

ΠΡΟΤΑΣΗ ΔΙΔΑΚΤΟΡΙΚΗΣ ΔΙΑΤΡΙΒΗΣ

του

Γεώργιου Αδαμίδη

Θέμα της διδακτορικής έρευνας

Οικολογία σερπεντινικών εδαφών: οικοσυστημικές διεργασίες, λειτουργικά χαρακτηριστικά ειδών και διερεύνηση της λειτουργίας της υπερσυσσώρευσης μετάλλων στο ενδημικό είδος της Λέσβου *Alyssum lesbiacum*.

Περίληψη

Το αντικείμενο της παρούσας διατριβής, που αφορά στην οικολογία των σερπεντινικών εδαφών, διαρθρώνεται σε τρία επίπεδα μελέτης: (α) σε γενετικό επίπεδο θα προσδιοριστούν διαφορές στη δομή των πληθυσμών του ενδημικού είδους της Λέσβου *Alyssum lesbiacum*, που είναι υπερσυσσωρευτής νικελίου, (β) σε επίπεδο πληθυσμού, θα εξεταστούν διαφορές στη φαινολογία και στην αναπαραγωγική εκροή των διακριτών πληθυσμών του *A. lesbiacum* καθώς και στα λειτουργικά χαρακτηριστικά ειδών που απαντώνται σε σερπεντινικά και μη σερπεντινικά εδάφη και (γ) σε επίπεδο κοινότητας και οικοσυστήματος θα διερευνηθούν διαφορές στη δομή της βλάστησης και σε βασικές οικοσυστημικές διεργασίες (παραγωγικότητα, αποδόμηση) σε σερπεντινικά και μη σερπεντινικά εδάφη. Σε επίπεδο εφαρμογής, θα διερευνηθεί η ικανότητα φυτοεξαγωγής νικελίου από το *A. lesbiacum*, με στόχο τη χρήση του στη φυτοεξυγίανση ρυπασμένων εδαφών.

1. Βιβλιογραφική ανασκόπηση – Ερευνητικές υποθέσεις

Τα σερπεντινικά εδάφη αποτελούν γεωγραφικά ορισμένες ασυνέχειες στο χώρο^{1,2} και θεωρούνται αφιλόξενα περιβάλλοντα για τα φυτά, λόγω των πολλαπλών περιορισμών που παρουσιάζουν^{1,3}: 1) χαμηλή αναλογία ασβεστίου προς μαγνήσιο 2) ανεπάρκεια βασικών μακροθρεπτικών και 3) υψηλές συγκεντρώσεις βαρέων μετάλλων. Οι ασυνήθιστες συνθήκες των σερπεντινικών εδαφών έχουν σαφή επίδραση στα χαρακτηριστικά των φυτοκοινοτήτων που υποστηρίζουν⁴: (α) μειωμένη παραγωγικότητα, (β) υψηλά επίπεδα ενδημισμού και (γ) διακριτούς τύπους βλάστησης σε σχέση με αυτούς των γειτονικών μη-σερπεντινικών περιοχών¹.

Η έρευνα για τα σερπεντινικά εδάφη σχετίζεται σε μεγάλο βαθμό με τους υπερσυσσωρευτές μετάλλων, δηλαδή τα φυτικά είδη που αποθηκεύουν στα υπέργεια τμήματα τους συγκεντρώσεις μετάλλων έως και πάνω από 2% του ξηρού τους βάρους⁵. Η ικανότητα επιβίωσης των φυτών αυτών σε πλούσια σε βαρέα μέταλλα περιβάλλοντα, είναι αποτέλεσμα ισχυρών εξελικτικών πιέσεων εκατομμυρίων ετών⁶. Εξελικτικά, οι υπερσυσσωρευτές ανέπτυξαν βιολογικούς μηχανισμούς με τους οποίους μπορούν να αποθηκεύουν και να εξουδετερώνουν τα μέταλλα στους ιστούς τους⁷. Πέραν της αξιοσημείωτης αυτής προσαρμογής, τα συγκεκριμένα είδη μπορούν να αποτελέσουν τη βέλτιστη επιλογή από οικονομική, περιβαλλοντική και κοινωνική άποψη, για την αποκατάσταση ρυπασμένων, με βαρέα μέταλλα, εδαφών⁸.

Πάνω από 50 είδη-υπερσυσσωρευτές νικελίου του γένους *Alyssum*, αποκλειστικά εμφανιζόμενα σε σερπεντινικά εδάφη, έχουν καταγραφεί⁹. Το είδος *Alyssum lesbiacum* (P.Candargy) Rech.f. είναι ενδημικό είδος των σερπεντινικών εδαφών της Λέσβου¹⁰ και είναι υπερσυσσωρευτής νικελίου⁹.

Η προτεινόμενη έρευνα αναλύεται στις παρακάτω ερευνητικές υποθέσεις προς έλεγχο:

1. **Η δομή των κοινοτήτων που αναπτύσσονται στα σερπεντινικά εδάφη θα διαφέρει σημαντικά από αυτή των γειτονικών μη-σερπεντινικών εδαφών.**
Τα σερπεντινικά εδάφη υποστηρίζουν διακριτές κοινότητες σε όρους δομής

και σύνθεσης ειδών, σε σχέση με άλλα υποστρώματα¹¹ : χαμηλή φυτοκάλυψη, μειωμένοι ρυθμοί αύξησης, χαμηλές πυκνότητες μικρού μεγέθους ειδών, υψηλά ποσοστά ειδών αποκλειστικά εμφανιζόμενων σ' αυτά¹² .

2. **Τα επίπεδα παραγωγικότητας των σερπεντινικών εδαφών αναμένεται να είναι χαμηλότερα σε σχέση με αυτά των μη-σερπεντινικών.** Η χαμηλή παραγωγικότητα αποτελεί κυρίαρχο χαρακτηριστικό της βλάστησης των σερπεντινικών εδαφών¹, αποδιδόμενη κυρίως στην έλλειψη μακροθρεπτικών¹³ και στη χαμηλή αναλογία ασβεστίου προς μαγνήσιο¹⁴ .
3. **Οι υψηλές συγκεντρώσεις βαρέων μετάλλων στη φυλλοστρωμή θα έχουν αρνητική επίδραση στο ρυθμό αποδόμησής της.** Παρόλο που ελάχιστα είναι γνωστά για την αποδόμηση φυτικού υλικού υψηλού περιεχομένου σε βαρέα μέταλλα¹⁵, θεωρείται ότι η αποδέσμευση των μετάλλων κατά την αποδόμηση μπορεί να έχει αρνητική επίδραση στις κοινότητες των αποδομητών¹⁶. Η αποδόμηση υλικών πλούσιων σε μέταλλα έχει δειχθεί ότι δεν διαφοροποιείται μεταξύ ρυπασμένων και μη ρυπασμένων περιβαλλόντων¹⁷. Ωστόσο, η παραπάνω υπόθεση δεν έχει ελεγχθεί ποτέ σε σερπεντινικά συστήματα και για στρωμή από φύλλα υπερσυσσωρευτών μετάλλων. Η υπόθεση ότι οι αποδομητές των σερπεντινικών εδαφών έχουν αναπτύξει περισσότερο ανθεκτικά στελέχη στα μέταλλα¹⁸, καθιστά πιθανή την ύπαρξη διαφοροποιήσεων στην αποδόμηση υλικού προερχόμενου από φυτά σερπεντινικών εδαφών, όταν αυτή πραγματοποιείται σε σερπεντινικά και μη-σερπεντινικά περιβάλλοντα.
4. **Τα είδη των σερπεντινικών εδαφών τείνουν να έχουν χαρακτηριστικά που τους επιτρέπουν την αποδοτικότερη χρήση των θρεπτικών, σε σχέση με τους αντίστοιχους οικότυπους τους από τα μη-σερπεντινικά εδάφη.** Αρκετά λειτουργικά χαρακτηριστικά των φύλλων εμπλέκονται στο 'φάσμα οικονομικών του φύλλου', το οποίο εκτείνεται από την γρήγορη πρόσληψη των πόρων ως την αποδοτική διατήρησή τους¹⁹. Τα ταχυαυξή είδη των πλούσιων σε θρεπτικά ενδαιτημάτων, εμφανίζουν ένα συνδυασμό υψηλών τιμών ειδικής φυλλικής επιφάνειας και περιεχόμενου αζώτου στα φύλλα τους, μειωμένης πυκνότητας ιστών (LDMC), υψηλών ρυθμών πρόσληψης άνθρακα και θρεπτικών και μικρής διάρκειας ζωής φύλλων. Αντίθετα χαρακτηριστικά

παρουσιάζουν τα είδη από ενδαιτήματα πτωχά σε θρεπτικά, στα οποία ο μέσος χρόνος παραμονής των θρεπτικών τείνει να μεγιστοποιείται μέσω της μακροβιότητας των οργάνων τους (ιδιαίτερα των φύλλων)²⁰.

5. **Τα επίπεδα γεωγραφικής απομόνωσης των πληθυσμών του *A. lesbiacum* επηρεάζουν τη γενετική ποικιλότητα εντός, και τη διαφοροποίηση μεταξύ των πληθυσμών του. Παράλληλα, η ισχυρή προσαρμογή σε ακραίες εδαφικές συνθήκες διαμορφώνει συγκεκριμένα γενετικά πρότυπα.** Η γενετική προσαρμογή μπορεί να συμβεί εντός ολίγων γενεών σε εδάφη πλούσια σε μέταλλα²¹. Ταυτόχρονα, η εξάπλωση ενός είδους σε διάσπαρτους και απομονωμένους πληθυσμούς, που αναπτύσσονται στις σερπεντινικές οικολογικές νήσους, διαμορφώνει χαμηλή γενετική ποικιλότητα μέσα στους πληθυσμούς και υψηλή διαφοροποίηση μεταξύ αυτών. Σε ενδημικά είδη των σερπεντινικών εδαφών έχει βρεθεί σημαντική διαφοροποίηση ακόμη και μεταξύ πληθυσμών που συνυπάρχουν στην ίδια περιοχή²². Ωστόσο, ελάχιστα είναι γνωστά για τη γενετική ποικιλότητα των ειδών-υπερσυσσωρευτών²³.
6. **Η ικανότητα συσσώρευσης νικελίου διαφοροποιείται μεταξύ των διακριτών πληθυσμών του *Alyssum lesbiacum*.** Για τον υπερσυσσωρευτή νικελίου *Alyssum lesbiacum* έχει μελετηθεί ο μηχανισμός υπερσυσώρευσης²⁴ και η κυτταρική διαμερισματοποίηση του νικελίου στους ιστούς του^{25,26}. Παρόλο που η ικανότητα υπερσυσώρευσής του στο πεδίο έχει πρόσφατα μελετηθεί, δείχνοντας σαφείς διαφοροποιήσεις μεταξύ των τεσσάρων πληθυσμών του είδους²⁷, η διαφοροποίηση στα επίπεδα ανοχής και στην ικανότητα συσσώρευσης νικελίου μεταξύ των πληθυσμών του δεν έχει μελετηθεί σε εργαστηριακές συνθήκες. Η ικανότητα συσσώρευσης νικελίου και η ανοχή στην τοξικότητα του μετάλλου έχουν ερευνηθεί για άλλα είδη του γένους *Alyssum*^{28,29} με κύριο στόχο τη χρήση τους για τη φυτοεξυγίανση ρυπασμένων εδαφών.

2. Έλεγχος ερευνητικών υποθέσεων: Προτεινόμενη μεθοδολογία

Έχουν καθοριστεί τέσσερις περιοχές μελέτης σε επίπεδο Λέσβου, οι οποίες θα χρησιμοποιηθούν στην συγκεκριμένη διδακτορική διατριβή. Οι περιοχές μελέτης

εμπερικλείουν ζεύγη σερπεντινικών και γειτονικών μη σερπεντινικών εδαφών. Η επιλογή των σερπεντινικών συστημάτων βασίστηκε στην παρουσία πληθυσμών του ενδημικού είδους της Λέσβου *Alyssum lesbiacum* και επαληθεύτηκε με μετρήσεις εδαφικών συγκεντρώσεων μετάλλων (π.χ. Ni, Cr, Fe, Zn)²⁷. Παρακάτω παρατίθεται η μεθοδολογία ανά κεφάλαιο της διδακτορικής διατριβής.

Τίτλος: Οικοσυστημικές διεργασίες και δομή των κοινοτήτων: διαφοροποιήσεις μεταξύ σερπεντινικών και μη-σερπεντινικών εδαφών.

Σκοπός: Η διερεύνηση διαφοροποιήσεων στη δομή, στην παραγωγικότητα και στην αποδόμηση των κοινοτήτων που αναπτύσσονται σε σερπεντινικά και μη-σερπεντινικά εδάφη (Υπόθεση 1^η, 2^η & 3^η αντίστοιχα).

Υλικά / μέθοδοι: Πλαίσια δειγματοληψίας θα οριστούν τόσο σε σερπεντινικά όσο και σε γειτονικά μη-σερπεντινικά εδάφη. Ο πλούτος των ειδών, η φυτοκάλυψη και το ύψος της κόμης κάθε πλαισίου θα καταγράφονται. Στο τέλος της αυξητικής περιόδου, θα πραγματοποιηθεί θερισμός της υπέργειας βιομάζας και ταξινόμησή της ανά είδος. Για το πείραμα αποδόμησης θα χρησιμοποιηθούν litterbags μεγέθους 10 x 10 cm, με οπές ανοίγματος 0,5 mm³⁰, τα οποία θα πληρωθούν με 1gr ξηρού βάρους φύλλων, προερχόμενο από τα κυρίαρχα είδη των κοινοτήτων των σερπεντινικών εδαφών. Τα litterbags θα τοποθετηθούν σε περιοχές με σερπεντινικά και μη-σερπεντινικά εδάφη. Επιπρόσθετα, με κατάλληλο πειραματικό χειρισμό, θα ελεγχθεί αν οι ρυθμοί αποδόμησης στις συνθέσεις ειδών διαφοροποιούνται σε σχέση με τους αναμενόμενους ρυθμούς αποδόμησης των μονοκαλλιεργειών τους (ύπαρξη συνεργιστικών ή ανταγωνιστικών φαινομένων)³¹. Ο ρυθμός αποδόμησης θα υπολογιστεί με τη συλλογή συγκεκριμένου αριθμού litterbags ανά τακτά χρονικά διαστήματα (3, 6, 9 μήνες) και μέτρηση του ποσοστού του εναπομείναντος υλικού.

Τίτλος: Λειτουργικά χαρακτηριστικά φύλλων ποωδών ειδών .

Σκοπός: Η διερεύνηση διαφοροποιήσεων στα λειτουργικά χαρακτηριστικά των φύλλων των ποωδών ειδών που παρουσιάζουν υψηλά επίπεδα αφθονίας σε κοινότητες σερπεντινικών και μη-σερπεντινικών υποστρωμάτων και η σύνδεση τους με τη χρήση πόρων από τα φυτικά είδη (Υπόθεση 4^η).

Υλικά / μέθοδοι: Θα πραγματοποιηθούν δειγματοληψίες φύλλων από τα πιο άφθονα είδη κάθε υποστρώματος στα οποία θα μετρηθούν τα κυριότερα λειτουργικά

χαρακτηριστικά (ειδική φυλλική επιφάνεια, περιεχόμενη ξηρή μάζα φύλλου, περιεχόμενη συγκέντρωση αζώτου, μήκος, πλάτος), βάσει πρότυπων πρωτοκόλλων³².

Τίτλος: Γενετική διαφοροποίηση και φαινολογική-μορφολογική μελέτη των πληθυσμών του ενδημικού είδους *Alyssum lesbiacum*.

Σκοπός: Η περιγραφή της γενετικής ποικιλότητας και διαφοροποίησης μεταξύ των τεσσάρων πληθυσμών του είδους *Alyssum lesbiacum* καθώς και η καταγραφή των σημαντικότερων χαρακτηριστικών του κύκλου ζωής των πληθυσμών αυτών (Υπόθεση 5^η).

Υλικά / μέθοδοι: Για τη γενετική έρευνα θα γίνει συλλογή φύλλων από 30 άτομα του *Alyssum lesbiacum*, αντιπροσωπευτικά για κάθε πληθυσμό. Θα πραγματοποιηθεί εκχύλιση DNA και ενίσχυση τμημάτων του με τη μέθοδο PCR και τη χρήση κατάλληλων εκκινητών. Με τη χρήση κατάλληλου λογισμικού θα υπολογιστούν μεγέθη ποικιλότητας εντός του κάθε πληθυσμού και διαφοροποίησης μεταξύ των πληθυσμών, ενώ θα γίνουν και χωρικές αναλύσεις για την περιγραφή των γεωγραφικών προτύπων της ποικιλότητας (συνεργασία με την “Ομάδα Γενετικής Πληθυσμών και Εξέλιξης”).

Για τη μελέτη της φαινολογίας του *Alyssum lesbiacum*, θα οριστούν πλαίσια δειγματοληψίας σε κάθε πληθυσμό. Σε κάθε πλαίσιο, δέκα άτομα σε επίπεδο αρτίβλαστου, θα σημανθούν και θα παρακολουθούνται μέχρι το στάδιο της διασποράς των σπερμάτων. Πέραν της καταγραφής της εμφάνισης των διακριτών φαινολογικών σταδίων, θα μετρηθούν χαρακτηριστικά των ατόμων που σχετίζονται με την αναπαραγωγική εκροή: αριθμός των ταξιανθιών, αριθμός και βάρος των σπερμάτων.

Τίτλος: Διαφοροποίηση στα επίπεδα ανοχής και στην ικανότητα συσσώρευσης νικελίου των διακριτών πληθυσμών του είδους *Alyssum lesbiacum*.

Σκοπός: Η διερεύνηση διαφοροποιήσεων στην ανοχή και την ικανότητα συσσώρευσης νικελίου μεταξύ των πληθυσμών του *Alyssum lesbiacum* κατά μήκος μίας βαθμίδας συγκεντρώσεων νικελίου (Υπόθεση 6^η).

Υλικά / μέθοδοι: Θα διενεργηθεί εργαστηριακό πείραμα όπου θα χρησιμοποιηθούν σπέρματα από τέσσερις πληθυσμούς του είδους. Τα σπέρματα των τεσσάρων πληθυσμών θα αφεθούν να φυτρώσουν σε τρυβλία Petri με διηθητικό χαρτί και

θρεπτικό διάλυμα Agnon. Μετά τη φύτευση τα σπέρματα θα τοποθετηθούν σε δοχεία που θα περιέχουν 1.5L διαλύματος Agnon και 5 διαφορετικές διαβαθμίσεις συγκεντρώσεων Ni. Οι συγκεντρώσεις που θα χρησιμοποιηθούν θα είναι: 0, 0.050, 0.100, 0.175, 0.250 mM NiSO₄. Έπειτα από χρονικό διάστημα 10 ημερών τα φυτά θα απομακρυνθούν και θα πλυθούν με απιονισμένο νερό και διάλυμα 10 mM CaCl₂ για την απομάκρυνση των προσκολλημένων μετάλλων. Η αναλογία υπέργειου/υπόγειου τμήματος θα μετρηθεί σε τουλάχιστον 40 άτομα από κάθε χειρισμό, ως ένδειξη της τοξικής επίδρασης του νικελίου. Τα φυτά θα ξηρανθούν στους 70 C για 24 ώρες και κατόπιν θα προσδιοριστεί το νικέλιο στα υπέργεια και υπόγεια μέρη τους. Ο προσδιορισμός του νικελίου θα γίνει με την τεχνική της Φασματομετρίας Ατομικής Απορρόφησης με φλόγα (συνεργασία με το Εργαστήριο Ποιότητας Υδάτων και Αέρα).

3. Ενδεικτική βιβλιογραφία

1. Whittaker RH (1954). The ecology of serpentine soils: IV. The vegetational response to serpentine soils. *Ecology* 35, 275-287.
2. Lefèbvre C, Vernet P (1990). Microevolutionary processes on contaminated deposits. Pages 286-297 In: Shaw AJ, ed. Heavy metal tolerance in plants: evolutionary aspects. Boca Raton, FL: CRC Press.
3. Kruckeberg, AR (1984). California serpentines: flora, vegetation, geology, soils and management problems. University of California Press, Berkeley, CA.
4. Rajakaruna, N (2004). The edaphic factor in the origin of plant species. *Int. Geol. Rev.*, 46, 471-478.
5. Baker, AJM, McGrath SP, Reeves RD & Smith JAC (2000). Metal hyperaccumulator plants: a review of the ecology and physiology of a biological resource for phytoremediation of metal-polluted soils. Pages 85-107 In: N. Terry and G. Banuelos (eds.) Phytoremediation of contaminated soil and water. Lewis Publishers, Boca Raton, FL.
6. Alexander, EB, Coleman, RG, Keeler-Wolf, T, Harrison, SP (2007). *Serpentine Geocology of Western North America*. Oxford Univ. Press, NY.
7. Brooks, RR (1983). *Biological methods of prospecting for minerals*. Wiley, NY.
8. Pilon-Smits, EAH (2005). Phytoremediation. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 56, 15-39.
9. Reeves, RD (2006). Hyperaccumulation of trace elements by plants. Pages 25-52 In: Morel JL, Echevarria G, & Goncharova N (eds.) Phytoremediation of metal-contaminated soils. Springer-Verlag.
10. Strid A, Tan K (2002). *Flora Hellenica*, Vol. 2. A.R.G. Gantner Verlag K.G., Germany.
11. Iturralde RB (2001). The influence of ultramafic soils on plants in Cuba. *S. Afr. J. Sci.*, 97,510-12.

12. Kazakou, E, Dimitrakopoulos, PG, Baker, AJM, Reeves, RD, Troumbis, AY (2008). Hypotheses, mechanisms and trade-offs of tolerance and adaptation to serpentine soils: From species to ecosystem level. *Biol. Rev.*, 83, 495-508.
13. Huenneke, LF, Hamburg, S, Koide, R, Mooney, HA & Vitousek, P (1990). Effects of soil resources on plant invasion and community structure in Californian serpentine grassland. *Ecology* 71, 478-491.
14. Vlamis J, Jenny H (1948). Calcium deficiency in serpentine soils as revealed by absorbent technique. *Science* 107:549-51.
15. Zhang, L, Angle, JS & Chaney, RL (2007). Do high-nickel leaves shed by the Ni-hyperaccumulator *Alyssum murale* inhibit seed germination of competing plants? *New Phytol.*, 173, 509–516.
16. Khan, KS, & Joergensen, RG (2006). Decomposition of heavy metal-contaminated nettles (*Urtica dioica* L.) in soils differently subjected to heavy metal pollution by river sediments. *Chemosphere*, 65, 981–987.
17. Chander, K, Joergensen, RG (2008). Decomposition of Zn-rich *Arabidopsis halleri* litter in low and high metal soil in the presence and absence of EDTA. *Water Air Soil Poll.*, 188,195–204.
18. Schlengel, HG, Cosson, J-P & Baker, AJM (1991). Nickel hyperaccumulating plants provide a niche for nickel-resistant bacteria. *Bot. Acta*, 104, 18-25.
19. Wright, IJ et al. (2004). The world-wide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.
20. Kazakou, E, Garnier, E, Navas, M-L, Roumet, C, Collin, C, Laurent, G (2007). Components of nutrient residence time and the leaf economics spectrum in species from Mediterranean old-fields differing in successional status. *Funct. Ecol.*, 21, 235-245.
21. Al-Hiyaly, SEK, McNeilly, T, Bradshaw, AD, and Mortimer, AM (1993). Effect of zinc contamination from electricity pylons. Genetic constraints on selection for zinc tolerance. *Heredity*, 70, 22–32.
22. Wolf AT, Howe RW, Hamrick JL (2000). Genetic diversity and population structure of the serpentine endemic *Calystegia collina* (Convolvulaceae) in Northern California. *Am. J. Bot.*, 87, 1138–1146.
23. Mengoni A, Gonnelli C, Brocchini E (2003). Chloroplast genetic diversity and biogeography in the serpentine endemic Ni-hyperaccumulator *Alyssum bertolonii*. *New Phytol.*, 157, 349–356.
24. Kramer U, Cotter-Howells JD, Charnock JM, Baker AJM, Smith JAC (1996). Free histidine as a metal chelator in plants that accumulate nickel. *Nature*, 379, 635-638.
25. Psaras GK, Constantinidis T, Cotsopoulos B, Manetas Y (2000). Relative abundance of nickel in the leaf epidermis of eight hyperaccumulators: evidence that the metal is excluded from both guard cells and trichomes. *Ann. Bot.-London*, 86, 73–78.
26. Kupper H, Lombi E, Zhao FJ, Wieshammer G, McGrath SP. (2001). Cellular compartmentation of nickel in the hyperaccumulators *Alyssum lesbiacum*, *Alyssum bertolonii* and *Thlaspi goesingense*. *J. Exp. Bot.*, 52, 2291-2300.
27. Kazakou E., Adamidis G.C., Baker A.J.M., Reeves R.D., Godino M. and Dimitrakopoulos P.G., 2010. Species adaptation in serpentine soils in Lesbos Island (Greece): metal hyperaccumulation and tolerance. *Plant and soil*, 332 (1), pp. 369-385.
28. Galardi F, Corrales I, Mengoni A, Pucci S, Barletti L, Barzanti R, Arnetoli M, Gabbrielli R, Gonnelli C. 2007. Intra-specific differences in nickel tolerance

- and accumulation in the Ni-hyperaccumulator *Alyssum bertolonii*. *Environmental and Experimental Botany* 60: 377–384.
29. Ghasemi, R., Ghaderian, S.M., 2009. Responses of two populations of an Iranian nickel-hyperaccumulating serpentine plant, *Alyssum inflatum* Nyar., to substrate Ca/Mg quotient and nickel. *Environ. Exp. Bot.* 67, 260–268.
 30. Hector, A, Beale, AJ, Minns, A, Otway, SJ & Lawton JH (2000) Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment. *Oikos*, 90, 357-371.
 31. Gartner, TB, Cardon, ZG. (2004). Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* 104, 230–246.
 32. Cornelissen, JHC, Lavorel, S, Garnier, E et al. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51, 335-380.

ΧΡΟΝΟΔΙΑΓΡΑΜΜΑ ΥΛΟΠΟΙΗΣΗΣ ΔΙΔΑΚΤΟΡΙΚΗΣ ΕΡΕΥΝΑΣ

Δραστηριότητες	Ετός					Έναρξη	Λήξη
	2009	2010	2011	2012	2013		
Δομή και παραγωγικότητα των κοινοτήτων	■	■	■	■	■	1/4/09	1/3/11
Πείραμα αποδόμησης		■	■	■	■	1/10/09	1/12/10
Λειτουργικά χαρακτηριστικά φύλλων			■	■	■	1/4/10	1/4/11
Γενετική				■	■	1/5/11	1/5/12
Φαινολογική-Μορφολογική μελέτη	■	■	■	■	■		
Πείραμα συσσώρευσης νικελίου και διερεύνησης της ικανότητας ανοχής			■	■	■	1/1/10	1/3/11
Συγγραφή ΔΔ				■	■	1/9/11	31/8/13