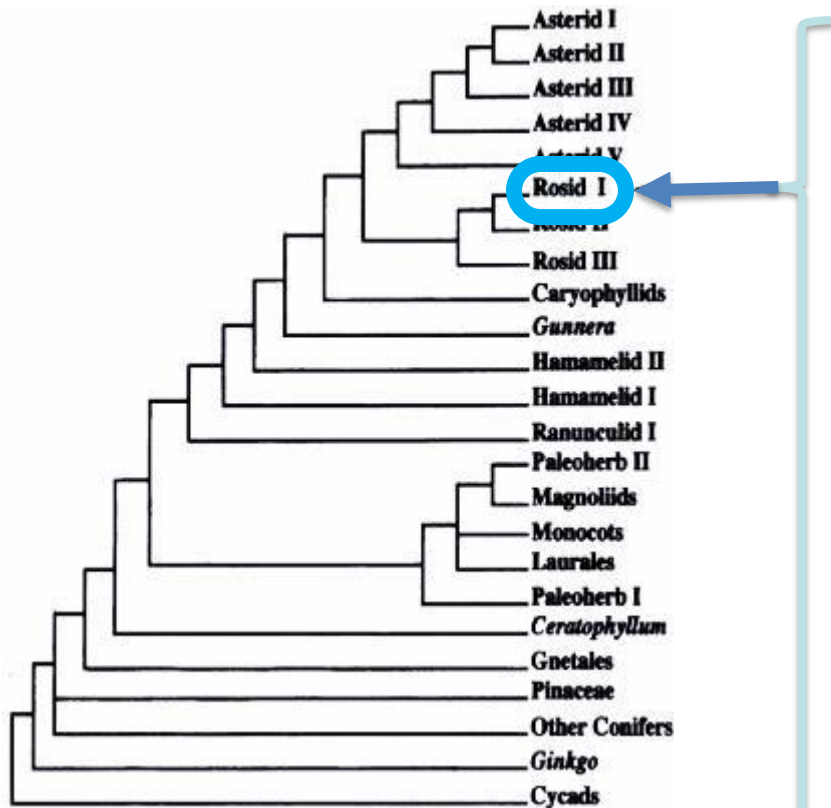
Παρουσία των *nif* γονιδίων σε  
διάφορους προκαρυώτες



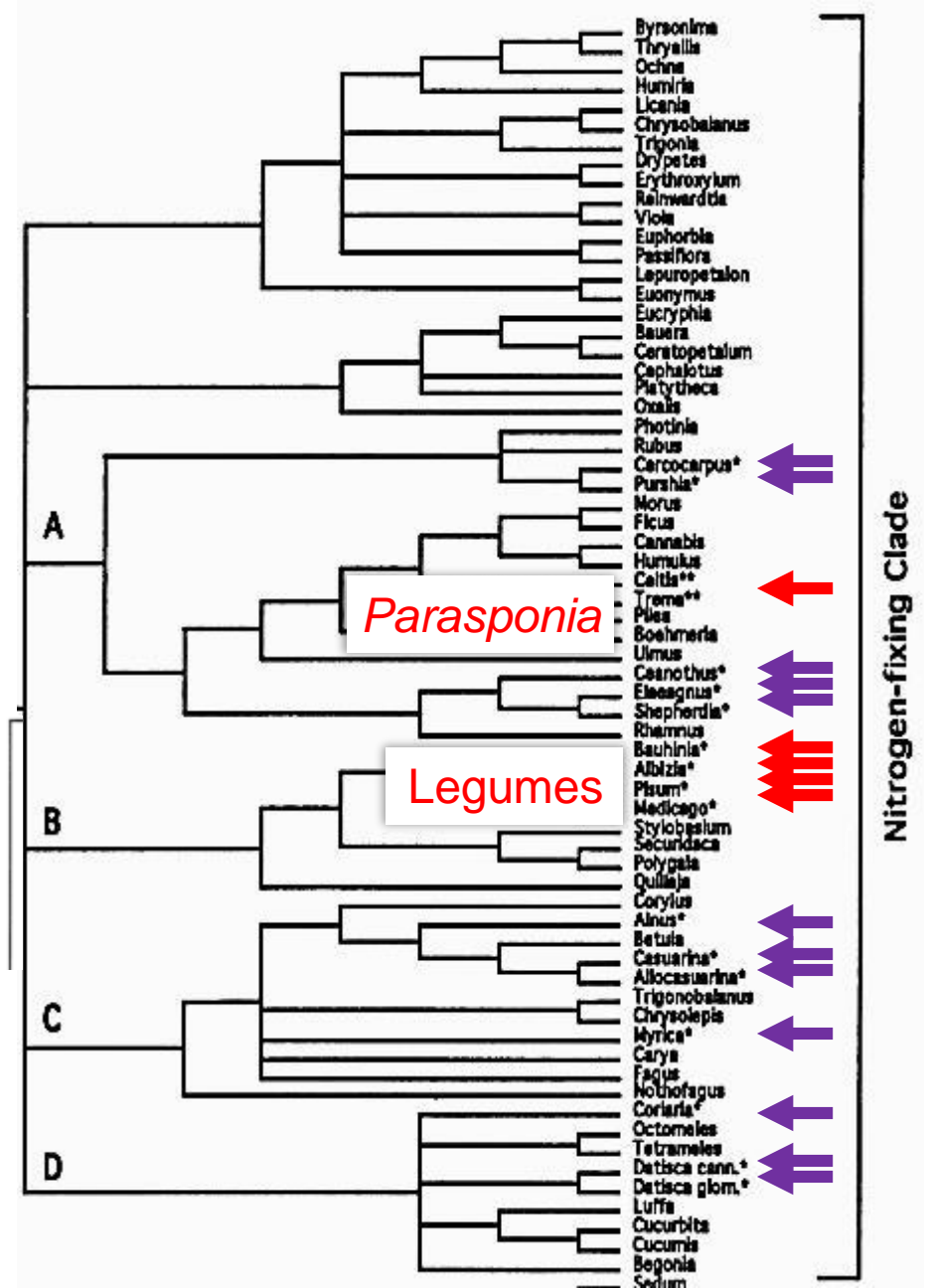


## Συμβιωτική δέσμευση του αζώτου



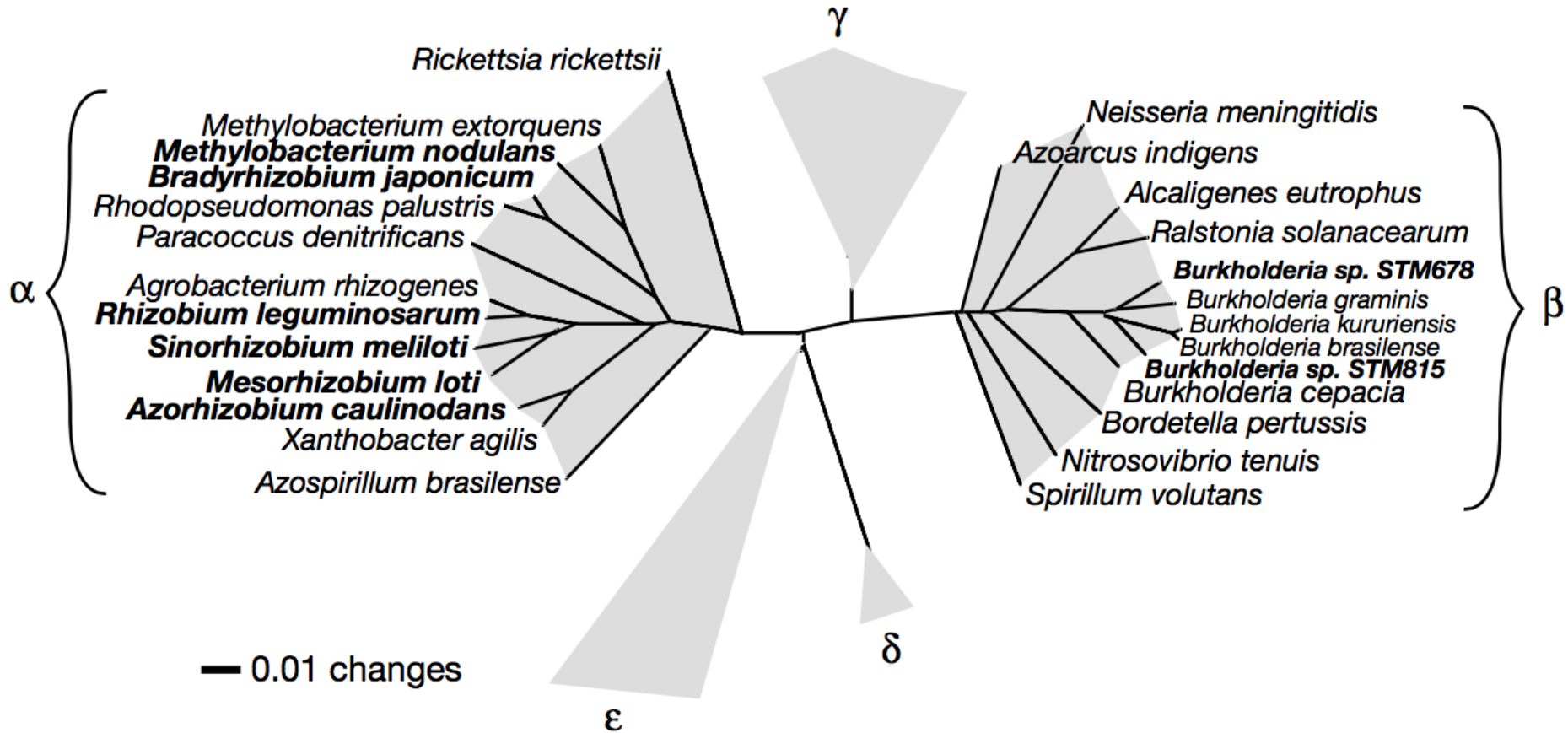


Τα φυτά με ικανότητα δημιουργίας  
φυματίων ανήκουν στα Rosids I.



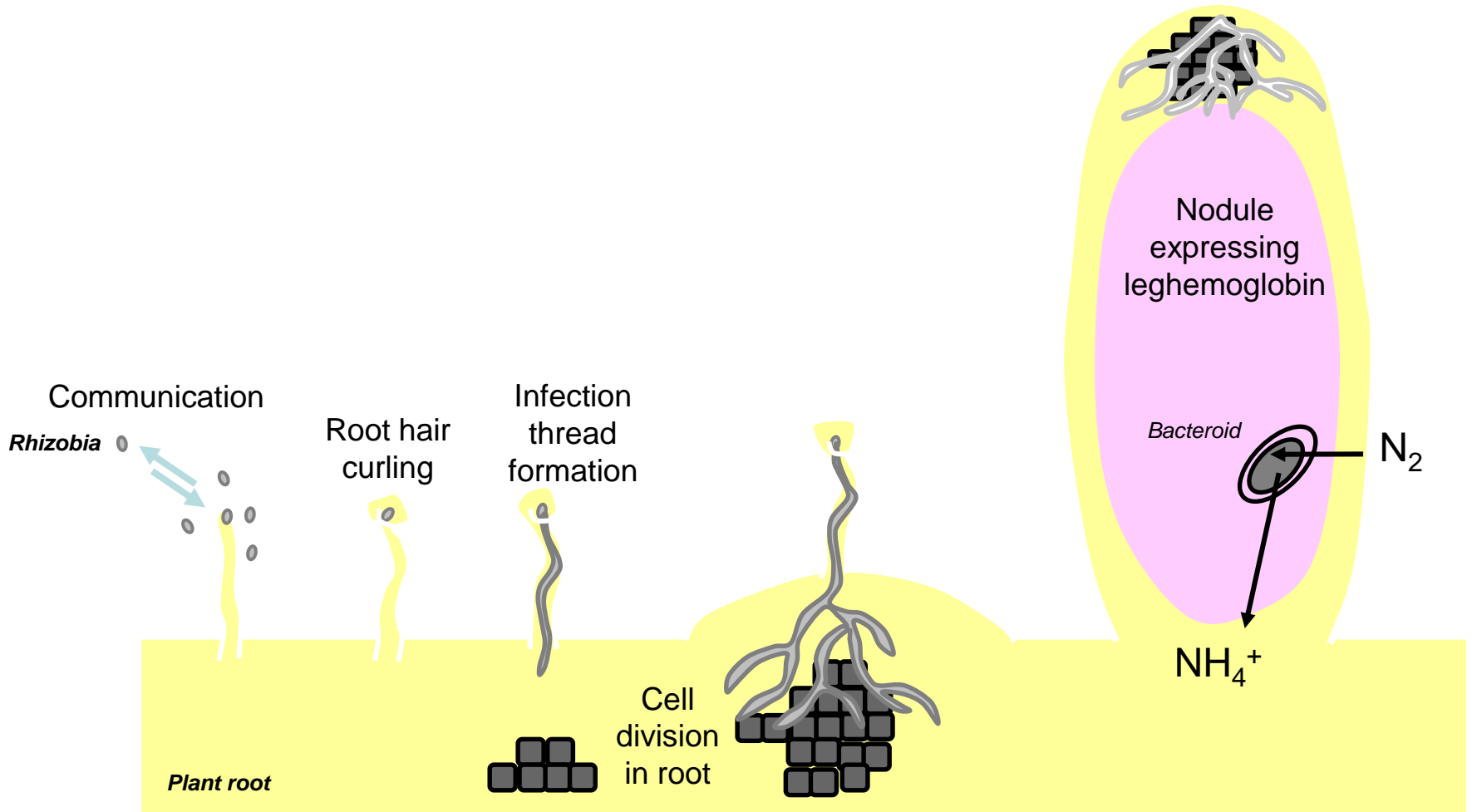
Soltis, D.E., Soltis, P.S., Morgan, D.R., Swensen, S.M., Mullin, B.C., Dowd, J.M. and Martin, P.G. (1995). Chloroplast gene sequence data suggest a single origin of the predisposition for symbiotic nitrogen fixation in angiosperms. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 92: 2647-2651 Copyright (1995) National Academy of Sciences, USA

# Τα ριζόβια είναι μια μεγάλη ομάδα διαφορετικών βακτηρίων που αποικίζουν ψυχανθή



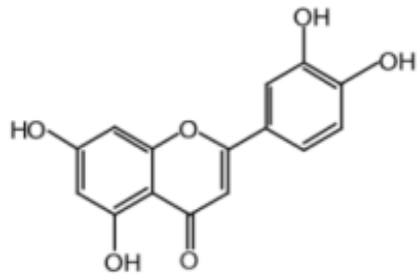


# Ανάπτυξη φυματίων



Adapted from Gibson, K.E., Kobayashi, H., and Walker, G.C. (2008). Molecular determinants of a symbiotic chronic infection. *Annu. Rev. Genet.* 42: [413-441](#).

# Επικοινωνία: Φλαβονοειδή και Nod παράγοντες

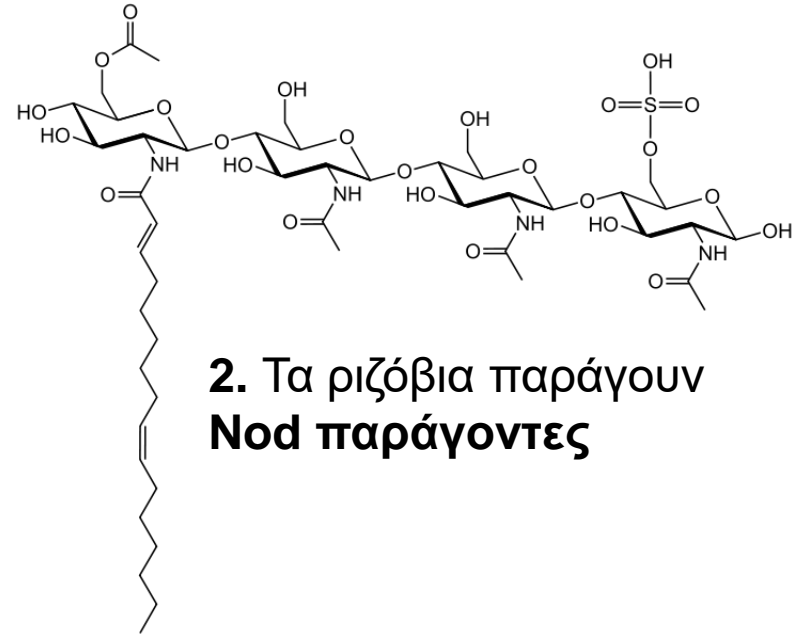
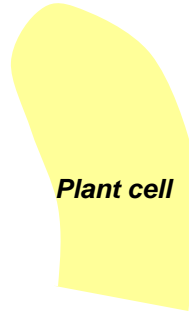


**1.** Το φυτό παράγει συγκεκριμένα φλαβονοειδή που ελκύει τα ριζόβια

*Rhizobia*

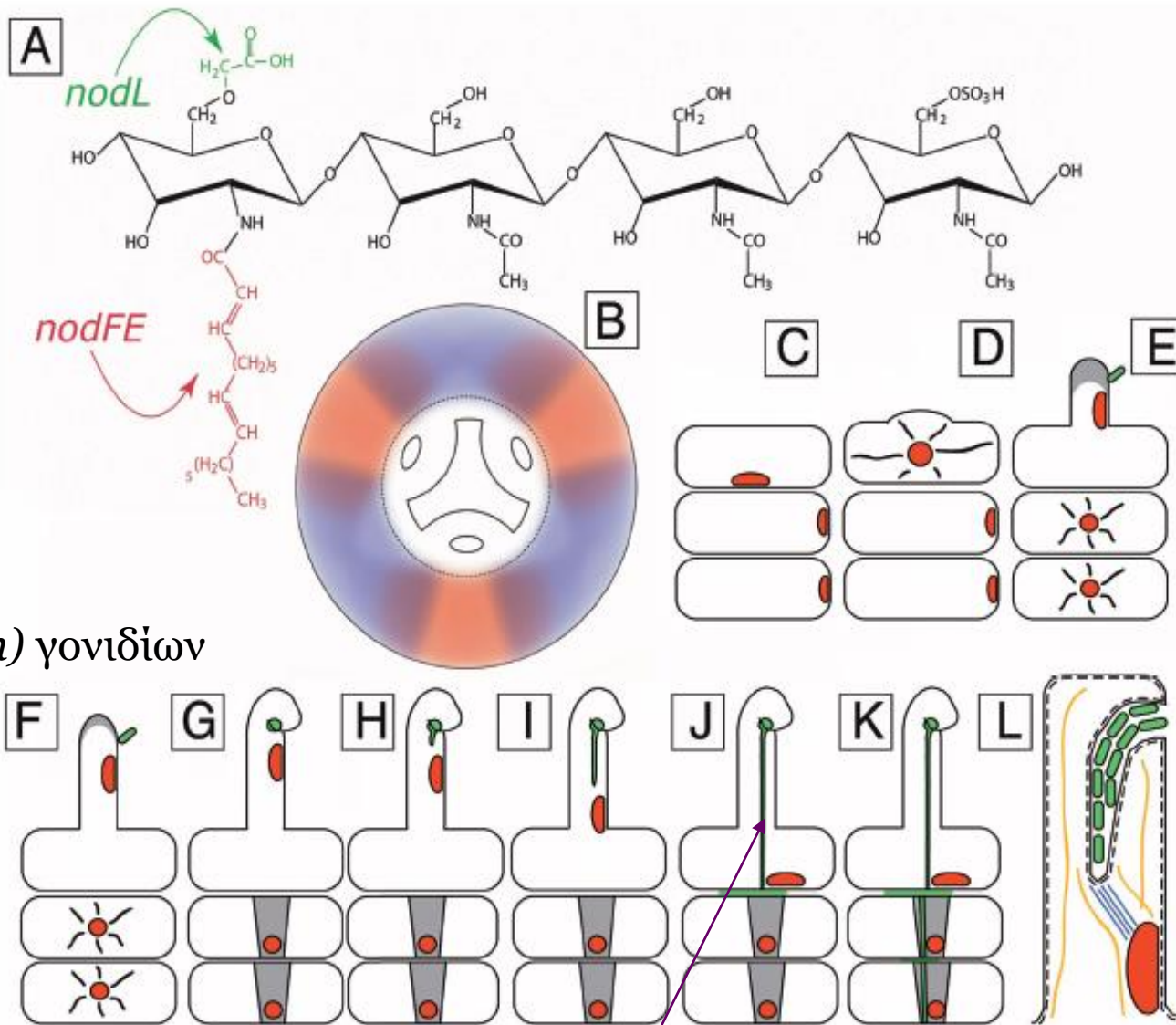


*Plant cell*



**2.** Τα ριζόβια παράγουν Nod παράγοντες

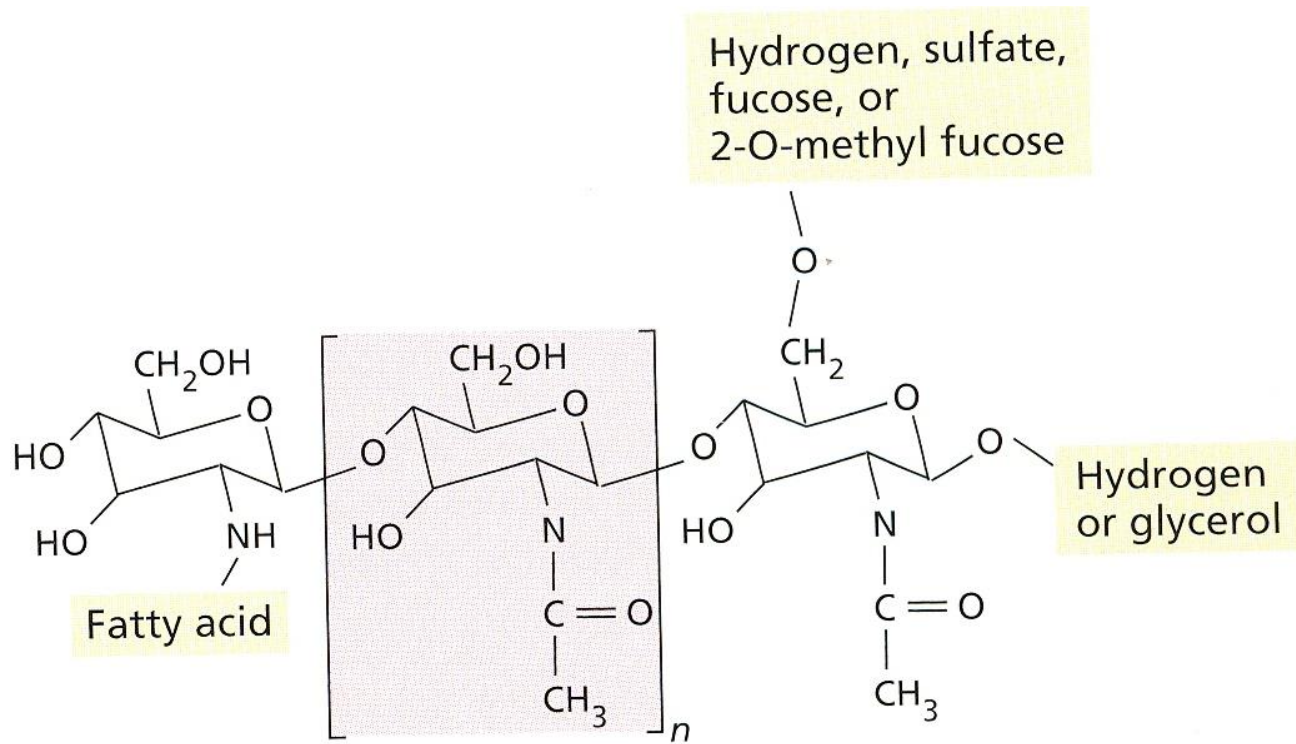
**3.** Το φυτό προετοιμάζεται για τη δημιουργία φυματίων



Έκφραση  
*Nod* (*nodulin*) γονιδίων

νημάτιο μόλυνσης

καταβολή (primordium) φυματίου



## **Nod παράγοντες:** λιπο-ολιγοσακχαρίτες

- μόρια σηματοδότησης για τη δημιουργία του φυματίου
- *nod* (*nodulation*) γονίδια (*nodABC, D, E, F, L*)

**TABLE 12.2****Examples of organisms that can carry out nitrogen fixation**

Symbiotic nitrogen fixation	
Host plant	N-fixing symbionts
Leguminous: legumes, <i>Parasponia</i>	<i>Azorhizobium</i> , <i>Bradyrhizobium</i> , <i>Photorhizobium</i> , <i>Rhizobium</i> , <i>Sinorhizobium</i>
Actinorhizal: alder (tree), <i>Ceanothus</i> (shrub), <i>Casuarina</i> (tree), <i>Datisca</i> (shrub)	<i>Frankia</i>
<i>Gunnera</i>	<i>Nostoc</i>
<i>Azolla</i> (water fern)	<i>Anabaena</i>
Sugarcane	<i>Acetobacter</i>
Free-living nitrogen fixation	
Type	N-fixing genera
Cyanobacteria (blue-green algae)	<i>Anabaena</i> , <i>Calothrix</i> , <i>Nostoc</i>
Other bacteria	
Aerobic	<i>Azospirillum</i> , <i>Azotobacter</i> , <i>Beijerinckia</i> , <i>Derrxia</i>
Facultative	<i>Bacillus</i> , <i>Klebsiella</i>
Anaerobic	
Nonphotosynthetic	<i>Clostridium</i> , <i>Methanococcus</i> (archaebacterium)
Photosynthetic	<i>Chromatium</i> , <i>Rhodospirillum</i>



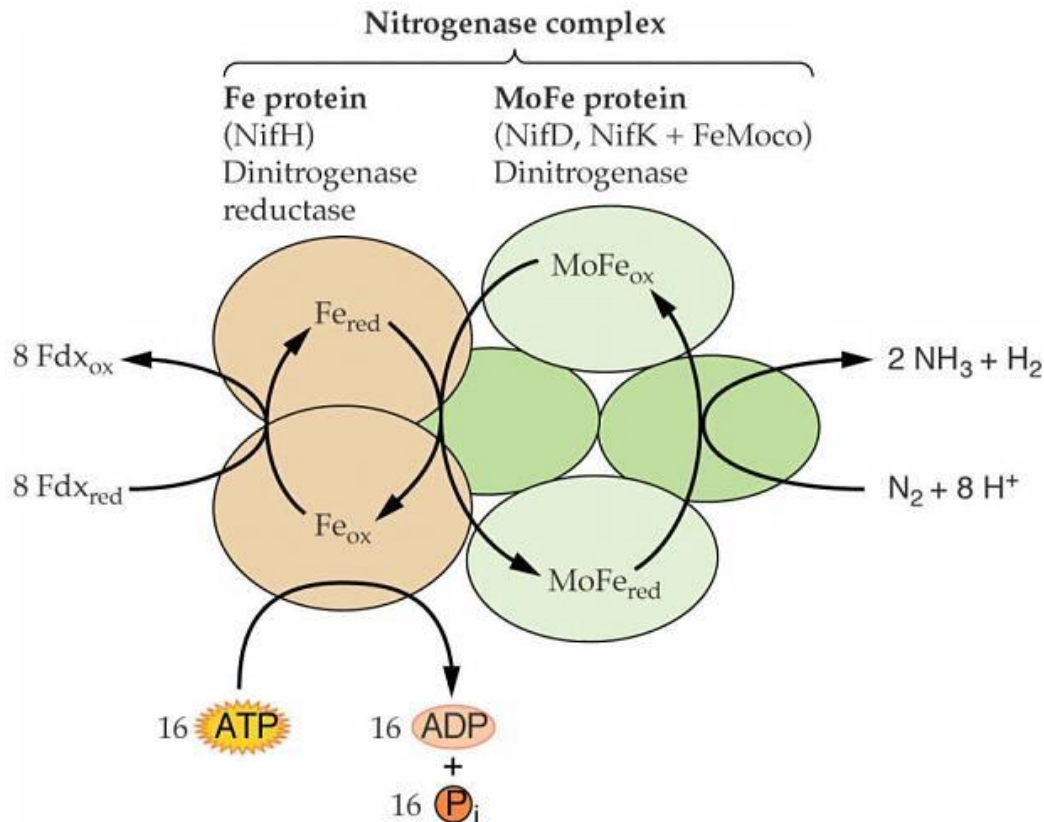
## Βιολογική Δέσμευση (Καθήλωση) του Αζώτου



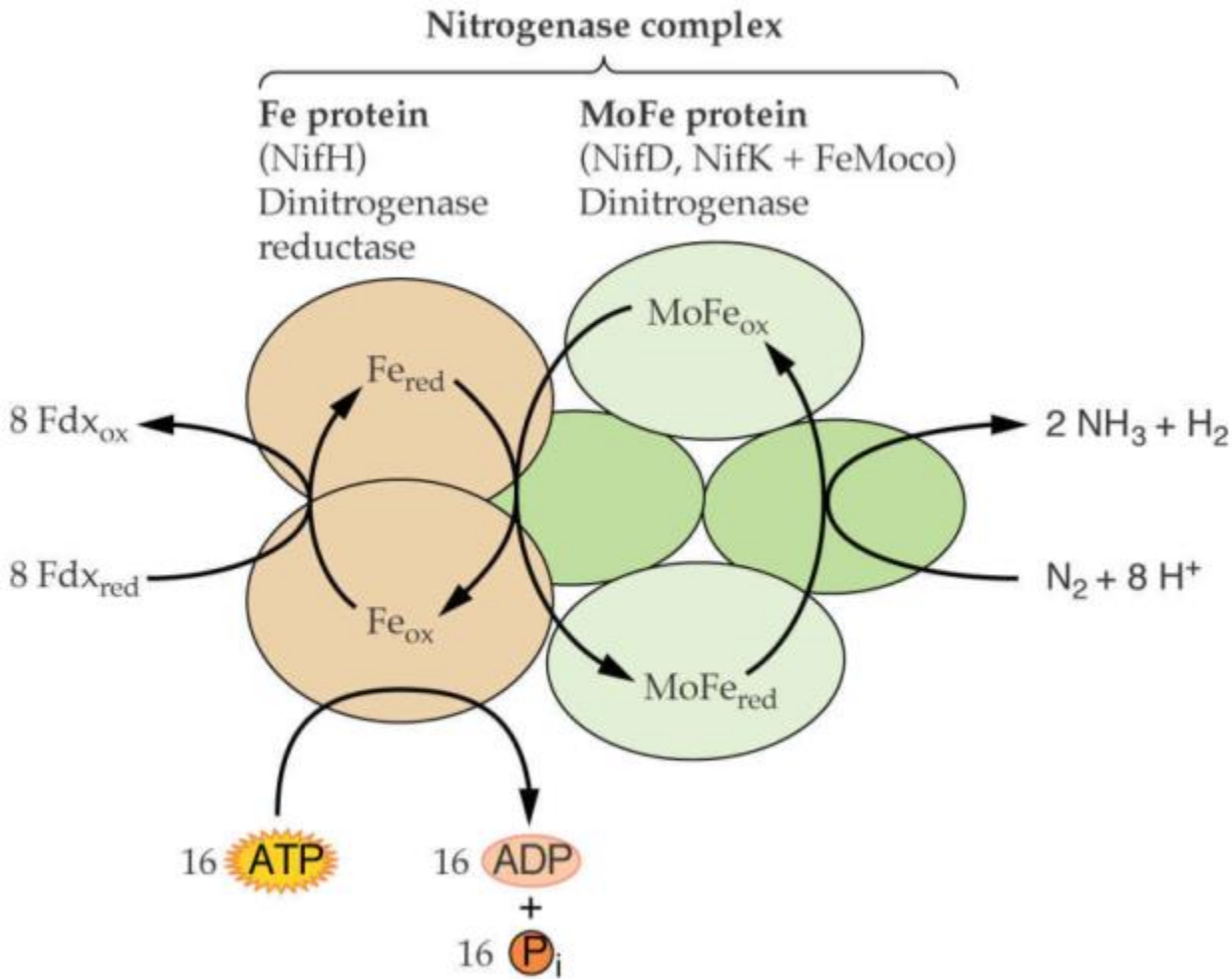
### Νιτρογενάση: Δινιτρογενάση αναγωγάση και Δινιτρογενάση

Δινιτρογενάση αναγωγάση (dinitrogenase reductase): ομοδιμερές με Fe

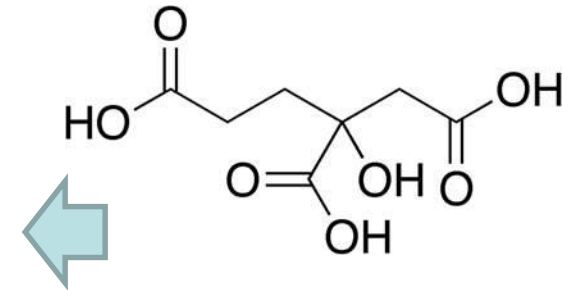
Δινιτρογενάση (dinitrogenase): ετεροτετραμερές με Fe, Mo και συμπαραγόνα Fe Mo Co



# Ομο-κίτρικό

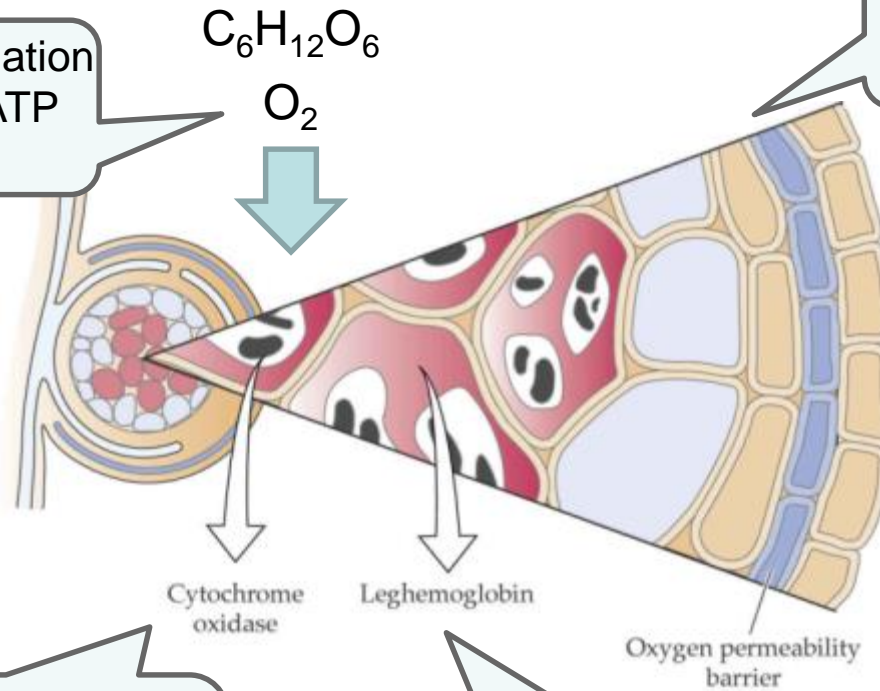


*nifV* encodes homocitrate synthase, which makes homocitrate, an essential cofactor for nitrogenase



# Βακτηριοειδή στα φυμάτια

Oxidative phosphorylation requires oxygen for ATP production



A low oxygen environment is maintained by an oxygen permeability barrier

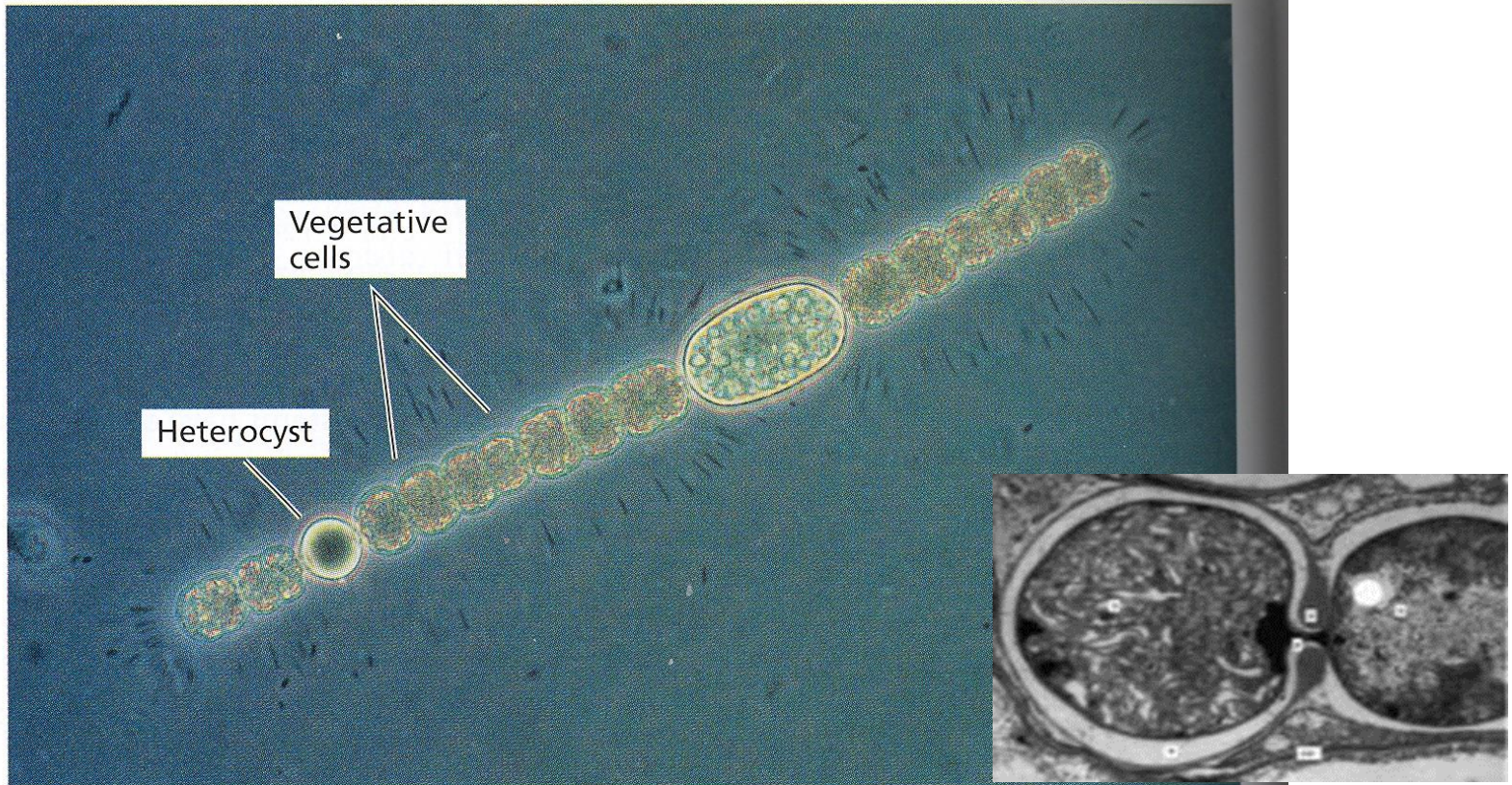


A high affinity cytochrome oxidase in the bacteroid functions at low oxygen concentrations

Leghemoglobin buffers oxygen and delivers it to respiring symbiotic cells



## Αζωτοδεσμευτικό κυανοβακτήριο *Anabaena*





**TABLE 12.3**  
Associations between host plants and rhizobia

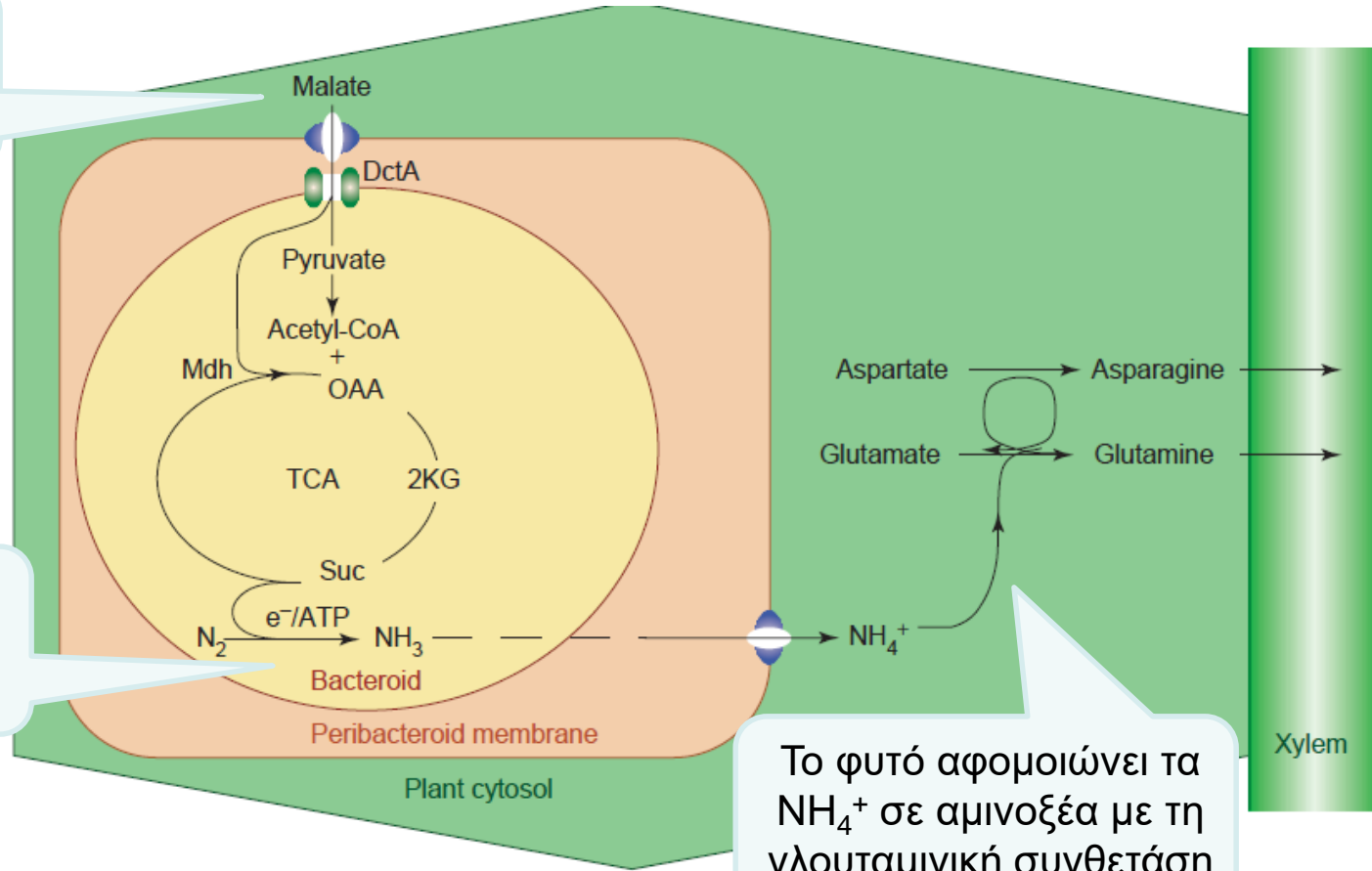
Plant host	Rhizobial symbiont
<i>Parasponia</i> (a nonlegume, formerly called <i>Trema</i> )	<i>Bradyrhizobium</i> spp.
Soybean ( <i>Glycine max</i> )	<i>Bradyrhizobium japonicum</i> (slow-growing type); <i>Sinorhizobium fredii</i> (fast-growing type)
Alfalfa ( <i>Medicago sativa</i> )	<i>Sinorhizobium meliloti</i>
<i>Sesbania</i> (aquatic)	<i>Azorhizobium</i> (forms both root and stem nodules; the stems have adventitious roots)
Bean ( <i>Phaseolus</i> )	<i>Rhizobium leguminosarum</i> bv. <i>phaseoli</i> ; <i>Rhizobium tropicii</i> ; <i>Rhizobium etli</i>
Clover ( <i>Trifolium</i> )	<i>Rhizobium leguminosarum</i> bv. <i>trifolii</i>
Pea ( <i>Pisum sativum</i> )	<i>Rhizobium leguminosarum</i> bv. <i>viciae</i>
<i>Aeschynomene</i> (aquatic)	<i>Photorhizobium</i> (photosynthetically active rhizobia that form stem nodules, probably associated with adventitious roots)



# Η συμβιωτική αζωτοδέσμευση απαιτεί την ανταλλαγή θρεπτικών στοιχείων

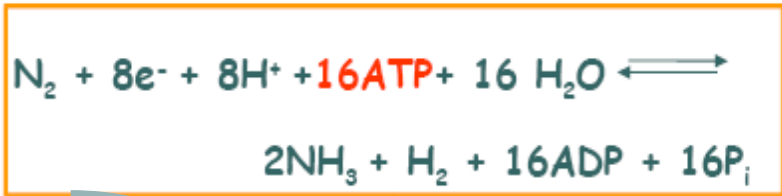
Το φυτό προσφέρει τους οργανικούς σκελετούς για την παραγωγή ATP.

Τα βακτηριοειδή παράγουν  $\text{NH}_4^+$



Το φυτό αφομοιώνει τα  $\text{NH}_4^+$  σε αμινοξέα με τη γλουταμινική συνθετάση

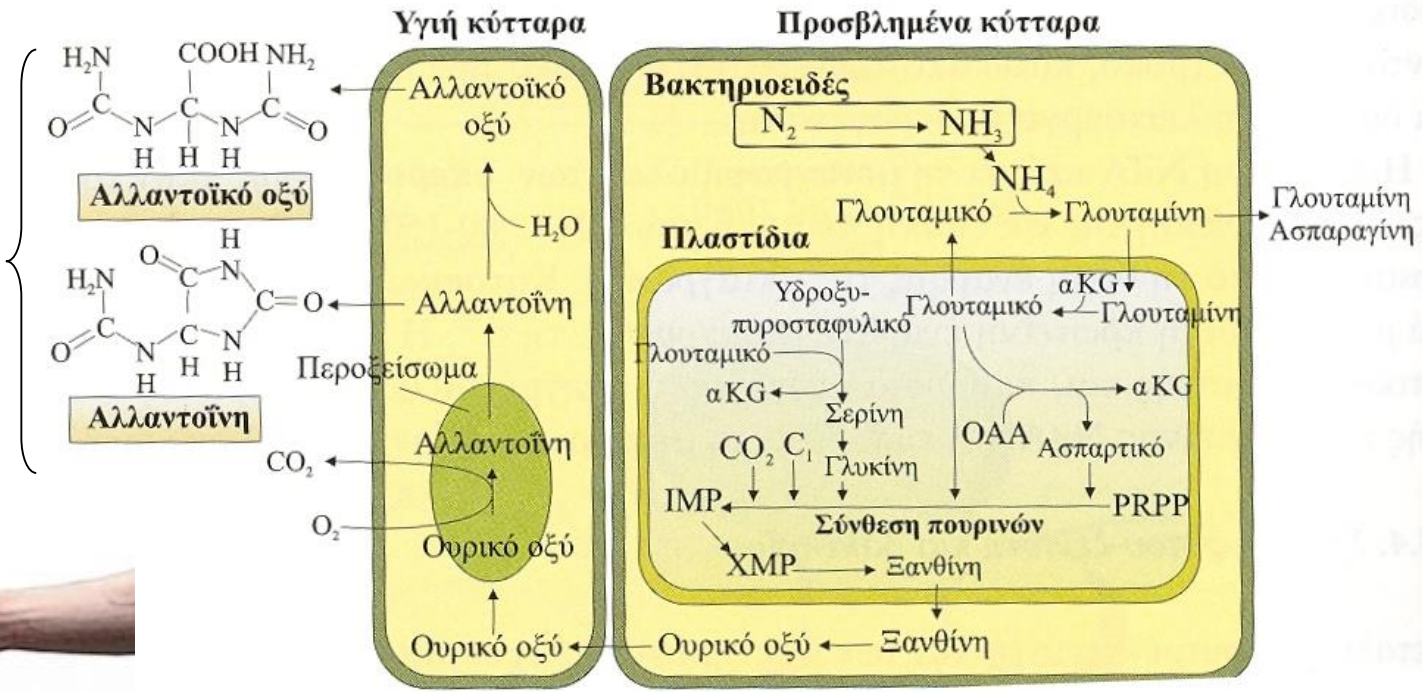




Γλουταμίνη  
Ασπαραγίνη

Πουρίνες-Ουρεΐδες  
(αλλαντοΐνη, αλλαντοϊκό οξύ)

Μεταφορά μέσω του  
ξυλώματος στο  
υπέργειο τμήμα-  
καταβολισμός σε NH<sub>4</sub>



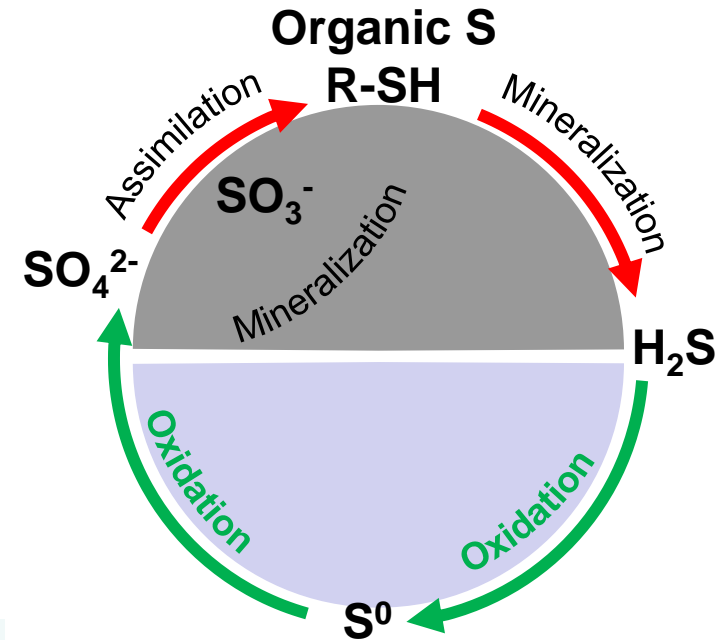
## *Αφομοίωση θείου*

$\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{SO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{SO}_4$

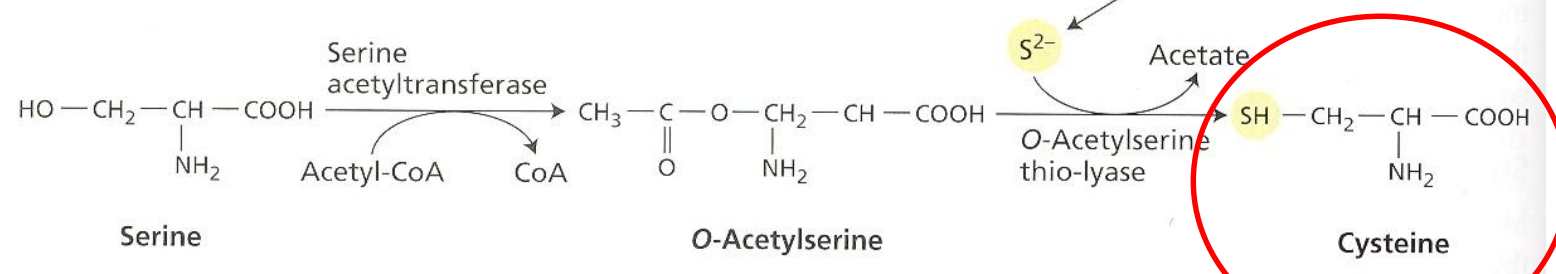
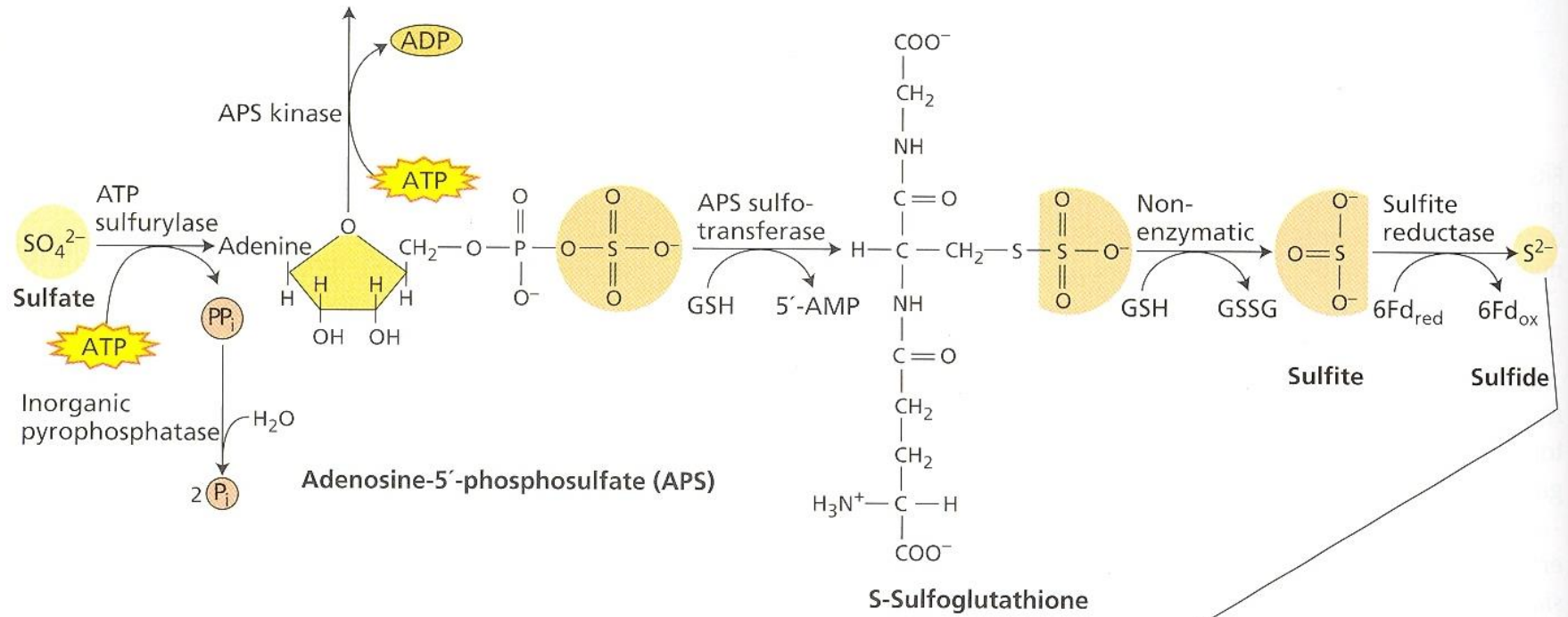
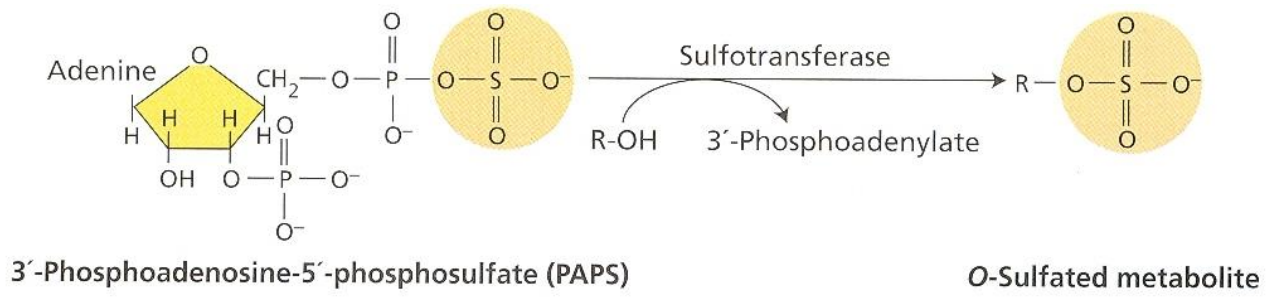
# Ανόργανες μορφές θείου

Species	Name	Oxidation State
$S^{2-}$ , $H_2S$ , $R-SH$	Sulfide	-2
$S^0$ , $S_8$	Sulfur	0
$SO_2$	Sulfur dioxide (toxic gas)	+4
$SO_3^-$	Sulfite	+4
$SO_4^{2-}$	Sulfate	+6

Τά φυτά προσλαμβάνουν το θείο από το έδαφος κυρίως ως  $SO_4^{2-}$  και σε μικρότερο βαθμό από την ατμόσφαιρα ως  $SO_2$  ή  $H_2S$

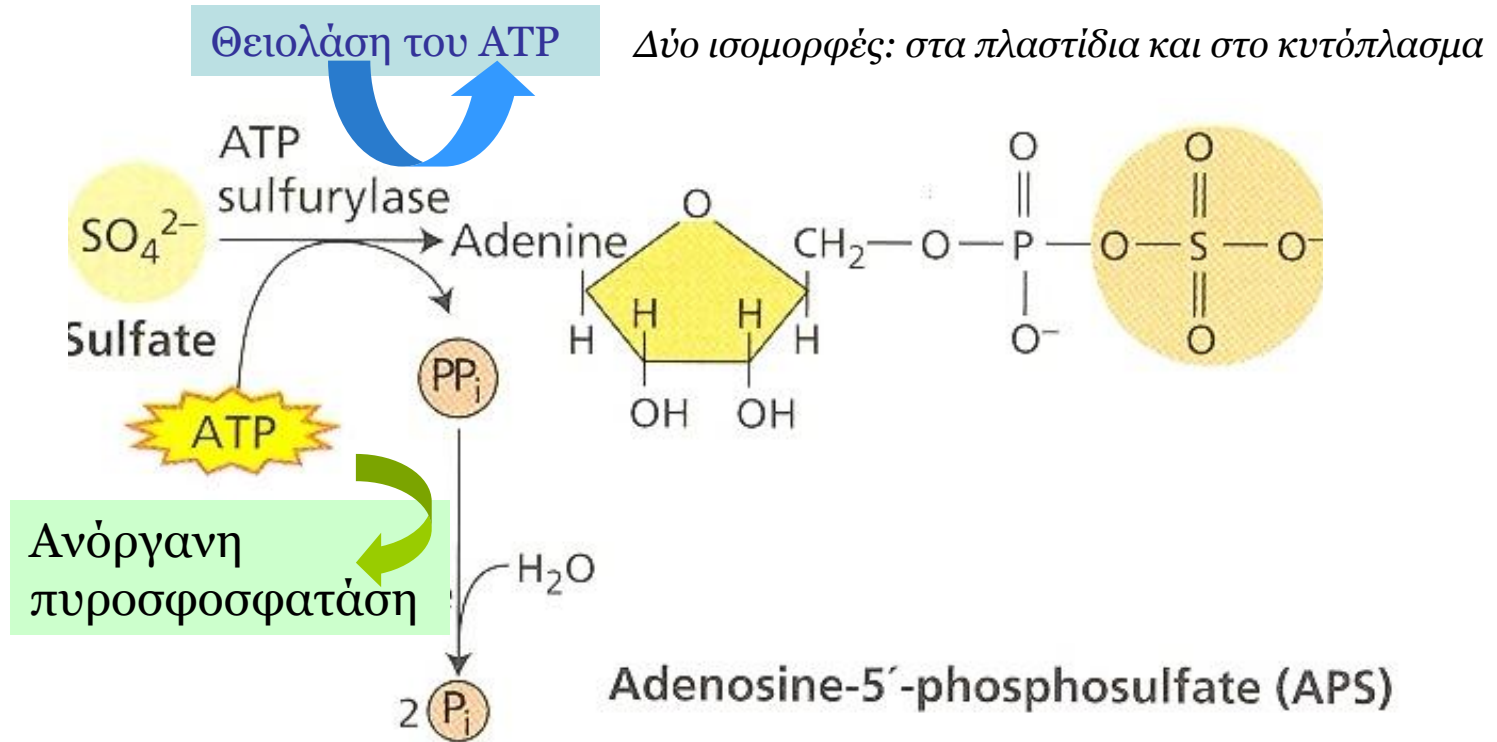


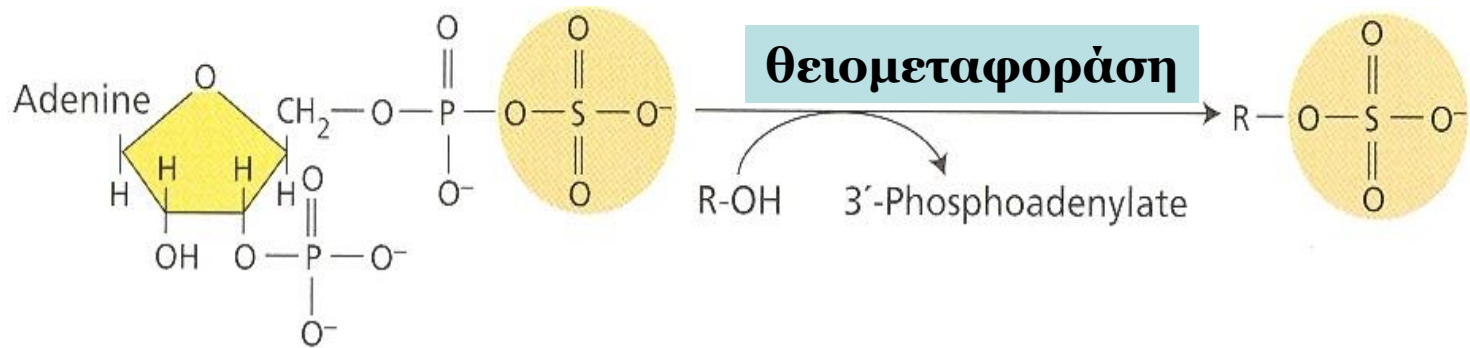
Ιζήματα θείου



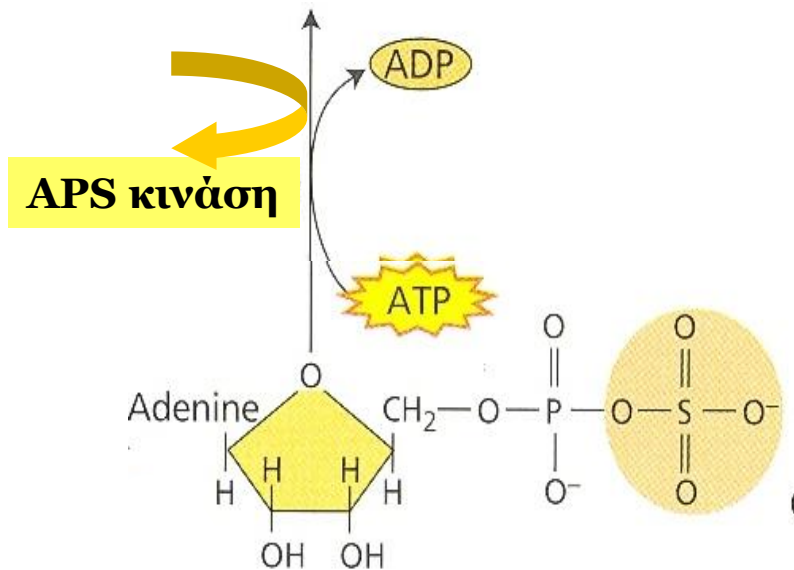


## Ενεργοποίηση των θεικών ιόντων





### Φωσφοροθειική φωσφορανεδοσίνη (PAPS)



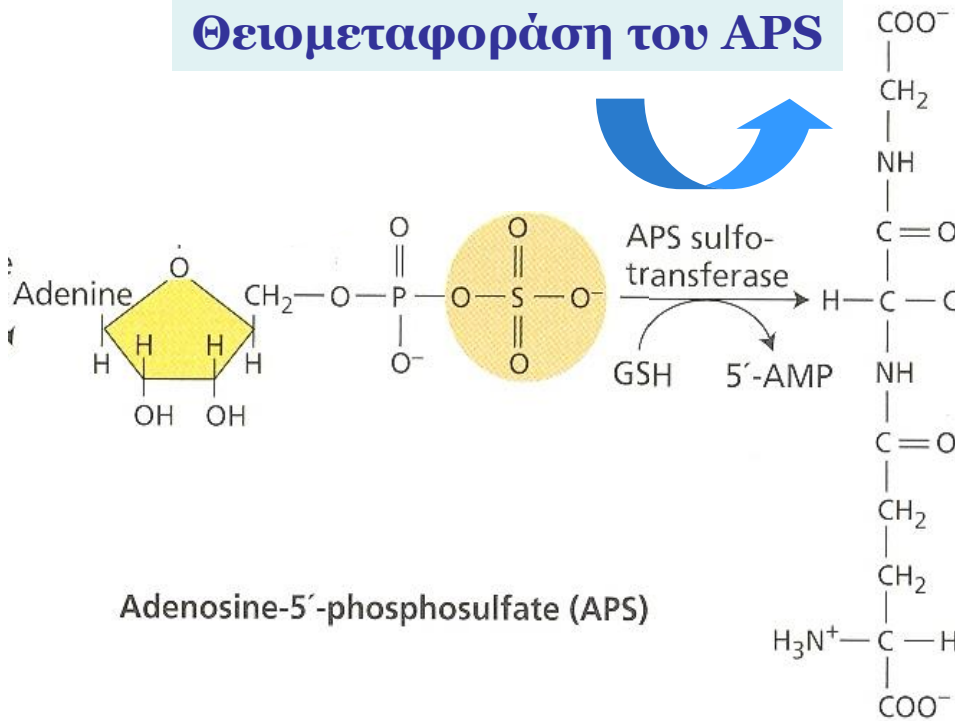
O-Sulfated metabolite

π.χ. θειολιπίδια, γλουκοσυνολικά οξέα, μπρασινανοστεροειδή, χολίνη, φλαβονόλη, πολυσακχαρίτες

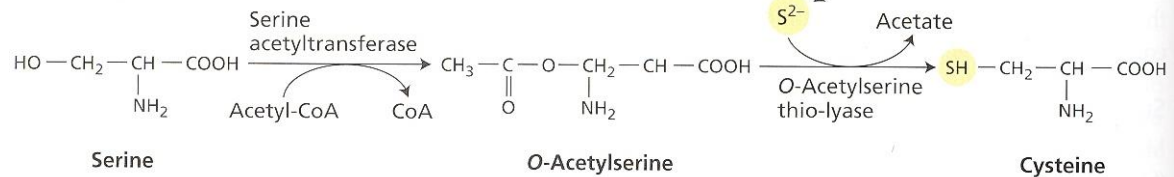
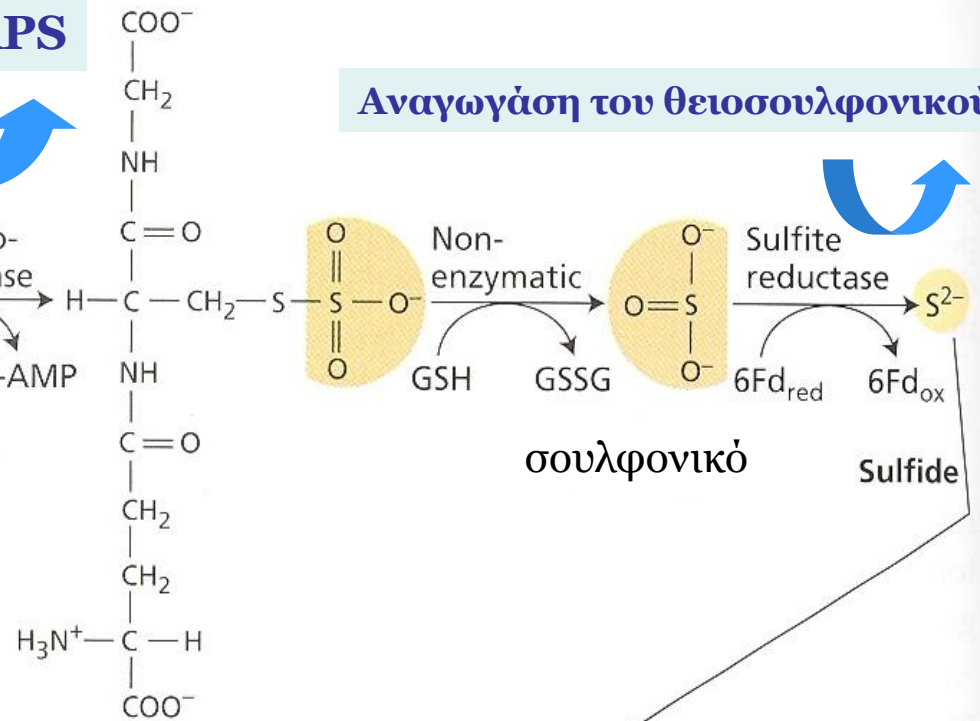
στο κυτόπλασμα

# Αναγωγή των θειικών ιόντων

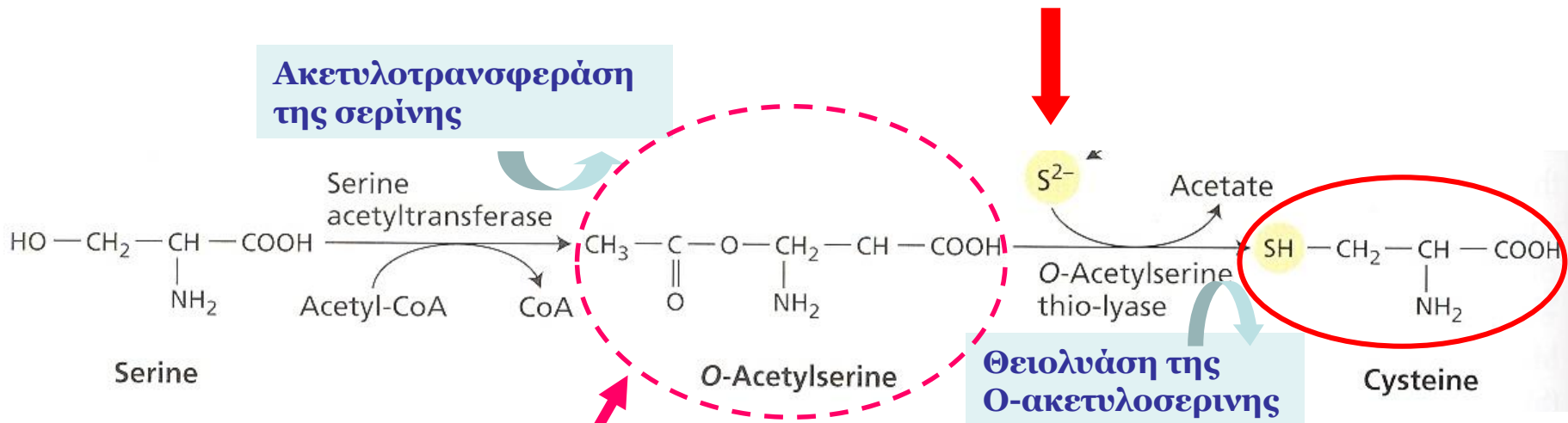
## Θειομεταφοράση του APS



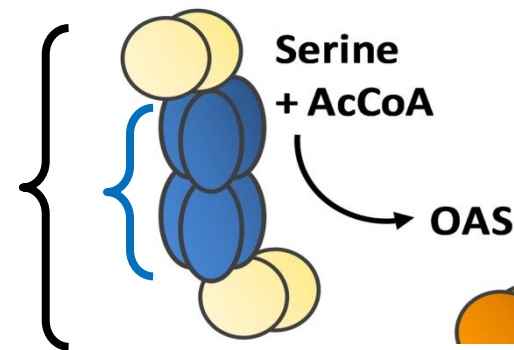
## Αναγωγή του θειοσουλφονικού



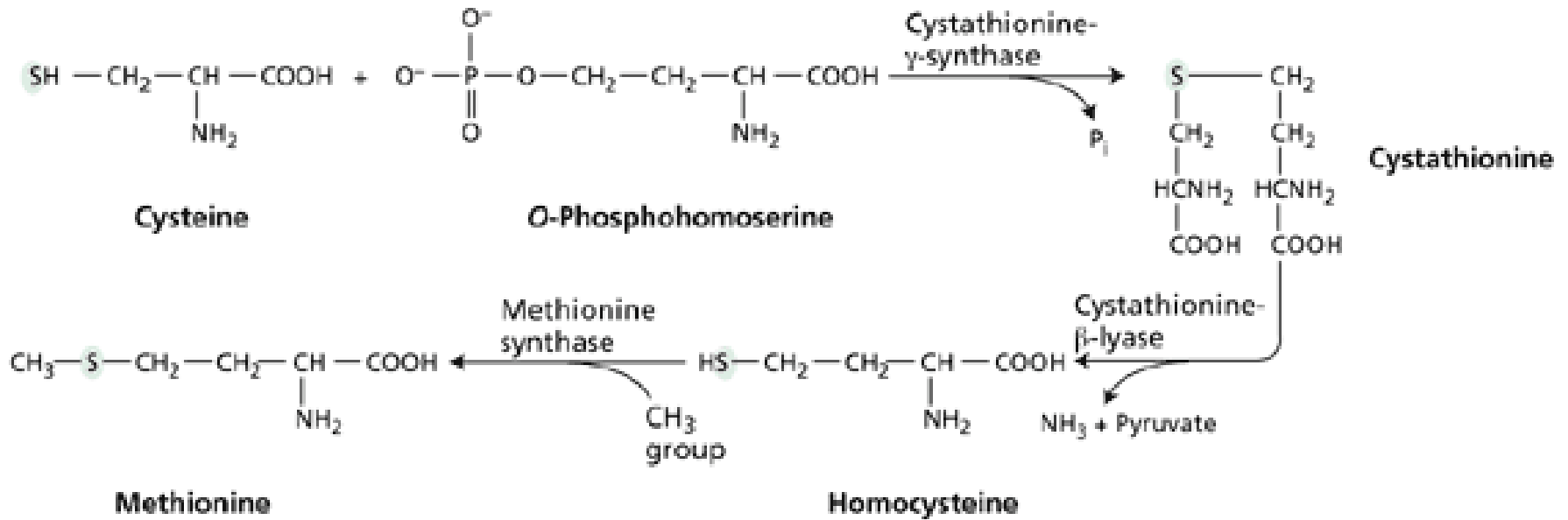
# Βιοσύνθεση κυστεΐνης



Η O-acetylserine (OAS) υποδεικνύει την κατάσταση κυτταρικού S: όταν το S βρίσκεται σε χαμηλά επίπεδα, η OAS συσσωρεύεται



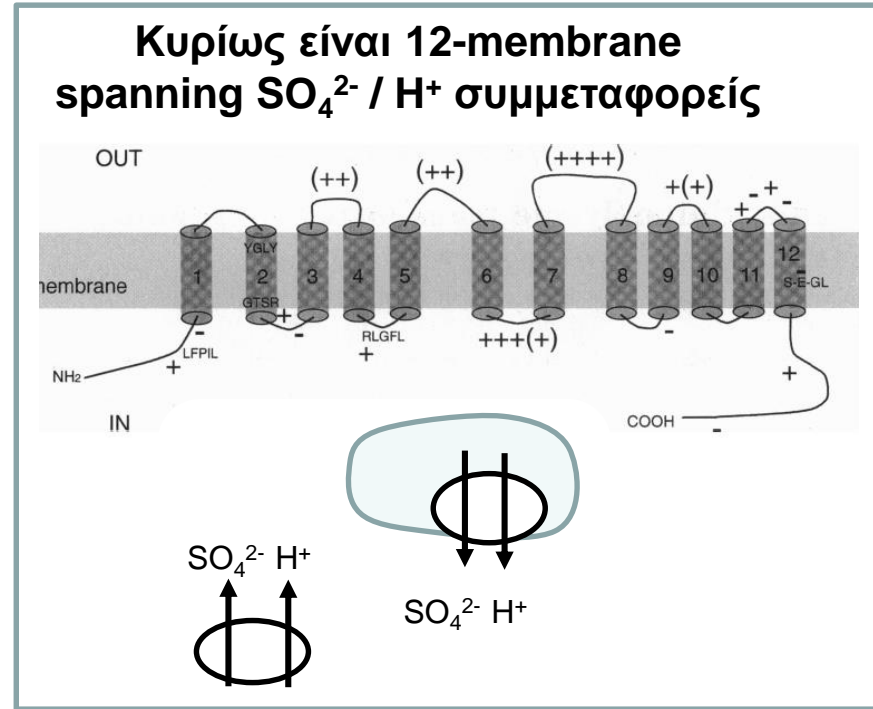
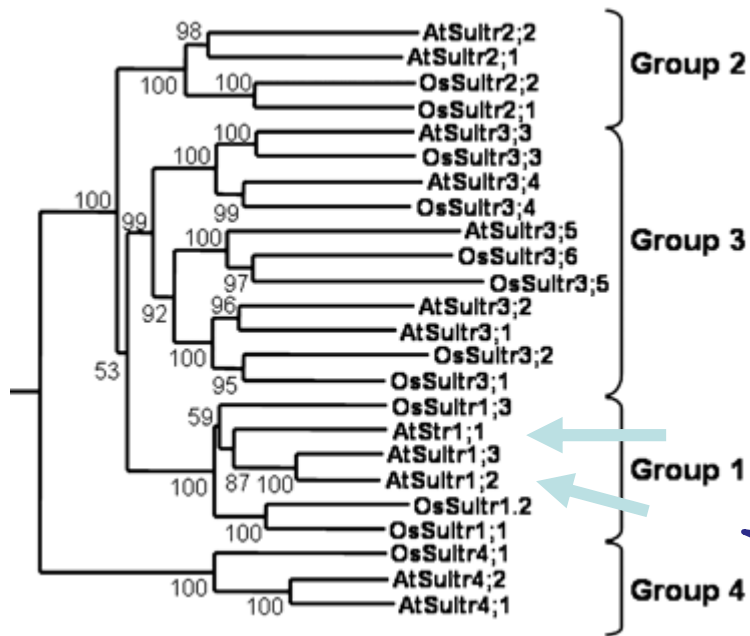
## Βιοσύνθεση μεθειονίνης





# Η μεταφορά θείου γίνεται από τους SULTR μεταφορείς

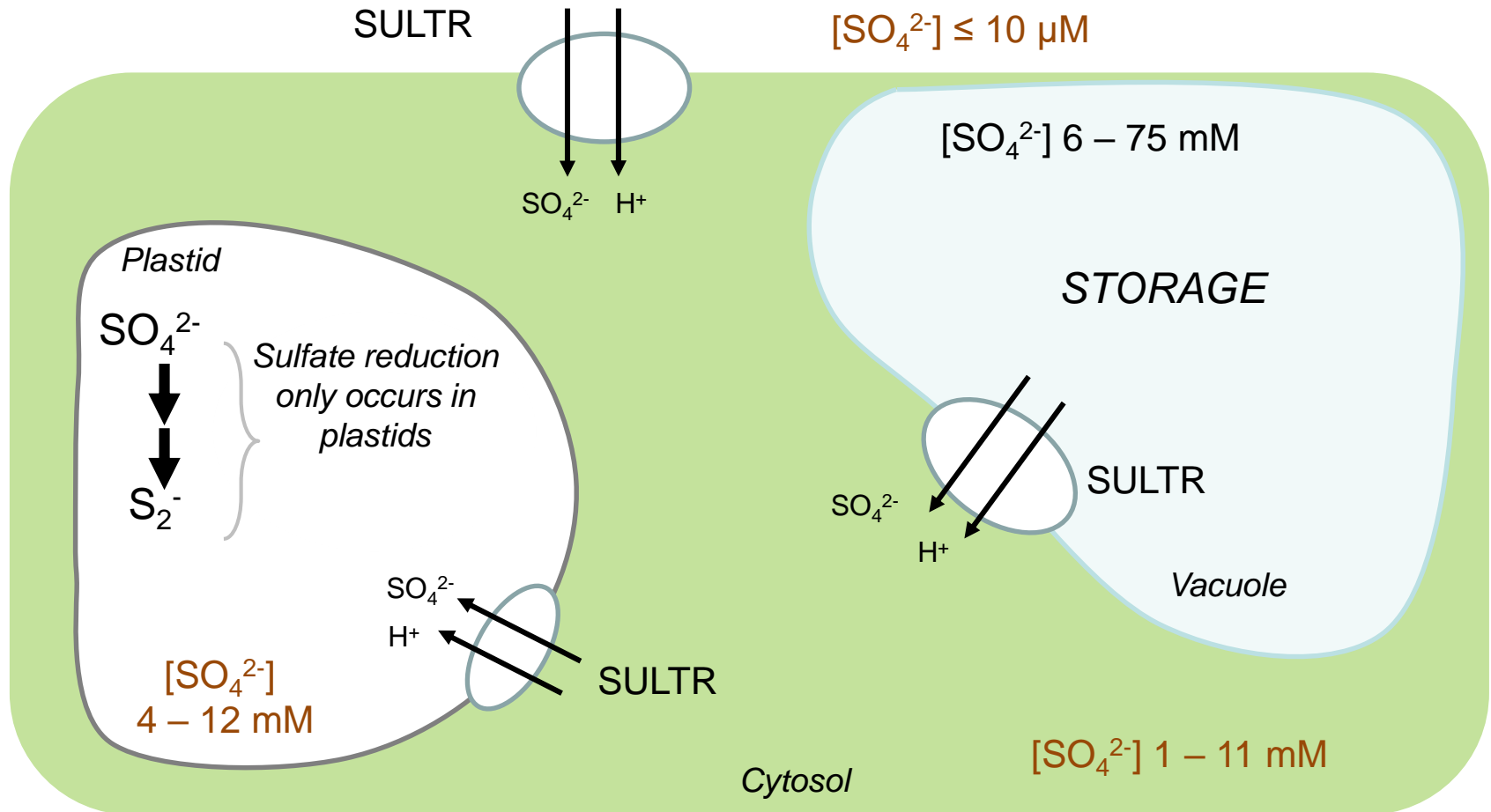
Στο *Arabidopsis*, 12 γονίδια κωδικοποιούν για SULTR μεταφορείς



SULTR1;1 and SULTR1;2

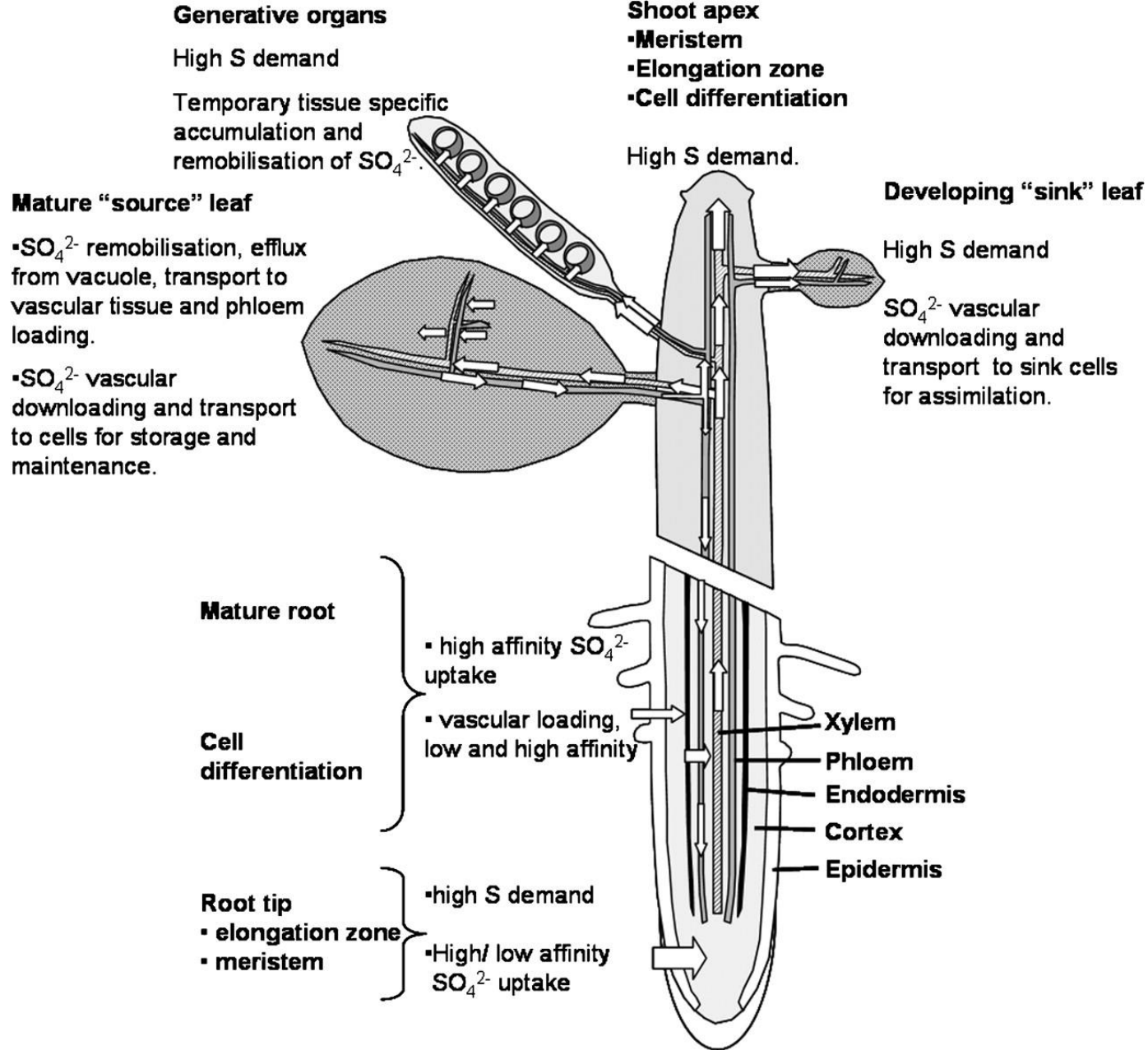
Buchner, P., Takahashi, H. and Hawkesford, M.J. (2004). Plant sulphate transporters: co-ordination of uptake, intracellular and long-distance transport. *J. Exp. Bot.* 55: [1765-1773](#) with permission from Oxford University Press; Smith, F.W., Ealing, P.M., Hawkesford, M.J. and Clarkson, D.T. (1995). Plant members of a family of sulfate transporters reveal functional subtypes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: [9373-9377](#). Rouached, H., Secco, D. and Arpat, A.B. (2009). Getting the most sulfate from soil: Regulation of sulfate uptake transporters in Arabidopsis. *J. Plant Physiol.* 166: [893-902](#). Gojon, A., Nacry, P. and Davidian, J.-C. (2009). Root uptake regulation: a central process for NPS homeostasis in plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 12: [328-338](#).

# Οι SULTR μεταφορείς ελεγχουν και τη μεταφορά στα οργανίδια



Buchner, P., Takahashi, H. and Hawkesford, M.J. (2004). Plant sulphate transporters: co-ordination of uptake, intracellular and long-distance transport. *J. Exp. Bot.* 55: [1765-1773](#); Gogolashvili, T. and Kopriva, S. (2014). Transporters in plant sulfur metabolism. *Frontiers in Plant Science.* 5: 442. Rennenberg, H. and Herschbach, C. (2014). A detailed view on sulphur metabolism at the cellular and whole-plant level illustrates challenges in metabolite flux analyses. *J. Exp. Bot.* 65 : [5711-5724](#).

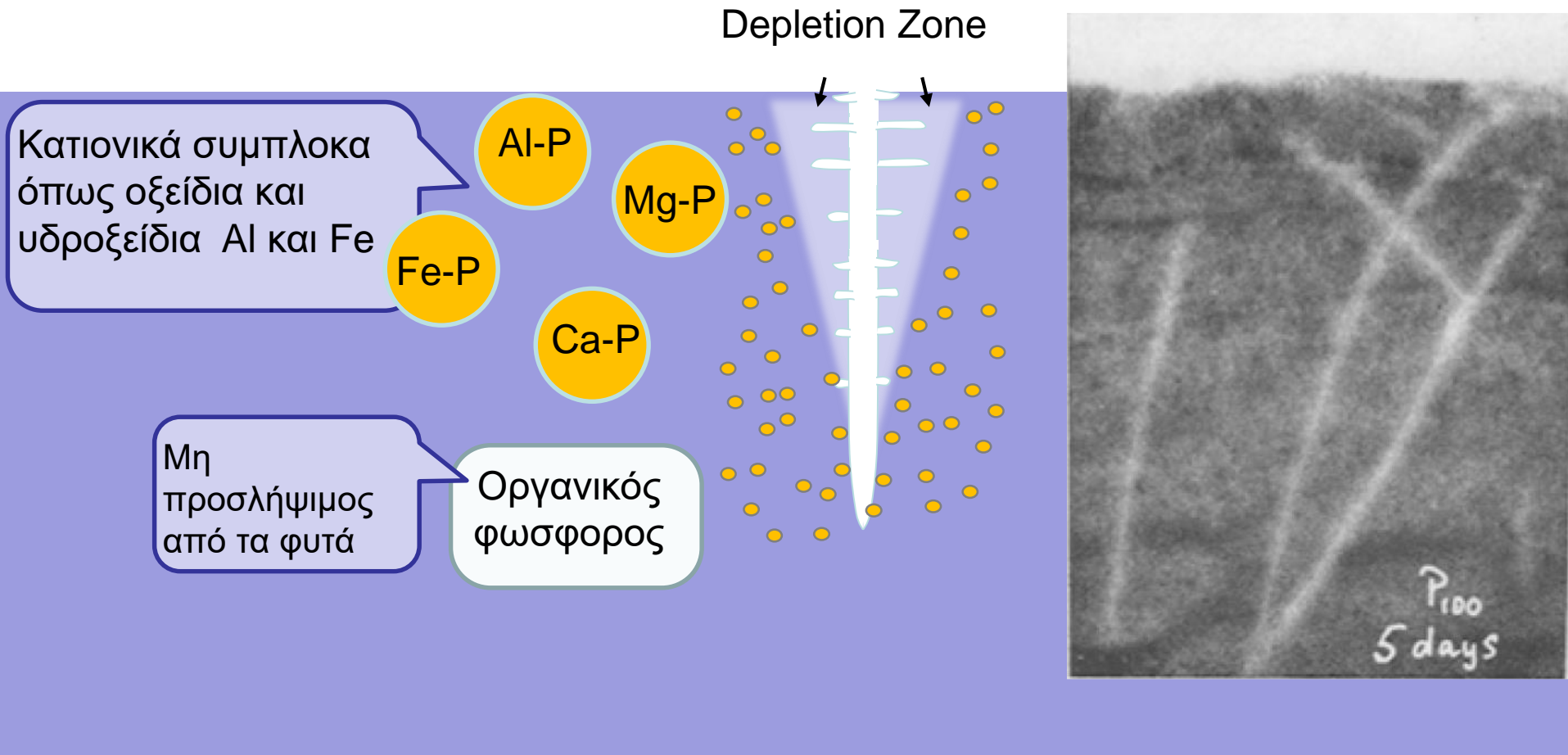
# Και καθορίζουν και τη μεταφορά σε μεγάλη αποστασή στο φυτό



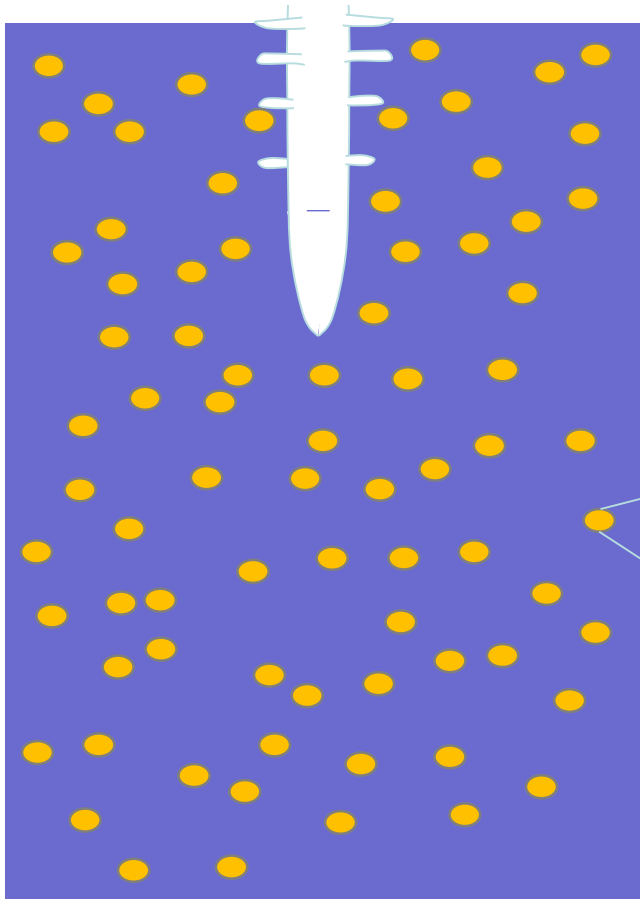
# *Αφομοίωση φωσφόρου*



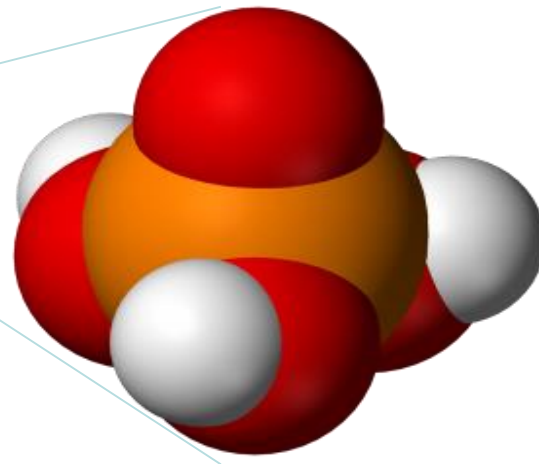
# Ο φώσφορος στο έδαφος είναι ακινητοποιημένος σε αδιάλυτα συμπλέγματα







Πρόσληψη φωσφόρου  
ως ανόργανου  $\text{HPO}_3^-$



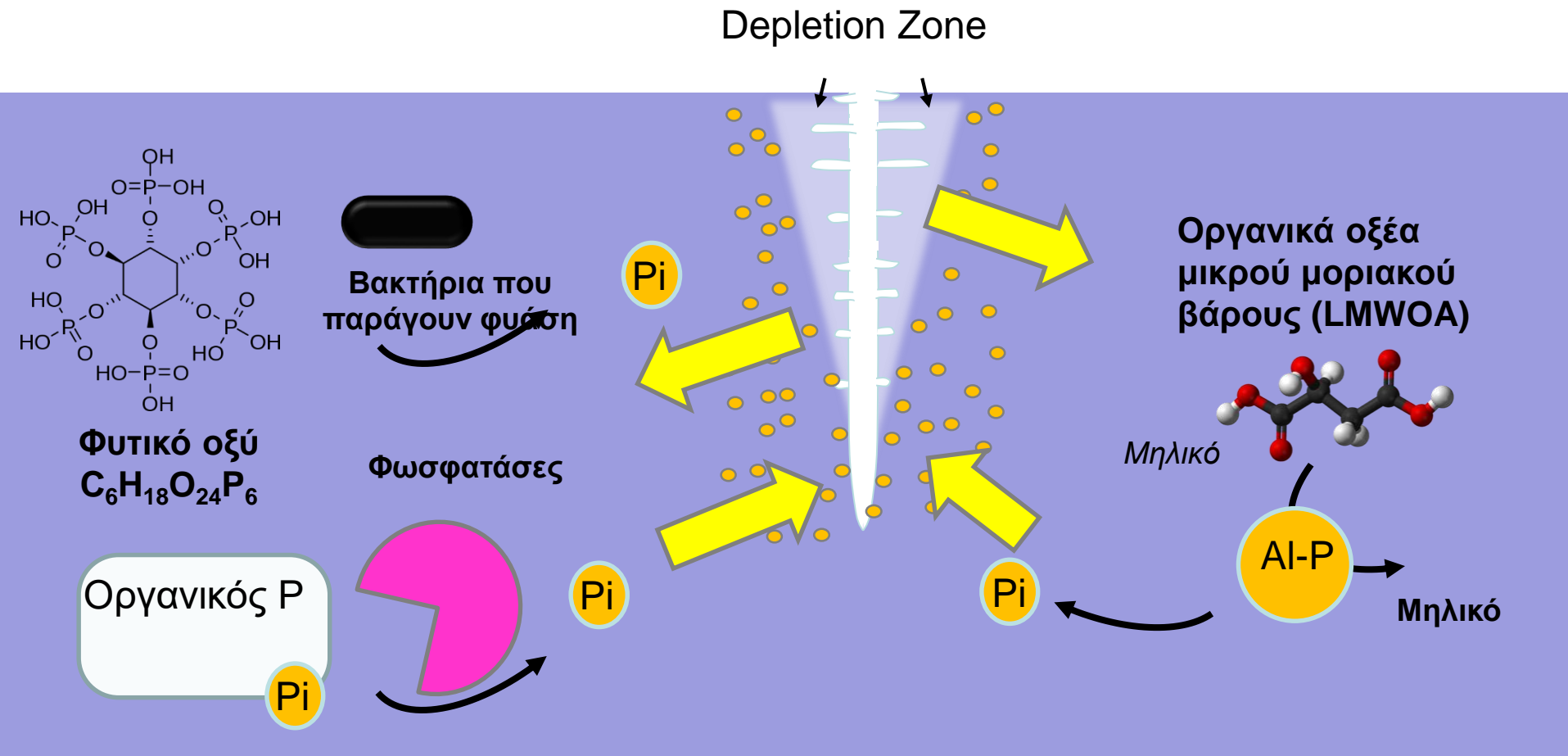
## *Αφομοίωση φωσφόρου*

- ❖ Έκκριση πρωτονίων και άλλων ενώσεων για τη διαλυτοποίηση του ανόργανου P
- ❖ Μεταβολή της αρχιτεκτονικής της ρίζας
- ❖ Αύξηση της έκφρασης των μεταφορέων των φωσφορικών ριζών από τη μεμβράνη της ρίζας
- ❖ Δημιουργία μυκορριζών



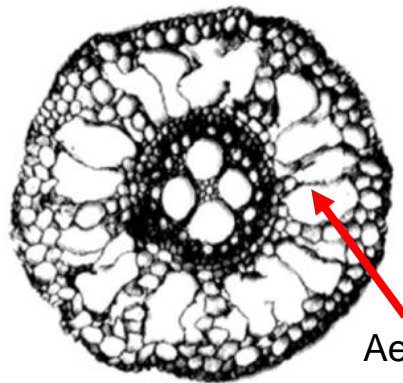
- ❖ Μεταφορά μέσω του φλοιώματος  
και ενσωμάτωση σε ADP (μιτοχονδρια, χλωροπλάστες)  
σε 1,3 διφωσφογλυκερικό (κυτόπλάσμα) κτλ.

# Αύξηση της διαθεσιμότητας P από εκκρίσεις φυτών ή μικροοργανισμών

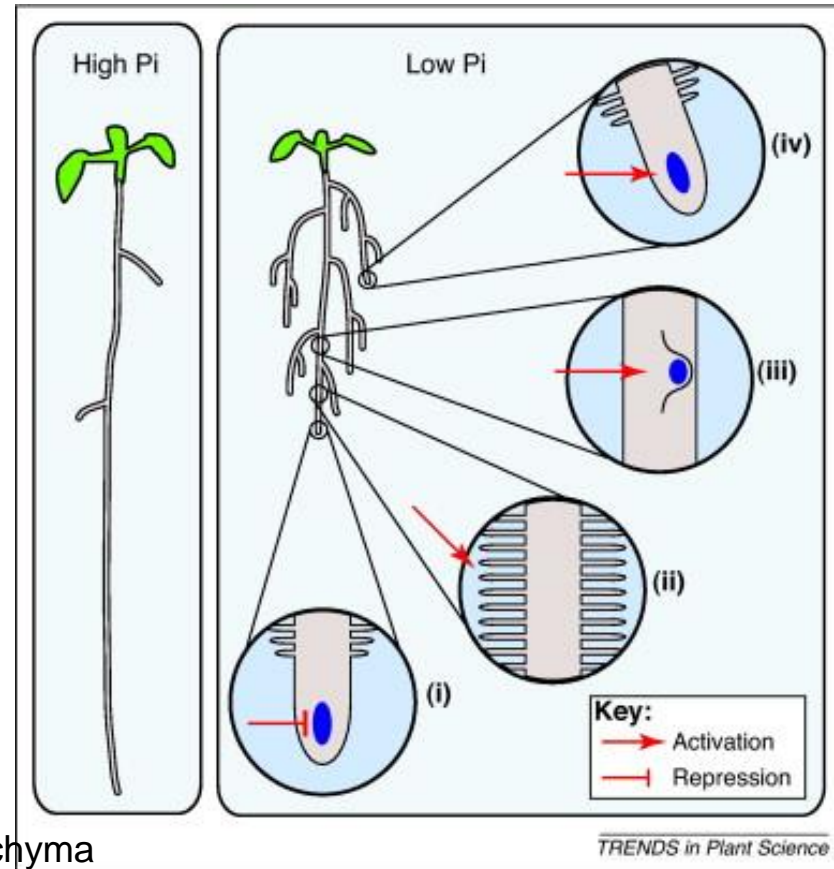


# Μεταβολή της αρχιτεκτονικής του ριζικού συστήματος

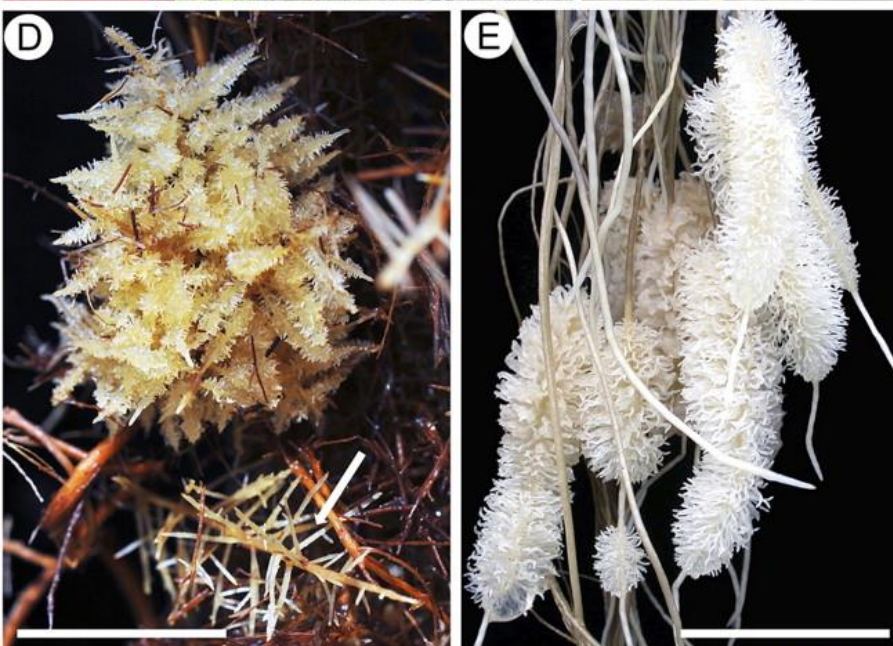
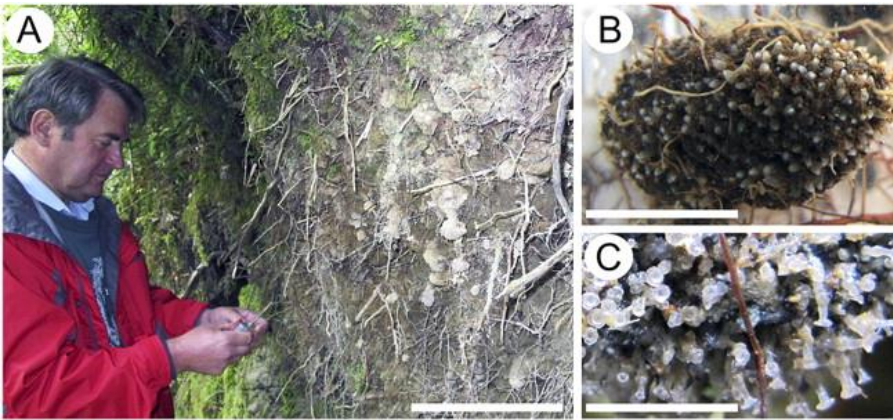
- Μειωση γεωτροπισμού
- Αύξηση πλαγιών ριζών και ριζικών τριχιδίων
- Αερέγχυμα



Aerenchyma







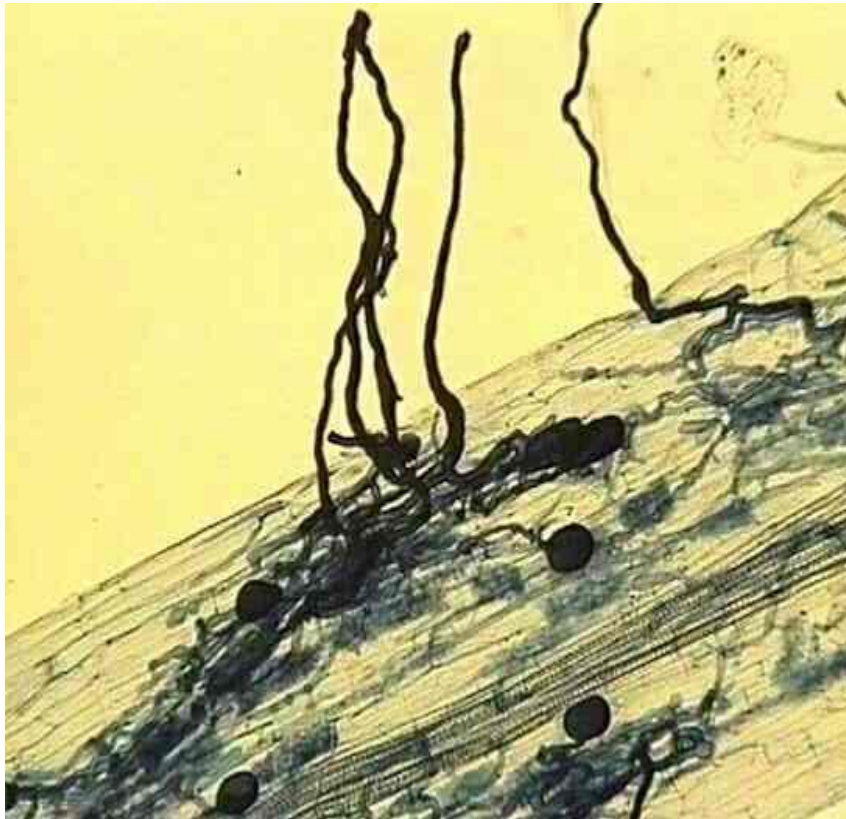
Οικογένεια Proteaceae  
“proteoid” or “cluster” roots



Lambers, H., Finnegan, P.M., Laliberté, E., Pearse, S.J., Ryan, M.H., Shane, M.W. and Veneklaas, E.J. (2011). Phosphorus nutrition of Proteaceae in severely phosphorus-impoveryished soils: Are there lessons to be learned for future crops? *Plant Physiol.* 156: [1058-1066](#).

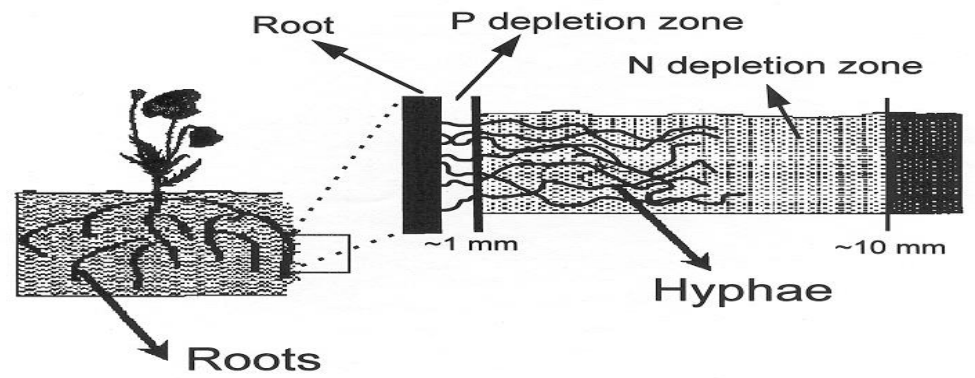
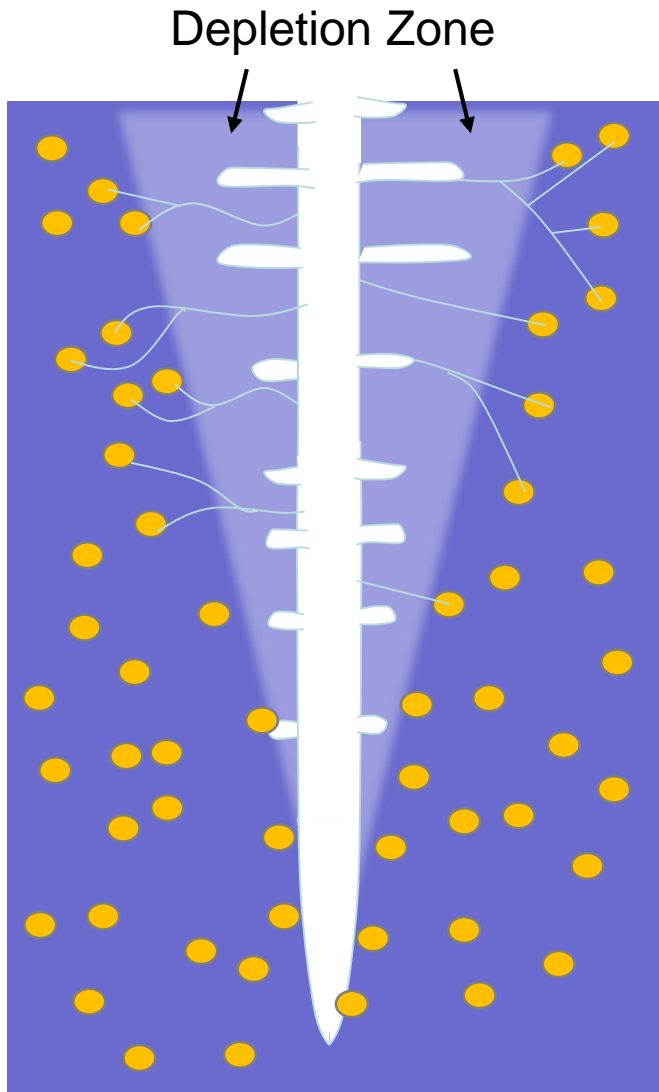


# *Ενδομυκόρριζα*



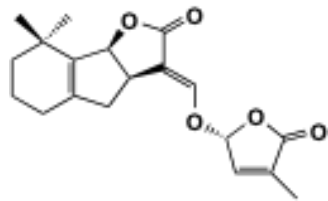
# *Εκτομυκόρριζα*



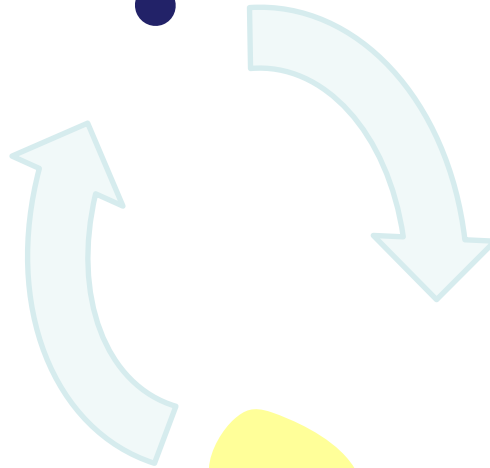


# Σηματοδότηση ανάμεσα στους AM μύκητες και το φυτό

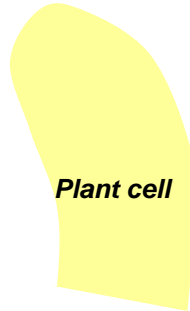
1. Το φυτό παράγει στριγγολακτόνες



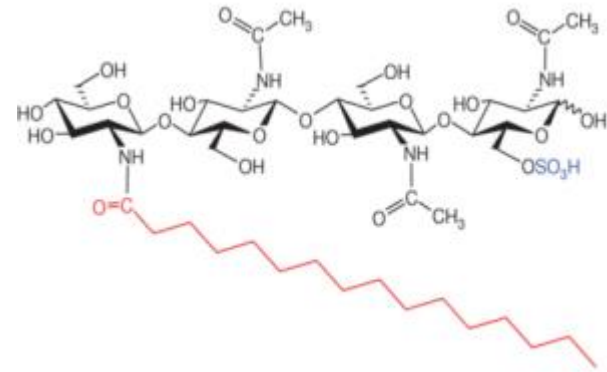
*Fungi*



*Plant cell*



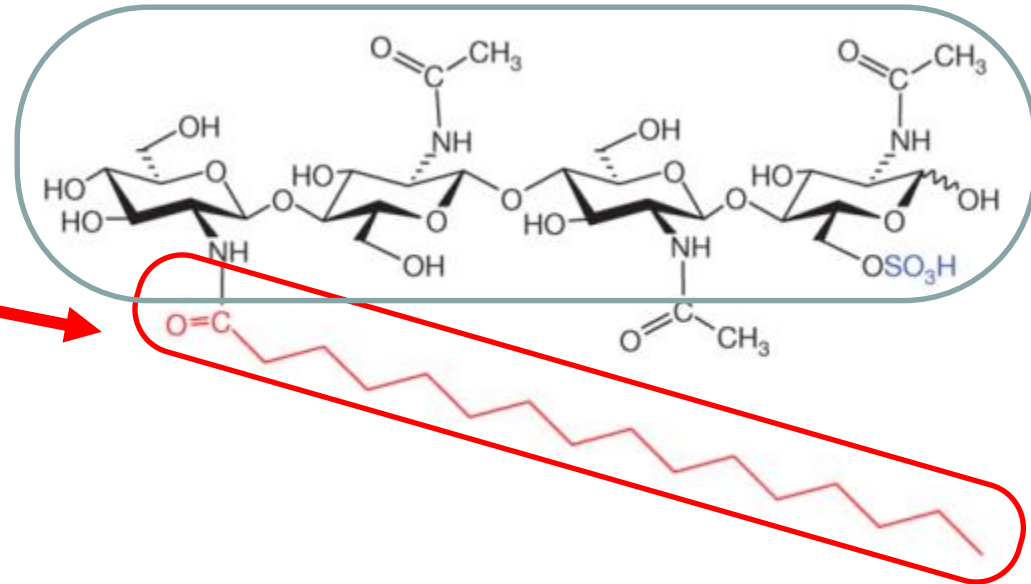
2. Οι μύκητες παράγουν τους Μυς παράγοντες



3. Το φυτό προετοιμάζεται για την είσοδο και αποικισμό του από το μύκητα

# Μυς παραγοντες: λιποολιγοσακχαριτες (LCOs)

Myc factors have a backbone of N-acetylglucosamine (chitin) sugar residues and a lipid moiety



# Πως γίνεται η απορρόφηση φωσφορικών από τα φυτά;

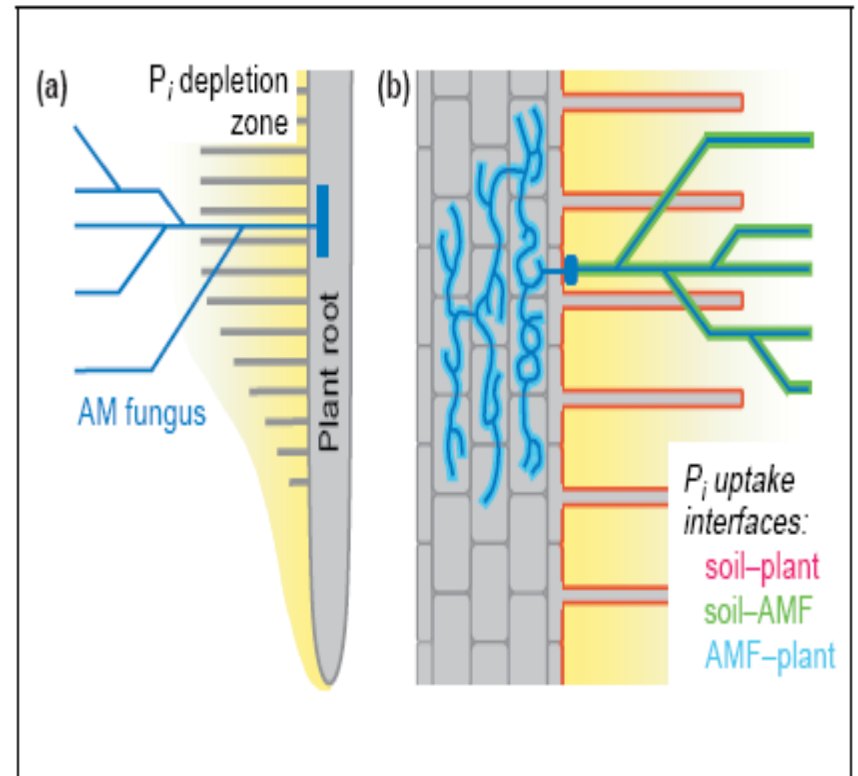
## 1. Μονοπάτι «άμεσης» πρόσληψης:

Έδαφος → Ριζοδερμίδα

## 2. Μονοπάτι της μυκόρριζας:

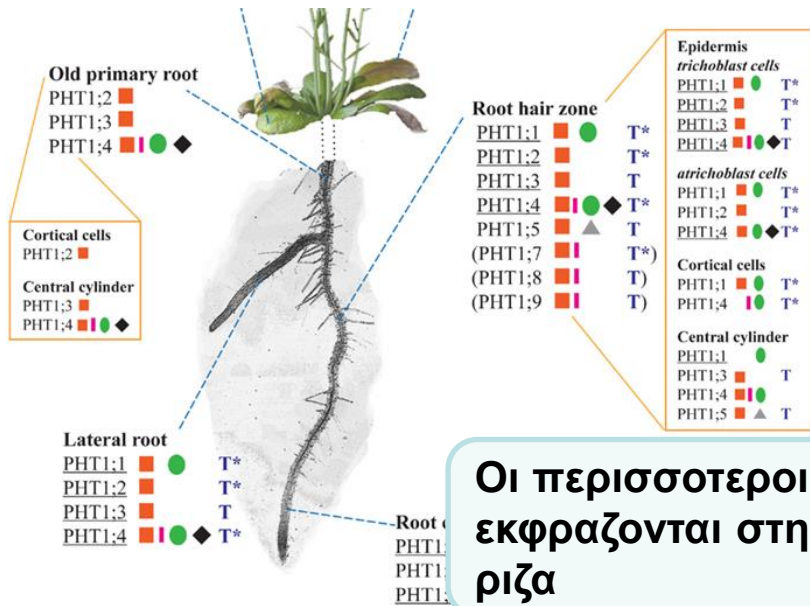
Έδαφος → Μύκητας → Ρίζα

- ▶ Σε κάθε μονοπάτι:  
διαφορετικοί μεταφορείς φωσφορικών



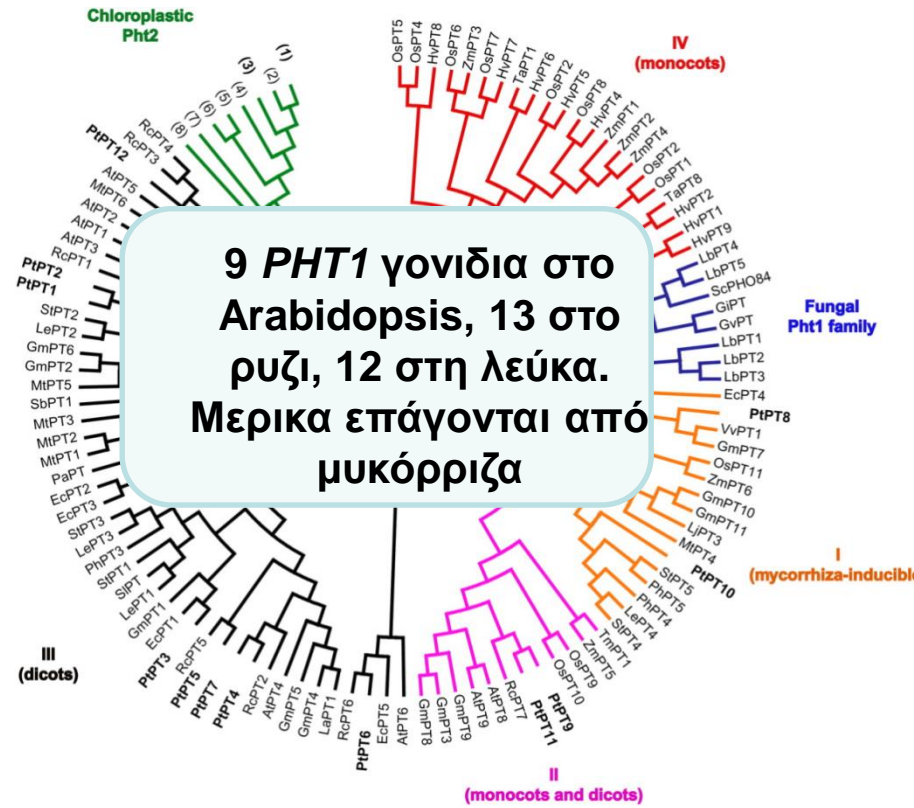
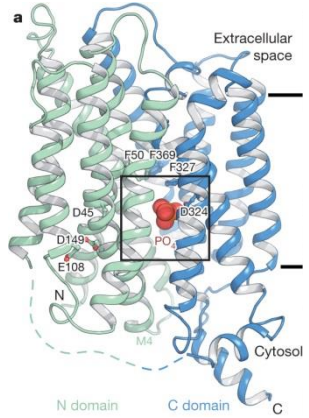


# PHT1 μεταφορείς για την προσληψη και τη μεταφορα P



Οι περισσότεροι εκφραζονται στη ριζα

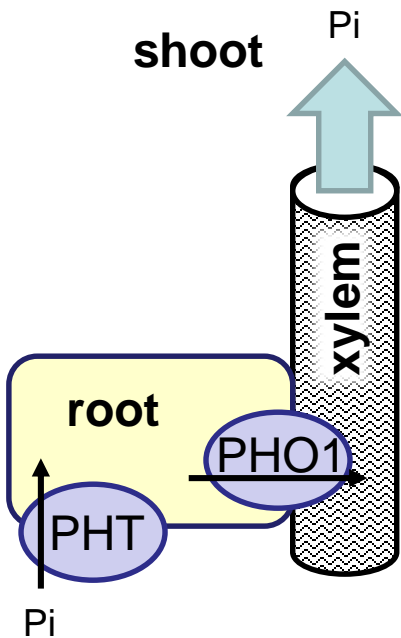
PHT: H<sup>+</sup>/ PO<sub>4</sub><sup>3-</sup> συµμεταφορείς µε 12 membrane- spanning domains



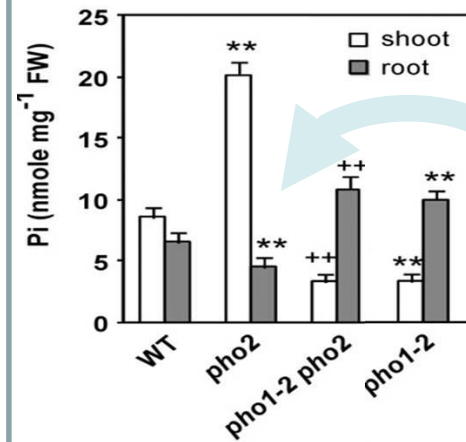
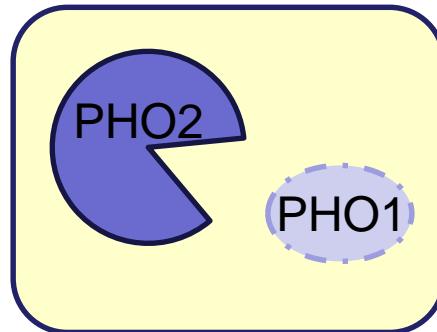
Nussaume, L., Kanno, S., Javot, H., Marin, E., Pochon, N., Ayadi, A., Nakanishi, T.M. and Thibaud, M.-C. (2011) Phosphate import in plants: focus on the PHT1 transporters. *Front. Plant Sci.* 2: 83. Pedersen, B.P., et al and Stroud, R.M. (2013). Crystal structure of a eukaryotic phosphate transporter. *Nature*. 496: 533-536. Loth-Pereda, V., et al and Martin, F. (2011). Structure and expression profile of the phosphate Pht1 transporter gene family in mycorrhizal *Populus trichocarpa*. *Plant Physiol.* 156: 2141-2154. See also Lapis-Gaza, H.R., Jost, R., and Patrick M Finnegan, P.M. (2014). *Arabidopsis* PHOSPHATE TRANSPORTER1 genes *PHT1;8* and *PHT1;9* are involved in root-to-shoot translocation of orthophosphate. *BMC Plant Biol.* 14: 334.

# Ρυθμιση της συσσώρευσης περισσειας P

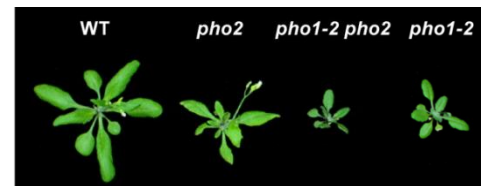
PHO1 μεταφορέας Pi στο ξύλωμα για μεταφορά στο βλαστό



PHO2 E2 ligase για πρωτεόλυση μεταφορέων



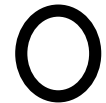
*pho1, pho2*: μεταφορά εκτός ελέγχου



Too much or too little is bad

# Ιχνοστοιχεία και Μέταλλα

1 H																	2 He
3 Li	4 Be											5 B	6 C	7 N	8 O	9 F	10 Ne
11 Na	12 Mg											13 Al	14 Si	15 P	16 S	17 Cl	18 Ar
19 K	20 Ca	D-block metals										21 Ga	22 Ge	23 As	24 Se	25 Br	26 Kr
37 Rb	38 Sr	39 Y	40 Zr	41 Nb	42 Mo	43 Tc	44 Ru	45 Rh	46 Pd	47 Ag	48 Cd	49 In	50 Sn	51 Sb	52 Te	53 I	54 Xe
55 Cs	56 Ba	57-71	72 Hf	73 Ta	74 W	75 Re	76 Os	77 Ir	78 Pt	79 Au	80 Hg	81 Tl	82 Pb	83 Bi	84 Po	85 At	86 Rn
87 Fr	88 Ra	89-103	104 Rf	105 Db	106 Sg	107 Bh	108 Hs	109 Mt	110 Ds	111 Rg	112 Cn	113 Uut	114 Fl	115 Uup	116 Lv	117 Uus	118 Uuo
57 La	58 Ce	59 Pr	60 Nd	61 Pm	62 Sm	63 Eu	64 Gd	65 Tb	66 Dy	67 Ho	68 Er	69 Tm	70 Yb	71 Lu			
89 Ac	90 Th	91 Pa	92 U	93 Np	94 Pu	95 Am	96 Cm	97 Bk	98 Cf	99 Es	100 Fm	101 Md	102 No	103 Lr			



Απαραίτητα



Μη απαραίτητα  
(τοξικά)

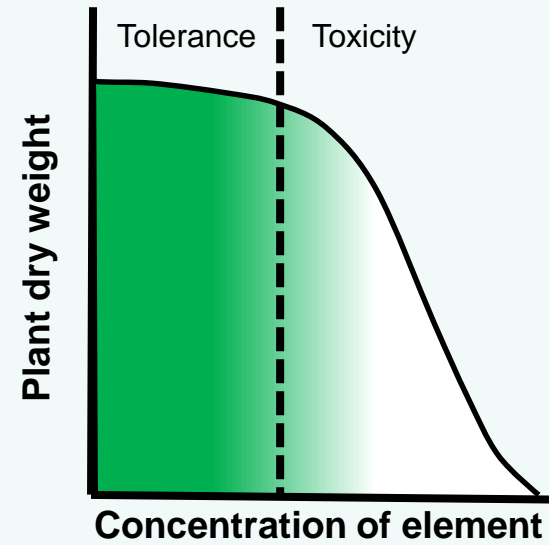
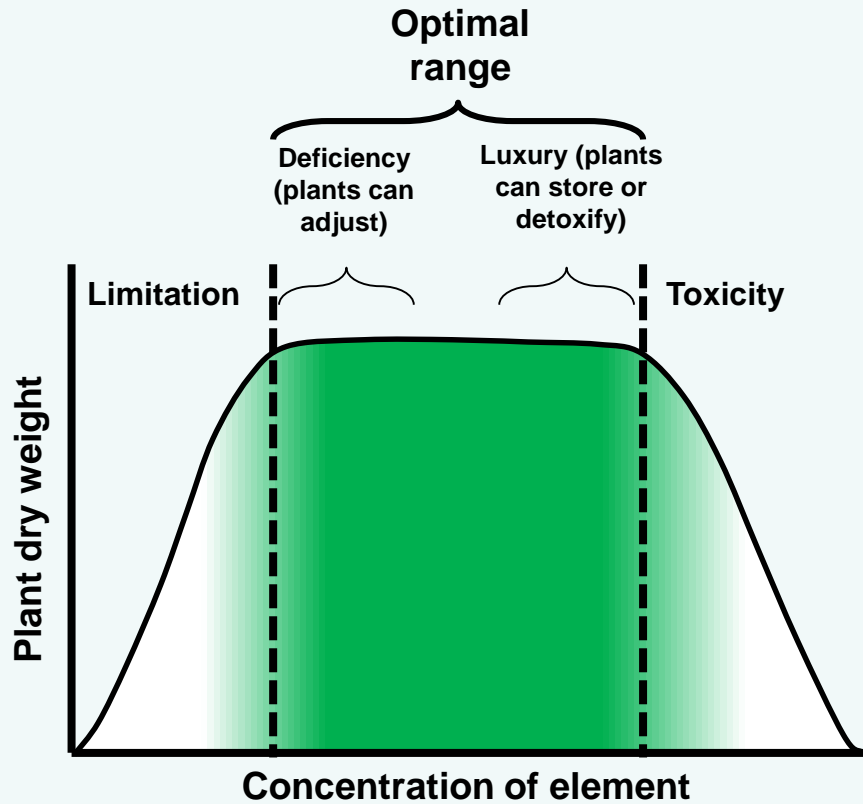


Απαραίτητα για  
τα ζώα και  
σημαντικά για τα  
φυτά

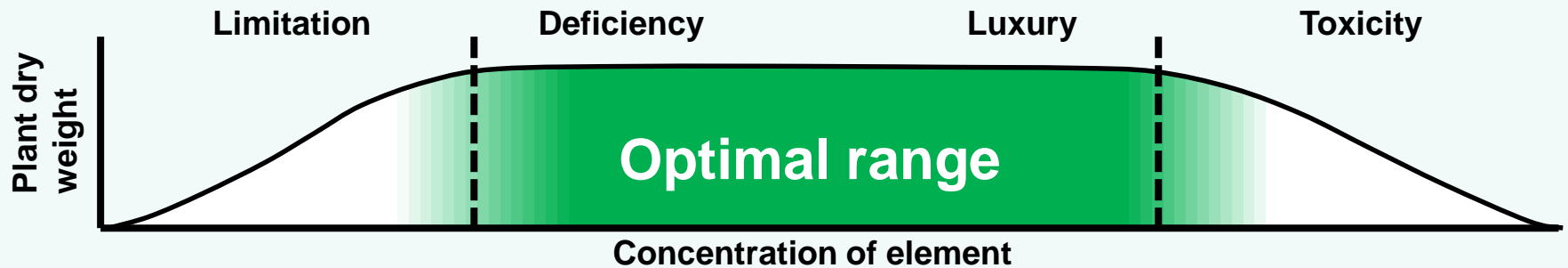
# Βέλτιστη συγκέντρωση ιχνοστοιχείων

## Απαραίτητα

## Μη-απαραίτητα



# Απόκριση



Adapted from Lin, Y.-F. and Aarts, M.M. (2012). The molecular mechanism of zinc and cadmium stress response in plants. Cellular and Molecular Life Sciences. 69: [3187-3206](#) and Merchant, S.S., and Helmann, J.D. (2012). Elemental economy: Microbial strategies for optimizing growth in the face of nutrient limitation. Adv. Microb. Physiol 60: [91-210](#).

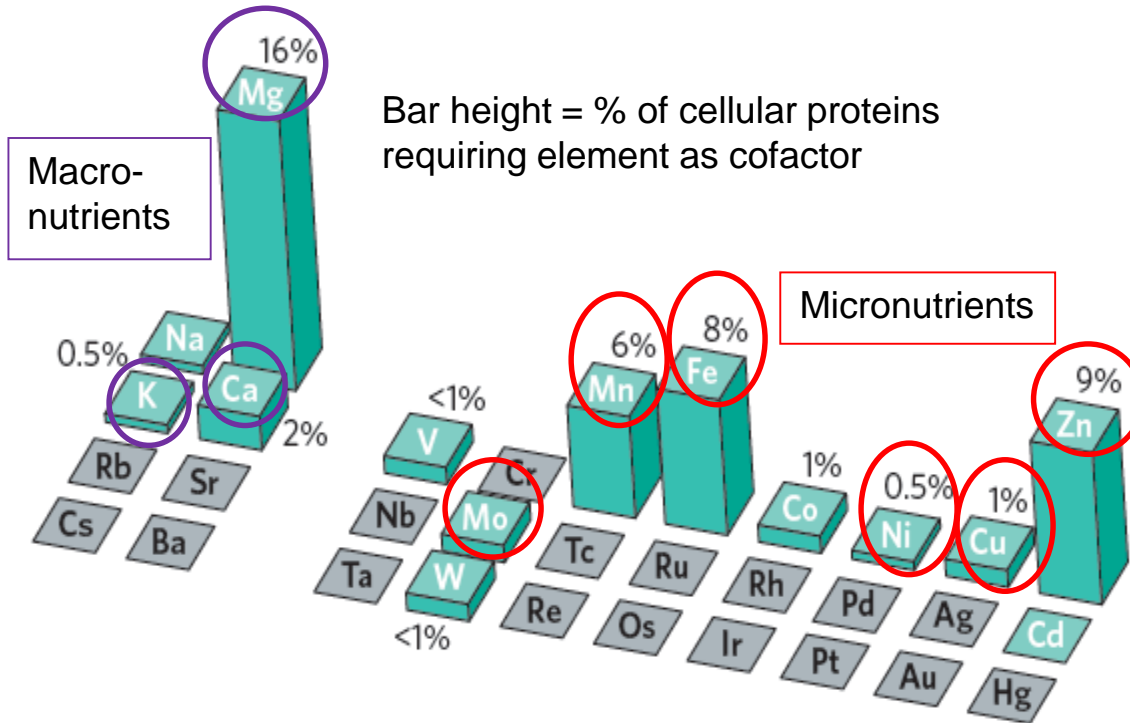


# ○ Metal micronutrients

The periodic table is color-coded: yellow for non-metals, blue for metalloids, and grey for metals. A grey box labeled 'Metals' is positioned above the transition metals. A blue box labeled 'D-block metals' encompasses the transition metal series. Seven elements are circled in black: Mn, Fe, Ni, Cu, Zn, Mo, and W.

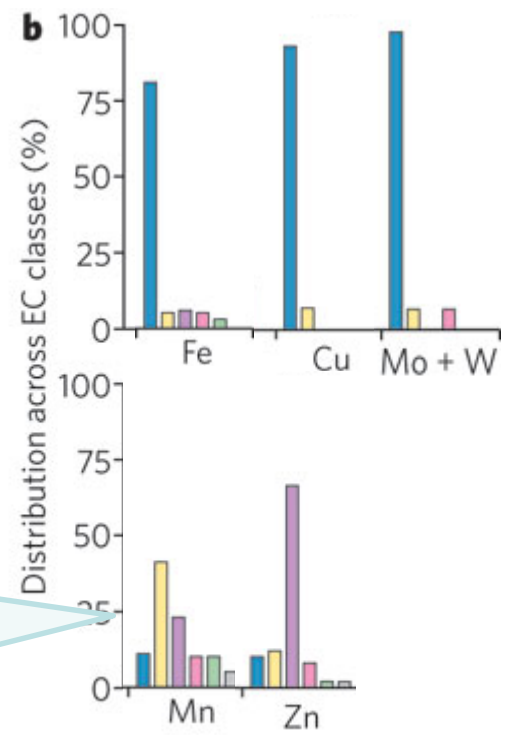
1																	2																		
H																	He																		
3	Li	4	Be																	5	B	6	C	7	N	8	O	9	F	10	Ne				
11	Na	12	Mg																	13	Al	14	Si	15	P	16	S	17	Cl	18	Ar				
19	K	20	Ca	21	Sc	22	Ti	23	V	24	Cr	25	Mn	26	Fe	27	Co	28	Ni	29	Cu	30	Zn	31	Ga	32	Ge	33	As	34	Se	35	Br	36	Kr
37	Rb	38	Sr	39	Y	40	Zr	41	Nb	42	Mo	43	Tc	44	Ru	45	Rh	46	Pd	47	Ag	48	Cd	49	In	50	Sn	51	Sb	52	Te	53	I	54	Xe
55	Cs	56	Ba	57-71		72	Hf	73	Ta	74	W	75	Re	76	Os	77	Ir	78	Pt	79	Au	80	Hg	81	Tl	82	Pb	83	Bi	84	Po	85	At	86	Rn
87	Fr	88	Ra	89-103		104	Rf	105	Db	106	Sg	107	Bh	108	Hs	109	Mt	110	Ds	111	Rg	112	Cn	113	Uut	114	Ff	115	Uup	116	Lv	117	Uus	118	Uuo
57	La	58	Ce	59	Pr	60	Nd	61	Pm	62	Sm	63	Eu	64	Gd	65	Tb	66	Dy	67	Ho	68	Er	69	Tm	70	Yb	71	Lu						
89	Ac	90	Th	91	Pa	92	U	93	Np	94	Pu	95	Am	96	Cm	97	Bk	98	Cf	99	Es	100	Fm	101	Md	102	No	103	Lr						

# Τα μέταλλα είναι απαραίτητα ως συνένζυμα

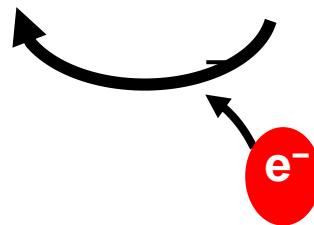
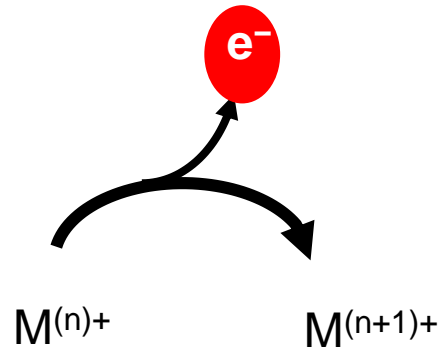
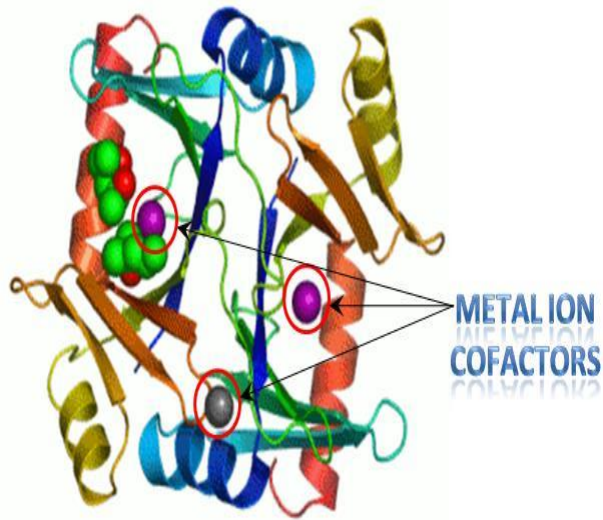


Ενζυμα με Fe, Cu και Mo: οξειδοαναγωγάσες

Ενζυμα με Mn, or Zn: τρανσφεράσες (κιτρ), υδρολάσες (μωβ), λυάσες (κόκ.), ισομεράσες (πρασ.), λιγάσες (γκρι)



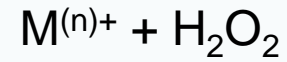
1/4 του συνόλου των κυτταρικών πρωτεϊνών είναι μεταλλοπρωτεΐνες



Κυρίως

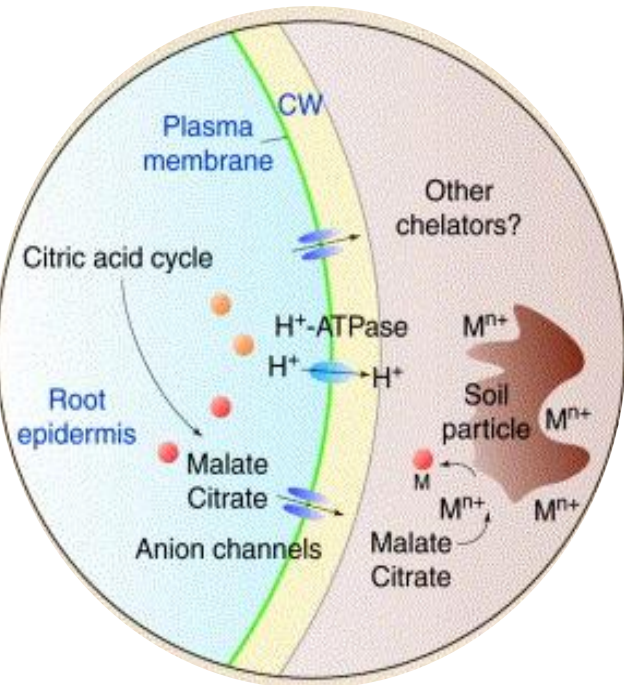
Fe(II) και Fe (III)  
Cu(I) and Cu(II)

### Fenton reaction

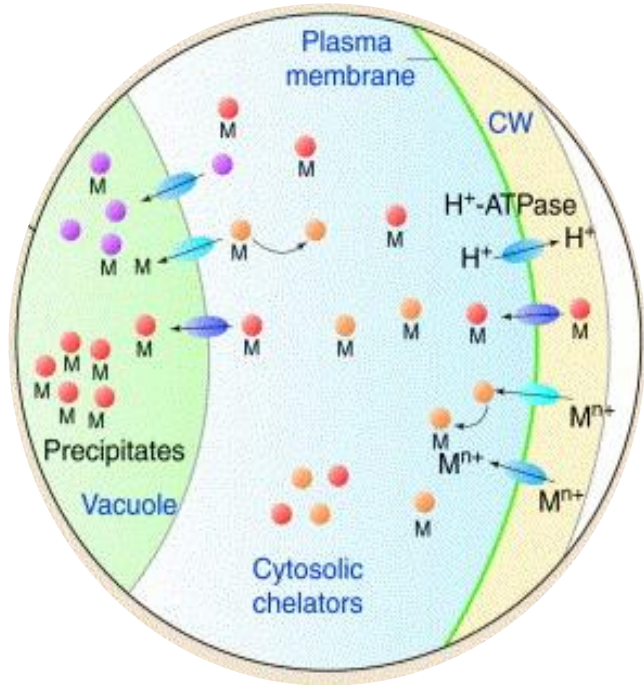


HO· (hydroxyl radical) is highly reactive

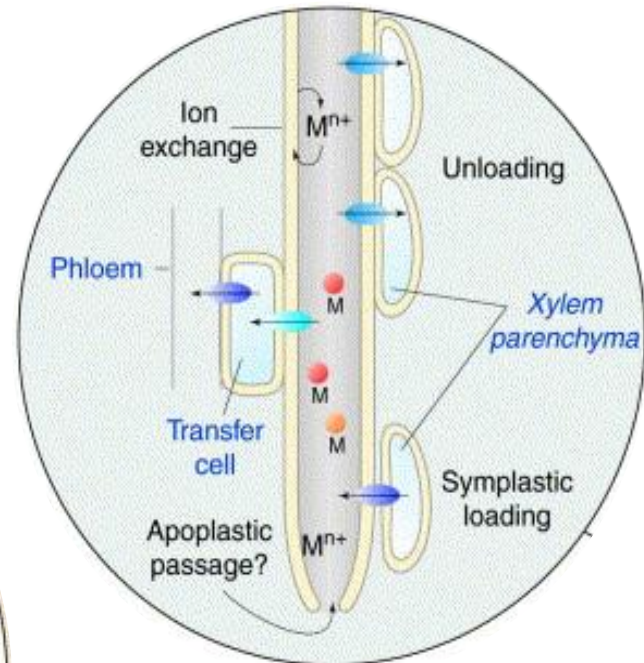
# Ομοίωση μετάλλων: μεμβρανικοί υποδοχείς και χηλικές ενώσεις



Αποπλάστης-  
κυτταροπλάσμα-  
χημοτόπιο



Από το έδαφος στη ρίζα



Μετακίνηση στο  
παρέγχυμα του  
ξυλώματος

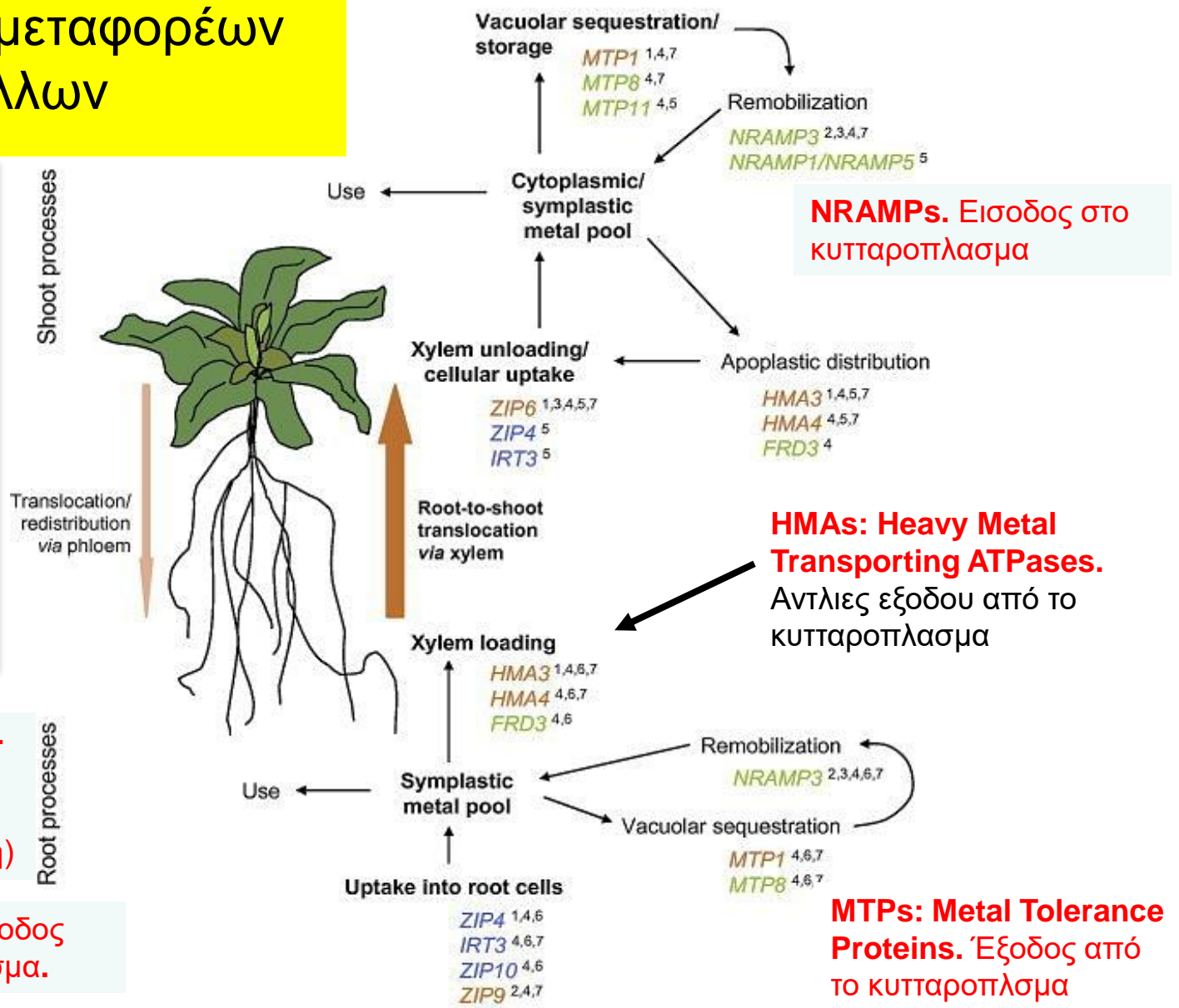


# Οικογένειες μεταφορέων μετάλλων

Οι μεταφορείς συνήθως αφορούν για διαφορά μεταλλα- η δραστικότητά τους εξαρτάται από τη συγκέντρωση των μετάλλων

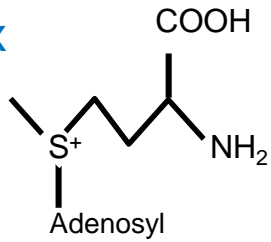
**YSLs: Yellow Stripe1-Like.** Εισοδος στο κυτταροπλάσμα (μεταλλο-χηλική ένωση)

**ZIPs: Zn, Fe,** εισοδος στο κυτταρόπλασμα.

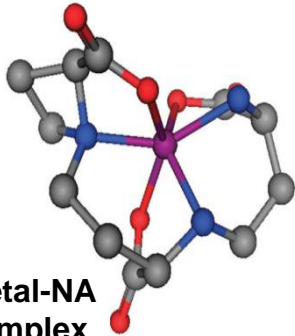
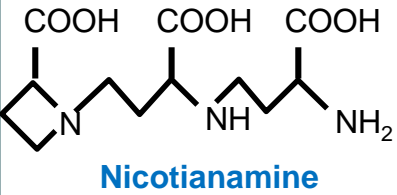




3 x

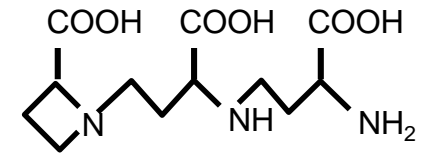
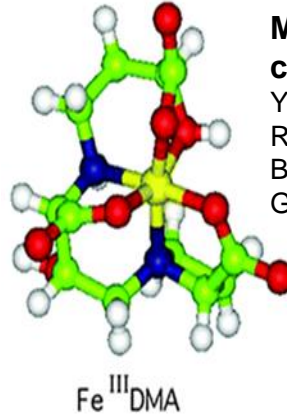


The enzyme nicotianamine synthase (NAS) makes nicotianamine (NA) from three molecules of S-adenosyl methionine

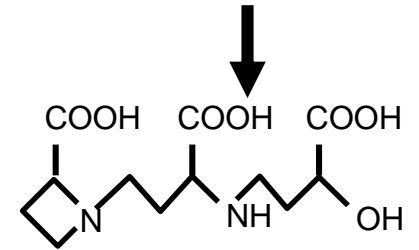


NA chelates metals for transport within the plant

In grasses, phytosiderophores are produced from NA, and released from the plant into the soil to enhance metal uptake



**Nicotianamine**

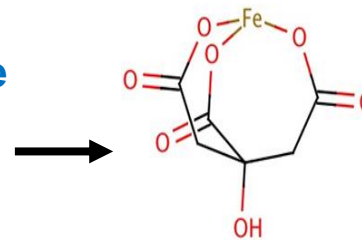


**Phytosiderophore**

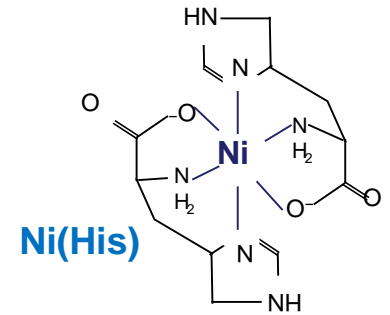
Grasses have a suite of enzymes that converts NA to various compounds in the PS family

Citrate and other small molecules are also metal chelators

**Citrate**  
+  
**Metal**

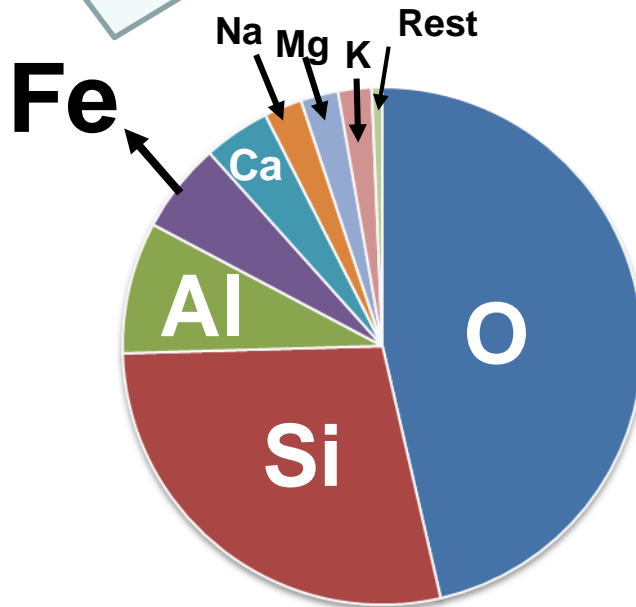


**Fe(III)-citrate**

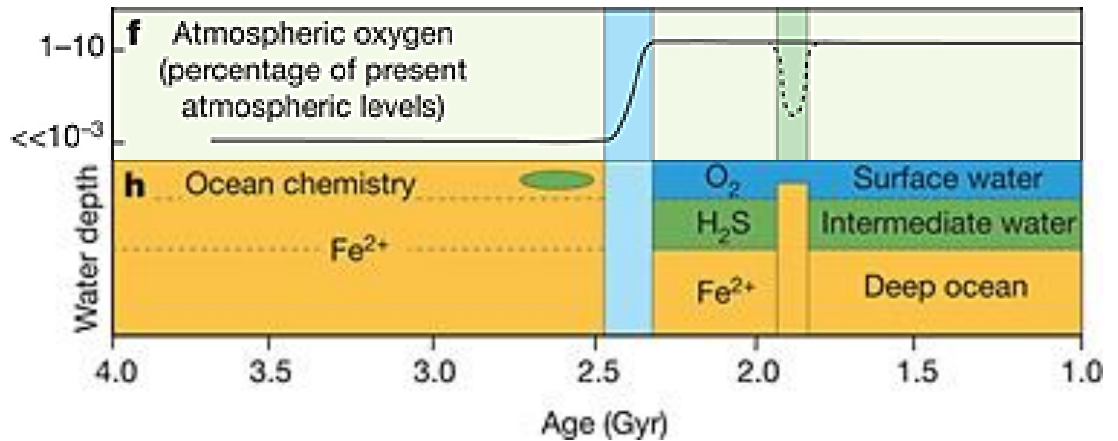
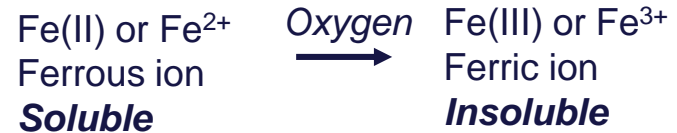


# Σίδηρος: Αφθονος, Σημαντικός, Αδιάλυτος

Το 4<sup>ο</sup> πλέον αφθονο στοιχείο στη φύση



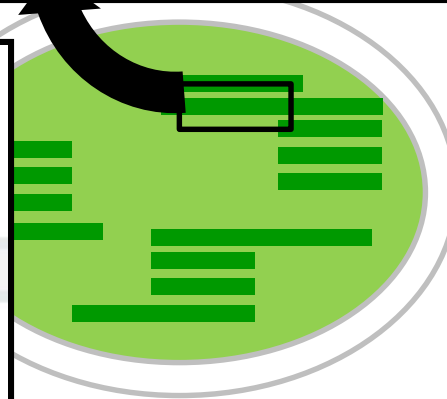
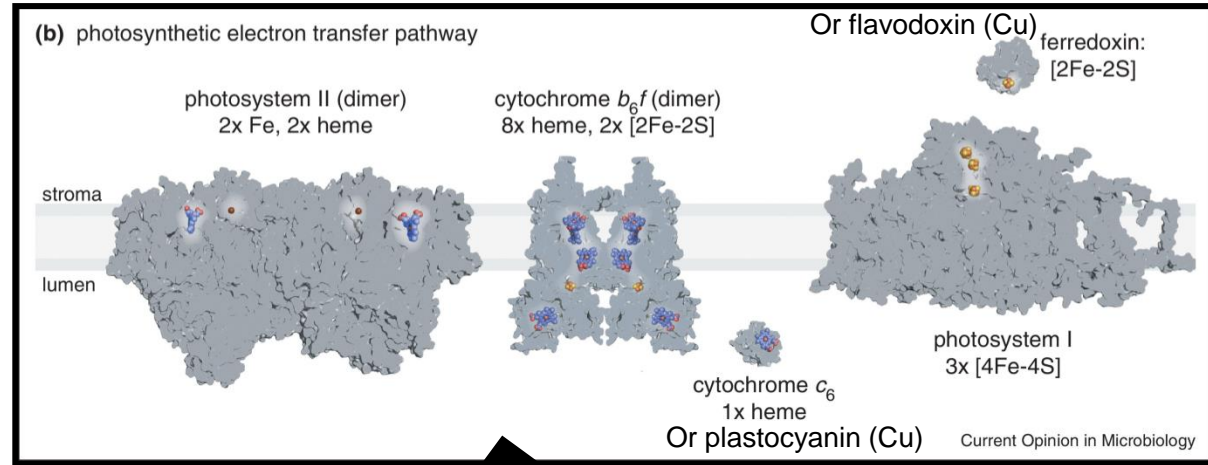
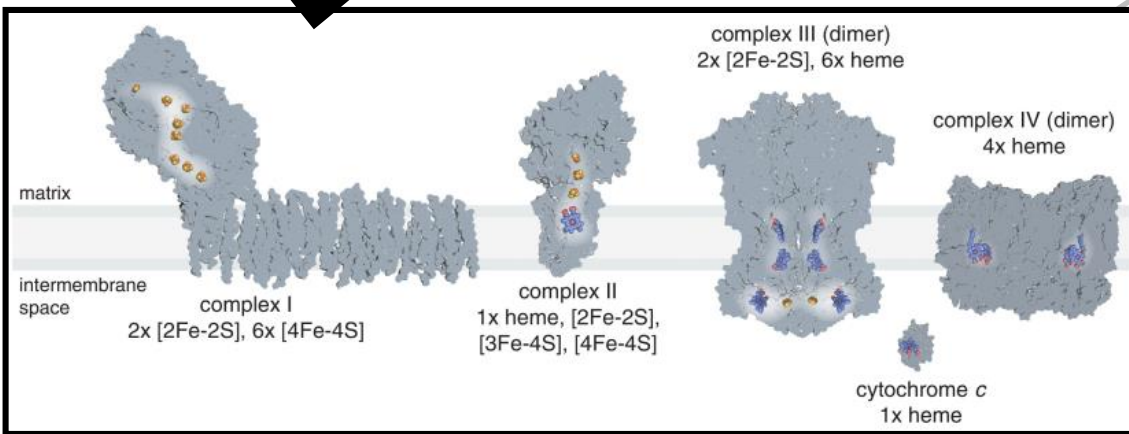
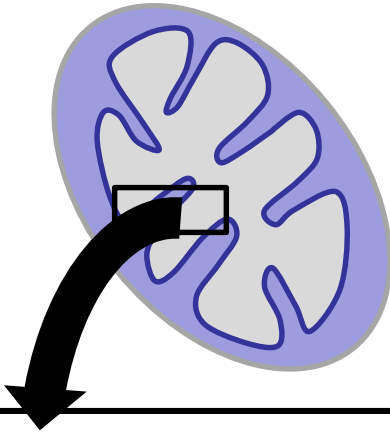
Η φωτοσύνθεση, περίπου αρχίζει ~ 2.5 δις χρόνια, καθιστά το Fe οξειδωμένο και αδιάλυτο. Για τα περισσότερα κύτταρα, η πρόσληψη ικανής ποσότητας Fe είναι πρόκληση



Reprinted by permission from Macmillan Publishers Ltd Rasmussen, B., Fletcher, I.R., Bekker, A., Muhling, J.R., Gregory, C.J. and Thorne, A.M. (2012). Deposition of 1.88-billion-year-old iron formations as a consequence of rapid crustal growth. Nature. 484: [498-501](#).

# Οι αλυσίδες μεταφοράς e απαιτούν Fe

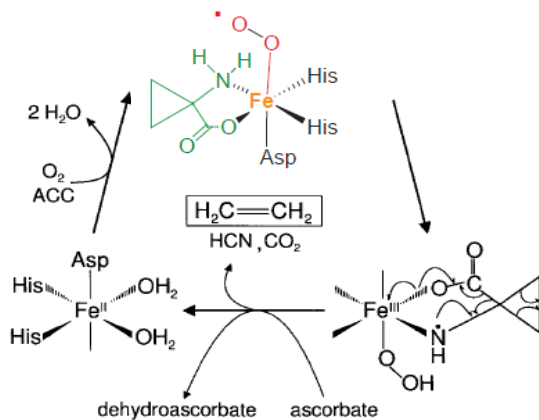
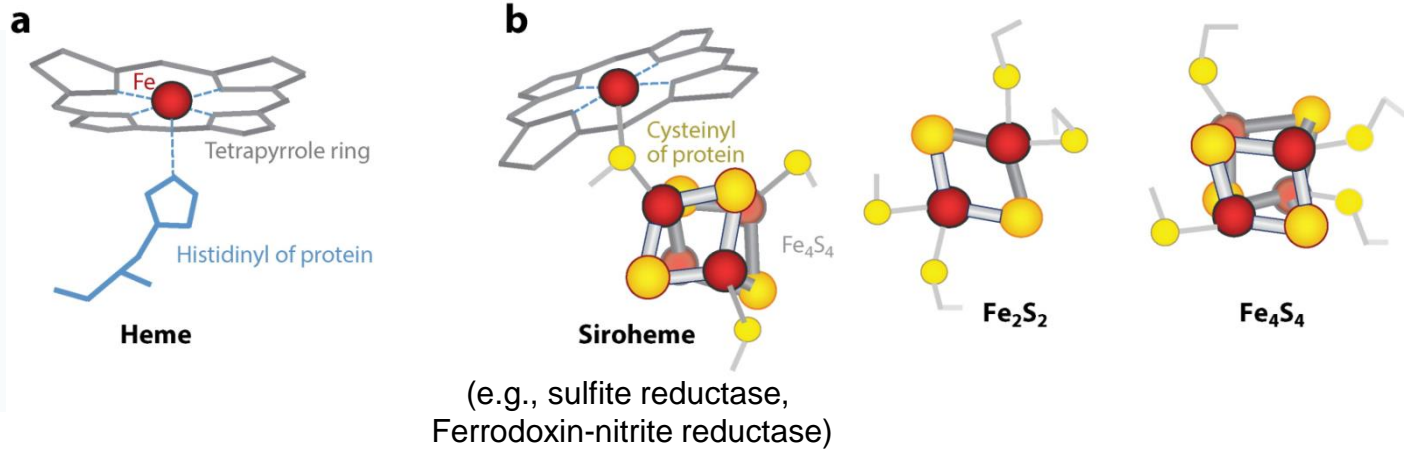
*Respiratory electron transport in mitochondria*



*Photosynthetic electron transport in chloroplasts*

# Ο σίδηρος βρίσκεται στην αίμη, στα Fe-S συμπλοκα κτλ

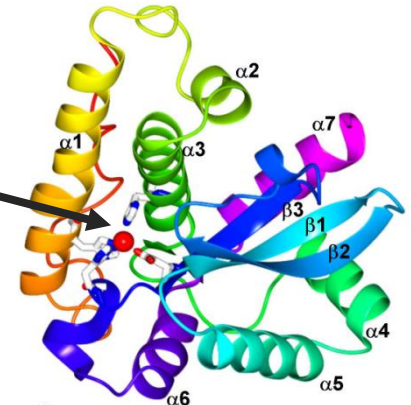
In cells, iron is found in many forms, including heme, siroheme, Fe-S clusters (mainly  $\text{Fe}_2\text{S}_2$  and  $\text{Fe}_4\text{S}_4$ ), di-iron centers, mononuclear Fe and others



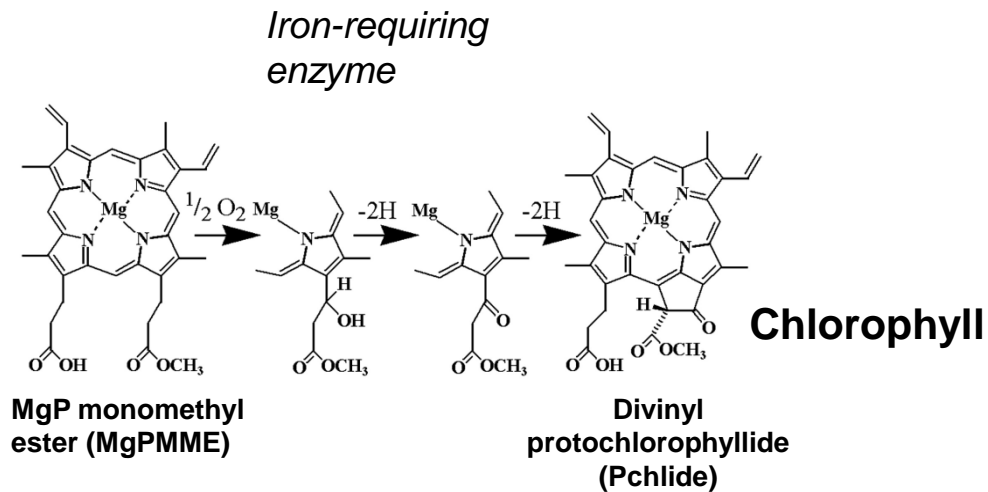
The hormone ethylene ( $\text{C}_2\text{H}_4$ ) is synthesized by the enzyme ACC oxidase which uses a mononuclear nonheme Fe(II) center

FeSOD, found in plastids, also has a mononuclear nonheme Fe (red sphere) at the reaction center

(This structure is from *Plasmodium*)



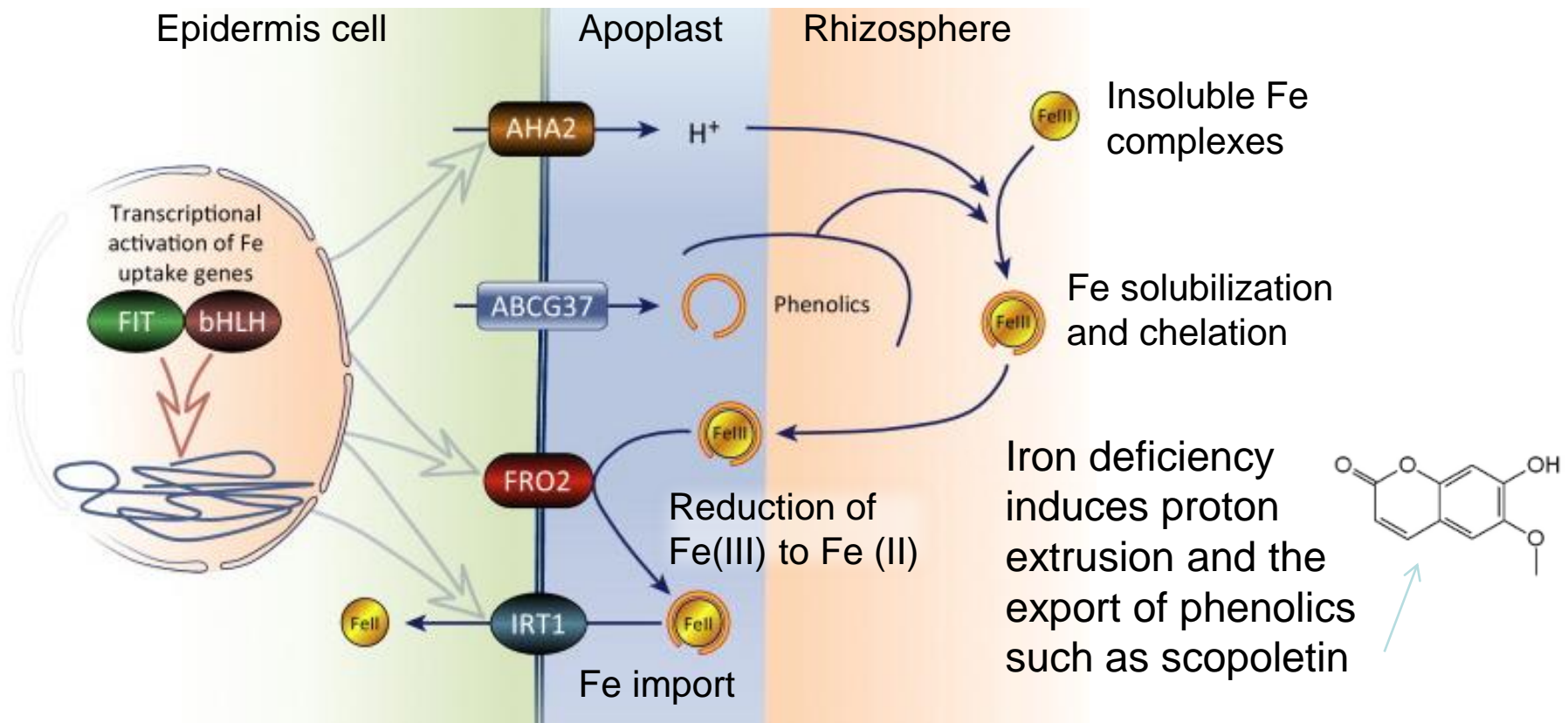
# Χαρακτηριστική χλώρωση σιδηροπενίας



Tottey, S., Block, M.A., Allen, M., Westergren, T., Albrieux, C., Scheller, H.V., Merchant, S. and Jensen, P.E. (2003). Arabidopsis CHL27, located in both envelope and thylakoid membranes, is required for the synthesis of protochlorophyllide. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 100: [16119-16124](#); William M. Ciesla, Forest Health Management International, [Bugwood.org](#).

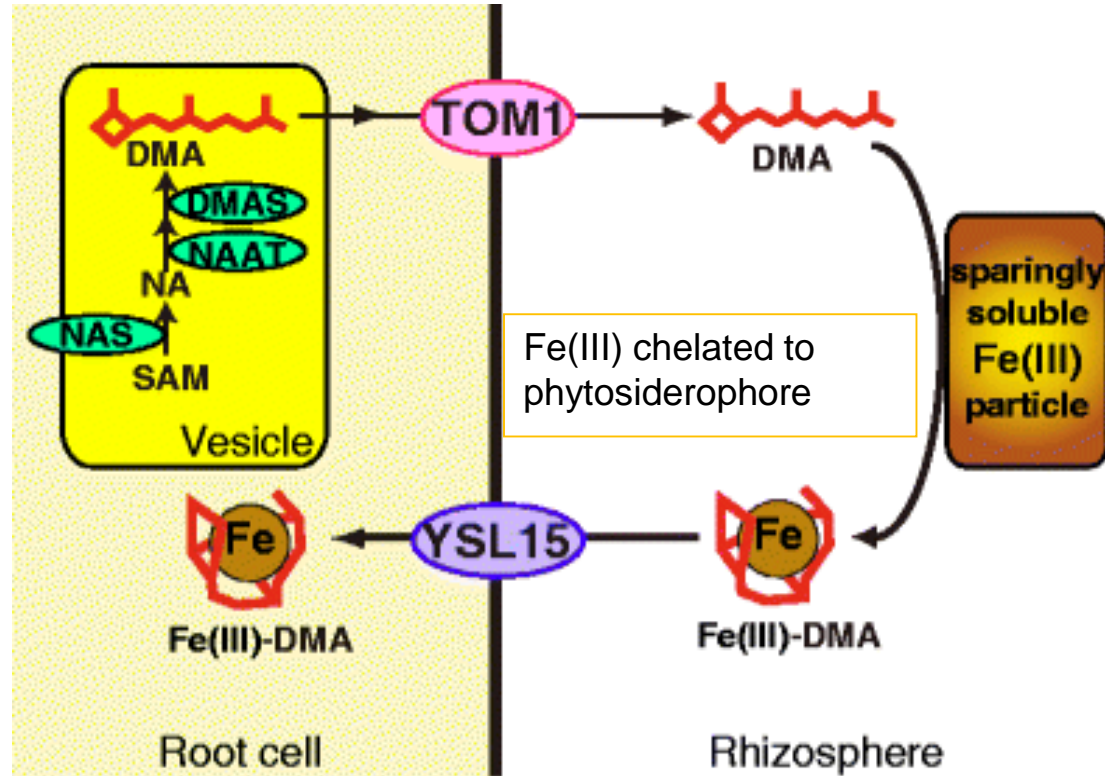


# Πρόσληψη σιδήρου: Στρατηγική I, αναγωγή



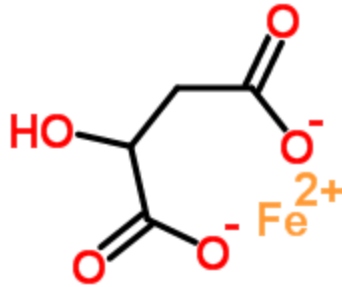
# Πρόσληψη σιδήρου: Στρατηγική II, χηλικές ΕΝΩΣΕΙΣ

This strategy is restricted to grasses because only grasses convert nicotianamine (NA) to 2'-deoxymugineic acid (DMA) and derivatives (also known as phytosiderophores)

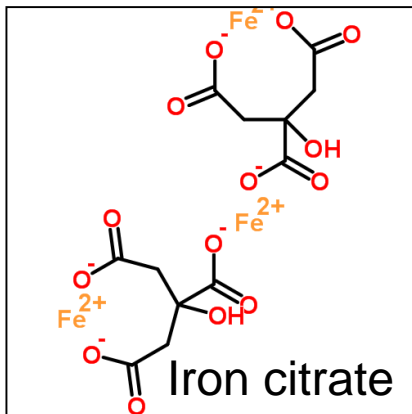


# Χηλικες ενώσεις και συνοδές πρωτεΐνες

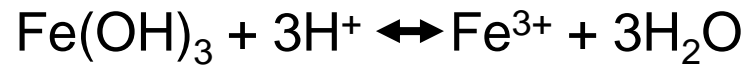
Ferrous malate



Cu(I)-Atx1



$\pi\chi$



αδιάλυτο

διαλυτο

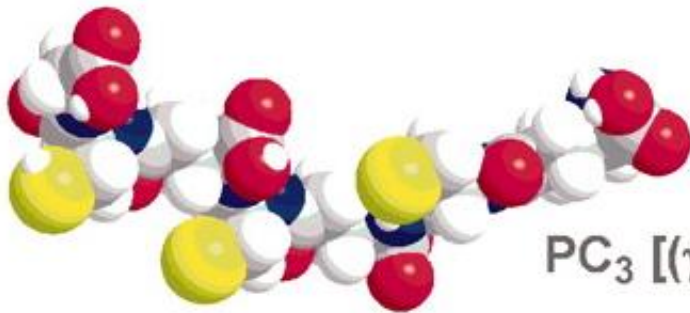
*citrate*



# Φυτοχηλατίνες και μεταλλοθειονίνες

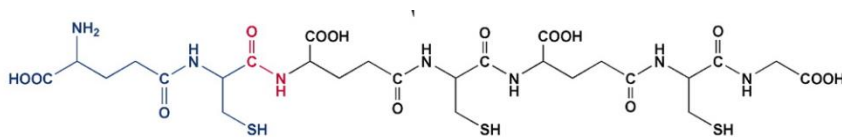
## Phytochelatins

Πεπτίδια πλούσια σε θείο που συνθέτονται από γλουταθειόνη. Ο κυριος ρόλος τους είναι στην προστασία από περίσσεια μεταλλων- συσσώρευση στο χυμοτόπιο

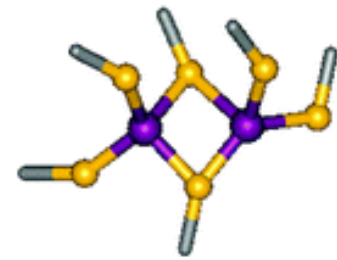


### Phytochelatin

Yellow= sulfur  
Red = oxygen  
Blue = nitrogen  
Grey = carbon  
White = hydrogen



## Metallothioniens

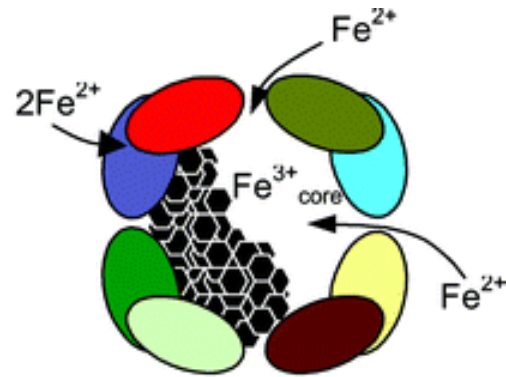
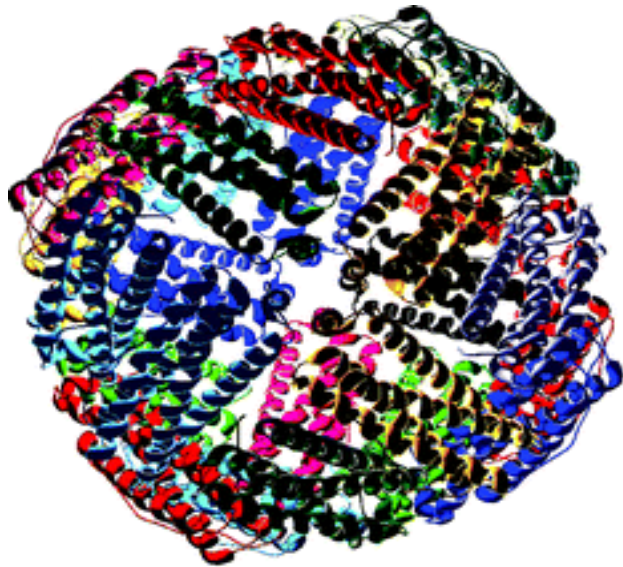


Domain 1 of wheat E<sub>C</sub> (2I62)  
Zn<sub>2</sub>Cys<sub>6</sub>

Μικρές πρωτεΐνες πλούσιες σε κυστεΐνη που κωδικοποιούνται από γονίδια με ρόλο στην αποθήκευση μεταλλων και στην αποτοξικοποίηση

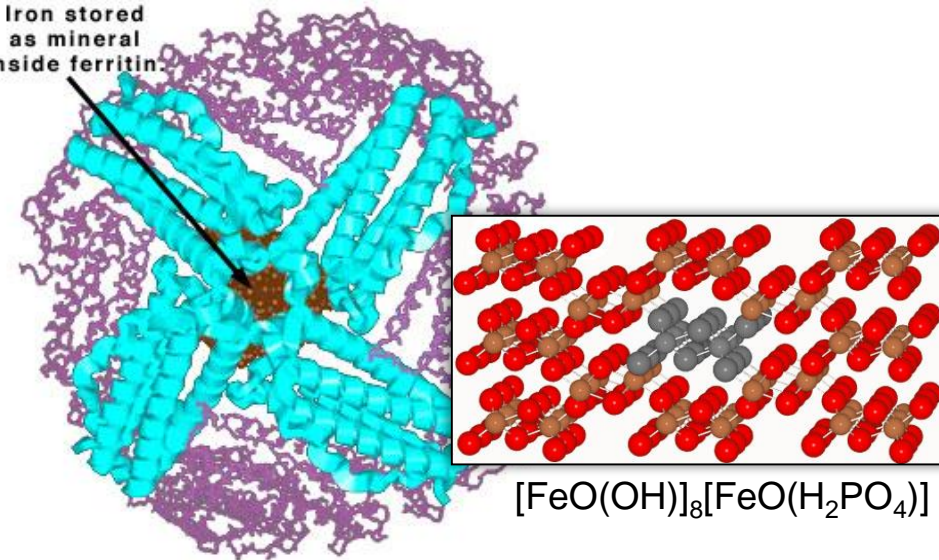


# Φερριτίνες: αποθήκευση και αποτοξικοποίηση



Για την αποθήκευση του ο  $\text{Fe}^{2+}$  οξειδώνεται σε αδιάλυτο  $\text{Fe}^{3+}$

Iron stored as mineral inside ferritin



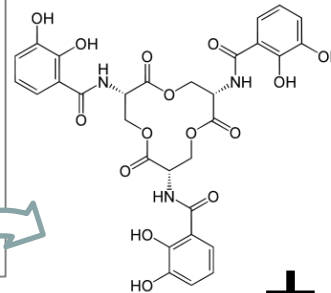
Οι φερριτίνες των πλαστιδίων μπορούν να αποθηκεύσουν το 80% του συνολικού σιδήρου του φύλλου



# Σιδηροφόρα

Δομική ποικιλομορφία.  
Μικρά μόρια που  
δεσμεύουν μέταλλα

1. Σε συνθήκες έλλειψης σιδήρου τα βακτήρια και άλλοι οργανισμοί εκκρίνουν σιδηροφόρα.



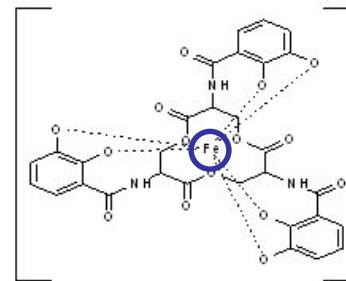
+



2. Τα σιδηροφόρα δεσμεύουν χηλικά το μέταλλο και το διατηρούν σε διάλυση



Πρόσληψη

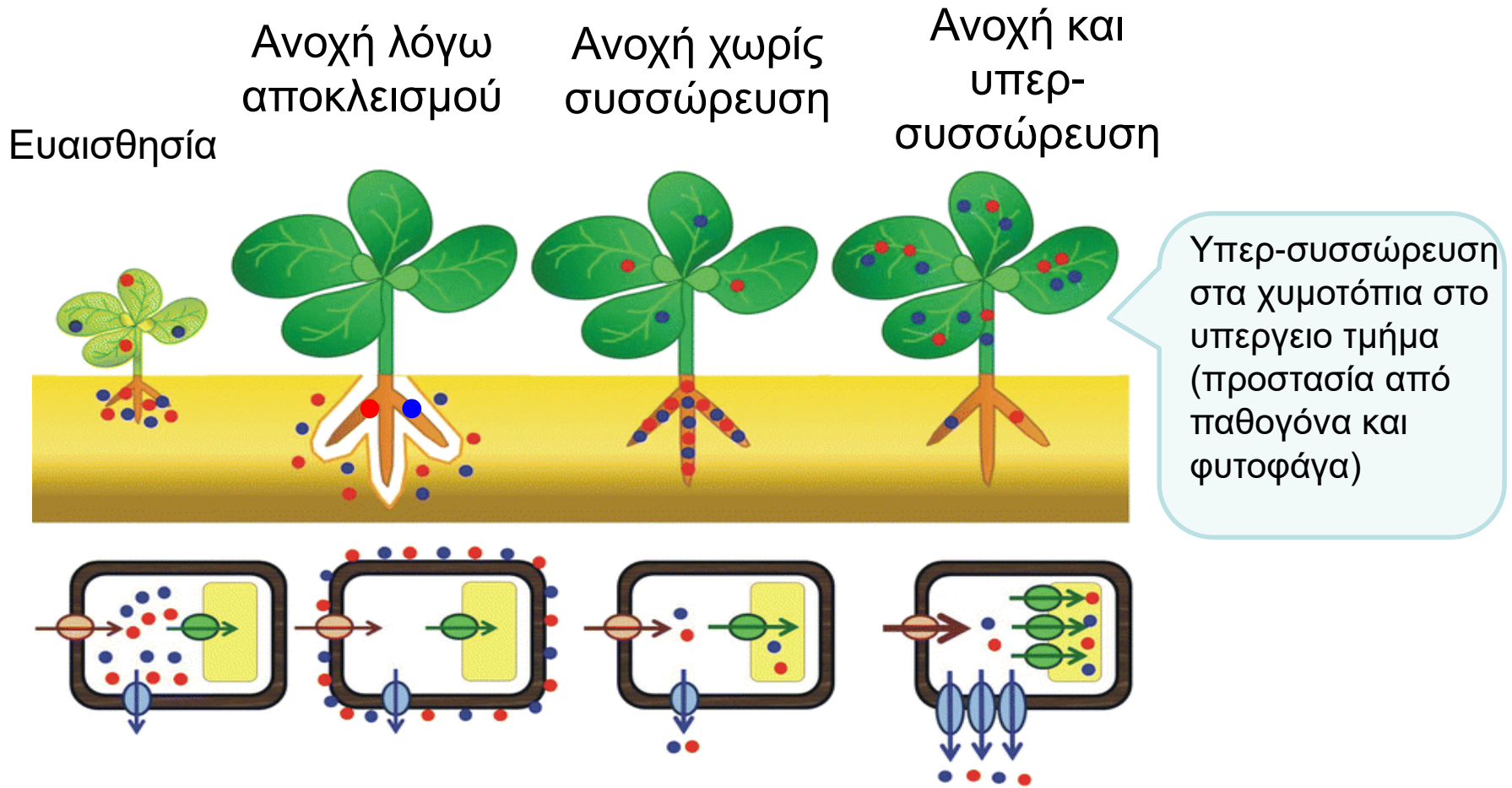


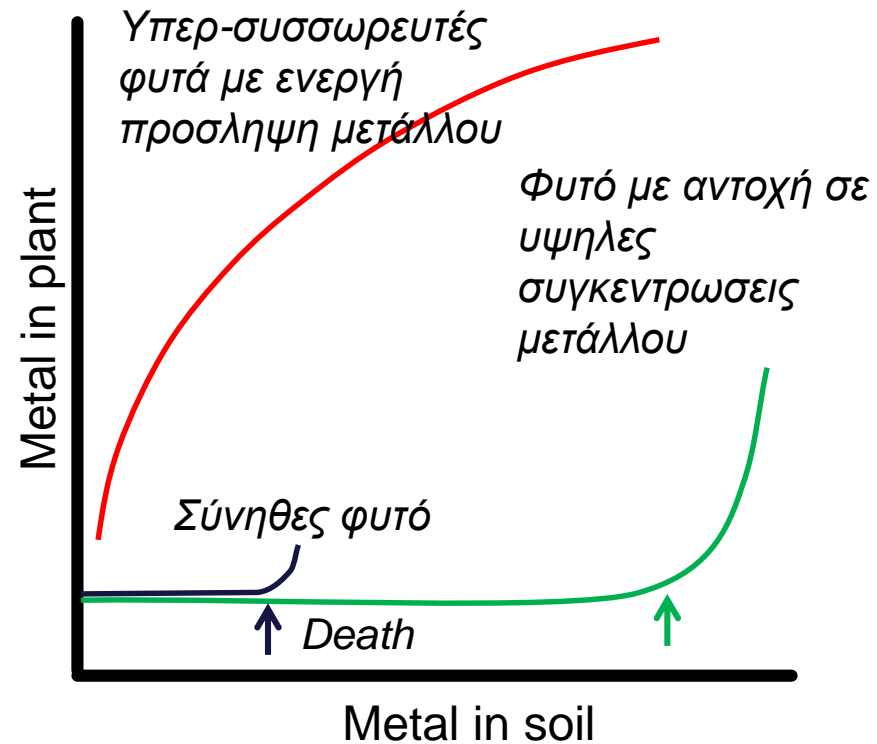
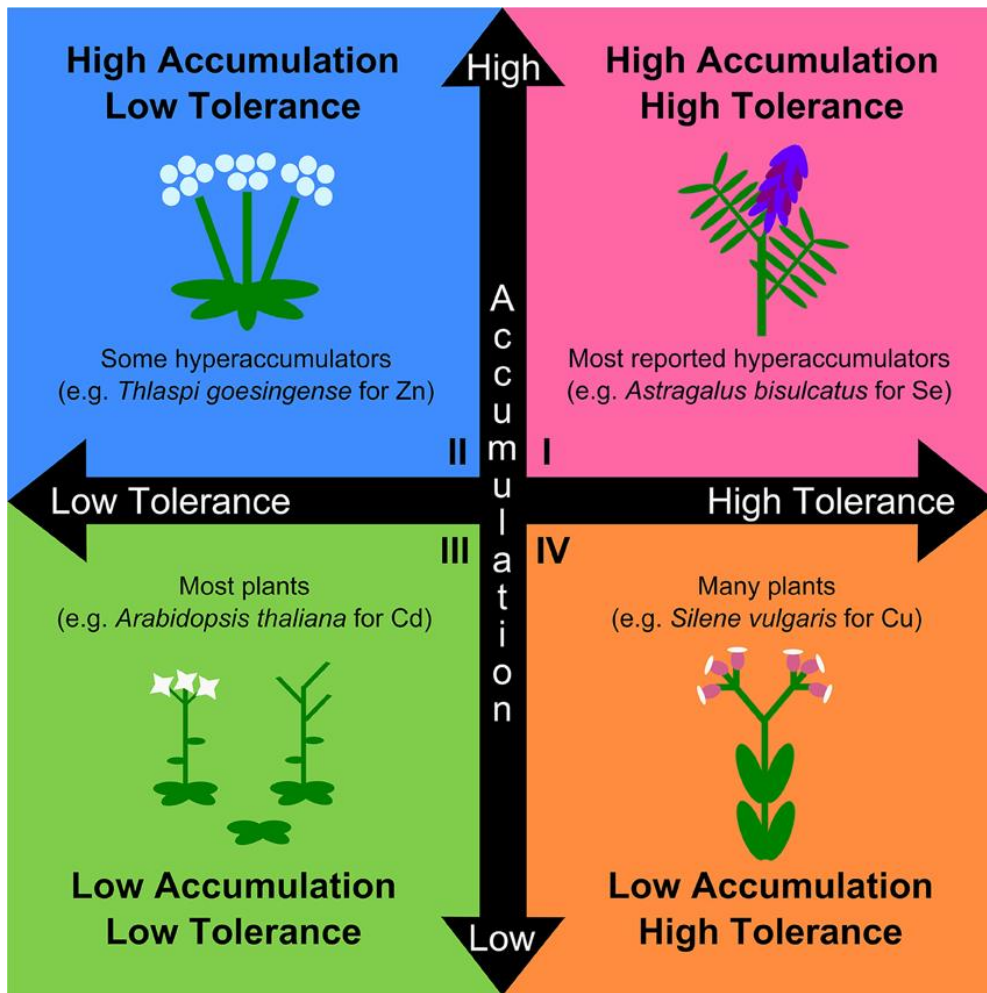
*Fe-enterobactin*

3. Το σύμπλεγμα σιδηροφόρου-μετάλλου εισάγεται στο κύτταρο

- ❖ Έκκριση πρωτονίων για τη διαλυτοποίηση του σιδήρου
- ❖ Έκκριση χηλικών ενώσεων (π.χ. καφεϊκό οξύ, κιτρικό οξύ, μηλικό οξύ κ.α.)
- ❖ Έκκριση φυτοσιδηροφόρων (π.χ. αβενικό οξύ- στα σιτηρά)

# Ανοχή σε βαρέα μεταλλα και συσσώρευση





## Υπερσυσσωρευση Ni

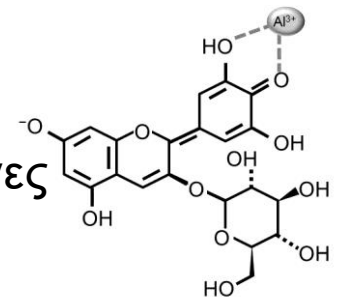


~ 16% nickel *Phyllanthus balgooyi*.

## Υπερσυσσωρευση Al



Μεταλλο-ανθοκυανίνες





## *Αφομοίωση –μεταφορά βαρέων μετάλλων*

- ❖ Κινητοποίηση μετάλλων στη ριζόσφαιρα (έκκριση οργανικών οξέων /φυτοσιδηροφόρων)
- ❖ Μεταφορά και δημιουργία συμπλόκων στο κυτταρόπλασμα
  - αποτοξίνωση ή/και μεταφορά με πρόσδεση σε ligands, π.χ. οργανικά οξέα, αμινοξέα,
  - σε πολυπεπτίδια, π.χ. HSP,
  - σε μη πρωτεϊνικά πεπτίδια-θειόλες →φυτοχηλατίνες)
- ❖ Αποθήκευση στα χυμοτόπια
- ❖ Εκλυση στην ατμόσφαιρα-