

Οικολογική προσέγγιση του κόστους κυανογενέσεως στο *Trifolium repens*

Β. Νοϊτσάκης

Αριστοτέλειο Πανεπιστήμιο Θεσσαλονίκης, Τμήμα Δασολογίας και Φυσικού
Περιβάλλοντος, Τομέας Λιβαδοπονίας και Θηραμάτων, Εργαστήριο Δασικών
Βοσκοτόπων (236), Θεσσαλονίκη.

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Είναι γνωστό ότι ο κυανογενετικός φαινότυπος (Ac/Li) του λευκού τριφυλλίου (*Trifolium repens* L.) δεν βόσκειται από τα ζώα, ενώ η ακυανογενετική μορφή κατ' άλλους φυλή (ac/li), βόσκειται έντονα. Παρ' όλα αυτά, οι δύο μορφές συνευρίσκονται σε πληθυσμούς του *Trifolium repens* με την ακυανογενετική μορφή όμως σε υψηλότερη συχνότητα. Η εξήγηση του φαινομένου πιθανόν να βρίσκεται στο κόστος της κυανογενέσεως, το οποίο φαίνεται να επηρεάζει δυσμενώς τις διάφορες παραμέτρους αυξησεως των φυτών και ιδιαίτερα την αναπαραγωγική αποτελεσματικότητα του λευκού τριφυλλίου. Μετρήσεις του αριθμού των ανθέων ανά φυτό πραγματοποιήθηκαν από τον Απρίλιο έως τον Αύγουστο σε κυανο-ακυανογενετικές μορφές του *Trifolium repens* οι οποίες είχαν φυτευθεί σε γλάστρες (όγκου 3L) σε μονοκαλλιέργεια και σε μίξη : αναλογίες 30:70 και 70:30 σε χαμηλές πυκνότητες (100, 150, 200, φυτά /m²) και σε μίξη : 70:30, 50:50, 30:70 σε υψηλές πυκνότητες (200, 400, 600 φυτά/m²). Τ' αποτελέσματα δείχνουν ότι : (α) ο αριθμός των ανθέων / φυτό μειώνεται συναρτήσει της πυκνότητας και μάλιστα ταχύτερα στην κυανογενετική μορφή, (β) ο αριθμός των ανθέων /φυτό μετά την πρώτη κοπή εμφανίζεται αυξημένος κυρίως στην ακυανογενετική μορφή και (γ) η μίξις φαίνεται να ευνοεί την παραγωγή ανθέων στην ακυανογενετική μορφή.

Λέξεις κλειδιά : Ακυανογένεση, κυανογένεση, παραγωγή, πυκνότης.

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Από πολλά χρόνια είναι γνωστό (Ware, 1925) ότι στους φυσικούς πληθυσμούς του *Trifolium repens* L. εμφανίζεται κυανογενετικός πολυμορφισμός. Υπάρχουν δηλαδή δύο μορφές, κατ' άλλους φυλές, του *Trifolium repens* εκ των οποίων η μιν μία παράγει υδροκυάνιο μόλις τα φύλλα πληγωθούν από οποιαδήποτε αιτία (κυρίως βόσκηση) και ονομάζεται κυανογενετική, η δε άλλη δεν παράγει υδροκυάνιο και ονομάζεται ακυανογενετική. Γενικά η ύπαρξη κυανογενετικής μορφής προϋποθέτει γλυκοσιδίο (λιναμαρίνη ή λοτοστραλίνη, Ac/ac) και υδρολυτικό ένζυμο (λιναμαράση, Li/li) Επομένως κάθε φαινότυπος Ac - / Li - θα περιέχει μεγάλη ποσότητα υδροκυανίου. Η βιοχημική και γενετική ερμηνεία του φαινομένου της κυανογενέσεως αναφέρεται από πολλούς ερευνητάς (Corkill, 1942. Daday, 1954. Daday, 1955. Πανέτσος, 1979. Kakes, 1990). Εκείνο το οποίο από πρακτικής απόψεως ενδιαφέρει είναι η κατανομή των δύο μορφών μέσα στους φυσικούς πληθυσμούς.

Έχει δειχθεί ότι η ακυανογενετική μορφή του *Trifolium* βόσκειται επιλεκτικά από τα φυτοφάγα ζώα (Angreasing, 1974. Dritschilo et al, 1979) υφισταμένη ένα είδος πίεσεως φυσικής επιλογής, η οποία υποθέτουμε ότι προφανώς ευνοεί κατ' αυτό τον τρόπο την κυανογενετική μορφή (Horrill and Richards, 1986). Γι' αυτό τον λόγο στους φυσικούς πληθυσμούς θα αναμενόταν θεωρητικά τουλάχιστον η κυανογενετική μορφή να παρουσιάζει υψηλή συχνότητα σε σχέση με την βωσκομένη ακυανογενετική μορφή. Εντούτοις η κυανογενετική μορφή εμφανίζεται σε μικρότερη συχνότητα (Horrill and Richards, 1986) η οποία και παραμένει σταθερή από έτος σε έτος στην Νότια Γαλλία όπου η συχνότητα εμφανίσεως των δύο μορφών μελετήθηκε επισταμένως (Till-Bottrand et al, 1988).

Η αυξημένη συχνότητα της ακυανογενετικής μορφής, η οποία σε φυσικό λιβάδι στην περιοχή του St. Gervais d' Auvergne βρέθηκε 70% (στα εκατό άτομα του είδους τα 70 ήταν ακυανογενετικά) μπορεί βέβαια ν' αποδίδεται σε κλιμακικά και εδαφικά stress, τα οποία την ευνοούν (Foulds and Young, 1977) θεωρητικά όμως τουλάχιστον σημαίνει αυξημένη προσαρμοστική ή

επιλογική αξία, αριθμητική έκφραση της οποίας είναι ο αριθμός απογόνων (Harper, 1977. Πανέτσος, 1979).

Το πρόβλημα που τείνει λοιπόν να προσεγγίσει αυτή η εργασία είναι κατά πόσον η αναπαραγωγική ικανότητα της ακυανογενετικής μορφής μπορεί να εξηγήσει την επιλογική αξία της σε σχέση με την κυανογενετική μορφή.

ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

Το πείραμα πραγματοποιήθηκε στο πειραματικό πεδίο του C.E.P.E.-C.N.R.S. στο Montpellier από τον Απρίλιο ως τον Σεπτέμβριο του 1989.

Άτομα του *Trifolium repens* μαζί με στόλονες και το συνοδό ριζικό σύστημα συλλέχθηκαν από ημι-φυσικά λιβάδια της περιοχής St. Gervais d' Auvergne του κεντρικού ορεινού όγκου της Γαλλίας και διαχωρίστηκαν συμφώνως προς την κυανογενετική τους αντίδραση σε δύο ομάδες την κυανογενετική (Tc) και την ακυανογενετική (Ta).

Άτομα συνοδευόμενα από στόλονες 3,5 cm και από τις δύο ομάδες επιλέχθηκαν τυχαία και φυτεύθηκαν σε γλάστρες (3L) σε δύο ομάδες πυκνοτήτων : την χαμηλή συνολική πυκνότητα (100, 150 και 220 φυτά / m²) με μια σχετική συχνότητα ακυανογενετικής / κυανογενετικής μορφής σε κάθε γλάστρα και πυκνότητα 10/0, 7/3, 3/7, 0/10 και την υψηλή συνολική πυκνότητα (200, 400 και 600 φυτά / m²) με μια σχετική συχνότητα 10/0, 7/3, 5/5, 3/7 και 0/10 για κάθε γλάστρα και πυκνότητα.

Οι γλάστρες δέχονταν κανονική άρδευση καθόλη την διάρκεια του πειράματος από τον Μάιο ως τον Σεπτέμβριο. Στις 10/6, 5/7 και 1/8 για τη χαμηλή πυκνότητα και 7/7, 1/8 και 21/8 για την υψηλή πυκνότητα προς της κοπής κάθε ατόμου εντός της γλάστρας, μετρήθηκε ο αριθμός των παραχθέντων ανθέων σε κάθε άτομο γλάστρας. Εν συνεχεία υπολογίστηκε ο μέσος όρος αριθμού ανθέων που αντιστοιχούσε σε κάθε συνολική πυκνότητα (100, 150, 200, 220, 400, 600 φυτά / m²) όπως και σε σχετική συχνότητα συνολικής πυκνότητας (Noitsakis and Jacquard, 1992).

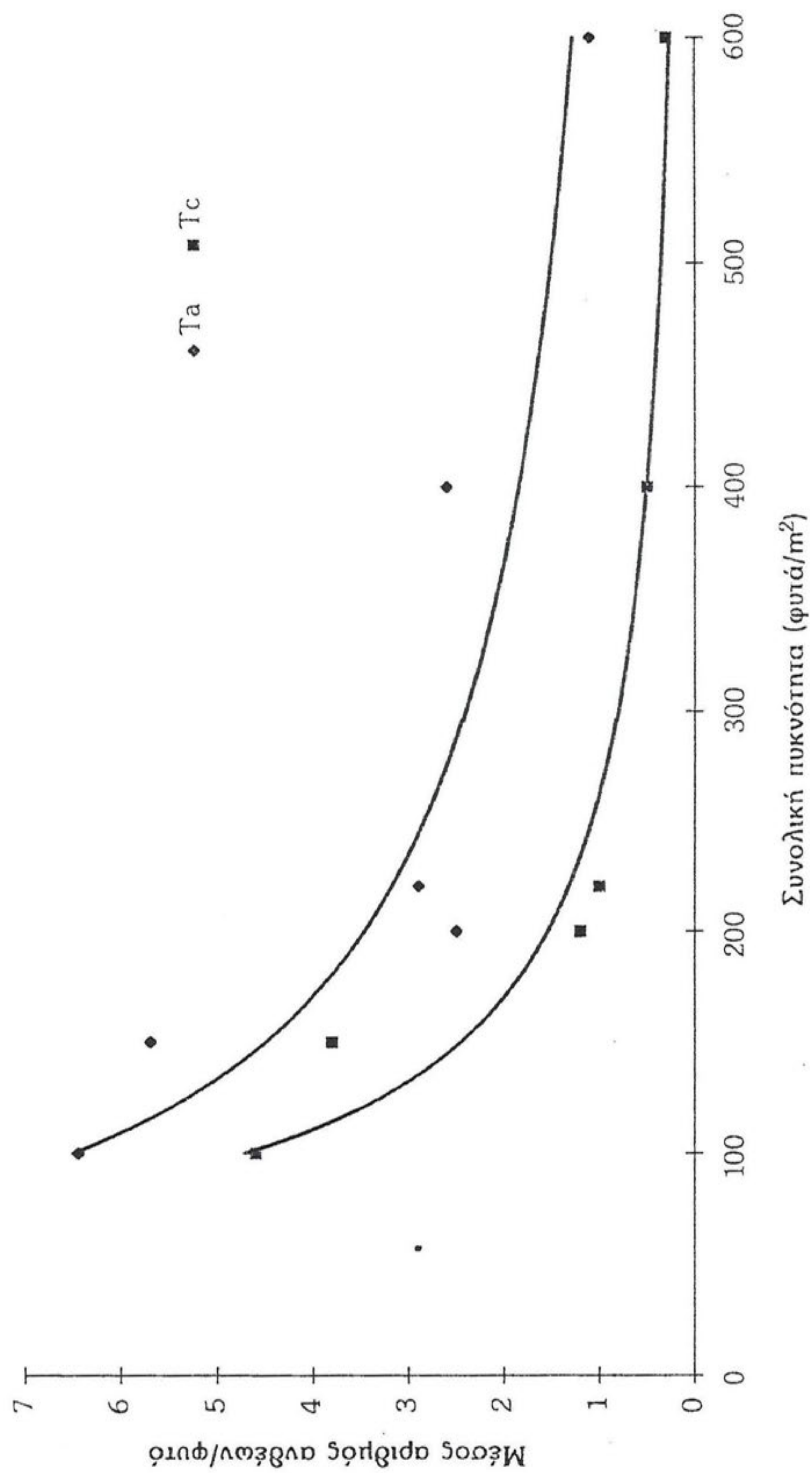
ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ - ΣΥΖΗΤΗΣΗ.

Η αύξηση της πυκνότητας προκαλεί κατά γενικό κανόνα κάποια μείωση των αυξητικών παραμέτρων και ιδίως της παραγωγής ξηράς ουσίας ανά φυτό λόγω ενδοειδικού ανταγωνισμού (Jacquard, 1968. Jacquard, 1968a). Όντως, όσο αυξάνεται ο αριθμός των φυτών στην γλάστρα τόσο μειώνεται ο παραγόμενος αριθμός ανθέων ανά φυτό στην κυανογενετική και στην ακυανογενετική μορφή και μάλιστα κατά εκθετικό τρόπο (Εικ. 1). Το αξιοσημείωτο είναι ότι η κυανογενετική μορφή έδωσε λιγότερα άνθη ανά φυτό σε κάθε πυκνότητα και είχε μεγαλύτερη τάση μείωσης των ανθέων ανά φυτό καθώς η πυκνότητα αυξανόταν.

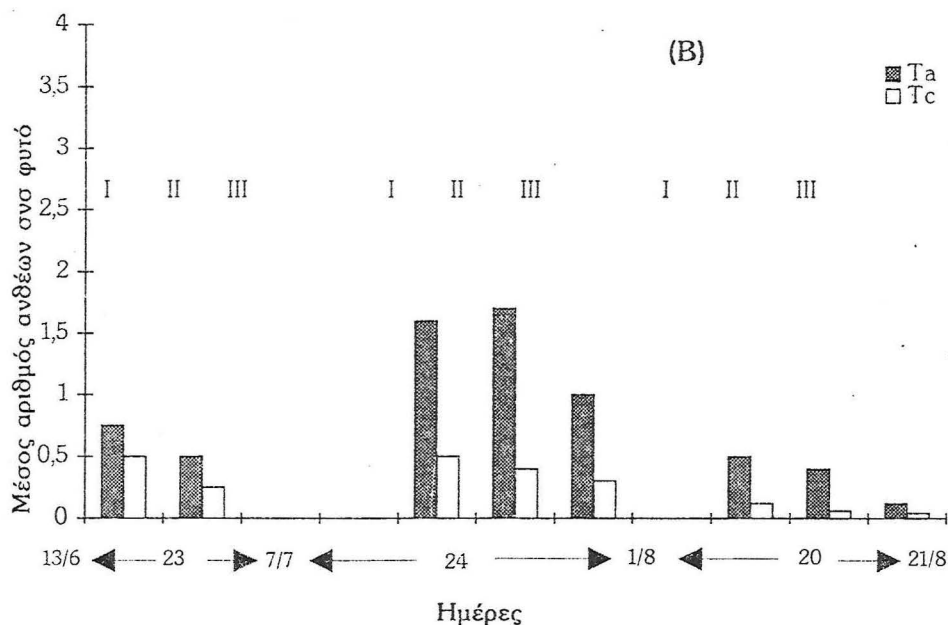
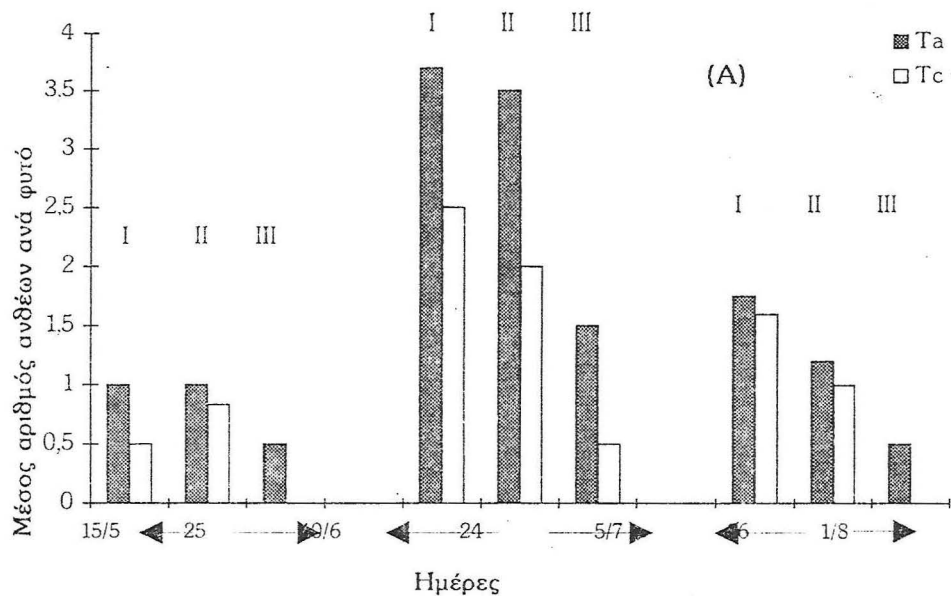
Η Εικ. 2 δείχνει την επίδραση τριών παραγόντων στην παραγωγή ανθέων: της ημερομηνίας κοπής, της συνολικής πυκνότητας και του locus Ac - Li - στις χαμηλές (Εικ. 2α) και στις υψηλές πυκνότητες

(Εικ. 2β). Μετά από την πρώτη κοπή στις 10/6 για τις χαμηλές πυκνότητες και στις 7/7 για τις υψηλές πυκνότητες, η παραγωγή ανθέων φαίνεται να αυξάνεται με την ακυανογενετική μορφή να υπερτερεί αισθητά της κυανογενετικής μορφής. Η δεύτερη κοπή στις χαμηλές πυκνότητες που έλαβε χώρα στις 5/7 φαίνεται να τείνει να διατηρήσει την παραγωγή ανθέων και στις δύο μορφές (Εικ.2α) ενώ στις υψηλές πυκνότητες, η δεύτερη κοπή (1/8) δεν φαίνεται να ευνοεί την παραγωγή ανθέων. Μειωμένος αριθμός παραγομένων ανθέων από τις κυανογενετικές μορφές έχει παρατηρηθεί και από άλλους ερευνητές στο *Trifolium repens* (Kake, 1989. Kake, 1990 Noitsakis and Jacquard, 1992).

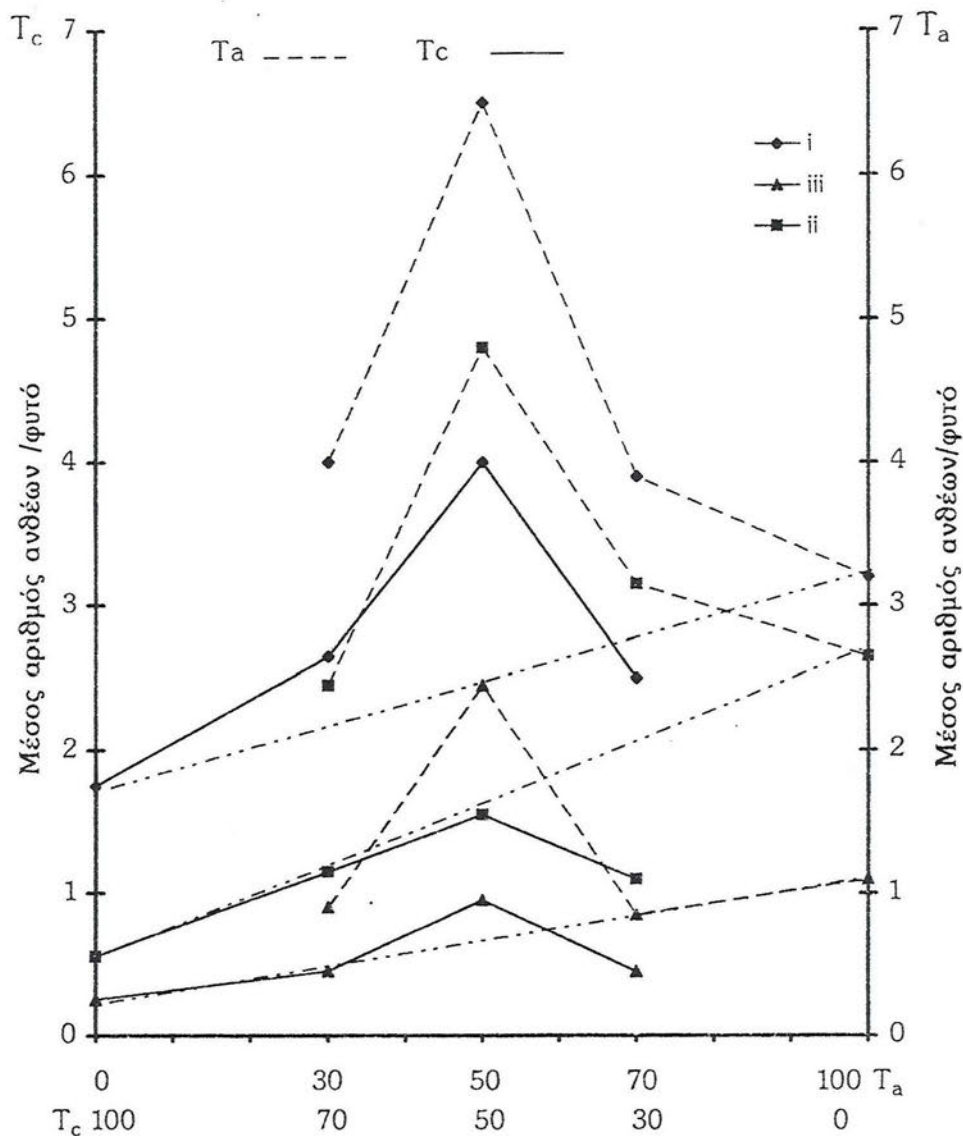
Η επίδραση της σχετικής συχνότητας των μορφών στην παραγωγή ανθέων φαίνεται στην εικόνα 3. Η μίξις των δύο μορφών δείχνει να ευνοεί την παραγωγή ανθέων ανά φυτό τουλάχιστον στην αναλογία 50/50, με την ακυανογενετική μορφή να υπερτερεί κατά πολύ στην παραγωγή ανθέων σε σχέση με την κυανογενετική. Αυτό υποδηλώνει κατά κάποιο τρόπο ότι η γειτονία των δύο μορφών εξυπηρετεί την συνεργασία (cooperation) στην παραγωγή ανθέων (Jacquard, 1968).



Εικ. 1. Μεταβολή του αριθμού ανθέων ανά φυτό συναρτήσει της συνολικής πυκνότητας φυτών/m² για την κυανογενετική (Ta) και ακυανογενετική (Tc) μορφή του *Trifolium repens* L. Οι τιμές των ανθέων είναι το άθροισμα αυτών που βρέθηκαν προ των τριών κοπών.



Εικ. 2. Μεταβολές του παραγόμενου μέσου αριθμού ανθέων ανά φυτό στην κυανογενετική (Tc) και ακυανογενετική μορφή (Ta) του *Trifolium repens* σε καθαρή καλλιέργεια 10/0 και 0/10 που μετρήθηκαν 10/6, 5/7 και 1/8 στις χαμηλές πυκνότητες (I = 100, II = 150 και III = 220 φυτά/m²) (A) και 7/7, 1/8 και 21/8 στις υψηλές πυκνότητες (I = 200, II = 400 και III = 600 φυτά/m²) (B).



Σχετική συχνότητα φυτών

Εικ. 3. Επίδραση της σχετικής συχνότητας με την οποία εμφανίζονται οι δύο μορφές στην γλάστρα επί της παραγωγής μέσου αριθμού ανθέων ανά φυτό. Οι τιμές των ανθέων είναι το άθροισμα του μέσου αριθμού που μετρήθηκαν προ των τριών κοπών στις υψηλές πυκνότητες (I = 200, II = 400, III = 600 φυτά/m²).

Πάντως ανεξαρτήτως της ολικής ή σχετικής, της υψηλής ή της χαμηλής πυκνότητας, ή της ημερομηνίας κοπής φαίνεται ότι η κυανογένεση επηρεάζει αρνητικά την παραγωγή των ανθέων (Foulds and Grime, 1972. Dirzo and Harper, 1982b). Εξάιρεση αποτελούν τα συμπεράσματα του Daday (1965) κατά τον οποίον η επίδραση της κυανογένεσως επί του αριθμού των ανθέων στο *Trifolium repens* είναι ευνοϊκή κάτω από συνθήκες ξηρασίας και υψηλής θερμοκρασίας.

Αν δεχθούμε ότι η κυανογένεση ανήκει στο χημικό σύστημα άμυνας των φυτών κατά των φυτοφάγων ζώων, το ερώτημα που ανακύπτει είναι : κατά πόσο η ωφέλεια που προέρχεται απ' αυτό το σύστημα άμυνας, δηλαδή η μικρή επιλεκτική πίεση βοσκήσεως, απαιτεί υψηλό κόστος παραγωγής λιναμαρίνης και λιναμαράσης (κατανάλωση ενέργειας) το οποίο κόστος μεταφράζεται σε παραγωγή μικρότερου αριθμού ανθέων ανά φυτό, και επομένως εμφανίζει μικρή προσαρμοστική ή επιλογική αξία. Έχει αναφερθεί (Kakes, 1989) ότι το κόστος 1 mole ή 247,2 mg λιναμαρίνης είναι 109 mole ATP, που είναι ένα υψηλό κόστος. Αν θα θέλαμε να συζητήσουμε το κόστος αυτό σε πιο πρακτικό επίπεδο, θεωρούμε ότι η συγκέντρωση της λιναμαρίνης είναι περίπου 21 mg /g ξηρού βάρους των φύλλων του *Trifolium repens* και το μέσο βάρος των φύλλων είναι 11,7 g. Τότε υπολογίζεται, ότι τα 245 mg λιναμαρίνης (11,7 X 21) απαιτούν κατανάλωση ενέργειας 5 KJ. (Kakes, 1989). Κατά πόσο αυτά τα 5 KJ θα χρησιμοποιούνται για την παραγωγή ανθέων αυτό είναι ένα άλλο έρωτημα που χρήζει περαιτέρω έρευνας για ν' απαντηθεί σωστά. Πάντως είναι εμφανές ότι η παραγωγή υδροκυανίου ως ουσίας προστατευτικής από την βόσκηση απαιτεί ενέργεια η οποία πιθανώς να χρησιμοποιείτο κατά το στάδιο της εγγενούς αναπαραγωγής για την παραγωγή ανθέων επηρεάζοντας έτσι την προσαρμοστική αξία της κυανογενετικής μορφής.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Angreessing, J. P. A. 1974. Selective eating of the acyanogenic form of *Trifolium repens*. *Heredity*, 32 : 73 - 83.
- Corkill, L. 1942. Cyanogenesis in white clover (*Trifolium repens* L.). The inheritance of cyanogenesis. *N. Z. J. Sci. Techn.*, 233 : 178 - 193.
- Daday, H. 1954. Gene frequencies in wild populations of *Trifolium repens*. J. Distribution by latitude. *Heredity*, 8 : 61 - 78.
- Daday, H. 1955. Cyanogenesis in strains of white clover (*Trifolium repens* L.) *J. Brit. Grass. Soc.* 10 : 266 - 274.
- Dirzo, R. and Harper, J. L. 1982b. Experimental studies on slug - plant interactions IV. The performance of cyanogenic and acyanogenic morphs of *Trifolium repens* L. in the field. *Journ. Ecol.*, 70 : 119 - 138.
- Dritschilo, W., Krummel, J. Nafus, D. and Pinental, D. 1979. Herbivorous insects colonising cyanogenic and acyanogenic *Trifolium repens*. *Heredity*, 42 : 49 - 56
- Foulds, W. and Grime, J. P. 1972. The response of cyanogenic and acyanogenic phenotypes of *Trifolium repens* L. to soil moisture supply. *Heredity*, 28 : 181 - 187.
- Foulds, W. and Young, J. 1977. Effect of frosting, moisture stress and potassium cyanide on the metabolism of cyanogenic and acyanogenic phenotypes of *Lotus corniculatus* L. and *Trifolium repens* L. *Heredity*, 38 : 19 - 24.
- Harper, J. L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press. London N. York. pp892.

Horrill, J. C. and Richards, A. J. 1986. Differential grazing by the mollusc *Arion hortensis* Fer. on cyanogenic and acyanogenic seedlings of the white clover, *Trifolium repens* L. *Heredity*, 56 : 277 - 281.

Jacquard, P. 1968. Etude des relations sociales dans les peuplements vegetaux : Cas particulier de quelques graminees et legumineuses pluriannuelles. These. No d' Enregis. au CNRS A. O. 2217 Montpellier.

Jacquard, P. 1968a. Manifestation et nature des relations sociales chez les vegetaux superieurs. *Oecol. Planta.*, III, : 137 - 168

Noitsakis, B. and Jacquard, P. 1992. Competition between cyanogenic and acyanogenic morphs of *Trifolium repens* L. *Theor. Appl. Genet.*, 83 : 443 - 450.

Πανέτοος, Κ. 1979. Γενετική και βελτίωση δασοπονικών ειδών. Θεσσαλονίκη. Pp

Till - Bottrand, Kakes, P. and Domme, B. 1988. Variable phenotypes and stable distribution of the cyanotypes of *Trifolium repens* L. in Southern France. *Acta Oecolog.*, 4 : 393 - 404.

Ware, W. M. 1925. Experiments and observations of forms and strains of *Trifolium repens* L. *J. Agric. Sci.*, 15 : 47 - 67.

Ecological approach of cyanogenesis cost in *Trifolium repens*

B. Noitsakis

Aristotle University of Thessaloniki
Faculty of Forestry and Natural Environment
Department of Range and Wildlife Science (236)
54006 Thessaloniki - Greece

SUMMARY

The acyanogenetic form (ac / li) of *Trifolium repens* is more grazed than the cyanogenetic form (Ac / li) although the acyanogenetic form is more frequent in the *Trifolium's* populations. This fact could be explained by the cyanogenetic cost which seems to affect all the parameters of growth especially the ability of the reproduction of *Trifolium repens*. Measurements of flowers' number per plant took place from April till August, in plants which were planted in pots of 3L volume , in pure stand and in mixed (under low density were 100, 150, 200 plant / m² and under high density 200, 400, 600 plant / m²). The results of these experiments were the following :

(a) The number of flowers per plant decreased vs the density faster in the cyanogenetic form than the acyanogenetic one.

(b) The number of flowers per plant after the first cutting seems to be increased especially in the acyanogenetic form and

(c) The mixture of the two forms seems to favor the production of flowers in the acyanogenetic form.

Key words : Acyanogenetic, cyanogenetic, production, density.