

ΓΕΩΠΟΝΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ  
ΤΜΗΜΑ ΕΠΙΣΤΗΜΗΣ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ  
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΑΣ ΦΥΤΩΝ

**Μελέτη φυσιολογικών και βιοχημικών χαρακτηριστικών πέντε  
γονοτύπων κριθαριού υπό συνθήκες έλλειψης νερού**

ΕΥΑΓΓΕΛΙΑ ΚΛΕΦΤΟΣΠΥΡΟΥ  
ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

ΑΘΗΝΑ 2015



---

ΤΡΙΜΕΛΗΣ ΕΞΕΤΑΣΤΙΚΗ ΕΠΙΤΡΟΠΗ

Γ. Λιακόπουλος, Επίκουρος Καθηγητής (Επιβλέπων)

Γ. Καραμπουρνιώτης, Καθηγητής (Μέλος)

Γ. Οικονόμου, Αναπληρώτρια Καθηγήτρια (Μέλος)



## Περιεχόμενα

Περιεχόμενα .....	5
Πρόλογος .....	7
Εισαγωγή .....	9
A. Πρόσληψη και μεταφορά νερού.....	9
A.1. Γενικά.....	9
A.2. Ιδιότητες του νερού.....	9
A.3 Μηχανισμοί μετακίνησης του νερού.....	11
A.4. Το δυναμικό του νερού.....	12
A.5. Χρήση του δυναμικού του νερού στην εκτίμηση της υδατικής κατάστασης των φυτικών ιστών.....	13
A.6. Η πορεία του νερού μέσα στο φυτό.....	13
B. Υδατική Καταπόνηση.....	20
B.1. Γενικά.....	20
B.2. Στρατηγικές αντιμετώπισης της υδατικής καταπόνησης.....	20
B.3. Η υδατική καταπόνηση επιφέρει τροποποιήσεις σε μορφολογικό, φυσιολογικό και μοριακό επίπεδο.....	22
Γ. Η φωτοσύνθεση.....	26
Γ.1. Ιστορικά στοιχεία.....	26
Γ.2. Η σημασία της φωτοσύνθεσης.....	26
Γ.3. Παράγοντες που επηρεάζουν τη φωτοσύνθεση.....	28
Γ.4. Η φυσιολογία της φωτοσύνθεσης.....	33
Γ.5. Η οργάνωση των χλωροπλαστών.....	34
Γ.6. Οι φωτεινές αντιδράσεις.....	36
Γ.7. Οι σκοτεινές αντιδράσεις.....	37
Γ.8. Ο μηχανισμός της ανταλλαγής των αερίων. Είσοδος CO <sub>2</sub> και διαπνοή.....	38
Γ.9. Τα ανατομικά και φυσιολογικά χαρακτηριστικά των φύλλων.....	38
Σκοπός της εργασίας .....	41
Υλικά και Μέθοδοι .....	43
A. Φυτικό υλικό .....	43
B. Μετρήσεις πεδίου και δειγματοληψίες.....	43
Γ. Μορφολογικές, ανατομικές, φωτοσυνθετικές και βιοχημικές παράμετροι.....	43
Γ.1. Μετρήσεις φωτοχημικών παραμέτρων του φωτοσυστήματος II μέσω φθορισμού χλωροφύλλης.....	43
Γ.2. Μέτρηση στοματικής αγωγιμότητας.....	44
Γ.3. Προσδιορισμός συγκέντρωσης χλωροφυλλών.....	44
Αποτελέσματα .....	45
Συζήτηση .....	55
VI. Βιβλιογραφία .....	59



### Πρόλογος

Η πτυχιακή μελέτη εκπονήθηκε στο Εργαστήριο Φυσιολογίας και Μορφολογίας Φυτών υπό την επίβλεψη του Επίκουρου Καθηγητή κ. Γεώργιου Λιακόπουλου. Θα ήθελα λοιπόν να του εκφράσω ένα μεγάλο ευχαριστώ για την ανάθεση, επίβλεψη και τη διόρθωση της πτυχιακής μου μελέτης, καθώς και για την αμέριστη βοήθεια του και τη φιλική του στάση. Ευχαριστώ τον Καθηγητή κ. Γεώργιο Καραμπουρνιώτη για την συμμετοχή τους στην τριμελή επιτροπή εξέτασης της πτυχιακής μου μελέτης. Θα ήθελα επίσης να ευχαριστήσω το μέλος ΕΔΙΠ του εργαστηρίου Δημοσθένη Νικολόπουλο για την πολύτιμη συνεισφορά του και τη συνεχή υποστήριξη που μου παρείχε. Κλείνοντας θέλω να εκφράσω ένα μεγάλο ευχαριστώ στην οικογένεια μου για την αστείρευτη αγάπη και τη συνεχή υποστήριξη που μου παρείχαν, όχι μόνον κατά τη διάρκεια εκπόνησης της πτυχιακής μου μελέτης αλλά καθ' όλη τη διάρκεια των σπουδών μου.





## **Εισαγωγή**

### **A. Πρόσληψη και μεταφορά νερού.**

#### ***A.1. Γενικά.***

Το πιο άφθονο συστατικό σε ένα ζωντανό φυτικό κύτταρο είναι το νερό. Η περιεκτικότητα σε νερό των μη ξυλοποιημένων ιστών και οργάνων των περισσότερων καλλιεργούμενων φυτών κυμαίνεται μεταξύ 90-95% (Αιβαλάκης, κ.α., 2005). Οι υψηλές αυτές ποσότητες νερού ανανεώνονται συνεχώς αφού το νερό προσλαμβάνεται από το έδαφος μέσω της ρίζας και διανέμεται προς όλα τα μέρη του φυτού συμπεριλαμβανομένου του βλαστού και των φύλλων από τα οποία και αποβάλλεται προς την ατμόσφαιρα μέσω των στομάτων, εξειδικευμένων πόρων στην επιφάνειά τους. Η απώλεια των υδρατμών μέσω των φύλλων ονομάζεται διαπνοή. Συγχρόνως μέσω της μετακίνησης του νερού από το έδαφος μέσω της ρίζας, απορροφώνται και διανέμονται ανόργανα θρεπτικά συστατικά στα διάφορα όργανα του φυτού.

Κατά τη διάρκεια της ζωής του ένα ετήσιο φυτό απελευθερώνει στην ατμόσφαιρα μέσω της διαπνοής ποσότητα νερού που μπορεί να ισοδυναμεί με αρκετές χιλιάδες φορές το βάρος του. Η αλόγιστη αυτή, σε πρώτη ανάγνωση, σπατάλη νερού δεν είναι προϊόν ενός εξελικτικού λάθους αλλά η αναπόφευκτη συνέπεια της λειτουργίας της φωτοσύνθεσης στο ατμοσφαιρικό περιβάλλον της χέρσου. Τα φυτά αντιμετωπίζουν συνεχώς το δίλλημα: ανοικτά στόματα για απρόσκοπτη τροφοδοσία της φωτοσύνθεσης με CO<sub>2</sub> αλλά και έντονες απώλειες νερού και επομένως κίνδυνος αφυδάτωσης ή κλειστά στόματα για διαφύλαξη των αποθεμάτων νερού αλλά αδυναμία αφομοίωσης CO<sub>2</sub> και επομένως καταστολή της ανάπτυξης. Τα φύλλα διαθέτουν μηχανισμούς μέσω των οποίων επιτυγχάνεται κάθε χρονική στιγμή ο βέλτιστος συγκερασμός μεταξύ των δύο αυτών αντίρροπων τάσεων. Το δίλλημα των φυτών ισχύει συνεχώς και για τον καλλιεργητή. Η καλλιέργεια φυτικών ειδών υπό συνθήκες επάρκειας νερού ανεξάρτητα των επιπέδων βροχόπτωσης εξασφαλίζεται μέσω της άρδευσης. Δεν είναι τυχαίο επομένως το γεγονός ότι η άρδευση αποτελεί την πλέον πολυδάπανη από πλευράς χρήσης νερού δραστηριότητα του σύγχρονου ανθρώπου.

Η έρευνα με σκοπό την εξασφάλιση ικανοποιητικών επιπέδων υγρασίας του εδάφους, ικανοποιητική ανάπτυξη και απόδοση των καλλιεργειών, ανάπτυξη ποικιλιών με μεγαλύτερη ανθεκτικότητα στην ξηρασία και ταυτόχρονα ορθολογική χρήση των υδάτινων πόρων αποτελεί σήμερα ζητούμενο με υψηλή προτεραιότητα.

#### ***A.2. Ιδιότητες του νερού.***

Το νερό αποτελεί αναπόσπαστο και αναντικατάστατο συστατικό των οργανισμών λόγω των ιδιόμορφων φυσικοχημικών ιδιοτήτων του μορίου του.

## **Εισαγωγή**

### **A.2.1. Το νερό είναι εξαιρετικώς διαλύτης.**

Εξαιτίας των δεσμών υδρογόνου το νερό αποτελεί εξαιρετικό διαλύτη πολικών ενώσεων μεταξύ των οποίων συμπεριλαμβάνονται τα άλατα, τα μόρια των οποίων δίστανται σε ιόντα όταν διαλύονται στο νερό. Αποτελεί επίσης και έναν εξίσου αποτελεσματικό διαλύτη και πολλών μη ιοντικών ενώσεων, π.χ. σακχάρων, αλκοολών, κ.λπ. Η ιδιότητα αυτή του νερού οφείλεται στη συμπεριφορά του μορίου ως δίπολου λόγω του μερικού διαχωρισμού του φορτίου και του σχήματος του μορίου (οι ενδομοριακοί ομοιοπολικοί δεσμοί μεταξύ του Ο και του Η σχηματίζουν μεταξύ τους γωνία 105°). Τα φορτισμένα ιόντα ή ομάδες των οργανικών ενώσεων περιβάλλονται από τα δίπολα του νερού τα οποία εμποδίζουν την ανάπτυξη ηλεκτροστατικών δυνάμεων με αποτέλεσμα αυτά να παραμένουν σε διαλυμένη μορφή και να κινούνται πλέον ελεύθερα και συνεπώς να ευνοείται η διεξαγωγή των αντιδράσεων και της μετακίνησης από το έδαφος προς το φυτό και εντός αυτού. Αντιθέτως, μη πολικές ενώσεις όπως τα λιπίδια, δεν διαλύονται στο νερό και μπορούν να συμβάλλουν στη διαμερισματοποίηση του κυττάρου σχηματίζοντας βιολογικές μεμβράνες. Μη πολικά τμήματα μορίων τα οποία απωθούνται από το νερό χαρακτηρίζονται ως υδρόφοβα και συνήθως σε υδάτινο περιβάλλον συγκροτούν συσσωματώματα με τη μορφή σταγονιδίων. Τέτοιου είδους υδρόφοβες αλληλεπιδράσεις αποτελούν τον κρίσιμο παράγοντα για τη διατήρηση της δομής και σταθερότητας των μεμβρανών, πολλών πρωτεϊνικών μορίων, νουκλεϊκών οξέων και άλλων μοριακών και υποκυτταρικών δομών.

### **A.2.2 Το νερό διαθέτει υψηλή ειδική θερμότητα.**

Η ιδιότητα αυτή του νερού είναι καθοριστικής σημασίας διότι αποτρέπονται οι ταχείες αυξομειώσεις της θερμοκρασίας των οργανισμών λόγω αυξομειώσεων της θερμοκρασίας του περιβάλλοντος. Εκτός αυτού, το νερό συμπεριφέρεται ως θερμομονωτικό υλικό και μέσο ρύθμισης της θερμοκρασίας των οργανισμών μέσω μεταφοράς θερμότητας.

### **A.2.3 Το νερό διαθέτει υψηλή λανθάνουσα θερμότητα εξάτμισης.**

Στην υψηλή λανθάνουσα θερμότητα εξάτμισης οφείλεται η αποτελεσματική ψύξη των υπερθερμαινόμενων επιφανειών, κυρίως των φύλλων, μέσω της διαπνοής.

### **A.2.4 Το νερό παρουσιάζει υψηλά σημεία πήξης και βρασμού.**

Στις ιδιότητες αυτές οφείλεται η εμφάνιση ζωής σε υγρό περιβάλλον, αφού το νερό παραμένει υγρό σε ένα μεγάλο θερμοκρασιακό εύρος.

### **A.2.5 Το νερό παρουσιάζει υψηλή συνοχή και συνάφεια.**

Οι ιδιότητες αυτές του νερού είναι υπεύθυνες για την εμφάνιση του τριχοειδούς φαινομένου, δηλαδή την αυθόρμητη ανύψωση του νερού σε σωλήνες μικρής διαμέτρου. Η μεταφορά νερού μέσω του ηθμού και των ξυλωδών αγγείων μπορεί να ερμηνευτεί σε ένα βαθμό και λόγω τριχοειδών φαινομένων.

### **A.2.6 Το νερό χαρακτηρίζεται ως ασυμπίεστο και παρουσιάζει υψηλή αντοχή στην τάση.**

Η υψηλή αντοχή στην τάση αποτρέπει τη θραύση της στήλης του νερού στα αγγεία μέσα στα οποία βρίσκεται υπό τάση. Στη συμπεριφορά του επίσης ως ασυμπίεστου υγρού οφείλεται η μορφή των φυτικών κυττάρων, λόγω της άσκησης πίεσης σπαργής. Η απώλεια νερού έχει ως αποτέλεσμα το μαρασμό των οργάνων και την απώλεια της αρχικής τους μορφής.

### **A.2.7. Το νερό είναι διαφανές.**

Η ορατή ακτινοβολία (400-700 nm) αποτελεί την κινητήρια δύναμη για φωτοσύνθεση. Το νερό είναι διαφανές, δεν απορροφά δηλαδή στην ορατή περιοχή του φάσματος. Κατά συνέπεια οι υψηλές συγκεντρώσεις του νερού δεν αποτελούν εμπόδιο για τη διέλευση της ακτινοβολίας αυτής στο εσωτερικό των φύλλων ή σε μεγάλα βάθη υδάτινων μαζών.

### **A.2.8 Το νερό λαμβάνει μέρος σε πολυάριθμες βιοχημικές αντιδράσεις.**

Το νερό αποτελεί και ένα σημαντικό ενδιάμεσο μεταβολίτη πολλών αντιδράσεων των φυτικών κυττάρων. Αποτελεί δότη ηλεκτρονίων κατά τις φωτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης, τον τελικό δέκτη ηλεκτρονίων της αναπνευστικής αλυσίδας ροής ηλεκτρονίων, ενώ συμμετέχει σε αντιδράσεις υδρόλυσης, συμπύκνωσης κ.α.

## **A.3 Μηχανισμοί μετακίνησης του νερού.**

### **A.3.1. Διάχυση. Η κίνηση των μορίων κατά μήκος μια διαβάθμισης συγκεντρώσεων.**

Το φαινόμενο της απλής διάχυσης δεν αφορά μόνο το νερό ή μόνο τα υγρά αλλά οποιαδήποτε μόρια σε οποιοδήποτε υγρό ή αέριο μέσο. Ο χρόνος που απαιτείται για τη μετακίνηση ενός μορίου κατά μήκος μιας διαβάθμισης συγκεντρώσεων είναι ανάλογος του τετραγώνου της αποστάσεως και εξαρτάται σημαντικά από το μέσο εντός του οποίου γίνεται η διάχυση. Η μετακίνηση των μορίων στους φυτικούς ιστούς μέσω διάχυσης αποτελεί ζωτικής σημασίας μηχανισμό σε δύο κυρίως περιπτώσεις σε μικρές αποστάσεις, στα πλαίσια των ορίων ενός κυττάρου ως διάχυση στην υγρή φάση, και ανεξαρτήτως αποστάσεως ως διάχυση στην αέρια φάση.

### **A.3.2. Μαζική ροή. Ο μηχανισμός μετακίνησης νερού σε μεγάλες αποστάσεις εντός του φυτού.**

Ένας άλλος τρόπος μετακίνησης του νερού είναι μέσω της μαζικής ροής που οφείλεται σε διαβάθμιση της πίεσης. Η μαζική ροή των υγρών στους οργανισμούς πραγματοποιείται μέσω αγωγών ιστών, όπως, για παράδειγμα, η ροή του ανιόντος χυμού στα αγγεία του ξύλου. Στη περίπτωση ενός μονήρους σωλήνα, η ταχύτητα μετακίνησης της μάζας ( $J_v$ ) είναι ανάλογη της τέταρτης δύναμης της ακτίνας και αντιστρόφως ανάλογη των εσωτερικών τριβών του υγρού, δηλαδή του ιξώδους ( $\eta$ ). Τα μεγέθη αυτά συνδέονται μέσω της εξίσωσης του Poiseuille:

## Εισαγωγή

$$J_v = (\pi r^4 / 8\eta) * (\Delta P / \Delta x)$$

$J_v$ : ταχύτητα ροής της μάζας σε  $m^3s^{-1}$

$\Delta P$ : διαφορά πίεσης μεταξύ δύο σημείων

$\Delta x$ : απόσταση μεταξύ δύο σημείων

Όπως φαίνεται από την εξίσωση, η εξάρτηση από την ακτίνα του αγγείου είναι πολύ ισχυρή, αφού διπλασιασμός της ακτίνας δεκαεξαπλασιάζει την ταχύτητα ροής. Η μαζική ροή, με κινητήρια δύναμη την πίεση, αποτελεί τον κυριότερο μηχανισμό μετακίνησης νερού σε μεγάλες αποστάσεις μέσω των αγγείων του ξύλου.

### **A.3.3. Όσμωση. Η ειδική περίπτωση διάχυσης που προϋποθέτει την ύπαρξη μιας ημιπερατής μεμβράνης.**

Η όσμωση αποτελεί μια ειδική περίπτωση διάχυσης των μορίων του διαλύτη (δηλαδή του νερού). Η δομή και τα λειτουργικά χαρακτηριστικά των βιολογικών μεμβρανών επιτρέπουν την δίοδο του νερού, καθώς και χαμηλού M.B. μη φορτισμένων μορίων, ενώ περιορίζουν την κίνηση μεγαλομορίων ή φορτισμένων μορίων. Το φαινόμενο αυτό ονομάζεται εκλεκτική διαπερατότητα. Η μετακίνηση των μορίων νερού πραγματοποιείται σχετικά ανεμπόδιστα. Το νερό κινείται από περιοχές χαμηλής συγκέντρωσης διαλυμένων ουσιών (υψηλής συγκέντρωσης νερού) προς περιοχές υψηλής συγκέντρωσης διαλυμένων ουσιών (χαμηλής συγκέντρωσης νερού). Το μέτρο για τη δυνατότητα μετακίνησης του νερού μέσω μιας ημιπερατής μεμβράνης δίδεται από την παράμετρο που ονομάζεται οσμωτικό δυναμικό διαλύματος  $\Psi_s$ . Η έννοια του οσμωτικού δυναμικού περιγράφει και προβλέπει τη μετακίνηση των μορίων του διαλύτη μεταξύ ελεύθερων διαλυμάτων δηλ. διαλυμάτων μεταξύ των οποίων δεν υπάρχει διαφορά πίεσης. Προκειμένου να ερμηνευτεί η συμπεριφορά του νερού στις περιπτώσεις που υπεισέρχεται και η παράμετρος της πίεσης καθιερώθηκε η έννοια του δυναμικού του νερού.

### **A.4. Το δυναμικό του νερού.**

Το δυναμικό του νερού (water potential,  $\Psi_w$ ) αποτελεί ένα σχετικό μέγεθος το οποίο εκφράζει τη διαφορά του δυναμικού του νερού σε δεδομένη κατάσταση σε σχέση με αυτή του απεσταγμένου νερού υπό κανονική ατμοσφαιρική πίεση. Ως τιμή του δυναμικού του απεσταγμένου νερού ορίζεται το μηδέν. Κατά συνέπεια το δυναμικό νερού μιας δεδομένης κατάστασης παίρνει τιμές από 0 (του καθαρού νερού) έως αρνητικές σε διαλύματα και εκφράζεται σε μονάδες πίεσης, συνήθως MPa. Αν για οποιοδήποτε λόγο υπάρχουν μάζες νερού με διαφορετικό δυναμικό σε δύο περιοχές του φυτικού σώματος θα πραγματοποιηθεί αυθόρμητη μεταφορά νερού από την περιοχή με υψηλό δυναμικό προς αυτήν με χαμηλό δυναμικό νερού.

***A.5. Χρήση του δυναμικού του νερού στην εκτίμηση της υδατικής κατάστασης των φυτικών ιστών.***

Το δυναμικό του νερού του εδάφους, της ατμόσφαιρας ή ενός φυτικού ιστού μπορεί να εκτιμηθεί σε κάθε περίπτωση με μία σειρά μεθόδων. Η εκτίμηση αυτή είναι θεμελιώδους σημασίας επειδή η γνώση της διαφοράς δυναμικού του νερού μεταξύ δύο περιοχών υποδεικνύει και την κατεύθυνση μετακίνησης του νερού.

Η τιμή του δυναμικού του νερού αποτελεί επίσης ένα μέτρο της ενδεχόμενης υδατικής καταπόνησης ενός φυτού. Για κάθε φυτό υπάρχει ένα  $\Psi_w$  κάτω από το οποίο σταματούν οι λειτουργίες του και η κρίσιμη τιμή του  $\Psi_w$  εξαρτάται από το είδος και την ικανότητα προσαρμογής ή εγκλιματισμού σε ξηρά περιβάλλοντα. Ήπια έλλειψη νερού οδηγεί σε παρεμπόδιση της αύξησης. Σοβαρή έλλειψη νερού οδηγεί σε κλείσιμο των στομάτων και εμμέσως σε μείωση της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας και αναστολή της κυτταρικής διαίρεσης, της σύνθεσης πρωτεϊνών και άλλων δομικών και λειτουργικών βιομορίων. Κατά συνέπεια, η μέτρηση του δυναμικού του νερού ενός φυτού μπορεί να προβλέψει το μέγεθος της υδατικής καταπόνησης.

***A.6. Η πορεία του νερού μέσα στο φυτό.***

Η κίνηση του νερού στο φυτό είναι συνεχής αλλά όχι ομοιόμορφη. Το νερό κινείται ως υγρό μέσα στο έδαφος, απορροφάται από τη ρίζα, μεταφέρεται στα φύλλα μέσω των αγγείων του ξύλου, τροφοδοτεί τα κύτταρα του φύλλου και απελευθερώνεται ως αέριο προς την ατμόσφαιρα μέσω των στομάτων. Οι μηχανισμοί σε κάθε περίπτωση είναι διαφορετικοί.

**A.6.1. Το νερό στο έδαφος.**

Το νερό στο έδαφος απαντάται σε ελεύθερη μορφή μεταξύ των εδαφικών πόρων μεγάλης διαμέτρου, σε χαλαρά δεσμευμένη μορφή, λόγω τριχοειδών δυνάμεων στους τριχοειδείς πόρους του εδάφους, ή τέλος σε ισχυρά δεσμευμένη μορφή στα εδαφικά ορυκτά και την οργανική ουσία του εδάφους. Η κίνηση του εδαφικού νερού από περιοχή σε περιοχή εξαρτάται από τις διαφορές πίεσης ή συγκέντρωσης και κατά συνέπεια πραγματοποιείται κυρίως μέσω της μαζικής ροής ή δευτερευόντως της διάχυσης. Εξαιρέση αποτελούν τα αλατούχα εδάφη, στα οποία η διάχυση αποτελεί σημαντικό παράγοντα μετακίνησης λόγω της αυξημένης οσμωτικής πίεσης του εδαφικού διαλύματος.

**A.6.2. Πρόσληψη του νερού από τη ρίζα.**

Η απορρόφηση του νερού από τη ρίζα είναι δυνατή, εφόσον το δυναμικό νερού των ριζών είναι χαμηλότερο από το δυναμικό νερού του εδαφικού διαλύματος. Οι μηχανισμοί με τους οποίους απορροφά η ρίζα το νερό δεν είναι πλήρως γνωστοί. Η δομή των κυτταρικών τοιχωμάτων ευνοεί την προσρόφηση νερού σε αυτά και συνεπώς τα κυτταρικά τοιχώματα αποτελούν την κύρια οδό μετακίνησης νερού. Λόγω του υδρόφοβου χαρακτήρα της κυτταροπλασματικής μεμβράνης η είσοδος του νερού γίνεται μέσω μεμβρανικών πρωτεϊνικών πόρων, των υδατοπορινών. Μετά την είσοδό του στα επιδερμικά κύτταρα ή στα ριζικά

## Εισαγωγή

τριχίδια, το νερό κινείται ως την ενδοδερμίδα μέσω δύο εναλλακτικών οδών: α. συμπλασματικά μέσω του κυτταροπλάσματος των κυττάρων και β. αποπλασματικά μέσω των κυτταρικών τοιχωμάτων και των αποπλασματικών χώρων. Η αποφελλωμένη ενδοδερμίδα αποτελεί φράγμα στην αποπλασματική κίνηση του νερού το οποίο εξαναγκάζεται πλέον να κινηθεί συμπλασματικά μέσω των περικλινών περιοχών των κυττάρων της ενδοδερμίδας. Η κίνηση αυτή θεωρείται ότι οφείλεται στη διαφορά δυναμικού του νερού των κυττάρων κατά την ακτίνα της ρίζας μέχρι τα αγγεία του ξύλου. Από τα αγγεία του ξύλου της ρίζας το νερό κινείται προς το υπέργειο μέρος μέσω του διαπνευστικού ρεύματος. Υπό ορισμένες προϋποθέσεις, κυριότερη από τις οποίες είναι η έλλειψη διαπνοής, η ρίζα ενδέχεται να εκδηλώσει το φαινόμενο της ριζικής πίεσης. Η εκλεκτική πρόσληψη από το εδαφικό διάλυμα των απαραίτητων ιόντων και η τελική άφιξή τους στα αγγεία της ρίζας αυξάνει τοπικά τη συγκέντρωσή τους, άρα αυξάνει το δυναμικό νερού. Επομένως εισέρχεται το νερό στα αγγεία από τα παρακείμενα κύτταρα, αυξάνοντας την υδροστατική πίεση στη βάση των αγγείων. Η υψηλή υδροστατική πίεση στη βάση των αγγείων, αν συνοδεύεται από χαμηλότερη πίεση σε υψηλότερο σημείο του αγωγού συστήματος, μπορεί να προκαλέσει μαζική ροή νερού προς τα πάνω. Το φαινόμενο της ριζικής πίεσης μπορεί μόνο εν μέρει να ερμηνεύσει την προς τα πάνω κίνηση του νερού στο βλαστό, δεδομένου ότι εμφανίζεται μόνο απουσία διαπνοής.

### A.6.3. Η κίνηση του νερού στα αγγεία.

Η ανοδική κίνηση του νερού στα αγγεία του ξύλου δεν μπορεί να αποδοθεί αποκλειστικά στη ριζική πίεση ή σε τριχοειδή φαινόμενα. Η μεταφορά νερού σε μεγάλες αποστάσεις μέσα στο φυτικό σώμα απαιτεί την ύπαρξη ενός πολυπλοκότερου μηχανισμού. Η άνοδος του νερού στο βλαστό σε ύψος άνω των 100 μέτρων, π.χ. στα γιγαντιαία κωνοφόρα, δεν έχει πλήρως εξηγηθεί. Τα πειραματικά δεδομένα ωστόσο συγκλίνουν προς τη μερική τουλάχιστον επιβεβαίωση της θεωρίας συνοχής-τάσης που διατυπώθηκε τον 19<sup>ο</sup> αιώνα. Σύμφωνα με τη θεωρία αυτή, η συνεχής απώλεια υδρατμών από τα φύλλα μέσω της διαπνοής προκαλεί πτώση του δυναμικού των κυττάρων του μεσοφύλλου το οποίο αναπληρώνεται μέσω των αγγείων του ξύλου. Κατά συνέπεια, υπάρχει διαφορά πίεσης μεταξύ της βάσης και της κορυφής των αγγείων, η οποία προκαλεί μαζική ροή νερού (και διαλυμένων ουσιών) από κάτω προς τα πάνω. Επομένως, το νερό αντλείται αναρροφητικά προς τα φύλλα και η αιτία της αρνητικής πίεσης στην κορυφή των αγγείων είναι η διαπνοή. Η λειτουργία ενός τέτοιου μηχανισμού ενέχει τον κίνδυνο διακοπής της συνεχούς στήλης μέσα στα αγγεία του ξύλου, η διατήρηση της οποίας είναι απαραίτητη προϋπόθεση. Η συνέχεια της στήλης εξασφαλίζεται διότι

- Το νερό παρουσιάζει υψηλή συνάφεια με τα κυτταρικά τοιχώματα των αγγείων συνεπώς η απόσπαση νερού από την επιφάνειά τους δεν είναι ευχερής.
- Το νερό παρουσιάζει υψηλή συνοχή μεταξύ των μορίων του επομένως η θραύση της στήλης δεν είναι εύκολη.
- Τα ισχυρά λιγνινοποιημένα κυτταρικά τοιχώματα των αγγείων του ξύλου δεν κινδυνεύουν από κατάρρευση λόγω τάσεως.

Η δημιουργία εμβόλων δηλ. φυσαλίδων αέρα στα αγγεία και θραύση της στήλης έχει παρατηρηθεί στη ρίζα, στο βλαστό και στα φύλλα. Η δημιουργία εμβόλων μπορεί να παρατηρηθεί υπό ορισμένες συνθήκες καταπόνησης όπως η σοβαρή έλλειψη νερού στο έδαφος ειδικά σε συνδυασμό με υψηλή ένταση διαπνοής, τραυματισμοί του αγγειακού συστήματος, θερμοκρασίες παγετού και προσβολές από παθογόνα.

Η αντιμετώπιση των ανεπιθύμητων εμβόλων πραγματοποιείται από μία σειρά μηχανισμούς όπως η παράκαμψη του προβληματικού αγγειακού μέλους μέσω των βοθρίων και μετακίνηση νερού από τα εναπομείναντα λειτουργικά αγγεία με μειωμένους όμως ρυθμούς. Επιπλέον, η παρουσία στενών αγγείων, παρ' ότι αυξάνει τις αντιστάσεις στη ροή, συνεισφέρει στην αποφυγή δημιουργίας φυσαλίδων, αφού ενισχύει τις δυνάμεις συνάφειας. Έτσι, φυτά που έχουν προσαρμοστεί σε ξηρά περιβάλλοντα διαθέτουν στενότερα αγγεία από εκείνα που ευδοκιμούν σε υγρά περιβάλλοντα. Το χαρακτηριστικό αυτό μπορεί να είναι και προϊόν εγκλιματισμού. Ακόμη, υπάρχει η δυνατότητα διαλυτοποίησης των φυσαλίδων κατά τη διάρκεια της νύχτας λόγω του κλεισίματος των στομάτων αλλά και της ενδεχόμενης ανάπτυξης ριζικής πίεσης.

#### **A.6.4. Διαπνοή και στόματα.**

Εφόσον η επιδερμίδα των φύλλων καλύπτεται από το κηρώδες στρώμα της εφυμενίδας το οποίο χαρακτηρίζεται από ιδιαίτερη μικρή διαπερατότητα στους υδρατμούς και στο CO<sub>2</sub>, η απαραίτητη ανταλλαγή αερίων μεταξύ του εσωτερικού του φύλλου και της εξωτερικής ατμόσφαιρας πραγματοποιείται μέσω των εξειδικευμένων πόρων της φυλλικής επιφάνειας, των στομάτων. Η φυσιολογική σημασία των στομάτων είναι ιδιαίτερα σημαντική καθώς με το ενεργό άνοιγμα και κλείσιμο τους ελέγχεται η ανταλλαγή των αερίων CO<sub>2</sub> και H<sub>2</sub>O μεταξύ του φυτού και του εναέριου περιβάλλοντος. Το άνοιγμα των στομάτων για την απρόσκοπτη είσοδο του CO<sub>2</sub> συνεπάγεται ταυτόχρονη απώλεια νερού με τη μορφή υδρατμών (διαπνοή) άρα και κίνδυνο αφυδάτωσης.

Η διαπνοή δεν πρέπει να αντιμετωπίζεται αποκλειστικά ως μια αναπόφευκτη διαδικασία απωλειών νερού, διότι μέσω αυτής εκτελούνται δύο ζωτικής σημασίας λειτουργίες

- Η ψύξη των φύλλων λόγω εξάτμισης του νερού, αφού μέρος της ενέργειας της ακτινοβολίας που προσπίπτει στο φύλλο, κυρίως της υπέρυθρης περιοχής, καταναλώνεται για τη μετατροπή του νερού από υγρό σε αέριο.
- Η διατήρηση του διαπνευστικού ρεύματος μέσω του οποίου είναι δυνατή η συνεχής ροή νερού δια μέσου των αγγείων του ξύλου, ευθύνεται και για την τροφοδοσία των υπέργειων οργάνων με τα απαραίτητα θρεπτικά στοιχεία τα οποία συμμεταφέρονται με το διακινούμενο νερό.

Συνεπώς η λειτουργία των στομάτων συνεισφέρει στον έλεγχο της θερμοκρασίας του ελάσματος του φύλλου, στη διατήρηση του διαπνευστικού ρεύματος και στη ρύθμιση της υδατικής κατάστασης του φυτού.

Η συνεχής απώλεια νερού από τα στόματα οφείλεται κυρίως στη διαφορά στη σχετική υγρασία που επικρατεί συνήθως μεταξύ του εσωτερικού του φύλλου και της ατμόσφαιρας. Το

## Εισαγωγή

νερό που εμποτίζει τα τοιχώματα των κυττάρων του μεσοφύλλου εξατμίζεται προς την εσωτερική ατμόσφαιρα του φύλλου, δηλαδή στους κενούς μεσοκυττάριους χώρους και στον υποστοματικό θάλαμο. Η εσωτερική ατμόσφαιρα του φύλλου θεωρείται πρακτικώς κορεσμένη σε υδρατμούς υπό όλες τις συνθήκες ενώ η σχετική υγρασία της ελεύθερης ατμόσφαιρας συνήθως βρίσκεται αρκετά χαμηλότερα του 80% με αποτέλεσμα η διαφορά αυτή να αντιπροσωπεύει μια πολύ υψηλή διαφορά δυναμικού νερού, η οποία προκαλεί την έξοδο των υδρατμών από τα στόματα. Η ταχύτητα ροής των υδρατμών μέσω της διαπνοής ( $J_{wv}$ ) δεν εξαρτάται μόνο από τη διαφορά δυναμικού νερού αλλά και από τις αντιστάσεις που παρεμβάλλονται στην έξοδο του νερού από τα φύλλα. Δεδομένου ότι η τιμή της διαφοράς του δυναμικού νερού δεν επιδέχεται ρυθμίσεις, η αύξηση στην τιμή των αντιστάσεων αποτελεί τη μοναδική δυνατότητα περιορισμού των διαπνευστικών απωλειών. Οι μεσολαβούσες αντιστάσεις κατά σειρά είναι οι εξής

- Η αντίσταση του μεσόφυλλου  $R_m$  η οποία εκφράζει τη δυσκολία διάχυσης των υδρατμών στο εσωτερικό του φύλλου. Φύλλα εσωτερικώς συμπαγή με περιορισμένους μεσοκυττάριους χώρους, παρουσιάζουν υψηλότερη αντίσταση. Συνεπώς η αντίσταση αυτή εξαρτάται από ανατομικά χαρακτηριστικά και θεωρείται παθητική αφού βραχυπρόθεσμα δεν μπορεί να μεταβληθεί.
- Η αντίσταση των στομάτων,  $R_s$ , η οποία αποτελεί τη μοναδική παράμετρο που επιδέχεται ενεργό ρύθμιση, μέσω των αυξομειώσεων του εύρους των στοματικών πόρων.
- Η αντίσταση του οριακού στρώματος,  $R_b$ , η οποία εκφράζει την αντίσταση που προβάλλεται λόγω της ύπαρξης στρώματος υδρατμών κλιμακούμενης συγκέντρωσης και πάχους πάνω από την επιφάνεια ενός φύλλου, το οριακό στρώμα. Το πάχος του στρώματος είναι αντιστρόφως ανάλογο της ταχύτητας του ανέμου και αυξάνεται από την παρουσία τριχών ή άλλων ανάγλυφων σχηματισμών καθώς και από την συστροφή φύλλων. Οι τροποποιήσεις αυτές έχουν ως αποτέλεσμα οι εξερχόμενοι υδρατμοί από τα στόματα ή την εφυμενίδα να διαχέονται στο σχετικά αδιατάρακτο οριακό στρώμα, αυξάνοντας τη σχετική υγρασία του.
- Η αντίσταση της εφυμενίδας,  $R_{cr}$ , η οποία είναι πολύ μεγάλη και αναπτύσσεται παράλληλα προς τις υπόλοιπες αντιστάσεις. Για τον λόγο αυτό, η σχετική της επίδραση στις απώλειες νερού από το φύλλο γίνεται σημαντική μόνον όταν τα στόματα είναι εντελώς κλειστά.
- Οι αντιστάσεις  $R_b$  και  $R_s$  συνδέονται μεταξύ τους εν σειρά και επομένως η συνολική αντίσταση είναι το άθροισμα των δύο επιμέρους αντιστάσεων. Σε συνθήκες ακόμη και χαμηλής ταχύτητας ανέμου η αντίσταση των στομάτων είναι κατά πολύ μεγαλύτερη της αντίστασης του οριακού στρώματος.

### **A.6.5. Παράγοντες που επιδρούν στην ταχύτητα διαπνοής.**

#### **A.6.5.1. Επίδραση των ανατομικών χαρακτηριστικών των φύλλων.**

Όπως προαναφέρθηκε, η αντίσταση του μεσόφυλλου,  $R_m$ , παρουσιάζεται υψηλότερη σε περισσότερο συμπαγή φύλλα. Ως αποτέλεσμα, ο χαρακτήρας 'συμπαγές φύλλο' συσχετίζεται με την επάρκεια νερού στο περιβάλλον. Σε περιβάλλοντα στα οποία η διαθεσιμότητα νερού καθίσταται περιοριστικός παράγοντας για την ανάπτυξη των φυτών συνήθως επικρατούν είδη με συμπαγή φύλλα. Φυτά με χαλαρή εσωτερική αρχιτεκτονική των φύλλων που διαβιώνουν στο ίδιο περιβάλλον οφείλουν να διαθέτουν βαθύ ριζικό σύστημα, ώστε να εξασφαλίζεται η



συνεχής παροχή νερού ή να συντελείται η ανάπτυξη τους μόνο κατά την υγρή εποχή του έτους.

Κρίσιμα ανατομικά χαρακτηριστικά αποτελούν ο αριθμός, οι διαστάσεις (μήκος και πλάτος), η κατανομή και η θέση των στομάτων στην επιδερμίδα. Ο αριθμός των στομάτων ποικίλλει και λογικά αναμένονται αυξημένες απώλειες νερού αυξανόμενης της πυκνότητας των στομάτων. Ωστόσο η πυκνότητα των στομάτων δε συσχετίζεται πάντα με την ταχύτητα διαπνοής διότι εκτός από τον αριθμό των στομάτων σημαντικό ρόλο παίζουν και οι διαστάσεις του στοματικού πόρου.

Επίσης, η κατανομή των στομάτων στην επιφάνεια του φύλλου έχει σημαντική επίδραση στην ταχύτητα διαπνοής. Αυτό οφείλεται στο σχηματισμό ενός ημισφαιρικού κελύφους διάχυσης με υψηλή σχετική υγρασία πάνω από κάθε στόμα. Από την επιφάνεια αυτού του κελύφους διαφεύγουν οι υδρατμοί προς την ελεύθερη ατμόσφαιρα. Στην ομοιόμορφη κατανομή όπου οι αποστάσεις μεταξύ των στομάτων είναι παρόμοιες, το οριακό στρώμα παρουσιάζει μειωμένο πάχος στις μεσοστοματικές περιοχές. Στην περίπτωση ωστόσο ύπαρξης ομάδων στομάτων (κατανομή κατά σμήνη), τα κελύφη διάχυσης αλληλοεπικαλύπτονται με αποτέλεσμα την αύξηση του πάχους του οριακού στρώματος άρα και της αντίστασης αυτού και κατά συνέπεια τη μείωση της ταχύτητας διαπνοής.

### **A.6.5.2. Επίδραση των μεταβλητών του φυσικού περιβάλλοντος στην ταχύτητα διαπνοής.**

Οι περιβαλλοντικοί παράγοντες που επιδρούν στην ταχύτητα διαπνοής είναι οι εξής

- Ατμοσφαιρική σχετική υγρασία: Δεδομένου ότι η εσωτερική ατμόσφαιρα του φύλλου θεωρείται κορεσμένη, η διαφορά δυναμικού νερού μεταξύ των δύο σημείων εξαρτάται από την σχετική υγρασία της ατμόσφαιρας.
- Θερμοκρασία: Η θερμοκρασία επηρεάζει τη μερική πίεση των υδρατμών τόσο στο εσωτερικό του φύλλου όσο (κυρίως) και στην ελεύθερη ατμόσφαιρα. Επομένως αυξομειώσεις της θερμοκρασίας μπορεί να μεταβάλλουν τη διαφορά μερικών πιέσεων η οποία είναι ανάλογη προς την ταχύτητα διάχυσης των υδρατμών.
- Ταχύτητα ανέμου: Οι μεταβολές στην ταχύτητα του ανέμου επηρεάζουν το πάχος του οριακού στρώματος συνεπώς και την αντίσταση  $R_b$ .

### **A.6.6. Παράγοντες που επιδρούν στις στοματικές κινήσεις.**

#### **A.6.6.1. Φως και διοξείδιο του άνθρακα: Αλληλεπιδράσεις με τη φωτοσύνθεση.**

##### **Διοξείδιο του άνθρακα**

Η επικράτηση χαμηλών συγκεντρώσεων διοξειδίου του άνθρακα στο εσωτερικό ενός φύλλου προκαλεί άνοιγμα των στομάτων, ενώ υψηλές συγκεντρώσεις του προκαλούν κλείσιμο. Με τη ρύθμιση αυτή επιτυγχάνεται ο συντονισμός της φωτοσυνθετικής λειτουργίας με το μηχανισμό των κινήσεων των καταφρακτικών κυττάρων. Σε συνθήκες ικανοποιητικών επιπέδων φωτισμού, η συνεχής αφομοίωση  $\text{CO}_2$  από τα κύτταρα του μεσοφύλλου έχει ως αποτέλεσμα την ταχεία πτώση της συγκέντρωσης  $\text{CO}_2$  στους μεσοκυττάρους χώρους. Η επικράτηση χαμηλών συγκεντρώσεων  $\text{CO}_2$  προκαλεί περαιτέρω άνοιγμα των στομάτων, ταχύτερη διάχυση του από την ατμόσφαιρα προς το εσωτερικό του φύλλου και επομένως

## Εισαγωγή

αύξηση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας. Σε συνθήκες ανεπαρκών επιπέδων φωτισμού ή στη διάρκεια της νύχτας η φωτοσύνθεση υπολειπургεί ή παρεμποδίζεται πλήρως, οπότε η συγκέντρωση CO<sub>2</sub> στο εσωτερικό του φύλλου αυξάνεται με ταχείς ρυθμούς λόγω της αναπνευστικής δραστηριότητας. Αφού δεν υπάρχει ανάγκη πλέον εισόδου του CO<sub>2</sub> της ατμόσφαιρας, τα στόματα κλείνουν προκειμένου να μην υπάρξουν άσκοπες απώλειες νερού. Υπάρχουν ενδείξεις ότι η αντίληψη του ερεθίσματος της χαμηλής συγκέντρωσης CO<sub>2</sub> από τα καταφρακτικά κύτταρα πραγματοποιείται μέσω των επιπέδων της ζεαξανθίνης τα οποία καθορίζονται από την ένταση της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας. Η ρύθμιση του εύρους του στοματικού πόρου φαίνεται ότι επιτελείται μέσω μηχανισμών ανάλογων εκείνων τους οποίους ενεργοποιεί η ζεαξανθίνη ως φωτοδέκτης (βλ. παρακάτω).

### Φως

Σε συνθήκες επάρκειας φωτισμού και ικανοποιητικές τιμές ατμοσφαιρικής υγρασίας, το εύρος του στοματικού πόρου εξαρτάται από την ένταση φωτεινής ακτινοβολίας που προσπίπτει στο φύλλο. Απουσία φωτισμού τα στόματα παραμένουν κλειστά. Σύμφωνα με τα παραπάνω, στα περισσότερα φυτικά είδη τα στόματα ανοίγουν την ημέρα και κλείνουν τη νύχτα. Βεβαίως υπάρχουν και οι εξαιρέσεις. Στα φυτά CAM συμβαίνει το αντίθετο.

Η αντίληψη του φωτεινού ερεθίσματος φαίνεται ότι υλοποιείται μέσω δύο διαφορετικών μηχανισμών.

A. Η φωτεινή ακτινοβολία επάγει το άνοιγμα των στομάτων μέσω της απορρόφησης φωτονίων από τις χλωροφύλλες των χλωροπλαστών των καταφρακτικών κυττάρων. Περισσότερο δραστικές φασματικές περιοχές είναι η μπλε και η κόκκινη, στις οποίες απορροφά αποδοτικότερο το μόριο της χλωροφύλλης. Στην περίπτωση αυτή η επίδραση είναι έμμεση: η απορρόφηση φωτονίων από τη χλωροφύλλη και η επακόλουθη φωτοσυνθετική δραστηριότητα προμηθεύει ενέργεια (ATP) και τα οσμωτικώς ενεργά οργανικά μόρια (μηλικό οξύ ή/και σακχαρόζη), απαραίτητα για το άνοιγμα των στομάτων. Ο μηχανισμός αυτός φαίνεται ότι παίζει σημαντικό ρόλο σε σχετικά υψηλές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας και ότι ευθύνεται για το πλήρες άνοιγμα του στοματικού πόρου.

B. Τα φωτεινά ερεθίσματα γίνονται αντιληπτά μέσω ενός κατάλληλου μηχανισμού στον οποίο το ρόλο φωτοδέκτη παίζει το καροτενοειδές ζεαξανθίνη. Ο μηχανισμός αυτός είναι ευαίσθητος στο μπλε φως και προκαλεί το άνοιγμα των στομάτων μέσω της ενεργοποίησης αντλιών πρωτονίων και της επαγωγής της υδρόλυσης του αμύλου και της συνακόλουθης παραγωγής μηλικού οξέος. Ο μηχανισμός της ζεαξανθίνης παρουσιάζεται εξαιρετικά ευαίσθητος σε χαμηλές εντάσεις φωτισμού, προκαλεί ταχείες αντιδράσεις και φαίνεται ότι παίζει σημαντικό ρόλο στην αντίληψη των αλλαγών του φωτεινού περιβάλλοντος και στον εγκλιματισμό σε αυτές, όπως π.χ. κατά την ανατολή του ήλιου ή την περιοδική σκίαση κατά τη διάρκεια της ημέρας ενός φυτού το οποίο βρίσκεται στον υποόροφο ενός δάσους.

#### **Α.6.6.2. Αμψισικό οξύ και υδατικές σχέσεις.**

Το άνοιγμα και το κλείσιμο των στομάτων μπορεί να ρυθμιστεί μέσω αυξομειώσεων της πίεσης σπαργής των καταφρακτικών κυττάρων. Η πίεση σπαργής ρυθμίζεται έμμεσα μέσω

μεταβολών στη συγκέντρωση των οσμωτικά ενεργών ουσιών των καταφρακτικών κυττάρων. Το άνοιγμα των στομάτων οφείλεται σε ταχεία και έντονη αύξηση της συγκέντρωσης οσμωτικά ενεργών ουσιών στα καταφρακτικά κύτταρα η οποία προκαλεί πτώση του δυναμικού νερού με αποτέλεσμα την είσοδο νερού από τα παρακαταφρακτικά κύτταρα και την επαναφορά των καταφρακτικών σε κατάσταση σπαργής.

Σε συνθήκες έλλειψης νερού στο έδαφος, επιβάλλεται το όσο το δυνατό ταχύτερο κλείσιμο των στομάτων ώστε να περιοριστούν στο ελάχιστο οι απώλειες νερού το οποίο δεν μπορεί να αναπληρωθεί μέσω του διαπνευστικού ρεύματος μέσω τροφοδοσίας από τη ρίζα. Πράγματι, ο μηχανισμός των στοματικών κινήσεων παρουσιάζεται ευαίσθητος στην έλλειψη νερού στο έδαφος και το εύρος του πόρου μειώνεται κατάλληλα. Η αντίληψη διαμόρφωσης συνθηκών ανεπάρκειας νερού στο έδαφος γίνεται μέσω ενός ορμονικού σήματος, του αμπισικού οξέος (ABA). Η ορμόνη αυτή συντίθεται στις ρίζες και σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης η συγκέντρωση της αυξάνεται. Το ABA μεταφέρεται μέσω των αγγείων του ξύλου στα φύλλα και τον κύριο στόχο αποτελούν τα στόματα. Σε ορισμένα φυτά σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης παρατηρείται επαγωγή της σύνθεσης του ABA στα φύλλα και αύξηση της συγκέντρωσής τους. Το ABA προσδένεται σε ειδικούς υποδοχείς στις κυτταροπλασματικές μεμβράνες των καταφρακτικών κυττάρων και προκαλεί ταχεία έξοδο ιόντων  $K^+$  και των συνοδών ανιόντων προς τα παρακαταφρακτικά κύτταρα. Η απώλεια ιόντων  $K^+$  προκαλεί πτώση της πίεσης σπαργής των καταφρακτικών κυττάρων και μείωση του εύρους του στοματικού πόρου. Σε συνθήκες αγρού σε πολλά φυτικά είδη μεταξύ των οποίων περιλαμβάνονται και πολλά καλλιεργούμενα, μέτρια υδατική καταπόνηση επιφέρει το μεσημβρινό κλείσιμο των στομάτων, ενώ σε συνθήκες έντονης έλλειψης νερού τα στόματα ανοίγουν μόνο τις πρωινές ώρες της ημέρας.

## **Εισαγωγή**

### **B. Υδατική Καταπόνηση.**

#### ***B.1. Γενικά.***

Η διαθεσιμότητα του νερού στο περιβάλλον επηρεάζει την ανάπτυξη και την επιβίωση των φυτικών οργανισμών. Οι δυσμενείς επιδράσεις της υδατικής καταπόνησης εξετάζονται συνήθως υπό το πρίσμα της έλλειψης, και όχι της περίσσειας νερού. Η υδατική καταπόνηση εμφανίζεται είτε με τη μορφή της αφυδάτωσης (ως σύμπτωμα της ξηρασίας), είτε της οσμωτικής καταπόνησης (ως σύμπτωμα της αλατότητας). Το κοινό χαρακτηριστικό και των δύο περιπτώσεων είναι η διαμόρφωση χαμηλού δυναμικού του νερού στους φυτικούς ιστούς.

Η ξηρασία ως κλιματικός παράγοντας είναι το αποτέλεσμα της περιορισμένης διαθεσιμότητας νερού (από την ατμόσφαιρα ή και από το έδαφος) και της απώλειας του (μέσω εξατμισοδιαπνοής). Ανάλογες κλιματικές συνθήκες επικρατούν στο ένα τρίτο περίπου της χέρσου του πλανήτη, ενώ εποχικό ή τοπικό περιορισμό στη διαθεσιμότητα νερού υφίσταται ένα ακόμη σημαντικό ποσοστό της ξηράς. Η ξηρασία αποτελεί έναν από τους σημαντικότερους παράγοντες καταπόνησης και περιορισμού της παγκόσμιας γεωργικής παραγωγής.

Λόγω της κλιματικής αλλαγής περιορισμένη διαθεσιμότητα νερού παρατηρείται πλέον και σε περιοχές όπου στο πρόσφατο παρελθόν δεν είχαν καταγραφεί προβλήματα. Σήμερα, η συνεχώς αυξανόμενη ανησυχία για τις επιπτώσεις της κλιματικής αλλαγής οδηγεί την έρευνα σε νέες κατευθύνσεις οι οποίες έχουν ως στόχο την βελτιστοποίηση των καλλιεργητικών και αρδευτικών μεθόδων και την επιλογή γονοτύπων με λιγότερες απαιτήσεις σε νερό. Οι επιπτώσεις της υδατικής καταπόνησης στην παραγωγικότητα ή και στην επιβίωση των φυτών είναι πολυσύνθετες και διαφέρουν ανάλογα με την ένταση και τη διάρκεια της καταπόνησης ενώ παράλληλα εξαρτώνται από τα κρίσιμα χαρακτηριστικά του φυτικού οργανισμού, όπως: α. από την ικανότητα άντλησης νερού από το έδαφος, β. από την αποδοτικότητα χρήσης νερού (WUE). Η αποδοτικότητα χρήσης νερού εκφράζεται από το πηλίκιο της φωτοσυνθετικής ταχύτητας προς την ταχύτητα διαπνοής. Σε αγρονομικές μελέτες χρησιμοποιείται μια παραλλαγή του δείκτη όπου υπολογίζονται τα kg νερού που απαιτούνται για την παραγωγή 1 kg ξηρής βιομάζας. Όσο μικρότερη ποσότητα νερού απαιτείται τόσο υψηλότερη είναι η αποδοτικότητα χρήσης νερού, γ. από την ικανότητα εγκλιματισμού.

#### ***B.2. Στρατηγικές αντιμετώπισης της υδατικής καταπόνησης.***

Τα φυτά έχουν αναπτύξει τρεις κυρίως στρατηγικές για την αντιμετώπιση της έλλειψης νερού την διαφυγή, την ανθεκτικότητα και αποφυγή.

**Διαφυγή.** Αφορά την ολοκλήρωση του βιολογικού κύκλου εντός της ευνοϊκής περιόδου με επάρκεια νερού.

**Ανθεκτικότητα.** Αφορά τη διατήρηση στοιχειώδους μεταβολικής δραστηριότητας ακόμη και σε πολύ χαμηλά επίπεδα υδατικού δυναμικού του κυτταροπλάσματος. Ανθεκτικότητα

έναντι της υδατικής καταπόνησης προσδίδουν ορισμένα μορφολογικά και φυσιολογικά χαρακτηριστικά όπως:

Η οσμωρύθμιση η οποία αφορά τη ρύθμιση του οσμωτικού δυναμικού των ιστών σε χαμηλότερα επίπεδα μέσω συσσώρευσης οσμωτικά ενεργών μεταβολιτών. Η οσμωτική εξισορρόπηση έχει ως αποτέλεσμα της διευκόλυνση της πρόσληψης νερού μέσω της δημιουργίας χαμηλότερου δυναμικού νερού στους ιστούς. Οι οσμωτικά ενεργοί μεταβολίτες οι οποίοι συσσωρεύονται περιλαμβάνουν ανόργανα ιόντα και οργανικές ενώσεις. Οι οργανικές ενώσεις αναφέρονται ως συμβατοί οσμωλύτες διότι, πέραν της οσμωρυθμιστικής τους δράσης, η συσσώρευσή τους σε μεγάλες ποσότητες δεν προκαλεί διαταραχές στον κυτταρικό μεταβολισμό. Αντίθετα, οι ουσίες αυτές προστατεύουν ευαίσθητα μόρια (κυρίως πρωτεΐνες) από την αφυδάτωση και περαιτέρω αποδιάταξη και καταστροφή των μορίων τους.

Ακραία περίπτωση ανθεκτικότητας έναντι έντονης και παρατεταμένης αφυδάτωσης εμφανίζουν κυρίως οι ποικιλοϋδρικοί οργανισμοί των οποίων τα κύτταρα επιβιώνουν για παρατεταμένα χρονικά διαστήματα παρόλο το χαμηλό σχετικό τους περιεχόμενο σε νερό. Στην κατηγορία αυτή ανήκουν μονοκύτταροι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί, λειχήνες, καθώς και ορισμένα ανώτερα φυτά (π.χ. είδη *Ramonda* και *Haberlea* οικ. Gesneriaceae) καθώς και τα λεγόμενα φυτά αναβίωσης (είδη των οικ. Myrothamnaceae, Scrophulariaceae, Lamiaceae, Cyperaceae, Poaceae, Liliaceae και Velloziaceae).

Αποφυγή. Αφορά την διατήρηση του δυναμικού νερού των κυττάρων σε σχετικά υψηλά επίπεδα με αποτέλεσμα τα κύτταρα των ιστών τους να μην έχουν την εμπειρία της αφυδάτωσης. Οι κύριες παραλλαγές της στρατηγικής αυτής είναι δύο:

### **Αποφυγή με οικονομία νερού.**

- Τα φυτά διαθέτουν την ικανότητα περιορισμού των διαπνευστικών απωλειών με ταυτόχρονη διατήρηση της ικανότητας αφομοίωσης CO<sub>2</sub> από την ατμόσφαιρα (παρουσιάζουν υψηλή αποδοτικότητα χρήσης νερού, WUE). Η εξοικονόμηση νερού και η διαφύλαξη των λιγωστών αποθεμάτων κατά τη διάρκεια της δυσμενούς περιόδου επιτυγχάνεται μέσω της διατήρησης υψηλού δυναμικού στα κύτταρα των ιστών. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελούν τα φυτά CAM. Η επιτυχία της στρατηγικής αυτής βασίζεται σε ορισμένα μορφολογικά και φυσιολογικά χαρακτηριστικά:
- Κλείσιμο των στομάτων στη διάρκεια της περιόδου η οποία ευνοεί τις σημαντικές απώλειες νερού.
- Μορφολογικοί χαρακτήρες οι οποίοι παρεμβάλλουν ισχυρή αντίσταση στις διαπνευστικές ή άλλες απώλειες νερού όπως η ισχυρή και παχιά εφυμενίδα, η κάλυψη των επιφανειακών από στρώμα τριχών, η τοποθέτηση στομάτων σε κρύπτες ή η κάλυψη τους από στρώματα κηρών κ.α.
- Η αποθήκευση νερού σε κατάλληλους ιστούς (εξαιρετικά διαδεδομένη στα παχύφυτα).
- Περιορισμός στο ελάχιστο των επιφανειών οργάνων τα οποία έρχονται σε επαφή με την ατμόσφαιρα (π.χ. με εξισορρόπηση φυλλικής επιφάνειας, βλ. παρακάτω).
- Ύπαρξη βλαστών οι οποίοι συνεισφέρουν σημαντικά στη φωτοσυνθετική δραστηριότητα του οργανισμού.

## **Εισαγωγή**

- Περιορισμένος αριθμός στομάτων ανά μονάδα επιφάνειας.
- Ιδιόμορφη μεταβολική δραστηριότητα, άνοιγμα στομάτων στη διάρκεια της νύχτας (φυτά CAM).

### ***Αποφυγή με κατανάλωση νερού.***

Τα φυτά αυτής της κατηγορίας δίδουν προτεραιότητα στην εξεύρεση και αποτελεσματική άντληση του νερού του περιβάλλοντος και φέρουν ορισμένα μορφολογικά και φυσιολογικά χαρακτηριστικά όπως:

- Δυνατότητα επίτευξης χαμηλού δυναμικού νερού στη ρίζα (αποτελεσματικότερη άντληση νερού από το έδαφος).
- Αύξηση λόγου του υπόγειου προς το υπέργειο τμήμα. Δίδεται προτεραιότητα στην ανάπτυξη εκτεταμένου ριζικού συστήματος ώστε αυτό να προσεγγίζει τον υδροφόρο ορίζοντα.
- Αύξηση της αγωγιμότητας στη μεταφορά νερού μέσω αύξησης των αγωγών ιστών μεταφοράς νερού (πολυάριθμα αγγεία ξύλου, έντονη παρουσία και διακλάδωση νευρώσεων) και μείωση της απόστασης μεταφοράς νερού.
- Δυνατότητα απορρόφησης νερού από υπέργεια όργανα (π.χ. φύλλα, βλαστούς, εναέριες ρίζες επιφύτων).

### ***B.3. Η υδατική καταπόνηση επιφέρει τροποποιήσεις σε μορφολογικό, φυσιολογικό και μοριακό επίπεδο.***

Η έλλειψη νερού προξενεί ένα ευρύ φάσμα αντιδράσεων που μπορεί να αφορούν αλλαγές στη γονιδιακή ρύθμιση και επακόλουθες μεταβολές στα βιοχημικά μονοπάτια, στην αύξηση και την ανάπτυξη των φυτών. Τα συμπτώματα γίνονται εμφανή σε σύντομο χρονικό διάστημα και στις περισσότερες περιπτώσεις είναι κοινά σε όλα τα φυτά.

#### **B.3.1. Μορφολογικές τροποποιήσεις.**

##### ***B.3.1.1. Περιορισμός επιφάνειας αναπτυσσόμενων φύλλων.***

Η παρεμπόδιση της διάτασης των κυττάρων λόγω ανεπαρκούς πίεσης σπαραγής αποτελεί το πρώτο ορατό σύμπτωμα της αφυδάτωσης. Επειδή η έκπτυξη των φύλλων εξαρτάται και από την διάταση των κυττάρων, παρατηρείται περιορισμός της φυλλικής επιφάνειας ως βραχυπρόθεσμο αποτέλεσμα της υδατικής καταπόνησης. Παράλληλα με τον περιορισμό της φυλλικής επιφάνειας ελαττώνονται οι διαπνευστικές απώλειες.

##### ***B.3.1.2. Μεταβολή του λόγου υπέργειου/υπόγειου τμήματος του φυτού.***

Η δυνατότητα οσμωρύθμισης των κυττάρων των ριζών, μέσω της οποίας επιτυγχάνεται η πτώση του δυναμικού του νερού (σε χαμηλότερα επίπεδα του δυναμικού του εδαφικού νερού) στα κύτταρα, έχει ως αποτέλεσμα οι ρίζες να διατηρούν την ικανότητα άντλησης νερού από το έδαφος. Επίσης τα κύτταρα των ριζών έχουν την ικανότητα να αναπτύσσονται σε χαμηλότερα υδατικά δυναμικά έναντι των κυττάρων των φύλλων. Συνεπώς, υπό συνθήκες υδατικής καταπόνησης ο ρυθμός ανάπτυξης της ρίζας είναι ταχύτερος εκείνου του βλαστού με αποτέλεσμα ο λόγος βλαστού ρίζας να μεταβάλλεται προς όφελος του υπόγειου τμήματος, το οποίο είναι υπεύθυνο για την άντληση του νερού και επομένως για την επιβίωση του φυτού. Ο λόγος αυτός ρυθμίζεται, εκτός των συνθηκών θρέψης και του αναπτυξιακού σταδίου, τόσο

από τη δυνατότητα τροφοδοσίας του βλαστού με νερό από τη ρίζα, όσο και από τη δυνατότητα τροφοδοσίας της ρίζας με φωτοσυνθετικά προϊόντα από το βλαστό.

Ο περιορισμός της διάτασης των φύλλων συνεπάγεται μείωση των αναγκών των φύλλων σε φωτοσυνθετικό προϊόν και μετακίνηση υψηλότερου ποσοστού φωτοσυνθετικών προϊόντων προς τη ρίζα με αποτέλεσμα την ανάπτυξη του ριζικού συστήματος προς βαθύτερα εδαφικά στρώματα.

### ***B.3.1.3. Περιορισμός της διαπνέουσας επιφάνειας μέσω αποβολής των γηραιότερων φύλλων.***

Σε πολλές περιπτώσεις, η έλλειψη νερού επιφέρει γήρανση και αποκοπή των γηραιότερων φύλλων με αποτέλεσμα την παραμονή μόνο των κορυφαίων νεότερων φύλλων στο βλαστό. Στο μηχανισμό αυτόν, που αναφέρεται ως εξισορρόπηση φυλλικής επιφάνειας, εμπλέκεται το αιθυλένιο και έχει ως στόχο το δραστικό περιορισμό της διαπνέουσας επιφάνειας και κατά συνέπεια την εξοικονόμηση νερού.

### ***B.3.1.4. Τροποποίηση του ενεργειακού ισοζυγίου του ελάσματος για την αποφυγή υπερθέρμανσης του μέσω κατάλληλων κινήσεων.***

Υπό συνθήκες υδατικής καταπόνησης, το κλείσιμο των στομάτων συμβάλλει μεν στον περιορισμό των διαπνευστικών απωλειών αλλά παράλληλα μειώνει την απαγωγή της θερμότητας με αποτέλεσμα την αύξηση της θερμοκρασίας του φύλλου. Ορισμένα φυτά αμβλύνουν τις αναπόφευκτες επιπτώσεις της θερμοκρασιακής αύξησης μέσω κατάλληλων κινήσεων του ελάσματος ώστε να παρεμποδίζεται η άμεση έκθεσή του στις ηλιακές ακτίνες. Τον ίδιο ρόλο παίζει και η συστροφή του ελάσματος (μέσω των κατάλληλων κυττάρων συστροφής) των αγρωστωδών, αλλά και ορισμένων δικότυλων όπως το δεντρολίβανο.

### ***B.3.1.5. Αύξηση των αντιστάσεων στη ροή του νερού.***

Η μάρανση της ρίζας προκαλεί την απομάκρυνσή της από τα εδαφικά σωματίδια τα οποία συγκρατούν ακόμη νερό και στις περισσότερες περιπτώσεις αποκόπτονται και τα ριζικά τριχίδια. Σε συνθήκες έλλειψης νερού η προστασία του οργάνου από την πλήρη αφυδάτωση επιτυγχάνεται μέσω κάλυψης της υποδερμίδας με φελλίνη (σουβερίνη) η οποία έχει ως επακόλουθο πρόσθετη αντίσταση στη μεταφορά μορίων νερού.

Επίσης, η υδατική καταπόνηση μπορεί να προκαλέσει τη δημιουργία εμβόλων δηλ. θραύση της στήλης του νερού στα αγγεία και διακοπή της συνέχειάς της. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα την αύξηση των αντιστάσεων στη ροή του νερού μέσα στο αγγειακό σύστημα μεταφοράς.

## **B.3.2. Φυσιολογικές τροποποιήσεις.**

### ***B.3.2.1 Τροποποίηση της δομής και λειτουργίας των μεμβρανών και των ενζύμων***

Η υδατική καταπόνηση επιφέρει φυσιολογικές βλάβες ως επακόλουθο της αφυδάτωσης του κυτοπλάσματος (συρρίκνωση του πρωτοπλάστη, συμπύκνωση της υδατικής φάσης και παθητική αύξηση της συγκέντρωσης των διαλυμένων ουσιών-πλάσμολυση). η ομαλή διάταξη της διπλής λιπιδιακής στοιβάδας των μεμβρανών διαταράσσεται με αποτέλεσμα την απώλεια της δραστηριότητας μεμβρανικών αντλιών αλλά και τη δημιουργία ανεπιθύμητων πόρων. Η

## Εισαγωγή

απώλεια της εκλεκτικής διαπερατότητας των μεμβρανών επιφέρει ανεξέλεγκτη διακίνηση ουσιών και σε κυτταρικό επίπεδο επέρχεται πλέον απώλεια της διαμερισματοποίησης και συνολική μεταβολική δυσλειτουργία.

### **B.3.2.2 Κλείσιμο των στομάτων**

Λόγω της έλλειψης νερού προκαλείται κλείσιμο των στομάτων με στόχο της μείωση των διαπνευστικών απωλειών. Όπως ήδη αναφέρθηκε, οι αλλαγές στην πίεση σπαργής ρυθμίζουν το εύρος του στοματικού πόρου των καταφρακτικών κυττάρων. Οι αλλαγές αυτές μπορεί να είναι:

Παθητικές. Το παθητικό κλείσιμο ευνοείται σε ατμοσφαιρικό περιβάλλον με χαμηλή σχετική υγρασία όταν ο ρυθμός των απωλειών νερού των καταφρακτικών κυττάρων είναι υψηλότερος εκείνου με τον οποίο αναπληρώνεται μέσω των γειτονικών επιδερμικών ή παρακαταφρακτικών κυττάρων.

Ενεργητικές. Οφείλονται στη μεταβολική δραστηριότητα των καταφρακτικών. Η απώλεια σπαργής των καταφρακτικών κυττάρων λόγω εξόδου ορισμένων ιόντων προκαλεί το κλείσιμο των στομάτων. Ο μηχανισμός ενεργοποιείται από το αμψισικό οξύ, το οποίο μπορεί να προέρχεται από δύο διαφορετικές πηγές:

- Από τα φύλλα. Η σταδιακή αφυδάτωση του κυτταροπλάσματος επιφέρει α. απελευθέρωση ποσοστού ABA των χλωροπλάστων στους αποπλασματικούς χώρους το οποίο μεταφέρεται μέσω του διαπνευστικού ρεύματος στα καταφρακτικά κύτταρα και β. αύξηση του ρυθμού σύνθεσης νέων μορίων ABA.
- Από τις ρίζες. Η συγκέντρωση της ορμόνης στις ρίζες αυξάνεται δραματικά όταν υπάρχει έλλειψη νερού στο εδαφικό περιβάλλον. Οι ρίζες παράγουν και εξάγουν ABA προς τα αγγεία του ξύλου το οποίο μεταφέρεται στα φύλλα και επαρκεί για να προκαλέσει κλείσιμο στομάτων. Το διασυστηματικό αυτό σήμα κινδύνου προειδοποιεί για τα επερχόμενα προβλήματα στην τροφοδοσία με νερό του υπέργειου τμήματος.

### **B.3.2.3. Διατάραξη της φωτοσυνθετικής λειτουργίας.**

Το αναπόφευκτο κλείσιμο των στομάτων παρεμποδίζει τον απρόσκοπτο εφοδιασμό των φωτοσυνθετικών κυττάρων με το CO<sub>2</sub> της ατμόσφαιρας. Εν τούτοις με τον τρόπο αυτό αυξάνεται η WUE. Η δομική και λειτουργική ακεραιότητα της φωτοσυνθετικής συσκευής επηρεάζεται άμεσα από την επικράτηση χαμηλού δυναμικού νερού στον πρωτοπλάστη με αποτέλεσμα τη δυσλειτουργία της φωτοφωσφορυλίωσης και της φωτοσυνθετικής ροής των ηλεκτρονίων. Παρατηρείται επίσης αύξηση της συγκέντρωσης ιόντων Mg<sup>+2</sup> στους χλωροπλάστες, η οποία παρεμποδίζει τη φωτοσυνθετική δραστηριότητα.

### **B.3.2.4. Επαγωγή του μεταβολισμού τύπου Crassulaceae.**

Ορισμένα είδη αναφέρονται ως προαιρετικά CAM (π.χ. *Mesembryanthemum crystallinum*). Τα φυτά αυτά σε συνθήκες επάρκειας νερού συμπεριφέρονται ως C<sub>3</sub>. Ωστόσο σε περίπτωση υδατικής καταπόνησης (αφυδάτωση/οσμωτική καταπόνηση) ο μεταβολισμός τους μεταβάλλεται σε τύπου CAM, μεταβολή η οποία προϋποθέτει κατάλληλες διευθετήσεις σε επίπεδο έκφρασης γονιδίων, μετακίνηση μηλικού οξέος από και προς τα χυμοτόπια,



αναστροφή της περιοδικότητας των στοματικών κινήσεων, συσσώρευση συμβατών οσμωλυτών, κ.ά.

### ***B.3.2.5. Επαγωγή έκφρασης γονιδίων.***

Για την αντιμετώπιση των επιπτώσεων της υδατικής καταπόνησης είναι απαραίτητη η *de novo* σύνθεση νέων πρωτεϊνικών μορίων απαραίτητων για τη σύνθεση ορισμένων μεταβολιτών. Στις μεταβολικές τροποποιήσεις περιλαμβάνεται και η ενεργοποίηση υπαρχόντων ενζύμων π.χ. φωσφορυλίωση της υδροαπορίνης τύπου  $\alpha$ -TIP (Tonoplast Intrinsic Protein).

## **Εισαγωγή**

### **Γ. Η φωτοσύνθεση.**

#### ***Γ.1. Ιστορικά στοιχεία.***

Οι πρώτες παρατηρήσεις του φαινομένου της φωτοσύνθεσης έγιναν από τον Τζόζεφ Πρίστλεϊ (Joseph Priestley), το 1771. Αυτός πρώτος παρατήρησε ότι τα πράσινα φυτά καθάριζαν τον αέρα που είχε μολυνθεί από την αναπνοή των ζώων. Τις παρατηρήσεις του Πρίστλεϊ συνέχισε ο Ολλανδός γιατρός Ινγκενχάους (Ingen-Housz). Ο Νικολά ντε Σωσύρ (Nicolas Théodore de Saussure) απέδειξε, το 1804, ότι το βάρος του οξυγόνου, που έχει αποβληθεί μαζί με το βάρος του φυτού μετά τη φωτοσύνθεση, είναι μεγαλύτερο από το βάρος του διοξειδίου του άνθρακα που απορροφήθηκε. Κατά τον 20<sup>ο</sup> αιώνα, το φαινόμενο της φωτοσύνθεσης μελετήθηκε από κάθε πλευρά (βιοχημική, χημική, φυσιολογική κ.λπ.). Το 1941 για πρώτη φορά έγιναν πειράματα με ραδιενεργά ισότοπα και διερευνήθηκε η πολύπλοκη σειρά που ακολουθούν οι διάφορες αντιδράσεις (Taiz and Zeiger 2012).

#### ***Γ.2. Η σημασία της φωτοσύνθεσης***

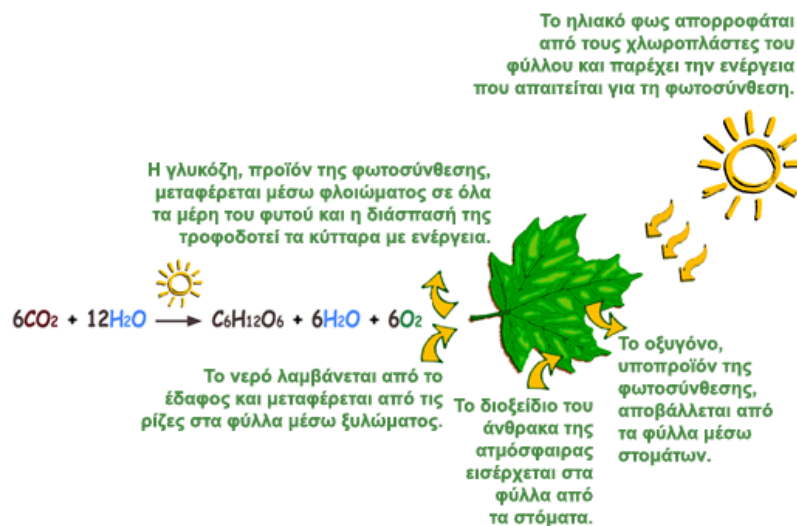
Η φωτοσύνθεση είναι σημαντικότερη και ιδιαίτερα πολύπλοκη βιολογική διεργασία, μέσω της οποίας οι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί χρησιμοποιώντας φωτεινή ενέργεια, διοξείδιο του άνθρακα και νερό παράγουν τα απαραίτητα για οργανικά συστατικά για την ανάπτυξή τους, τις διάφορες λειτουργίες τους και την ολοκλήρωση του βιολογικού τους κύκλου. Τα περισσότερα φυτά προσλαμβάνουν θρεπτικές ουσίες από το έδαφος με τις ρίζες τους. Ωστόσο, στα βυθισμένα υδρόβια φυτά η πρόσληψη των θρεπτικών γίνεται από όλη την επιφάνεια του φυτικού σώματος. Παράλληλα τα επίφυτα, φυτά που αναπτύσσονται στους κορμούς και τα κλαδιά των δέντρων, καθώς και τα βρυόφυτα εξαρτώνται κυρίως από την απορρόφηση των ανόργανων στοιχείων της βροχής δια μέσου των φύλλων.

Τα θρεπτικά στοιχεία των φυτών, CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O και ανόργανα άλατα, είναι χαμηλού ενεργειακού περιεχομένου και συνεπώς δεν καλύπτουν τις ενεργειακές απαιτήσεις τους. Η αφομοίωση των παραπάνω ανόργανων ουσιών μέσω του μεταβολισμού απαιτεί ενέργεια, προϋπόθεση την οποία τα φυτά καλύπτουν με την απορρόφηση του φωτός. Η ιδιαίτερη αυτή ικανότητα των φυτικών κυττάρων να απορροφούν φωτεινή ενέργεια και να τη μετατρέπουν σε χημική είναι μία από τις βασικότερες βιολογικές λειτουργίες και καθιστούν τα φυτά παραγωγούς (παραγωγή οργανικής ύλης από ανόργανες ενώσεις, εικόνα 1). Περίπου το 1% της ηλιακής ενέργειας απορροφάται από τα φύλλα των φυτών. Οι υπόλοιποι οργανισμοί, με εξαίρεση μερικούς αυτότροφους μικροοργανισμούς, εξαρτώνται από αυτή ακριβώς την ενεργειακή μετατροπή.



**Εικόνα 1.** Ο ρυθμός με τον οποίο τα φυτά αποθηκεύουν ενέργεια αναφέρεται ως πρωτογενής παραγωγικότητα. Η πρωτογενής παραγωγικότητα ποικίλει σημαντικά στις διαφορετικές διαπλάσεις. (Πηγή: Mader S., 1997, "INQUIRY INTO LIFE", σελ. 688).

Με τη φωτοσύνθεση τα φυτά δεσμεύουν τη φωτεινή ενέργεια και τη μετατρέπουν σε χημική (εικόνα 2). Οι θρεπτικές ουσίες (υδατάνθρακες) που παράγονται με τη φωτοσύνθεση χρησιμοποιούνται άμεσα από τα φυτά ή αποθηκεύονται, συνήθως ως άμυλο.



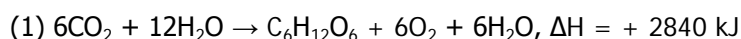
**Εικόνα 2.** Απλοποιημένη σχηματική απεικόνιση της φωτοσύνθεσης.

Τα φυτά, ως αυτότροφοι οργανισμοί έχουν τη δυνατότητα σύνθεσης οργανικών ενώσεων από πρόδρομα ανόργανα συστατικά. Η απαιτούμενη για αυτή τη διαδικασία εισροή ενέργειας παρέχεται από την ηλιακή ακτινοβολία με τη μορφή φωτονίων, τα οποία απορροφώνται από την χλωροφύλλη. Η ενέργεια αποθηκεύεται με τη μορφή σταθερών χημικών ενώσεων (ATP, NADPH) ενώ παράλληλα διασπάται το μόριο του νερού και εκλύεται μοριακό οξυγόνο ως

## Εισαγωγή

παραπροϊόν. Η αποθηκευμένη ενέργεια χρησιμοποιείται στη συνέχεια σε όλες τις μεταβολικές διαδικασίες βιοσύνθεσης, ενώ το μεγαλύτερο μέρος της χρησιμοποιείται για τη δέσμευση του διοξειδίου του άνθρακα της ατμόσφαιρας και το μετασχηματισμό του σε υδατάνθρακες. Η αξιοποιούμενη ακτινοβολία στην παραπάνω διαδικασία ονομάζεται φωτοσυνθετικά ενεργός ακτινοβολία (Photosynthetically Active Radiation, PAR) και περιλαμβάνει μήκη κύματος από 400 έως 700 nm.

Η βασική αντίδραση (1) είναι ισχυρά ενδεργονική καθώς απαιτεί μεγάλη δαπάνη ενέργειας (2840 kJ) για κάθε mole εξόζης που παράγεται και εμπεριέχει πολυάριθμες αντιδράσεις που συνεργάζονται ώστε να παραχθούν τα τελικά φωτοσυνθετικά προϊόντα.



Η παρά πάνω αντίδραση μπορεί ασφαλώς να απλοποιηθεί από χημικής πλευράς. Από βιοχημικής όμως αυτό δεν είναι ορθό, επειδή η απλοποιημένη αντίδραση θα έδειχνε ότι το ελεύθερο οξυγόνο θα προερχόταν εξ ημισείας από το  $\text{CO}_2$  και το  $\text{H}_2\text{O}$  ενώ, όπως θα δούμε, το οξυγόνο προέρχεται αποκλειστικά από την φωτόλυση του  $\text{H}_2\text{O}$ .

Η φωτοσύνθεση αποτελεί μια διαδικασία ζωτικής σημασίας σε πλανητικό επίπεδο διότι από τα οργανικά μόρια που προκύπτουν παρέχεται χημική ενέργεια και σκελετοί άνθρακα σε όλα τα στάδια της τροφικής αλυσίδας. Τα προϊόντα της φωτοσύνθεσης χρησιμοποιούνται είτε ως δομικές μονάδες σε διάφορες αναβολικές αντιδράσεις, είτε παρέχουν μέρος της περιεχόμενης ενέργειάς τους για την κάλυψη των ενεργειακών αναγκών του κύτταρου κατά την αναπνευστική λειτουργία, στην οποία ελευθερώνονται ως προϊόντα τα αρχικά υποστρώματα της φωτοσύνθεσης ( $\text{CO}_2$  και  $\text{H}_2\text{O}$ ). Επιπροσθέτως, με τη φωτοσύνθεση εμπλουτίζεται η ατμόσφαιρα με το απαραίτητο μοριακό οξυγόνο για την αναπνοή όλων των αερόβιων οργανισμών ενώ τα αρχέγονα προϊόντα της με τη μορφή κοιτασμάτων υδρογονανθράκων αποτελούν τα σημαντικότερα ενεργειακά αποθέματα της γης.

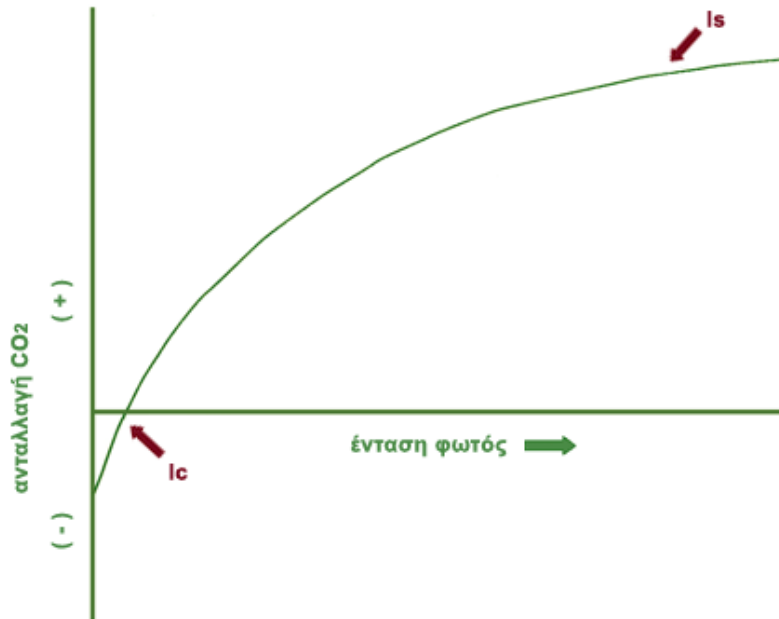
### *Γ.3. Παράγοντες που επηρεάζουν τη φωτοσύνθεση.*

Η φωτοσύνθεση επηρεάζεται από διάφορους παράγοντες, εξωτερικούς και εσωτερικούς. Η επίδραση των παραπάνω παραγόντων μπορεί να είναι άμεση (φως,  $\text{CO}_2$ ) ή έμμεση (θρεπτικά άλατα, νερό).

#### **Γ.3.1. Εξωτερικοί παράγοντες**

##### **Φως**

Η λειτουργία της φωτοσύνθεσης απαιτεί φως. Η αύξηση της έντασης του φωτός είναι ανάλογη με τη φωτοσυνθετική απόδοση ενός φυτού. Ωστόσο υπάρχει κάποια τιμή έντασης του φωτός πέρα από την οποία ο ρυθμός της φωτοσύνθεσης παραμένει σταθερός. Η τιμή αυτή αναφέρεται ως σημείο φωτοκορεσμού (εικόνα 3).



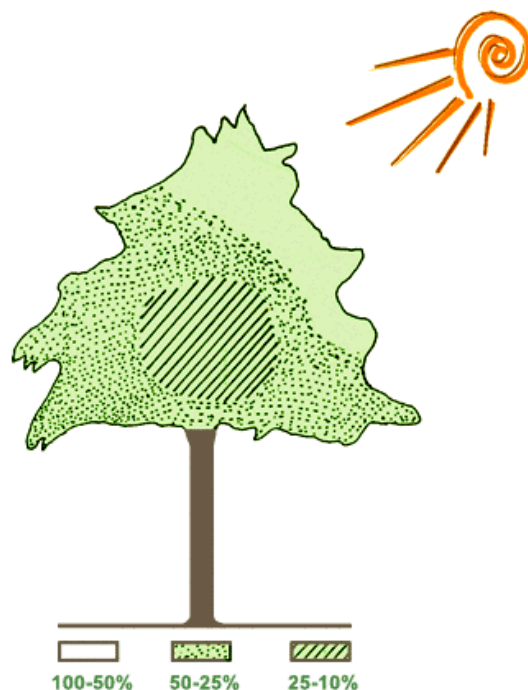
**Εικόνα 3.** Τυπική καμπύλη ανταλλαγής CO<sub>2</sub> για φυτά όπως το σιτάρι και το βαμβάκι (C<sub>3</sub> φυτά). (+): πρόσληψη CO<sub>2</sub>, (-): αποβολή CO<sub>2</sub>, I<sub>s</sub>: σημείο φωτοκορεσμού, δηλαδή η μεγαλύτερη ένταση του φωτός πάνω από την οποία δεν έχουμε καμία αύξηση στην πρόσληψη CO<sub>2</sub>, I<sub>c</sub>: σημείο αντιστάθμισης φωτισμού, η ένταση φωτός κατά την οποία το προσλαμβανόμενο CO<sub>2</sub> είναι ίσο με το αποβαλλόμενο.

Από το φωτοσυνθετικά ενεργό τμήμα της ηλιακής ακτινοβολίας που προσπίπτει σε ένα φύλλο, ποσοστό περίπου 80% απορροφάται, ενώ από το υπόλοιπο 20% ένα μέρος αντανακλάται από την επιφάνεια του φύλλου και το υπόλοιπο το διαπερνά. Όσον αφορά τη συνολική ενέργεια της ηλιακής ακτινοβολίας, μόνο το 0,5% έως 3,5% χρησιμοποιείται τελικά για τη φωτοσυνθετική παραγωγή υδατανθράκων. Η τιμή αυτή αφορά μόνο τα φύλλα τα οποία βρίσκονται στα εξωτερικά στρώματα της κόμης και ως εκ τούτου δέχονται πλήρες ηλιακό φως τόσο από πλευράς έντασης όσο και φασματικής σύστασης. Σε πολύπλοκες κόμης, δημιουργούνται διαβαθμίσεις του φωτεινού καθεστώτος ανάλογα το βάθος (εικόνα 4).

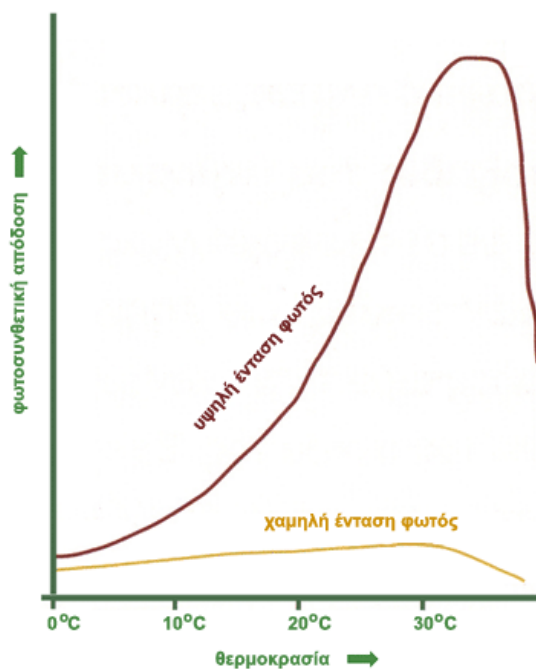
### **Θερμοκρασία**

Η θερμοκρασία του περιβάλλοντος επηρεάζει τη δομή και τη λειτουργία του κυττάρου και άρα και τη φωτοσύνθεση. Παρουσία φωτός η φωτοσυνθετική απόδοση αυξάνει με την αύξηση της θερμοκρασίας (εικόνα 5). Ωστόσο υπάρχει μία τιμή θερμοκρασίας πέρα από την οποία προκαλείται ελάττωση της φωτοσύνθεσης, η οποία τελικά παύει όταν η αύξηση της θερμοκρασίας συνεχιστεί. Το παραπάνω φαινόμενο αποδίδεται στις βλάβες που προκαλούν στα κύτταρα οι υψηλές θερμοκρασίες καθώς και στη θερμομειαισθησία των στομάτων, που σε ακραίες θερμοκρασίες κλείνουν περιορίζοντας τη φωτοσυνθετική απόδοση.

## Εισαγωγή



**Εικόνα 4.** Η ένταση του φωτός που φτάνει στα διάφορα σημεία του φυλλώματος ενός δέντρου ποικίλει. Η ένταση του φωτός που φτάνει στο φύλλωμα μιας ελιάς στη διάρκεια του καλοκαιριού και κατά τις μεσημβρινές ώρες εκφράζεται σε ποσοστά της ολικής έντασης του φωτός στην ατμόσφαιρα.



**Εικόνα 5.** Σε χαμηλή ένταση του φωτός, αύξηση της θερμοκρασίας δεν προκαλεί ανάλογη αύξηση της φωτοσυνθετικής απόδοσης. Σε υψηλή ένταση φωτός, αύξηση της θερμοκρασίας προκαλεί αύξηση της φωτοσύνθεσης μέχρι κάποια μέγιστη τιμή πέρα από την οποία η φωτοσυνθετική απόδοση μειώνεται.

Η άριστη θερμοκρασία φωτοσύνθεσης ποικίλει και εξαρτάται από το είδος του φυτού και από το γεωγραφικό πλάτος εξάπλωσής του. Σε εύκρατες περιοχές η φωτοσυνθετική απόδοση αυξάνει με την αύξηση της θερμοκρασίας (ξεκινώντας από τους 0°C περίπου) μέχρι μία μέγιστη τιμή, που μπορεί να κυμαίνεται μεταξύ 15 και 25°C ανάλογα με το είδος.

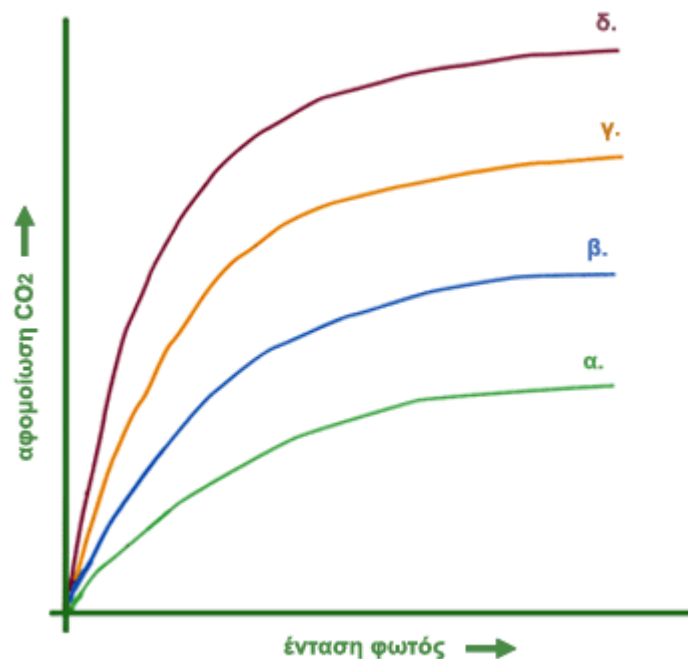
Στην τροπική ζώνη η ελάχιστη θερμοκρασία για τη φωτοσύνθεση είναι μεγαλύτερη από τους 0°C, ενώ η άριστη υπερβαίνει τους 25°C.

Τα φυτά της αρκτικής ζώνης, όπως κάποια είδη κωνοφόρων, μπορούν να φωτοσυνθέτουν σε θερμοκρασίες μικρότερες από τους 0°C (- 2 έως - 6°C).

Η άριστη θερμοκρασία φωτοσύνθεσης για φυτά που αναπτύσσονται σε ξηρά περιβάλλοντα μπορεί να ξεπερνάει τους 25°C, ενώ φύκη θερμοπηγών μπορούν να φωτοσυνθέτουν ακόμα και σε θερμοκρασίες που ξεπερνούν τους 75°C.

### **Διοξείδιο του άνθρακα**

Το CO<sub>2</sub> αποτελεί απαραίτητη προϋπόθεση για τον σχηματισμό των οργανικών ενώσεων κατά τη φωτοσύνθεση. Διακυμάνσεις στη συγκέντρωση του CO<sub>2</sub> επηρεάζουν τη φωτοσυνθετική απόδοση των φυτών: όσο μεγαλύτερη είναι η συγκέντρωση του CO<sub>2</sub> στην ατμόσφαιρα, τόσο πιο έντονη είναι η φωτοσυνθετική απόδοση των φυτών για μία συγκεκριμένη ένταση φωτισμού (εικόνα 6). Ωστόσο πολύ υψηλές συγκεντρώσεις CO<sub>2</sub> προκαλούν το κλείσιμο των στομάτων και κατά συνέπεια εμποδίζουν την πρόσληψή του από τα φυτά.



**Εικόνα 6.** Φωτοσύνθεση στο ίδιο φυτό με σύγχρονη αύξηση της έντασης του φωτός και της συγκέντρωσης του ατμοσφαιρικού CO<sub>2</sub> (α, β, γ, δ = διαφορετικές συγκεντρώσεις CO<sub>2</sub> και α < β < γ < δ). Στην ίδια ένταση φωτός, η φωτοσυνθετική απόδοση αυξάνεται με την αύξηση του CO<sub>2</sub>.

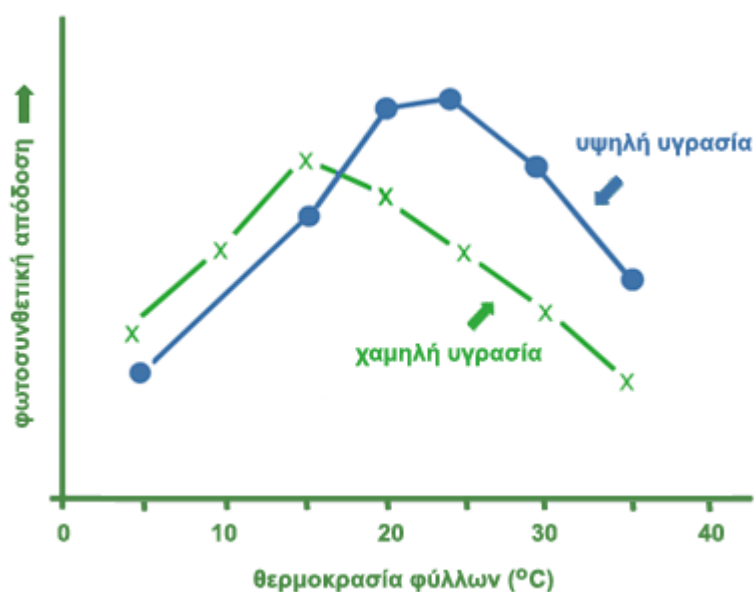
## Εισαγωγή

Η συγκέντρωση του CO<sub>2</sub> στην ατμόσφαιρα είναι συνήθως σταθερή και δεν υπερβαίνει το 0,033% κατ' όγκο. Ωστόσο εδάφη πλούσια σε οργανικές ουσίες εμπλουτίζουν τα κατώτερα στρώματα του αέρα με CO<sub>2</sub> που προέρχεται από την αποικοδόμηση των ουσιών αυτών. Το παραπάνω φαινόμενο είναι σημαντικό για τα έρποντα φυτά των οποίων η φωτοσυνθετική απόδοση είναι αυξημένη εξαιτίας της αυξημένης διαθεσιμότητας CO<sub>2</sub>.

### Νερό

Το νερό αποτελεί απαραίτητη προϋπόθεση για τη λειτουργία της φωτοσύνθεσης. Η έλλειψη νερού αναστέλλει τη φωτοσύνθεση καθώς: α) επηρεάζει τη δομή και τη λειτουργία των κυττάρων, β) ελαττώνει την επιφάνεια των φύλλων (σε συνθήκες ξηρασίας πολλά φυτά συστρέφουν τα φύλλα τους για να μειώσουν τις απώλειες νερού λόγω διαπνοής), γ) προκαλεί το κλείσιμο των στομάτων.

Η σχετική υγρασία του αέρα στο περιβάλλον του φυτού επηρεάζει τη φωτοσυνθετική του απόδοση. Σε χαμηλή υγρασία αέρα η άριστη θερμοκρασία για τη φωτοσύνθεση είναι μικρότερη από την αντίστοιχη σε μεγάλη υγρασία (εικόνα 7).



**Εικόνα 7.** Διακύμανση στη φωτοσυνθετική απόδοση ενός δέντρου πορτοκαλιάς σε σχέση με την υγρασία του αέρα και τη θερμοκρασία στην επιφάνεια των φύλλων. Σε χαμηλή υγρασία η φωτοσύνθεση μειώνεται όταν η θερμοκρασία στην επιφάνεια των φύλλων φτάνει τους 15°C. Σε υψηλή υγρασία αέρα δεν παρατηρείται μείωση της φωτοσύνθεσης μέχρι τους 25°C περίπου.

### Θρεπτικά στοιχεία

Η έλλειψη των βασικών θρεπτικών στοιχείων των φυτών παρεμποδίζει τον μηχανισμό της φωτοσύνθεσης. Μειωμένη διαθεσιμότητα αζώτου και μαγνησίου δυσχεραίνει τον σχηματισμό της χλωροφύλλης καθώς τα παραπάνω στοιχεία αποτελούν δομικά συστατικά του μορίου της. Παράλληλα, το άζωτο συμμετέχει στη σύνθεση των πρωτεϊνών και επηρεάζει το μέγεθος των φύλλων και τη λειτουργία των στομάτων ενώ ο σίδηρος, αν και δεν αποτελεί δομικό στοιχείο



της χλωροφύλλης, συμβάλλει στον σχηματισμό της και συνεπώς η έλλειψή του επηρεάζει έμμεσα τη φωτοσυνθετική δραστηριότητα του φυτού. Ανεπαρκείς, τέλος, ποσότητες φωσφόρου διαταράσσουν το σύστημα μεταφοράς ενέργειας (ADP, ATP) παρεμποδίζοντας τον μηχανισμό της φωτοσύνθεσης.

### **Γ.3.2. Εσωτερικοί παράγοντες**

Η δομή και η ηλικία των φύλλων, το μέγεθος, ο αριθμός και οι κινήσεις των στομάτων καθώς και η συγκέντρωση της περιεχόμενης χλωροφύλλης επηρεάζουν τη φωτοσυνθετική απόδοση των φυτών. Αναλυτικότερα το πάχος της εφυμενίδας και της επιδερμίδας, η παρουσία επιδερμικών εξαρτημάτων, η γεωμετρία του ελάσματος, το πάχος και η ανατομία του μεσοφύλλου και η παρουσία σκληρογχοματικών ιστών καθορίζουν την ένταση του φωτός που φτάνει στους χλωροπλάστες και άρα επηρεάζουν τη φωτοσύνθεση. Η φωτοσυνθετική απόδοση των πολύ νεαρών φύλλων είναι μικρή, αυξάνει συνήθως με την αύξηση της ηλικίας τους μέχρι την πλήρη ανάπτυξή τους και στη συνέχεια προοδευτικά μειώνεται.

Το μέγεθος και η θέση των στομάτων, σε συνδυασμό με την έκταση των μεσοκυττάρων χώρων, επιδρούν στον ρυθμό ανταλλαγής των αερίων και συνεπώς στην ποσότητα διοξειδίου του άνθρακα που φτάνει στους χλωροπλάστες.

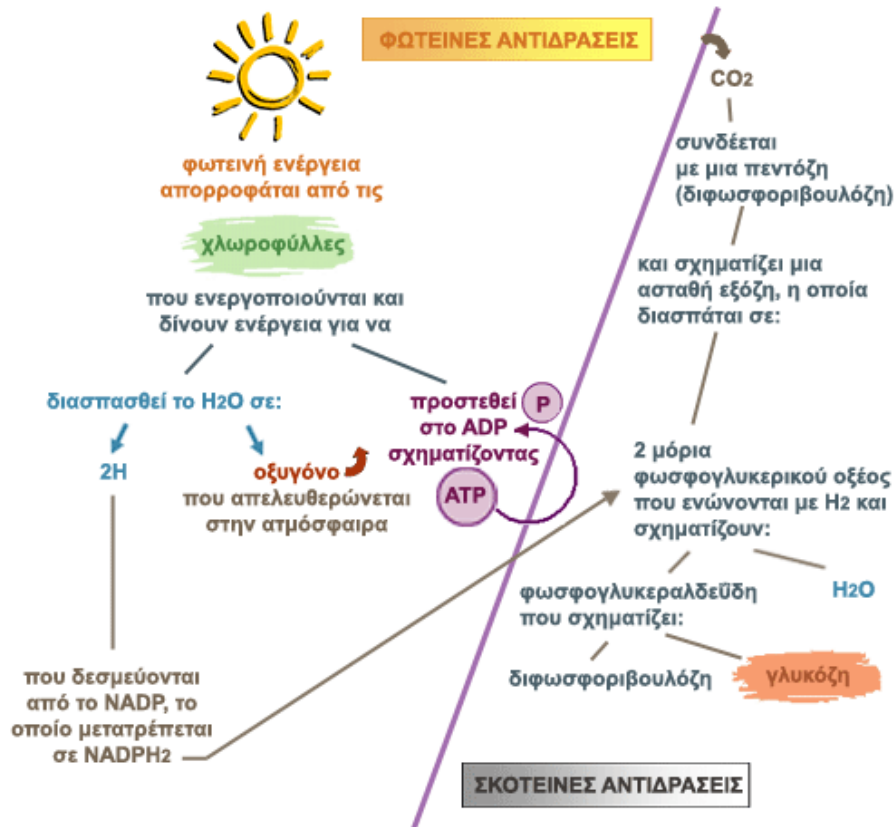
### **Γ.4. Η φυσιολογία της φωτοσύνθεσης**

Η φωτοσύνθεση είναι το αποτέλεσμα σειράς αλληλοδιαδοχικών φυσικών και χημικών φαινομένων τα οποία, παρά την πληθώρα ερευνών που έχουν αναπτυχθεί στον τομέα αυτό, δεν έχουν ακόμα διερευνηθεί πλήρως. Κατά κανόνα, το τελικό προϊόν των παραπάνω αλυσιδωτών αντιδράσεων είναι η γλυκόζη.

Η φωτοσυνθετική λειτουργία πραγματοποιείται σε εξειδικευμένα υποκυτταρικά οργανίδια, τους χλωροπλάστες. Η φωτοσύνθεση ολοκληρώνεται σε δύο φάσεις. Η πρώτη που χαρακτηρίζεται ως φωτεινή φάση περιλαμβάνει αντιδράσεις στις οποίες είναι απαραίτητη η παρουσία φωτός (φωτοχημικές αντιδράσεις). Σε αυτές η ενέργεια ακτινοβολίας μετατρέπεται σε χημική ενέργεια υπό τη μορφή σταθερών χημικών ενώσεων με υψηλό ενεργειακό περιεχόμενο, του NADPH και του ATP. Σε αυτή τη φάση φωτολύονται μόρια νερού και παρέχουν πρωτόνια, ηλεκτρόνια ενώ παράγεται και μοριακό οξυγόνο το οποίο εκλύεται στην ατμόσφαιρα (εικόνα 8).

Η δεύτερη φάση χαρακτηρίζεται ως σκοτεινή, καθώς δεν εξαρτάται άμεσα από την ύπαρξη φωτισμού. Στη σκοτεινή φάση λαμβάνουν χώρα καθαρά βιοχημικές αντιδράσεις (σκοτεινές αντιδράσεις), στις οποίες η απαιτούμενη ενέργεια για τη σύνθεση τριοζών από άτομα άνθρακα, οξυγόνου και υδρογόνου προσφέρεται από ATP. Παράλληλα καταναλώνεται NADPH προσφέροντας πρωτόνια και ηλεκτρόνια για την αναγωγή του CO<sub>2</sub> στο επίπεδο των υδατανθράκων (εικόνα 8). Όλες οι παραπάνω διαδικασίες λαμβάνουν χώρα στα φύλλα τα οποία διαθέτουν συγκεκριμένα μορφολογικά και ανατομικά χαρακτηριστικά ώστε να επιτυγχάνονται μέγιστες αποδόσεις σε επίπεδο οργάνου.

## Εισαγωγή



**Εικόνα 8.** Απλοποιημένη σχηματική απεικόνιση των φωτεινών και σκοτεινών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης. ATP (τριφωσφορική αδενοσίνη): νουκλεοτίδιο που αποτελείται από αδερίνη, ριβόζη και τρεις φωσφορικές ομάδες, P: φωσφορική ομάδα, NADP (φωσφορικό νικοτιναμινο-αδενινουκλεοτίδιο): συνένζυμο, δότης πρωτονίων.

Εκτός από τα ανώτερα φυτά, υπάρχουν και κατώτεροι οργανισμοί που είναι ικανοί να φωτοσυνθέτουν, όπως ορισμένα πρῶτιστα, π.χ. το *Euglena viridis* και σχεδόν όλα τα φύκη.

Επίσης υπάρχουν και ορισμένα βακτήρια, όπως σιδηροβακτήρια, θειοβακτήρια κ.λπ., που χωρίς χλωροφύλλη (αλλά με άλλες φωτοδευσμειτικές ουσίες, όπως η βακτηριοχλωροφύλλη), είναι ικανά να δεσμεύουν το διοξείδιο του άνθρακα της ατμόσφαιρας και να συνθέτουν οργανικές ουσίες. Οι λειτουργίες τους ονομάζονται χημειοσύνθεση και φωτοχημειοσύνθεση.

### Γ.5. Η οργάνωση των χλωροπλαστών.

Οι χλωροπλάστες είναι είδος πλαστιδίων που περιέχουν χλωροφύλλες και άλλες χρωστικές και βρίσκονται μέσα στα φωτοσυνθετικά κύτταρα των πράσινων μερών του φυτού. Τα οργανίδια αυτά περιβάλλονται από διπλή εξωτερική μεμβράνη, τον φάκελο, ο οποίος περικλείει στο εσωτερικό του ένα άμορφο ζελατινώδες υλικό, το στρώμα. Ο φάκελος αποτελείται από δύο διλιπιδιακές μεμβράνες από γαλακτολιπίδια οι οποίες περιέχουν καροτενοειδή, αλλά όχι χλωροφύλλες. Οι χλωροφύλλες εντοπίζονται υπό μορφή κόκκων στη μεμβράνη και συγκεκριμένα στις πλευρές πεπλατυσμένων σάκων που ονομάζονται ελάσματα ή θυλακοειδή. Η κοιλότητα η οποία σχηματίζεται στο εσωτερικό κάθε θυλακοειδούς ονομάζεται μικροχώρος (lumen). Ανά διαστήματα, τα θυλακοειδή συσσωρεύονται σε ομάδες που

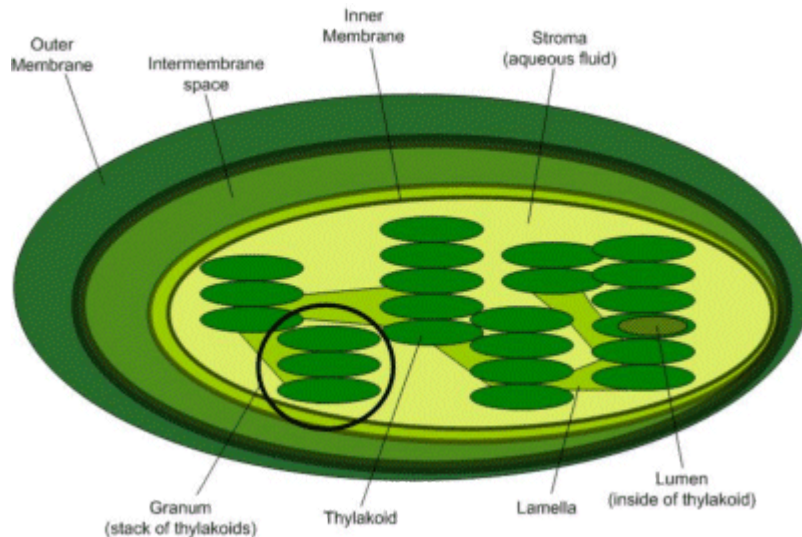
ονομάζονται grana (εικόνα 9). Στα θυλακοειδή των grana και συγκεκριμένα επί των μεμβρανών των θυλακοειδών πραγματοποιούνται οι φωτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης καθώς σε αυτά εντοπίζονται όλα τα μόρια της χλωροφύλλης και των άλλων φωτοσυνθετικών χρωστικών οργανωμένα σε λειτουργικά μεγαλομοριακά σύμπλοκα με πρωτεΐνες που ονομάζονται φωτοσυστήματα.

Οι σκοτεινές αντιδράσεις πραγματοποιούνται στο στρώμα καθώς εκεί εντοπίζονται τα υδατοδιαλυτά ένζυμα τα οποία καταλύουν τις αντιδράσεις της φωτοσυνθετικής αφομοίωσης του διοξειδίου του άνθρακα.

### **Γ.5.1. Οι χλωροφύλλες.**

Σκοπός των χλωροφυλλών είναι η απορρόφηση του φωτός ώστε η ενέργεια να χρησιμοποιηθεί στη διαδικασία της φωτοσύνθεσης.

Όλοι οι χλωροπλάστες περιέχουν χλωροφύλλες και καροτενοειδή, βυθισμένα στη διπλοστοιβάδα των λιπιδίων των θυλακοειδών και οργανωμένα σε φωτοσυστήματα. Ειδικότερα, οι χρωστικές οργανώνονται σε δομές που ονομάζονται φωτοσυλλεκτικά σύμπλοκα και συλλέγουν ενέργεια της ακτινοβολίας η οποία τελικά οδεύει σε συγκεκριμένο σημείο του κάθε φωτοσυστήματος που ονομάζεται κέντρο αντίδρασης. Τα σύμπλοκα χρωστικών-πρωτεϊνών οργανώνονται σε δύο φωτοσυστήματα (PS I και PSII), στα οποία πραγματοποιούνται οι αντιδράσεις της φωτεινής φάσης. Επίσης, στις μεμβράνες των θυλακοειδών εντοπίζονται και άλλοι παράγοντες όπως το σύμπλοκο του κυτοχρώματος b6f που αποτελεί το σημαντικότερο ενδιάμεσο φορέα για τη μεταφορά των ηλεκτρονίων από το PSII στο PSI.



**Εικόνα 9.** Διαγραμματική αναπαράσταση ενός χλωροπλάστη. Διακρίνονται οι δύο εξωτερικές μεμβράνες, το στρώμα, τα θυλακοειδή, οι ομάδες των θυλακοειδών οργανωμένες σε grana και ο μικροχώρος.

## Εισαγωγή

### Γ.6. Οι φωτεινές αντιδράσεις.

Στις φωτοχημικές αντιδράσεις, οι μεταπτώσεις των ηλεκτρονίων προκαλούνται μόνον από φωτόνια με κατάλληλο μήκος κύματος τα οποία απορροφώνται από κατάλληλα μόρια χρωστικών (χλωροφύλλες και καροτενοειδή). Στην περίπτωση αυτή τα ηλεκτρόνια μετακινούνται σε στάθμη υψηλότερου ενεργειακού περιεχομένου, ενώ το μόριο της χρωστικής που απορρόφησε το φωτόνιο βρίσκεται σε διεγερμένη κατάσταση. Η διαφορά ενέργειας μεταξύ των δύο ενεργειακών σταθμών αντικατοπτρίζει την ενέργεια του συγκεκριμένου quantum που απορροφήθηκε. Τα διεγερμένα μόρια έχουν την τάση να επανέλθουν στην αρχική, θεμελιώδη ενεργειακή κατάσταση αποδίδοντας την ενέργεια που απορροφήθηκε (αποδιέγερση μορίων). Η απόδοση αυτής της ενέργειας διέγερσης του μορίου της χλωροφύλλης μπορεί να πραγματοποιηθεί με τους εξής τρόπους:

- A. Με τη μορφή θερμότητας λόγω δόνησης και περιστροφής του μορίου.
- B. Με τη μορφή ακτινοβολίας (φθορισμός).
- Γ. Με μεταφορά της διέγερσης σε γειτονικά μόρια.

Εάν η κατάληξη της διαδικασίας αυτής είναι η μεταφορά της ενέργειας από το φωτοσυλλεκτικό σύμπλοκο ή αντέννα φωτοσυλλογής (LHC) στο κέντρο αντίδρασης του αντίστοιχου φωτοσυστήματος, στο οποίο εντοπίζεται ένα μόριο χλωροφύλλης  $a$ , τότε το μόριο αυτό διεγείρεται. Η διαδικασία αυτή ευθύνεται για την παραγωγή φωτοχημικού έργου στη φωτοσύνθεση. Υπό κατάλληλες προϋποθέσεις, το ηλεκτρόνιο της χλωροφύλλης του διεγερμένου κέντρου αντίδρασης μπορεί να μεταφερθεί σε έναν πρωτογενή δέκτη ηλεκτρονίων που ονομάζεται κινόννη. Η διαδικασία αυτή ονομάζεται διαχωρισμός φορτίου και αποτελεί το πρώτο συμβάν στη φωτοχημική ροή ηλεκτρονίων των φωτεινών αντιδράσεων. Τα κέντρα αντίδρασης των PS I και PSII χαρακτηρίζονται ως P700 και P680 αντίστοιχα, από τα μέγιστα απορρόφησης που εμφανίζουν. Από τα παραπάνω γίνεται κατανοητό ότι οι βοηθητικές φωτοσυνθετικές χρωστικές της αντέννας δεν συμμετέχουν άμεσα στο διαχωρισμό φορτίου αλλά απορροφούν φωτόνια, διεγείρονται και μεταφέρουν τη διέγερση προς το κέντρο αντίδρασης. Τα ηλεκτρόνια που χάνονται από το κέντρο αντίδρασης συγκεκριμένα του PSII αναπληρώνονται από ηλεκτρόνια που προέρχονται από τη φωτόλυση του νερού στο σύμπλοκο φωτόλυσης του νερού του PSII.

Τα δύο φωτοσυστήματα PS I και PSII συνεργάζονται ώστε να ολοκληρωθούν οι φωτοχημικές αντιδράσεις. Η σειρά με την οποία συμμετέχουν στις φωτεινές αντιδράσεις είναι πρώτο το PSII και δεύτερο το PSI. Η μεταφορά των ηλεκτρονίων πραγματοποιείται μέσω διαδοχικών οξειδώσεων και αναγωγών ενδιάμεσων φορέων της λεγόμενης φωτοσυνθετικής αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων. Ο σημαντικότερος ενδιάμεσος φορέας είναι το σύμπλοκο κυτοχρωμάτων (cyt  $b_6/f$ ). Τα ηλεκτρόνια μεταφέρονται στην απόληξη της φωτοχημικής αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων, στο PSI. Στο PSI η απορρόφηση ενός φωτονίου από τις βοηθητικές χρωστικές του φωτοσυλλεκτικού μηχανισμού του προκαλεί διέγερση και μεταφορά ενός ηλεκτρονίου από το μόριο του P700 προς τη φερρεδοξίνη, στην αναγωγική

πλευρά του PSI. Η φερρεδοξίνη είναι συνενζυμικός παράγοντας της αναγωγής του NADP<sup>+</sup> και η οποία ανάγει τον τελικό αποδέκτη προς NADPH. Στη διαδικασία συμμετέχουν και πρωτόνια που προέρχονται επίσης από τη φωτόλυση του νερού.

Τα μόρια νερού τα οποία διασπώνται απελευθερώνουν πρωτόνια στο μικροχώρο των θυλακοειδών με συνέπεια να δημιουργείται διαβάθμιση pH μεταξύ του μικροχώρου του θυλακοειδούς και του στρώματος. Αυτή η διαφορά του pH αντιπροσωπεύει ελεύθερη ενέργεια που μπορεί να αξιοποιηθεί για τη φωσφορυλίωση του ATP. Η σύνθεση του ATP πραγματοποιείται λόγω μιας αντίστροφης-αυθόρμητης εκροής πρωτονίων από το μικροχώρο προς το στρώμα η οποία τείνει να εξισορροπήσει τη διαφορά του pH. Αυτή η ροή πρωτονίων παρέχει την ενέργεια που απαιτείται για την φωσφορυλίωση του ADP προς ATP μέσω ενός πρωτεϊνικού συμπλόκου, μιας ATPάσης, που ονομάζεται παράγοντας σύζευξης. Το παραγόμενο ATP καθώς και το NADPH, είναι διαθέσιμο για την σύνθεση των υδατανθράκων κατά τις σκοτεινές αντιδράσεις.

### ***Γ.7. Οι σκοτεινές αντιδράσεις.***

Τα προϊόντα των φωτεινών αντιδράσεων ATP και NADPH, είναι πλούσια σε ενέργεια και μπορούν να χρησιμοποιηθούν σε πλήθος βιοχημικών αντιδράσεων σύνθεσης και μεταφοράς που απαιτούν δαπάνη ενέργειας. Μέρος αυτής της ενέργειας καταναλώνεται για τη δέσμευση του CO<sub>2</sub> και αναγωγή του στο επίπεδο των υδατανθράκων. Μέχρι σήμερα γνωρίζουμε τρεις κύριες βιοχημικές παραλλαγές του φωτοσυνθετικού μεταβολισμού του άνθρακα:

- A. Η C<sub>3</sub> φωτοσύνθεση, με πρώτο προϊόν το 3-φωσφογλυκερινικό οξύ (3-PGA)
- B. Η C<sub>4</sub> φωτοσύνθεση με πρώτο προϊόν το οξαλικό οξύ, και
- Γ. Ο μεταβολισμός οξέων τύπου Crassulaceae (CAM)

Στη C<sub>3</sub> φωτοσύνθεση το CO<sub>2</sub> δεσμεύεται και στη συνέχεια ανάγεται έως το επίπεδο του υδατάνθρακα μέσω μιας κυκλικής διαδικασίας, η οποία ονομάζεται αναγωγικός κύκλος των φωσφοροπεντοζών (RPPC) ή κύκλος του Calvin. Το CO<sub>2</sub> μετατρέπεται σε φωσφορυλιωμένα σάκχαρα ενώ ο δέκτης του CO<sub>2</sub> (1,5-διφωσφορική ριβουλόζη) αναγεννάται. Ο κύκλος αυτός λειτουργεί σε όλους τους φωτοσυνθετικούς ευκαρυωτικούς οργανισμούς καθώς και σε ορισμένους προκαρυωτικούς. Η όλη πορεία περιλαμβάνει επί μέρους αντιδράσεις οι οποίες καταλύονται από υδατοδιαλυτά ένζυμα που εντοπίζονται στο στρώμα των χλωροπλαστών. Ο κύκλος Calvin δεν περιλαμβάνει φωτοχημικές αντιδράσεις, ωστόσο η λειτουργία του εξαρτάται άμεσα από τον εφοδιασμό σε ATP και NADPH καθώς και σε CO<sub>2</sub>. Ο κύκλος περιλαμβάνει τρία επί μέρους στάδια: καρβοξυλίωση, αναγωγή, και αναγέννηση του δέκτη.

Στο αρχικό στάδιο του κύκλου, το CO<sub>2</sub> ενσωματώνεται με τη μορφή μιας καρβοξυλομάδας στο μόριο-δέκτη, την 1,5-διφωσφορική ριβουλόζη και παράγονται, ως πρώτο προϊόν, δύο μόρια 3-φωσφογλυκερινικού οξέος. Την αντίδραση καταλύει το ένζυμο καρβοξυλάση-οξυγενάση της 1,5-διφωσφορικής ριβουλόζης. Στο δεύτερο στάδιο το 3PGA ανάγεται προς φωσφορικές τριόζες (3-φωσφορική γλυκεριναλδεΰδη ή φωσφορική διυδροξυακετόνη) με κατανάλωση ATP και NADPH. Με την ολοκλήρωση του σταδίου αυτού το CO<sub>2</sub> έχει πλέον

## Εισαγωγή

αναχθεί στο επίπεδο του υδατάνθρακα με κέρδος μια υδατανθρακική μονάδα, ενώ για κάθε έξι περιστροφές του κύκλου το καθαρό προϊόν είναι ένα μόριο εξόζης. Στο τρίτο στάδιο επιτελούνται μια σειρά από αντιδράσεις, οι οποίες είναι απαραίτητες για την αναγέννηση του μορίου-δέκτη. Στο στάδιο αυτό καταναλώνεται ενέργεια με τη μορφή ATP. Με τη συμπλήρωση και του τρίτου σταδίου ο κύκλος Calvin έχει ολοκληρωθεί και η 1,5-διφωσφορική ριβουλόζη είναι διαθέσιμη εκ νέου ως υπόστρωμα της RubisCO.

### ***Γ.8. Ο μηχανισμός της ανταλλαγής των αερίων. Είσοδος CO<sub>2</sub> και διαπνοή.***

Η επιδερμίδα των υπέργειων οργάνων των φυτών και κυρίως των φύλλων, διαθέτει μικροσκοπικούς πόρους οι οποίοι περικλείονται από εξειδικευμένα κύτταρα, τα επονομαζόμενα καταφρακτικά κύτταρα. Ο πόρος και τα καταφρακτικά κύτταρα τα οποία το περιβάλλουν συνιστούν το στόμα. Η φυσιολογική σημασία των στομάτων είναι ιδιαίτερα σημαντική καθώς με το ενεργό άνοιγμα και κλείσιμο τους ελέγχεται η ανταλλαγή των αερίων CO<sub>2</sub> και O<sub>2</sub> μεταξύ του φυτού και του εναέριου περιβάλλοντος. Μέσω της διαδικασίας αυτής παρέχονται τα αναγκαία υποστρώματα για τις λειτουργίες της φωτοσύνθεσης και της αναπνοής.

Όπως αναφέρθηκε και στο προηγούμενο κεφάλαιο, κατά το άνοιγμα των στομάτων λαμβάνει χώρα έξοδος υδρατμών από το εσωτερικό των φύλλων προς την ατμόσφαιρα. Η ελεγχόμενη αυτή απώλεια προκαλεί αναπλήρωση του νερού των φύλλων μέσω απορρόφησης νερού από το ριζικό σύστημα και μεταφορά του στα υπέργεια όργανα.

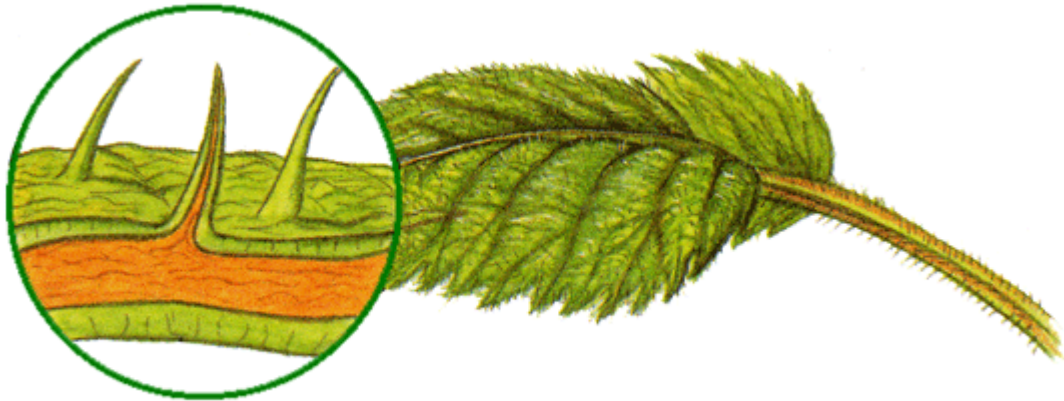
Η αγωγιμότητα των στομάτων ( $g_s$ ) και η αντίστροφη παράμετρος, η αντίσταση των στομάτων στη διάχυση των υδρατμών ( $R_s$ ), αποτελούν χρήσιμες παραμέτρους μέσω των οποίων μπορεί να περιγραφεί η φυσιολογική κατάσταση των στομάτων. Οι μεταβολές στην αγωγιμότητα των στομάτων είναι σημαντικές, αφού καθορίζουν τις απώλειες νερού αλλά και την παροχή του CO<sub>2</sub> που είναι διαθέσιμο για τη φωτοσύνθεση.

### ***Γ.9. Τα ανατομικά και φυσιολογικά χαρακτηριστικά των φύλλων.***

Τα φύλλα είναι τα εξειδικευμένα όργανα στα οποία λαμβάνει χώρα η διαδικασία της φωτοσύνθεσης. Φέρουν ελασματοειδή κατασκευή και έχουν τέτοια διάταξη ώστε να αξιοποιούνται πιο αποτελεσματικά οι πρώτες ύλες τις φωτοσύνθεσης δηλαδή η ακτινοβολία και το διοξείδιο του άνθρακα της ατμόσφαιρας. Σε επίπεδο κόμης η βέλτιστη αξιοποίηση επιτυγχάνεται με την ανάπτυξη μιας τεράστιας επιφάνειας φωτοσυλλογής η οποία εκτίθεται στην ηλιακή ακτινοβολία. Σε επίπεδο φύλλου η κατάλληλη αρχιτεκτονική διάταξη των ιστών έχει ως στόχο την αποτελεσματικότερη απορρόφηση ακτινοβολίας και την ευχερέστερη διάχυση του CO<sub>2</sub> προς τα φωτοσυνθετικά κύτταρα, στόχος που επιτυγχάνεται μέσω της κατασκευής ενός λεπτού ελάσματος.

Η ανατομική παρατήρηση ενός τυπικού φύλλου μας δείχνει ότι το όργανο αυτό συγκροτείται από εξειδικευμένους ιστούς με αυστηρά καταμερισμένους ρόλους. Η εξωτερική επιφάνεια του φύλλου καλύπτεται από την εφυμενίδα και την επιδερμίδα. Η περιοχή μεταξύ της προσαξονικής και της αποσαξονικής επιδερμίδας αποτελεί την περιοχή του μεσοφύλλου και περιλαμβάνει τα φωτοσυνθετικά κύτταρα (τα οποία περιέχουν χλωροπλάστες) και τις

ηθμαγγειώδεις δεσμίδες. Τα κύτταρα του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος διαθέτουν πολυάριθμους χλωροπλάστες και άφθονους μεσοκυττάριους χώρους, ώστε να διευκολύνεται η



**Εικόνα 10.** Τυπική ανατομία φύλλου με επιδερμικά εξαρτήματα (μηχανικές τρίχες).

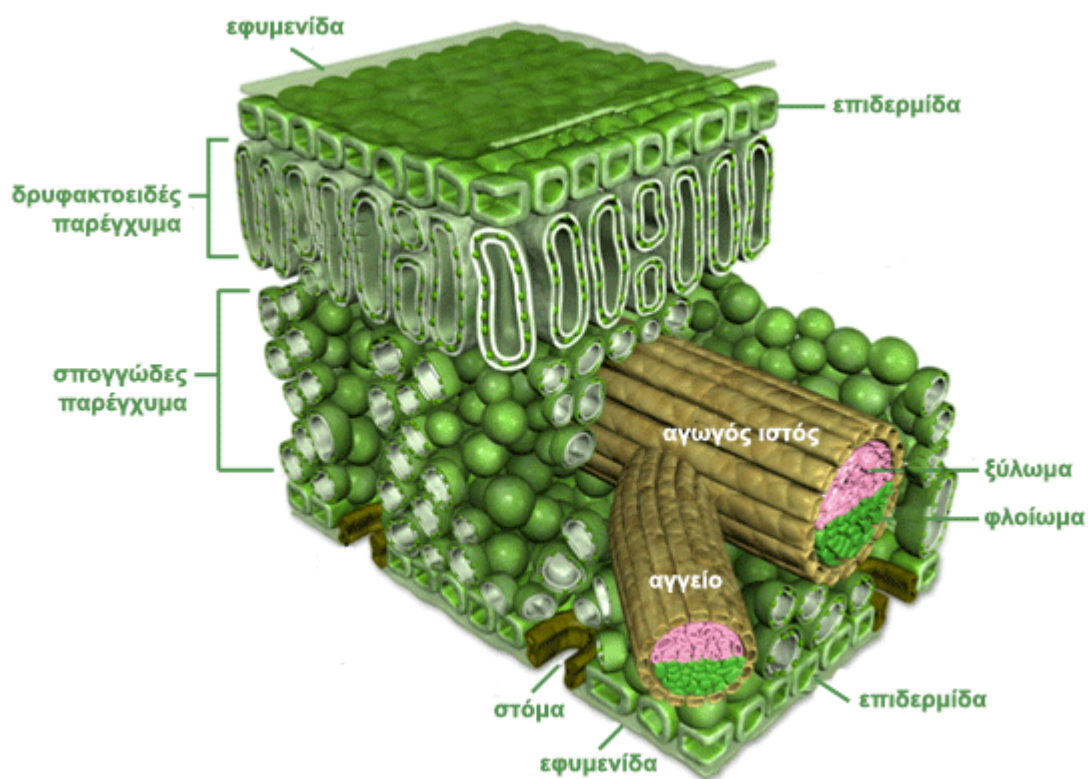
ανταλλαγή αερίων. Στα τυπικά φύλλα των δικότυλων το μεσόφυλλο απαρτίζεται από δύο τύπους φωτοσυνθετικού παρεγχύματος, το δρυφρακτοειδές ή πασσαλώδες, και το σπογγώδες παρέγχυμα. Τα πασσαλώδη κύτταρα παρουσιάζουν τη μορφή δοκών ή πασσάλων κάθετα προσανατολισμένων στην επιφάνεια του φύλλου. Διατάσσονται σε μία ή περισσότερες επάλληλες στοιβάδες προς την πλευρά της προσαξονικής επιφάνειας. Το σπογγώδες παρέγχυμα αποτελείται από ακανόνιστα κύτταρα, με άφθονους μεσοκυττάριους χώρους.

Η επιμήκης κατασκευή των κυττάρων του πασσαλώδους παρεγχύματος, σε συνδυασμό με την τοποθέτηση των χλωροπλαστών στα αντικλινή τοιχώματα, διευκολύνει τη διείσδυση της ακτινοβολίας στο εσωτερικό του μεσοφύλλου. Από την άλλη μεριά το σχήμα των κυττάρων του σπογγώδους παρεγχύματος ευνοεί την απορρόφηση της φωτεινής ακτινοβολίας, ενώ η αποαξονική επιδερμίδα συμπεριφέρεται ως εσωτερικός ανακλαστήρας που επιστρέφει τα φωτόνια προς το εσωτερικό του μεσοφύλλου. Η τελευταία, επιτρέπει επίσης την αύξηση του πάχους του φύλλου, κυρίως με την αύξηση των στοιβάδων του πασσαλώδους παρεγχύματος, χωρίς να δημιουργούνται σημαντικά προβλήματα φωτισμού στις κατώτερες στοιβάδες των κυττάρων του μεσοφύλλου.

Οι ηθμαγγειώδεις αγωγοί δεσμίδες διασχίζουν το μεσόφυλλο και γίνονται αντιληπτές με τη μορφή των νευρώσεων. Στο έλασμα καταφθάνουν οι τελικές απολήξεις του συστήματος μεταφοράς που ξεκινά από τη ρίζα και διασχίζει όλο το βλαστό και το μίσχο. Η μεταφορά νερού και θρεπτικών συστατικών επιτελείται μέσω των αγγείων του ξύλου τα οποία εντοπίζονται στην πλευρά της δεσμίδας που βρίσκεται προς την προσαξονική επιφάνεια του φύλλου, ενώ η εξαγωγή των φωτοσυνθετικών προϊόντων γίνεται μέσω των στοιχείων του ηθμού τα οποία εντοπίζονται στη πλευρά της δεσμίδας που βρίσκεται προς την αποαξονική επιφάνεια. Οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες συνήθως προστατεύονται από σκληροεγχυματικές ίνες

## Εισαγωγή

και περιβάλλονται από παρεγχυματικά κύτταρα του λεγόμενου δεσμικού κολεού. Οι σκληροεγχυματικές ίνες προσφέρουν μηχανική στήριξη και προστασία έναντι προσβολών



**Εικόνα 11.** Το εσωτερικό ενός τυπικού φύλλου δικότυλου φυτικού είδους.

παθογόνων και εντόμων. Η μηχανική θωράκιση φαίνεται ότι είναι επιβεβλημένη αν ληφθεί υπόψη ότι οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες είναι εξαιρετικά πλούσιες σε θρεπτικά συστατικά και σάκχαρα, επομένως αποτελούν στόχο για τους βιοτικούς εχθρούς. Τα κύτταρα του δεσμικού κολεού βοηθούν κυρίως στη τροφοδότηση του ηθμού με σάκχαρα.



## **Σκοπός της εργασίας**

Ως γνωστόν, η ξηρασία αποτελεί ένα από τους σημαντικότερους παράγοντες καταπόνησης και περιορισμού της παγκόσμιας γεωργικής παραγωγής. Σήμερα, η συνεχώς αυξανόμενη ανησυχία για τις επιπτώσεις της κλιματικής αλλαγής οδηγεί την έρευνα σε νέες κατευθύνσεις οι οποίες έχουν ως στόχο την βελτιστοποίηση των καλλιεργητικών μεθόδων και την επιλογή γονοτύπων με λιγότερες απαιτήσεις σε νερό. Η έρευνα με αντικείμενο τους μηχανισμούς αντιμετώπισης της υδατικής καταπόνησης κρίνεται όλο και πιο σημαντική καθώς τα σενάρια της κλιματικής αλλαγής προβλέπουν αύξηση της ξηρασίας σε πολλές περιοχές της υφηλίου.

Στόχος της παρούσας εργασίας ήταν η διερεύνηση της επίδρασης της υδατικής καταπόνησης σε μορφολογικές, ανατομικές, φυσιολογικές και βιοχημικές παραμέτρους ανθεκτικών και μη ποικιλιών κριθαριού και, αντίστροφα, η ικανότητα των παραμέτρων αυτών να προβλέψουν την σχετική ανθεκτικότητα κάθε ποικιλίας. Για το σκοπό αυτό επιλέχθηκαν δύο ευαίσθητες ποικιλίες, μια δίστιχη η *Thermi* και μια εξάστιχη η *Elassona*, και τρεις ανθεκτικές η *Athinais*, η *Grace* και η *Cha-cha*, αντίστοιχα με γνώμονα το διαφορετικό βαθμό ευαισθησίας στην υδατική καταπόνηση, ο οποίος έχει αναφερθεί από άλλους ερευνητές, και μελετήθηκαν συγκριτικά κρίσιμες ανατομικές, φυσιολογικές και βιοχημικές παράμετροι, οι οποίες σχετίζονται με την αντοχή στην ξηρασία.



## Υλικά και Μέθοδοι

### A. Φυτικό υλικό

Για τη διεξαγωγή των μετρήσεων επιλέχθηκαν πέντε γονότυποι κριθαριού: οι ποικιλίες Thermi, Ellassona, Athinai, Cha-cha και Grace με διακριτά μορφολογικά και αναπτυξιακά χαρακτηριστικά, οι οποίες διαφέρουν ως προς την ευαισθησία τους στην υδατική καταπόνηση σύμφωνα με προηγούμενες μελέτες. Συγκεκριμένα, ως ευαίσθητες θεωρούνται οι Thermi και Ellassona ενώ ως ανθεκτικές στην έλλειψη νερού οι Athinai, Grace και Cha-cha. Το πείραμα διεξήχθη στο πειραματικό θερμοκήπιο του Εργαστηρίου Γεωργίας του Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών. Εξετάστηκαν δύο μεταχειρίσεις άρδευσης ( $T_1$  και  $T_4$ , από την υγρότερη προς την ξηρότερη) με τη μέθοδο της κλιμακούμενης απόστασης από την πηγή του νερού (σταλάκτες συστήματος στάγδην άρδευσης).

### B. Μετρήσεις πεδίου και δειγματοληψίες

Οι μετρήσεις πεδίου αφορούσαν στην καταγραφή φωτοχημικών παραμέτρων του φωτοσυστήματος II, στοματικής αγωγιμότητας και δυναμικού νερού των φύλλων και πραγματοποιήθηκαν για όλες τις κατηγορίες δειγμάτων στο κατά σειρά αμέσως επόμενο φύλλο από το φύλλο σημαία, μεταξύ 9.30-12.30 π.μ., στο διάστημα 10 Απριλίου έως 21 Μαΐου 2013. Αμέσως μετά την ολοκλήρωση των μετρήσεων πεδίου, ακολούθησε δειγματοληψία των φύλλων (5-10 δείγματα ανά μεταχείριση και ανά γονότυπο) για την διεξαγωγή των εργαστηριακών μετρήσεων που αφορούσαν στη συγκέντρωση χλωροφυλλών και στις οπτικές ιδιότητες (περατότητα και ανακλαστικότητα των φύλλων).

### Γ. Μορφολογικές, ανατομικές, φωτοσυνθετικές και βιοχημικές παράμετροι.

Στα δείγματα έγιναν τεσσάρων ειδών μετρήσεις. Οι δύο στο θερμοκήπιο και οι άλλες δύο στη συνέχεια στο εργαστήριο.

#### *Γ.1. Μετρήσεις φωτοχημικών παραμέτρων του φωτοσυστήματος II μέσω φθορισμού χλωροφύλλης.*

Πραγματοποιήθηκαν μετρήσεις της λειτουργικής φωτοχημικής απόδοσης του φωτοσυστήματος II σε φύλλα προσαρμοσμένα σε διάφορες εντάσεις ακτινοβολίας και κατασκευάστηκε καμπύλη απόκρισης της παραμέτρου στο φως για κάθε γονότυπο/μεταχείριση. Για τη λήψη της μέτρησης, η υποδοχή φύλλου του φθορισμομέτρου προσαρμόστηκε στο φύλλο χωρίς να σκιαστεί το έλασμα ή να αλλάξει η θέση και η κλίση του ως προς το φως. Στη συνέχεια έγινε μέτρηση της τρέχουσας απόδοσης σε φθορισμό ( $F_s$ ) μέσω διέγερσης με το φως μέτρησης (ML, 650 nm, PAR < 0,15  $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) και ακολούθως εφαρμόστηκε παλμός κορεσμού (SP, 0,8 s, λευκό φως, PAR 15000  $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) για την καταγραφή του μέγιστου φθορισμού ( $F_m'$ ). Η λειτουργική φωτοχημική

## **Υλικά και Μέθοδοι**

απόδοση του φωτοσυστήματος II υπολογίστηκε ως  $\Delta F / F_m' = (F_m' - F_s) / F_m'$  (Genty et al. 1989).

### ***Γ.2. Μέτρηση στοματικής αγωγιμότητας.***

Η στοματική αγωγιμότητα στο H<sub>2</sub>O μετρήθηκε με πορόμετρο (AP4 Leaf Porometer, Delta-T devices) ως mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Η μέτρηση της στοματικής αγωγιμότητας προηγήθηκε αυτής της φωτοσύνθεσης μέσω φθορισμού χλωροφύλλης ώστε οι χειρισμοί να είναι λιγότερο επεμβατικοί για τη λειτουργία των στομάτων καθώς η σχετική μέτρηση είναι ταχύτερη σε σύγκριση με τη μέτρηση του φθορισμού χλωροφύλλης. Για τη λήψη της μέτρησης, η υποδοχή φύλλου του πορομέτρου προσαρμόστηκε στο φύλλο χωρίς να σκιαστεί το έλασμα ή να αλλάξει η θέση και η κλίση του ως προς το φως. Για κάθε ημέρα μέτρησης πραγματοποιήθηκε βαθμονόμηση του οργάνου.

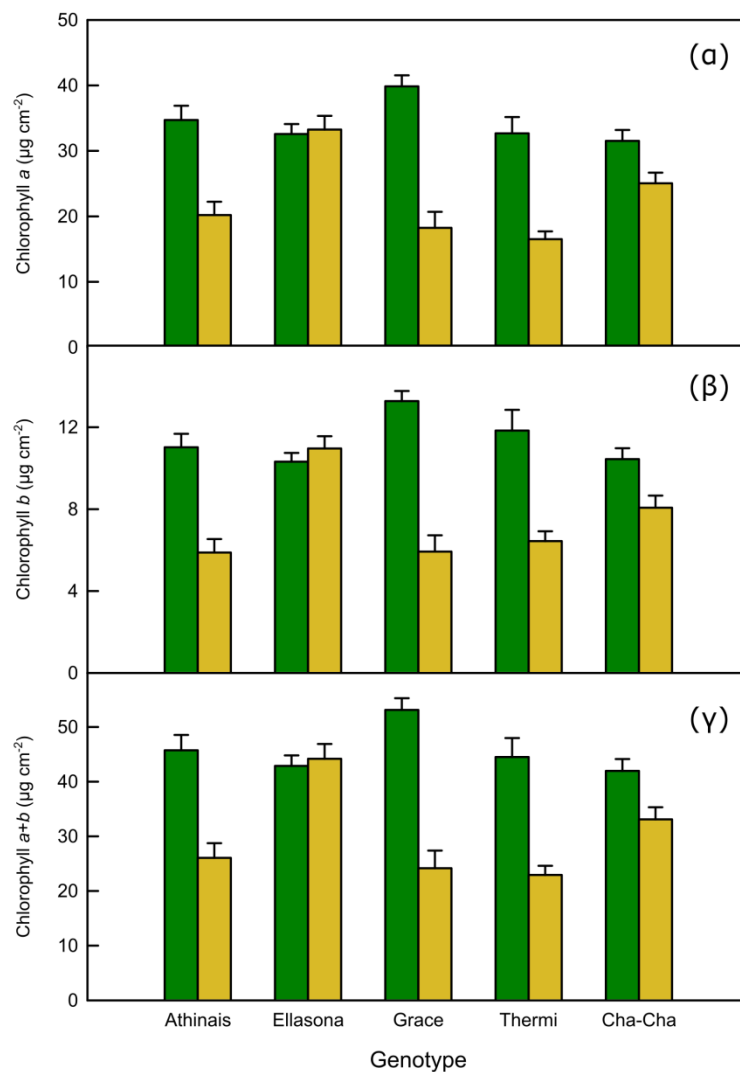
### ***Γ.3. Προσδιορισμός συγκέντρωσης χλωροφυλλών.***

Ο προσδιορισμός των χλωροφυλλών έγινε μέσω ακετονικής εκχύλισης. Δίσκοι φύλλων συνολικής επιφάνειας 2-3 cm<sup>2</sup> αφαιρέθηκαν με τη βοήθεια φελοτρυπητήρα και λειοτριβήθηκαν με παγωμένη ακετόνη 80% (1 ml) σε παγωμένο πορσελάνινο γουδί στο οποίο επιπλέον προστέθηκε άμμος εκχύλισης και μικρή ποσότητα CaCO<sub>3</sub> για την αποφυγή μετατροπής της χλωροφύλλης σε φαιοφυτίνη. Μετά την ομογενοποίηση, η εκχύλιση και μεταφορά του εκχυλίσματος σε δοκιμαστικό σωλήνα πραγματοποιήθηκε με επιπλέον 7 ml ακετόνης 80%. Τα εκχυλίσματα παρέμειναν σε πάγο έως την φυγοκέντρηση (2600 × g, 10 min) και το υπερκείμενο συμπληρώθηκε με ακετόνη 80% έως τελικού όγκου (συνήθως 10 ml). Όλοι οι χειρισμοί έγιναν σε χαμηλό φωτισμό. Στη συνέχεια τα εκχυλίσματα φωτομετρήθηκαν σε μήκη κύματος 663 και 647 nm. Η ποσοτικοποίηση των χλωροφυλλών πραγματοποιήθηκε σύμφωνα με τον Lichtenthaler (1987).

## Αποτελέσματα

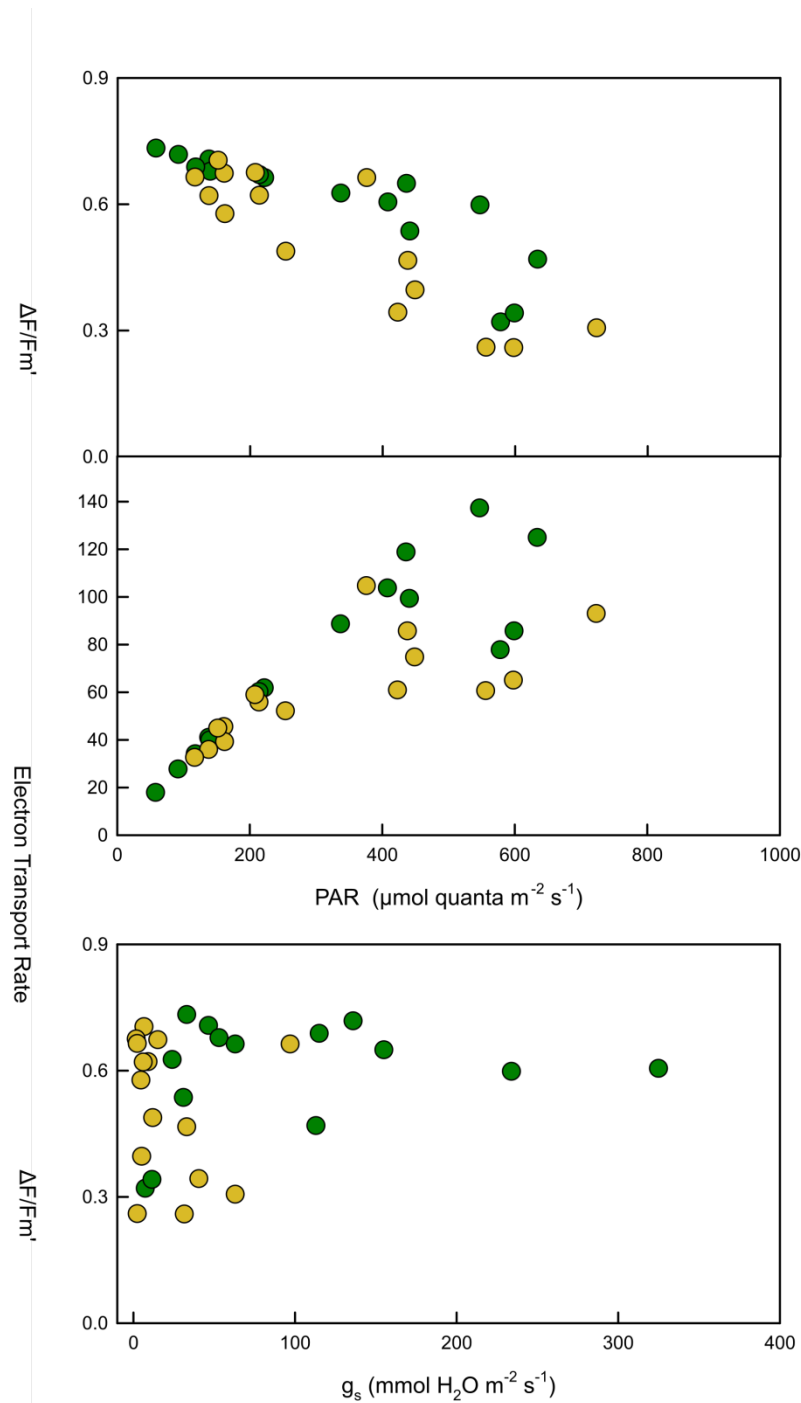
Ως γνωστόν, η υδατική καταπόνηση προκαλεί ένα ευρύ φάσμα αντιδράσεων στο φυτικό οργανισμό. Για το λόγο αυτό κρίθηκε σκόπιμη η μελέτη της επίδρασης αυτής σε φυσιολογικό και βιοχημικό επίπεδο.

Στην εικόνα 12 παρουσιάζονται οι μέσοι όροι της συγκέντρωσης χλωροφυλλών a,b και ολικής χλωροφύλλης για τους 5 γονότυπους: Athinais, Ellasona, Grace, Thermi, Cha-cha για τα 2 επίπεδα υδατικής καταπόνησης. Παρατηρούμε ότι, εκτός από μια μικρή θετική διαφορά του γονοτύπου Grace, υπό συνθήκες επάρκειας νερού δεν υπάρχουν σημαντικές διαφορές στη συγκέντρωση χλωροφυλλών μεταξύ των γονοτύπων. Ωστόσο, υπό συνθήκες έλλειψης



**Εικόνα 12.** Συγκέντρωση χλωροφυλλών στα φύλλα των δύο μεταχειρίσεων (T1 η υγρότερη-πράσινο, T4 η ξηρότερη-κόκκινο) για κάθε γονότυπο. Οι τιμές είναι μέσοι όροι δέκα επαναλήψεων ± τυπικό σφάλμα του μέσου. α. Συγκέντρωση χλωροφύλλης a. β. Συγκέντρωση χλωροφύλλης b. γ. Συγκέντρωση ολικών χλωροφυλλών.

## Αποτελέσματα



**Εικόνα 13.** Φωτοσυνθετικές παράμετροι της ποικιλίας Athinais. α. Συσχέτιση μεταξύ της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας και της λειτουργικής φωτοχημικής απόδοσης της φωτοχημείας του PSII. Με πράσινο χρώμα παριστάνεται η μεταχείριση επάρκειας νερού (T1) και με κόκκινο χρώμα η μεταχείριση υδατικής καταπόνησης (T4). β. Συσχέτιση μεταξύ της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας και του ρυθμού φωτοχημικής ροής ηλεκτρονίων. Με πράσινο χρώμα παριστάνεται η μεταχείριση επάρκειας νερού (T1) και με κόκκινο χρώμα η μεταχείριση υδατικής καταπόνησης (T4). γ. Συσχέτιση μεταξύ της στοματικής αγωγιμότητας και της λειτουργικής φωτοχημικής απόδοσης της φωτοχημείας του PSII. Με πράσινο χρώμα παριστάνεται η μεταχείριση επάρκειας νερού (T1) και με κόκκινο χρώμα η μεταχείριση υδατικής καταπόνησης (T4).

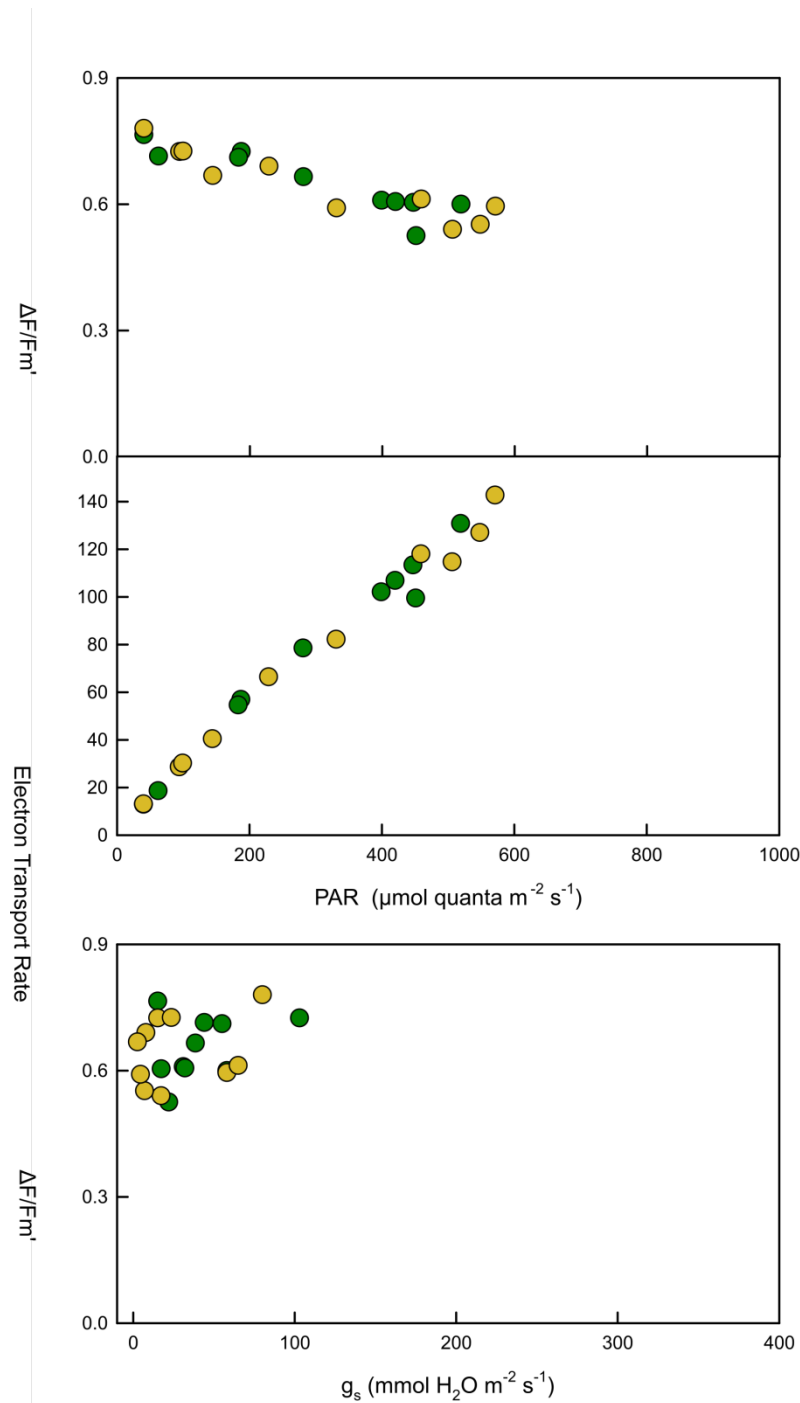
νερού, η συγκέντρωση χλωροφυλλών των γονοτύπων Athinaiis, Grace και Thermi μειώνονται κατά περίπου 50% ενώ αυτή των γονοτύπων Ellassona και Cha-Cha παραμένει σχεδόν σταθερή.

Στην εικόνα 13 παρουσιάζονται οι καμπύλες απόκρισης στο φως (PAR) των παραμέτρων της λειτουργικής φωτοχημικής απόδοσης της φωτοχημείας του PSII ( $\Delta F/F_m'$ ) και του ρυθμού φωτοχημικής ροής ηλεκτρονίων (ETR) καθώς και η συσχέτιση της παραμέτρου  $\Delta F/F_m'$  με τη στοματική αγωγιμότητα για το γονότυπο Athinaiis. Παρατηρούμε ότι υπό συνθήκες έλλειψης νερού οι παράμετροι  $\Delta F/F_m'$  και ETR εμφανίζουν αισθητή μείωση σχεδόν σε όλη την κλίμακα εντάσεων της PAR. Η παράμετρος  $\Delta F/F_m'$  συσχετίζεται με τη στοματική αγωγιμότητα υποδηλώνοντας λειτουργική σχέση με την παράμετρο αυτή μόνο υπό συνθήκες επάρκειας νερού.

Σε αντιδιαστολή με το γονότυπο Athinaiis, η έλλειψη νερού δεν προκάλεσε αισθητή μείωση των παραμέτρων  $\Delta F/F_m'$  και ETR στο γονότυπο Ellassona (εικόνα 14). Ανεξαρτήτως του επιπέδου καταπόνησης, οι τιμές των δύο παραμέτρων συναρτήσεως της PAR κυμάνθηκαν σε ιδιαίτερα υψηλά επίπεδα, εμφανώς υψηλότερα συγκριτικά με τον προηγούμενο γονότυπο. Επιπλέον, διαπιστώθηκε θετική συσχέτιση μεταξύ της παραμέτρου  $\Delta F/F_m'$  και της στοματικής αγωγιμότητας η οποία ήταν πανομοιότυπη και για τους δύο χειρισμούς νερού (εικόνα 14). Τα παραπάνω αποτελέσματα υποδηλώνουν πως η έλλειψη νερού δεν είχε επίδραση στις βασικές φωτοσυνθετικές παραμέτρους του συγκεκριμένου γονοτύπου.

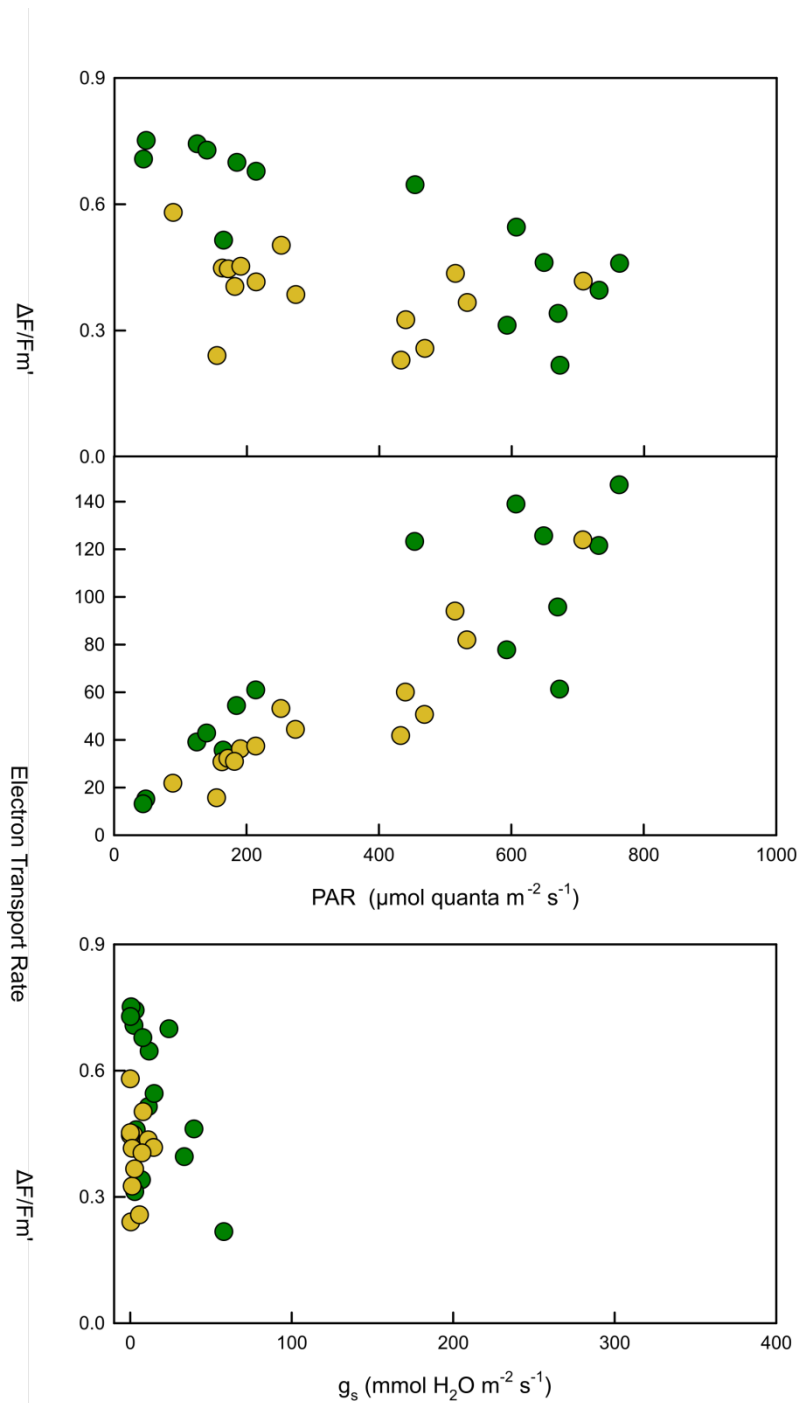
Στην εικόνα 15 φαίνονται οι καμπύλες εξάρτησης των παραμέτρων  $\Delta F/F_m'$  και ETR από την PAR για το γονότυπο Grace. Όσον αφορά στην πρώτη παράμετρο, η υδατική καταπόνηση έχει ως αποτέλεσμα τη σημαντική μείωση των τιμών ιδιαίτερα στο τμήμα της καμπύλης που αντιστοιχεί στις χαμηλές έως μέτριες εντάσεις PAR. Παρά τη σημαντική μείωση των τιμών της παραμέτρου, η εξαρτώμενη παράμετρος του ETR εμφανίζει μικρότερες διαφορές μεταξύ των δύο μεταχειρίσεων. Το αποτέλεσμα αυτό οφείλεται στον συνυπολογισμό της PAR στις τιμές του ETR με συνέπεια τη συμπίεση των διαφορών. Η συσχέτιση μεταξύ της  $\Delta F/F_m'$  και της στοματικής αγωγιμότητας είναι αρνητική γεγονός που οφείλεται στη συνεξάρτηση της  $\Delta F/F_m'$  (έντονα αρνητική) και της στοματικής αγωγιμότητας (θετική) από την ένταση της PAR. Όλα τα παραπάνω υποδηλώνουν ιδιαίτερα αυστηρό έλεγχο των στοματικών κινήσεων στο γονότυπο Grace και ταυτόχρονα ύπαρξη έντονης υδατικής καταπόνησης λόγω έλλειψης νερού.

## Αποτελέσματα



**Εικόνα 14.** Φωτοσυνθετικές παράμετροι της ποικιλίας Ellassona. α. Συσχέτιση μεταξύ της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας και της λειτουργικής φωτοχημικής απόδοσης της φωτοχημείας του PSII. Με πράσινο χρώμα παριστάνεται η μεταχείριση επάρκειας νερού (T1) και με κόκκινο χρώμα η μεταχείριση υδατικής καταπόνησης (T4). β. Συσχέτιση μεταξύ της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας και του ρυθμού φωτοχημικής ροής ηλεκτρονίων. Με πράσινο χρώμα παριστάνεται η μεταχείριση επάρκειας νερού (T1) και με κόκκινο χρώμα η μεταχείριση υδατικής καταπόνησης (T4). γ. Συσχέτιση μεταξύ της στοματικής αγωγιμότητας και της λειτουργικής φωτοχημικής απόδοσης της φωτοχημείας του PSII. Με πράσινο χρώμα παριστάνεται η μεταχείριση επάρκειας νερού (T1) και με κόκκινο χρώμα η μεταχείριση υδατικής καταπόνησης (T4).





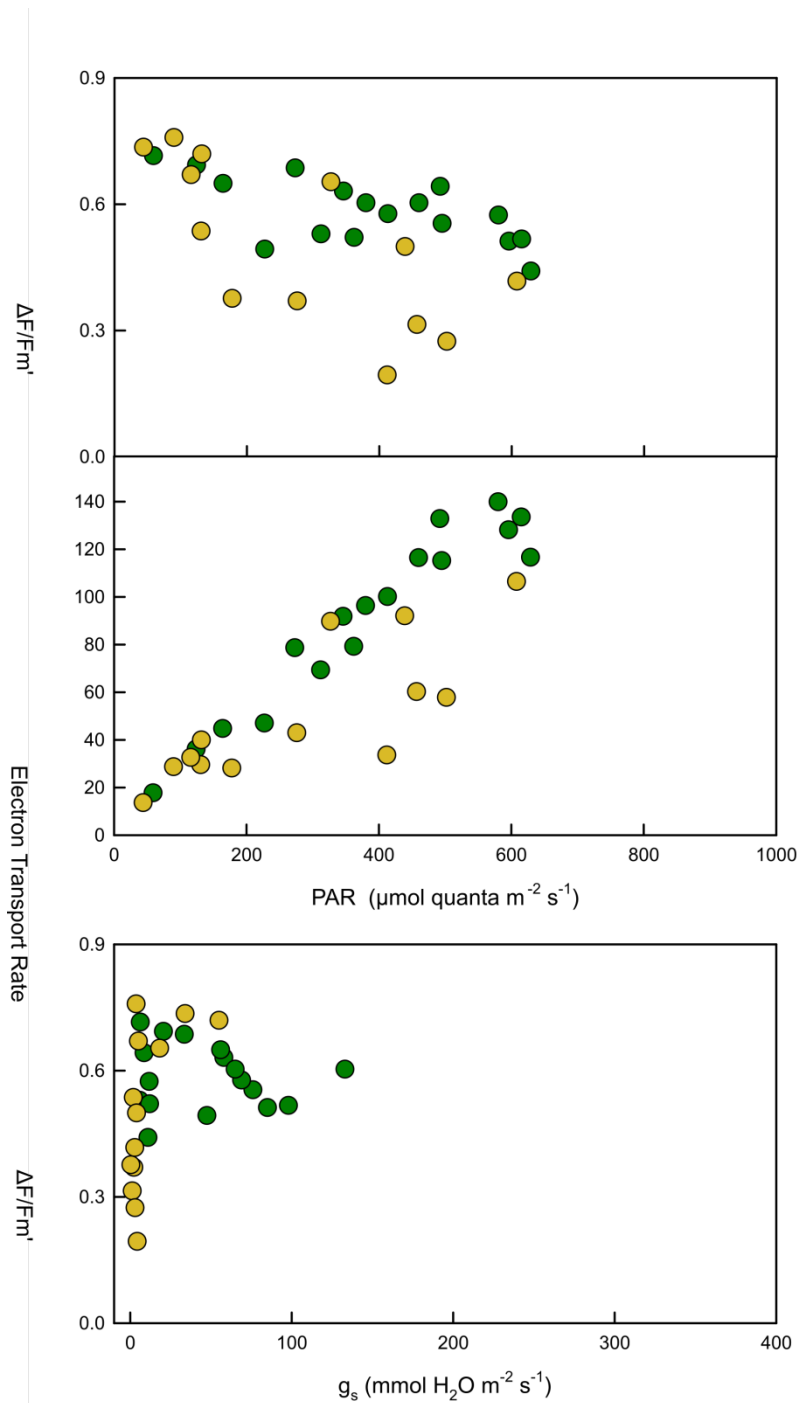
**Εικόνα 15.** Φωτοσυνθετικές παράμετροι της ποικιλίας Grace. α. Συσχέτιση μεταξύ της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας και της λειτουργικής φωτοχημικής απόδοσης της φωτοχημείας του PSII. Με πράσινο χρώμα παριστάνεται η μεταχείριση επάρκειας νερού (T1) και με κόκκινο χρώμα η μεταχείριση υδατικής καταπόνησης (T4). β. Συσχέτιση μεταξύ της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας και του ρυθμού φωτοχημικής ροής ηλεκτρονίων. Με πράσινο χρώμα παριστάνεται η μεταχείριση επάρκειας νερού (T1) και με κόκκινο χρώμα η μεταχείριση υδατικής καταπόνησης (T4). γ. Συσχέτιση μεταξύ της στοματικής αγωγιμότητας και της λειτουργικής φωτοχημικής απόδοσης της φωτοχημείας του PSII. Με πράσινο χρώμα παριστάνεται η μεταχείριση επάρκειας νερού (T1) και με κόκκινο χρώμα η μεταχείριση υδατικής καταπόνησης (T4).

## Αποτελέσματα

Η επίδραση της έλλειψης νερού στις παραπάνω παραμέτρους για το γονότυπο Thermi φαίνεται στην εικόνα 16. Διαπιστώνεται πως η έλλειψη νερού προκάλεσε σημαντική μείωση των τιμών της παραμέτρου  $\Delta F/Fm'$  ιδιαίτερα στο τμήμα της καμπύλης που αντιστοιχεί στις μέτριες έως υψηλές τιμές έντασης της PAR. Το γεγονός αυτό έχει άμεσο αντίκτυπο στις καμπύλες εξάρτησης του ETR από την ένταση της PAR (εικόνα 16). Η παράμετρος  $\Delta F/Fm'$  δεν εμφανίζει συσχέτιση με τη στοματική αγωγιμότητα υπό συνθήκες επάρκειας νερού αλλά έντονα θετική συσχέτιση υπό συνθήκες ανεπάρκειας. Το γεγονός αυτό σχετίζεται με την έμμεση εξάρτηση της αποδοτικότητας των φωτεινών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης από τη λειτουργία των στομάτων ιδιαίτερα όταν υπάρχει περιορισμός των στοματικών κινήσεων και συνεπώς ενδεχόμενη πενία άνθρακα. Τα παραπάνω αποτελέσματα δείχνουν ότι ο γονότυπος Thermi αποκρίνεται ιδιαίτερα στην έλλειψη νερού.

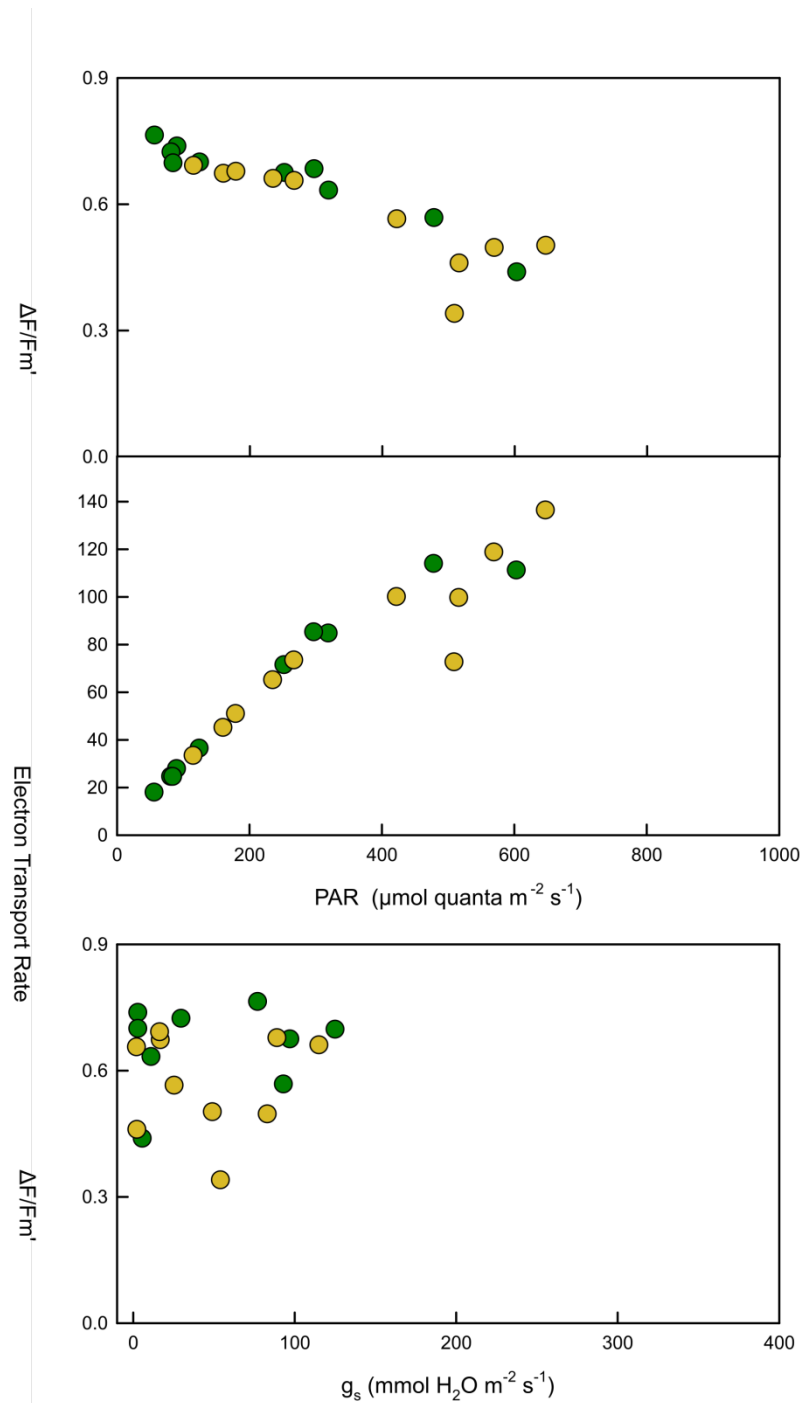
Στην εικόνα 17 παρουσιάζονται οι ίδιες παράμετροι για το γονότυπο Cha-Cha. Όπως μπορεί να διαπιστωθεί, η έλλειψη νερού δεν επηρέασε ιδιαίτερα την παράμετρο  $\Delta F/Fm'$  ενώ μικρή επίδραση σημειώνεται στην παράμετρο ETR στις υψηλές εντάσεις PAR. Περαιτέρω, δεν διαπιστώνεται ιδιαίτερη συσχέτιση μεταξύ της παραμέτρου  $\Delta F/Fm'$  και της στοματικής αγωγιμότητας για καμία από τις δύο μεταχειρίσεις νερού (εικόνα 17).

Οι τιμές της στοματικής αγωγιμότητας εξετάστηκαν συγκριτικά και για τους πέντε γονοτύπους (εικόνα 18) όπου μπορούν να διακριθούν δύο ομάδες: στην πρώτη ομάδα κατατάσσονται οι γονότυποι Elassona και Cha-Cha όπου η μείωση της μέσης τιμής της στοματικής αγωγιμότητας δεν ξεπερνά το 25% και στην δεύτερη ομάδα κατατάσσονται οι γονότυποι Athinaiis, Grace και Thermi όπου μέση τιμή της στοματικής αγωγιμότητας βρίσκεται κοντά ή ξεπερνά κατά πολύ το 75%.

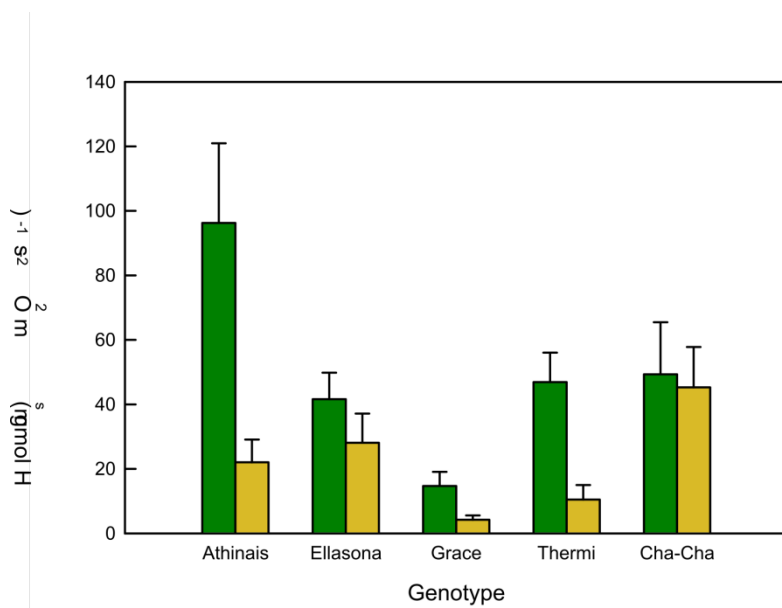


**Εικόνα 16.** Φωτοσυνθετικές παράμετροι της ποικιλίας Thermi. α. Συσχέτιση μεταξύ της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας και της λειτουργικής φωτοχημικής απόδοσης της φωτοχημείας του PSII. Με πράσινο χρώμα παριστάνεται η μεταχείριση επάρκειας νερού (T1) και με κόκκινο χρώμα η μεταχείριση υδατικής καταπόνησης (T4). β. Συσχέτιση μεταξύ της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας και του ρυθμού φωτοχημικής ροής ηλεκτρονίων. Με πράσινο χρώμα παριστάνεται η μεταχείριση επάρκειας νερού (T1) και με κόκκινο χρώμα η μεταχείριση υδατικής καταπόνησης (T4). γ. Συσχέτιση μεταξύ της στοματικής αγωγιμότητας και της λειτουργικής φωτοχημικής απόδοσης της φωτοχημείας του PSII. Με πράσινο χρώμα παριστάνεται η μεταχείριση επάρκειας νερού (T1) και με κόκκινο χρώμα η μεταχείριση υδατικής καταπόνησης (T4).

## Αποτελέσματα



**Εικόνα 17.** Φωτοσυνθετικές παράμετροι της ποικιλίας Cha-cha. α. Συσχέτιση μεταξύ της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας και της λειτουργικής φωτοχημικής απόδοσης της φωτοχημείας του PSII. Με πράσινο χρώμα παριστάνεται η μεταχείριση επάρκειας νερού (T1) και με κόκκινο χρώμα η μεταχείριση υδατικής καταπόνησης (T4). β. Συσχέτιση μεταξύ της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας και του ρυθμού φωτοχημικής ροής ηλεκτρονίων. Με πράσινο χρώμα παριστάνεται η μεταχείριση επάρκειας νερού (T1) και με κόκκινο χρώμα η μεταχείριση υδατικής καταπόνησης (T4). γ. Συσχέτιση μεταξύ της στοματικής αγωγιμότητας και της λειτουργικής φωτοχημικής απόδοσης της φωτοχημείας του PSII. Με πράσινο χρώμα παριστάνεται η μεταχείριση επάρκειας νερού (T1) και με κόκκινο χρώμα η μεταχείριση υδατικής καταπόνησης (T4).



**Εικόνα 18.** Τιμές στοματικής αγωγιμότητας στα φύλλα των δύο μεταχειρίσεων (T1 η υγρότερη-πράσινο χρώμα, T4 η ξηρότερη-κόκκινο χρώμα) για κάθε ποικιλία. Οι τιμές είναι μέσοι όροι δέκα επαναλήψεων  $\pm$  τυπικό σφάλμα του μέσου.



## Συζήτηση

Η επιβίωση και παραγωγικότητα των φυτών εξαρτώνται άμεσα από την διαθεσιμότητα σε αναπτυξιακούς πόρους μεταξύ των οποίων η απρόσκοπτη τροφοδοσία με νερό αποτελεί ίσως τον πιο σημαντικό. Η ξηρασία αποτελεί έναν από τους σημαντικότερους αβιοτικούς παράγοντες καταπόνησης, οι οποίοι περιορίζουν τη γεωργική παραγωγή σε παγκόσμιο επίπεδο.

Η υδατική καταπόνηση προκαλεί ένα ευρύ φάσμα αντιδράσεων στο φυτικό οργανισμό η φύση των οποίων εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό από τη γονοτυπική του σύσταση. Για τη διερεύνηση αυτής της σχέσης επιλέχθηκαν πέντε γονότυποι κριθαριού: οι ποικιλίες *Thermi*, *Elassona*, *Athinais*, *Cha-Cha* και *Grace* με διακριτά μορφολογικά και αναπτυξιακά χαρακτηριστικά, οι οποίες διαφέρουν ως προς την ευαισθησία τους στην υδατική καταπόνηση σύμφωνα με προηγούμενες μελέτες (πίνακας 1). Συγκεκριμένα, ως ευαίσθητοι θεωρούνται οι *Thermi* και *Elassona*, ενώ ως ανθεκτικοί στην έλλειψη νερού οι *Athinais*, *Grace* και *Cha-Cha*. Η παρούσα μελέτη χαρακτηρίζεται ως μελέτη ανίχνευσης. Στις μελέτες αυτού του τύπου, φυτά τα οποία αναπτύσσονται σε συγκεκριμένες συνθήκες μελετώνται με την λήψη γρήγορων και χαμηλού κόστους μετρήσεων με σκοπό τη διάκριση μεταξύ γονοτύπων ως προς ένα χαρακτηριστικό, συνήθως την ανθεκτικότητα σε συγκεκριμένο παράγοντα καταπόνησης. Η επιτυχία της μελέτης ανίχνευσης έγκειται στην όσο το δυνατόν μεγαλύτερη ικανότητά της να διακρίνει τους ανθεκτικούς από τους μη ανθεκτικούς γονοτύπους.

Σύμφωνα με τα δεδομένα που προκύπτουν, οι διαφορετικές μεταχειρίσεις άρδευσης προκάλεσαν διακύμανση στην υδατική κατάσταση των φύλλων των υπό μελέτη γονοτύπων. Οι αλλαγές σε περιβαλλοντικές καταπονήσεις αλληλεπιδρούν με τον γονότυπο (Haugen et al. 2008). Τα αποτελέσματα που προέκυψαν, επιβεβαιώνουν την αλληλεπίδραση αυτή και στο κριθάρι, δεδομένου ότι η ένταση της μεταβολής των παραμέτρων αυξανόμενου του επιπέδου της υδατικής καταπόνησης εξαρτάται από τον γονότυπο (πίνακας 1).

Στην παρούσα εργασία, μελετήθηκε η επίδραση της υδατικής καταπόνησης σε μορφολογικές και φυσιολογικές παραμέτρους ανθεκτικών και μη βιότυπων κριθαριού. Είναι από τα ευρέως καλλιεργούμενα είδη από τους προϊστορικούς χρόνους και το χαρακτηριστικό αυτό δικαιολογεί και το έντονο ερευνητικό ενδιαφέρον στην αξιολόγηση των βιοτύπων από πλευράς παραγωγικότητας και απόδοσης με απώτερο στόχο την επιλογή βιοτύπων με λιγότερες απαιτήσεις σε νερό. Και από προηγούμενες μελέτες προκύπτει ότι κάθε βιότυπος φέρει συγκεκριμένα χαρακτηριστικά εγκλιματισμού με τα οποία αντιμετωπίζει την υδατική καταπόνηση, με αποτέλεσμα να εμφανίζουν και διαφορετικό βαθμό ευαισθησίας.

## Συζήτηση

Πίνακας 1. Κατηγοριοποίηση των πέντε γονοτύπων που χρησιμοποιήθηκαν στην παρούσα μελέτη και μεταβολές των βασικών βιοχημικών και φυσιολογικών παραμέτρων λόγω έλλειψης νερού.

γονότυπος	κατηγορία*	[Chl <i>a+b</i> ]	$\Delta F/Fm'$	ETR	$g_s$
Elassona	ευαίσθητη	—	—	—	↓
Thermi	ευαίσθητη	↓	↓↓	↓↓	↓↓
Athinais	ανθεκτική	↓	↓↓	↓↓	↓↓
Cha-Cha	ανθεκτική	—	—	—	—
Grace	ανθεκτική	↓	↓↓	↓	↓↓

\* βάσει της βιβλιογραφίας

— σχεδόν σταθερή

↓ μείωση έως 50% αλλά στην πλειονότητα των περιπτώσεων μικρότερη του 25%

↓↓ μείωση πάνω από 50% αλλά στην πλειονότητα των περιπτώσεων μεγαλύτερη του 75%

Τα αποτελέσματα μας έδειξαν ότι η συγκέντρωση χλωροφυλλών δεν επηρεάζεται στους γονότυπους Elassona και Cha-cha ενώ μειώνεται λόγω έλλειψης νερού στους γονότυπους Athinais, Thermi και Grace. Σύμφωνα με προηγούμενες μελέτες, οι ιστοί φυτών σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης παρουσιάζουν μείωση του κυτταρικού μεγέθους και αύξηση του πάχους του κυτταρικού τοιχώματος (Guerfel et al., 2009, Makbul et al., 2011). Επιπλέον, οι Zellnig et al. (2010) αναφέρουν μείωση του όγκου των χλωροπλαστών υπό την επίδραση παρατεταμένης έλλειψης νερού στην ερυθρελάτη (*Picea abies*). Οι παραπάνω αλλαγές ενδεχομένως εξηγούν τη μείωση της συγκέντρωσης χλωροφυλλών ανά μονάδα επιφάνειας.

Ομοίως με τη συγκέντρωση χλωροφυλλών, οι φωτοχημικές παράμετροι  $\Delta F/Fm'$  και ETR καθώς και η στοματική αγωγιμότητα δεν επηρεάστηκαν δυσμενώς στους γονότυπους Elassona και Cha-Cha ενώ επηρεάστηκαν δυσμενώς υπό συνθήκες έλλειψης νερού στους γονότυπους Athinais, Thermi και Grace (πίνακας 1). Σύμφωνα με τα αποτελέσματα, επιβεβαιώνεται η αρχική υπόθεση ότι σε συνθήκες έλλειψης νερού ο βαθμός εγκλιματισμού όσον αφορά στη διαχείριση του νερού σχετίζεται με άλλες κρίσιμες λειτουργίες του φυτού. Όπως προκύπτει, σε συνθήκες έλλειψης νερού η λειτουργία των στομάτων που ελέγχει τις διαπνευστικές απώλειες τροποποιείται κατάλληλα ώστε να μειώνεται ο κίνδυνος θραύσης της στήλης του νερού. Παράλληλα οι τροποποιήσεις αυτές επιφέρουν μείωση της ροής του νερού στα φύλλα. Αυτό έχει ως συνέπεια την μείωση στις τιμές των βασικών φωτοσυνθετικών και φωτοχημικών παραμέτρων. Άμεσο επακόλουθο των αλλαγών αυτών είναι η τροποποίηση της λειτουργίας της φωτοσύνθεσης όπως φαίνεται από τη συγκέντρωση χλωροφυλλών εναρμόνιση των λειτουργιών που σχετίζονται με τη διαχείριση του νερού με τα επίπεδα διαθεσιμότητάς του. Το έναυσμα για την καταστολή της φωτοσύνθεσης ενδεχομένως είναι η μειωμένη διαθεσιμότητα του CO<sub>2</sub> η οποία προκαλείται από τον περιορισμό της στοματικής αγωγιμότητας με στόχο τη μείωση της απώλειας νερού μέσω της διαπνοής (Schulze et al., 1994; Novriyanti et al., 2012).



Τα αρχικά δεδομένα που είχαμε όσον αφορά την ανθεκτικότητα των γονοτύπων ήταν ότι ως ευαίσθητοι θεωρούνται οι Thermi και Ellassona, ενώ ως ανθεκτικοί στην έλλειψη νερού οι Athinais, Grace και Cha-Cha. Τα αποτελέσματα της παρούσας εργασίας δεν συμβαδίζουν απόλυτα με τα δεδομένα της βιβλιογραφίας σχετικά με την ανθεκτικότητα των συγκεκριμένων γονοτύπων. Αυτό μπορεί να οφείλεται στο γεγονός ότι τα κριτήρια που χρησιμοποιήθηκαν στα πειράματα είναι διαφορετικά. Σύμφωνα με τα δεδομένα της παρούσας εργασίας, ανθεκτικοί ως ανεπηρέαστοι σε τρεις ανεξάρτητα μετρούμενες παραμέτρους είναι οι γονότυποι Ellassona και Cha-Cha (ένας ευαίσθητος και ένας ανθεκτικός γονότυπος σύμφωνα με τη βιβλιογραφία) ενώ γονότυποι οι οποίοι επηρεάζονται από την έλλειψη νερού οι Athinais, Grace και Thermi (δύο ανθεκτικοί και ένας ευαίσθητος γονότυπος σύμφωνα με τη βιβλιογραφία). Υπάρχει συνεπώς μια διαφορά όσον αφορά στην κατηγοριοποίηση των γονοτύπων Ellassona, Athinais και Grace μεταξύ της βιβλιογραφίας και της παρούσας εργασίας. Δύο παράγοντες μπορεί να ευθύνονται για την παραπάνω διαφορά: α) ο διαφορετικός ορισμός της ανθεκτικότητας. Γενικά, ανθεκτικός γονότυπος θεωρείται αυτός που μέσω της ενεργοποίησης βιοχημικών, μοριακών και φυσιολογικών μηχανισμών επιτυγχάνει την επιβίωσή του. Το δεδομένο αυτό δεν παρέχεται από την παρούσα εργασία καθώς δεν μελετήθηκε ο βιολογικός κύκλος των φυτών ούτε και παράμετροι κρίσιμες για το παραπάνω κριτήριο όπως η αναπαραγωγική ικανότητα των φυτών ή η απόδοσή τους σε καρπό. β) δεν μελετήθηκαν παράμετροι οι οποίες θεωρούνται ότι παρέχουν ολοκληρωμένα συμπεράσματα για την κατάληξη της συγκεκριμένης καταπόνησης όπως το δυναμικό νερού. Η παράμετρος η οποία συμπεριλαμβάνεται στην παρούσα εργασία και θεωρείται άμεσα σχετιζόμενη με τη συγκεκριμένη καταπόνηση είναι η στοματική αγωγιμότητα. Ωστόσο, μείωση της παραμέτρου μπορεί να προκύψει είτε ως αποτέλεσμα βραχυπρόθεσμου ή μακροπρόθεσμου εγκλιματισμού (και συνεπώς να οδηγήσει σε ανθεκτικότητα), είτε ως δυσμενής εξέλιξη της καταπόνησης ως αποτέλεσμα της αφυδάτωσης (η οποία αντιθέτως υποδηλώνει ευαισθησία).



**Βιβλιογραφία**

Genty, B., Brintais, J-M, Baker, N.R. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim Biophys Acta*, 990: 87-92.

Guerfel M., Baccouri O., Boujnah D., Chaibi W., Zarrouk M. 2009. Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea* L.) cultivars. *Sci.Hortic.* 119: 257-263.

Guerfel M., Baccouri O., Boujnah D., Chaibi W., Zarrouk M. 2009. Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea* L.) cultivars. *Sci.Hortic.* 119: 257-263.

Haugen R., Steffes L., Wolf J., Brown P., Matzner S., Siemens D.G. 2008. Evolution of drought tolerance and defence: dependence of tradeoffs on mechanism, environment and defence switching. *Oikos* 117: 231-244.

Lichtenthaler, H.K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*, 148: 350-382.

Novriyanti, E., Watanabe, M., Makoto, K., Takeda, T., Hashidoko, Y., Koike, T. 2012. Photosynthetic nitrogen and water use efficiency of acacia and eucalypt seedlings as afforestation species. *Photosynthetica*, 50: 273-281.

Schulze E. D., Cadwell M.M. 1995. *Ecophysiology of photosynthesis*. New York, Springer.

Taiz, L., Zeiger, E. 2012. Φυσιολογία Φυτών (Taiz, L., Zeiger, E. (πρωτότυπο), Θάνος, Κ. (Ελληνική Μετάφραση) *eds.*). Utopia Publishing.

Zellnig G., Perktold A., Zechmann B. 2010. Fine structural quantification of drought-stressed *Picea abies* (L.) organelles based on 3D reconstructions. *Protoplasma* 243: 129–136.

Αϊβαλάκης, Γ., Καραμπουρνιώτης, Γ., Φασσέας, Κ. 2005. Γενική Βοτανική: Η Μορφολογία, η Ανατομία και η Φυσιολογία των Ανώτερων Φυτών. Αθήνα: Εκδόσεις Έμβρυο.

Γανωτάκης, Δ., Κοτζαμπάσης, Κ. 2003. Φωτοσύνθεση Ι: Μετατροπή της ηλιακής ακτινοβολίας σε χημική ενέργεια. Εντός: Φυσιολογία Φυτών. Από το μόριο στο περιβάλλον (Ρουμπελάκη- Αγγελάκη, Κ.Α., επιμ.). Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης, σσ: 145-190.