



**ΓΕΩΠΟΝΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΚΗΣ ΒΙΟΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΑΣ ΦΥΤΩΝ**

**ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΟΥ ΠΛΑΓΙΟΥ ΦΩΤΙΣΜΟΥ
ΣΤΗ ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΤΙΚΗ ΤΑΧΥΤΗΤΑ
ΕΤΕΡΟΒΑΡΩΝ ΦΥΛΛΩΝ
ΔΙΚΟΤΥΛΩΝ ΚΑΙ ΜΟΝΟΚΟΤΥΛΩΝ
ΦΥΤΙΚΩΝ ΕΙΔΩΝ**

**ΜΑΡΙΑ ΛΙΑΤΗ
ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ
ΑΘΗΝΑ 2013**

ΓΕΩΠΟΝΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΚΗΣ ΒΙΟΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΑΣ ΦΥΤΩΝ

**ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΟΥ ΠΛΑΓΙΟΥ ΦΩΤΙΣΜΟΥ ΣΤΗ
ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΤΙΚΗ ΤΑΧΥΤΗΤΑ ΕΤΕΡΟΒΑΡΩΝ ΦΥΛΛΩΝ
ΔΙΚΟΤΥΛΩΝ ΚΑΙ ΜΟΝΟΚΟΤΥΛΩΝ ΦΥΤΙΚΩΝ ΕΙΔΩΝ**

ΜΑΡΙΑ ΛΙΑΤΗ
ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ ΣΤΟ ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΚΗΣ ΒΙΟΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ ΤΟΥ
ΓΕΩΠΟΝΙΚΟΥ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟΥ ΑΘΗΝΩΝ
ΕΠΙΒΛΕΠΩΝ: ΛΙΑΚΟΠΟΥΛΟΣ ΓΕΩΡΓΙΟΣ, ΛΕΚΤΟΡΑΣ

ΑΘΗΝΑ 2013

Το θέμα της παρούσας πτυχιακής μελέτης και η τριμελής εξεταστική επιτροπή εγκρίθηκε με απόφαση της Γενικής Συνέλευσης του Τομέα Βιολογίας Φυτών του Τμήματος Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας (συνεδρία 122/18-6-2013).

ΤΡΙΜΕΛΗΣ ΕΞΕΤΑΣΤΙΚΗ ΕΠΙΤΡΟΠΗ

Λιακόπουλος Γεώργιος, Λέκτορας (Επιβλέπων)
Γεώργιος Καραμπουρνιώτης, Καθηγητής (Μέλος)
Γεώργιος Αϊβαλάκης, Αναπληρωτής Καθηγητής (Μέλος)

Περιεχόμενα

Περιεχόμενα	5
Πρόλογος	7
Εισαγωγή	9
I. Μορφολογία και Ανατομία των Φύλλων	9
II. Η φωτοσυνθετική λειτουργία των Φύλλων	12
II.1. Δομή και οργάνωση χλωροπλαστών	14
II.2. Φωτοσυλλογή και φωτεινές αντιδράσεις	16
II.3. Σκοτεινές αντιδράσεις	18
III. Περιβαλλοντικοί παράγοντες που επηρεάζουν τη φωτοσύνθεση	19
III.1. Συγκέντρωση διοξειδίου του άνθρακα	19
III.2. Θερμοκρασία	20
III.3. Η διαθεσιμότητα νερού στο περιβάλλον	20
III.4. Φωτεινή ακτινοβολία	21
IV. Οπτικές ιδιότητες των φύλλων	22
IV.1. Οπτικές ιδιότητες των φύλλων που συμβάλλουν στην προστασία τους από το φως	23
IV.2. Οπτικές ιδιότητες των φύλλων που συμβάλλουν στην φωτοσυλλογή	23
IV.3. Ιδιαίτερες συνθήκες φωτισμού	25
IV.3.1. Φωτοσύνθεση υπό έντονες διακυμάνσεις του φωτεινού περιβάλλοντος	25
IV.3.2. Φωτοσύνθεση υπό πλάγιο φωτισμό	26
Σκοπός της Εργασίας	27
Υλικά και Μέθοδοι	29
I. Φυτικό υλικό	29
II. Μελέτη της επίδρασης της γωνίας φωτισμού στο φωτοσυνθετικό ρυθμό	29
Αποτελέσματα	31
I. Μελέτη της επίδρασης της γωνίας φωτισμού στο φωτοσυνθετικό ρυθμό	31
Συζήτηση	41
Βιβλιογραφία	45

Πρόλογος

Η πτυχιακή μελέτη εκπονήθηκε στο Εργαστήριο Φυσιολογίας και Μορφολογίας Φυτών υπό την επίβλεψη του Λέκτορα 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 και τον Αναπληρωτή Καθηγητή κ. Γεώργιο Αϊβαλάκη για την συμμετοχή τους στην τριμελή επιτροπή εξέτασης της πτυχιακής μου μελέτης.

Θα ήθελα επίσης να ευχαριστήσω το μέλος Ε.Ε.ΔΙΠ 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

I. Μορφολογία και Ανατομία των Φύλλων

Τα φύλλα προέρχονται από το κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού και αποτελούν εξειδικευμένα όργανα στα οποία πραγματοποιείται η λειτουργία της φωτοσύνθεσης. Τα φύλλα είναι τα φυτικά όργανα εκείνα που παρουσιάζουν τον υψηλότερο βαθμό παραλλακτικότητας όσον αφορά στη μορφολογία και την ανατομία τους σε σχέση με τα υπόλοιπα φυτικά όργανα (Δροσόπουλος 1992). Η μορφή του φύλλου κάθε φυτικού είδους καθορίζεται γενετικά και είναι ένας από τους βασικούς συντελεστές της ικανότητας προσαρμογής του φυτικού οργανισμού σε ένα συγκεκριμένο περιβάλλον (Fahn 1990).

Ένα τυπικό φύλλο δικότυλου φυτού αποτελείται από το έλασμα, το μίσχο και τη βάση του φύλλου. Το έλασμα του φύλλου είναι μια επίπεδη κατασκευή μεγάλης επιφάνειας και συνδέεται είτε απ'ευθείας με το βλαστό (άμισχα φύλλα) είτε μέσω του μίσχου (έμμισχα φύλλα). Ο μίσχος συνδέει το έλασμα με το βλαστό και μπορεί να απουσιάζει, όπως στην περίπτωση των μονοκότυλων φυτών. Στα φυτά αυτά το έλασμα συνδέεται απ'ευθείας στο βλαστό και στην περιοχή σύνδεσης αναπτύσσεται ένας κολεός ο οποίος περιβάλλει το βλαστό. Τα φύλλα αυτά ονομάζονται επιφυή. Η βάση του φύλλου αντιστοιχεί στο σημείο σύνδεσης του φύλλου και του βλαστού.

Παρατηρώντας το έλασμα του φύλλου διαπιστώνουμε ότι διελαύνεται από ένα σύστημα διακλαδώσεων του αγγειακού συστήματος που ονομάζονται νευρώσεις. Το σύστημα αυτό περιλαμβάνει την κεντρική και τις πλάγιες νευρώσεις. Η διάταξη των νευρώσεων των μονοκότυλων φύλλων είναι παράλληλη και για αυτό χαρακτηρίζονται ως παραλληλόνευρα (Αϊβαλάκης κ.α. 2005). Στα δικότυλα φυτά διακρίνεται η κύρια νεύρωση, η οποία αποτελεί συνέχεια του μίσχου και λεπτότερες νευρώσεις, διακλαδώσεις της κύριας νεύρωσης. Τα φύλλα αυτά χαρακτηρίζονται ως δικτυόνευρα (Δροσόπουλος 1992).

Ανάλογα με την κατασκευή του ελάσματος, τα φύλλα διακρίνονται στις εξής κατηγορίες: **α)** τα απλά φύλλα στα οποία το έλασμα είναι ενιαίο και **β)** τα σύνθετα φύλλα όπου το έλασμα εμφανίζει βαθιές εγκολπώσεις οι οποίες φθάνουν μέχρι την κύρια νεύρωση και δημιουργούν επιμέρους τμήματα που ονομάζονται φυλλίδια (Αϊβαλάκης κ.α. 2005).

Η εσωτερική κατασκευή των φύλλων ποικίλλει ανάλογα με τις εξελικτικές προσαρμογές τους στα διάφορα περιβάλλοντα. Ένα τυπικό φύλλο αποτελείται από εξειδικευμένους ιστούς με αυστηρά καθορισμένους ρόλους που ανήκουν σε τρεις κατηγορίες: επιδερμικοί ιστοί, φωτοσυνθετικά παρεγχύματα και ηθμαγγειώδεις δεσμίδες.

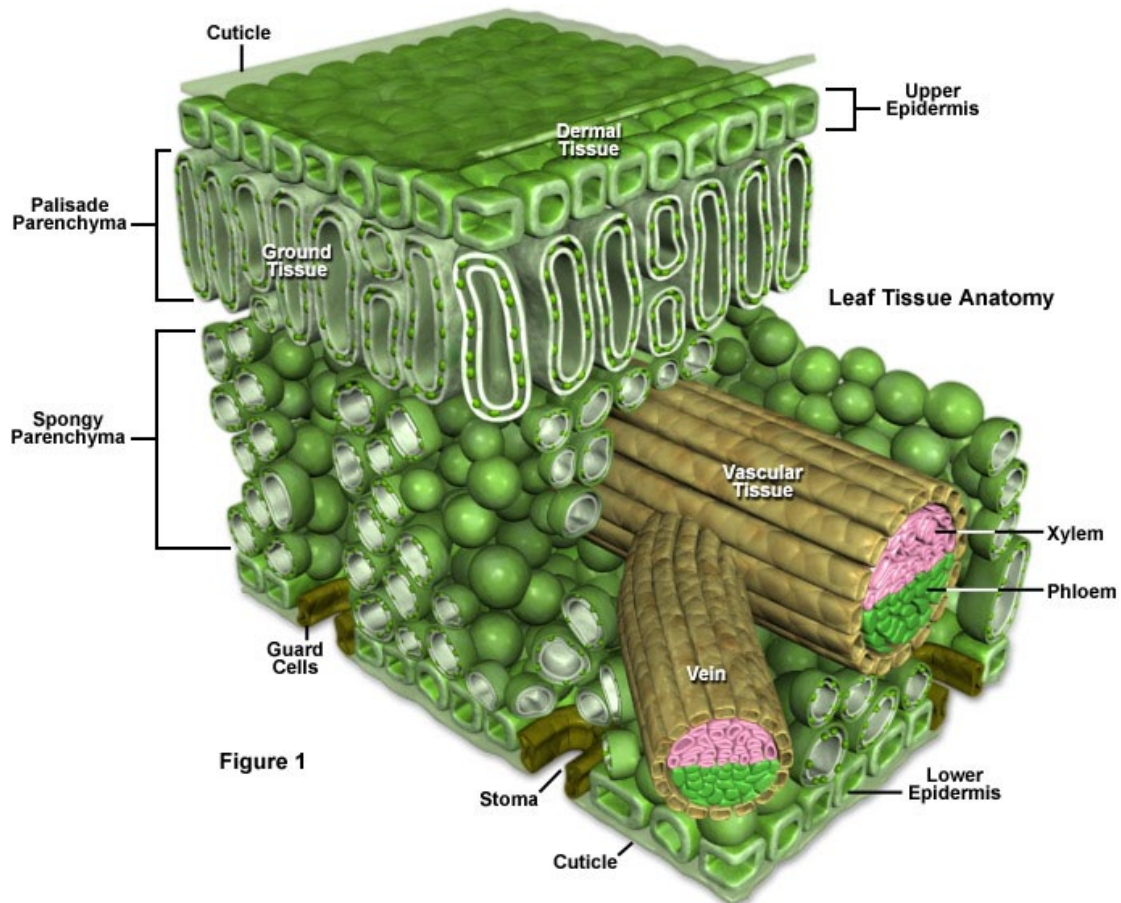


Figure 1

Εικόνα 1. Σχηματική αναπαράσταση της τρισδιάστατης δομής ενός τυπικού φύλλου δικότυλου φυτού C3. Διακρίνονται οι κυριότεροι ιστοί.

Η επιδερμίδα των φύλλων, και η αντίστοιχη επιφάνεια, η οποία στρέφεται προς το βλαστό (άνωτερη επιφάνεια) ονομάζεται προσαξονική ενώ η αντίθετη της (κατώτερη επιφάνεια) ονομάζεται αποαξονική επιφάνεια ή και ράχη του φύλλου (Δροσόπουλος 1992). Εξωτερικά κάθε επιδερμίδα καλύπτεται από ένα υδρόφοβο ετερογενές υλικό το οποίο συνιστά την εφυμενίδα, το πάχος της οποίας ποικίλλει ανάλογα με το περιβάλλον ανάπτυξης του φυτού. Η επιδερμίδα συνήθως αποτελείται από μία στρώση κυττάρων, το σχήμα και το μέγεθος των οποίων ποικίλλει σημαντικά μεταξύ των ειδών αλλά και μεταξύ περιοχών του ίδιου του φύλλου. Συνήθως στην επιδερμίδα διακρίνονται τυπικά επιδερμικά κύτταρα, καθώς και ζεύγη εξειδικευμένων επιδερμικών κυττάρων, των καταφρακτικών κυττάρων, τα οποία συνιστούν τα στόματα.

Τα καταφρακτικά κύτταρα έχουν συνήθως νεφροειδές σχήμα και κάθε ζεύγος καταφρακτικών κυττάρων διαμορφώνει ένα άνοιγμα προς το εσωτερικό του φύλλου. Τα καταφρακτικά κύτταρα μέσω ελεγχόμενων κινήσεων σπαργής και πλασμόλυσης αυξομειώνουν το μέγεθος του ανοίγματος των στοματιών. Τα επιδερμικά κύτταρα εφάπτονται απόλυτα μεταξύ τους και σε συνδυασμό με την ύπαρξη της εφυμενίδας συγκροτείται ένα ισχυρό μηχανικό φράγμα το οποίο εμποδίζει την είσοδο φυτοπαθογόνων μικροοργανισμών καθώς και

Εισαγωγή

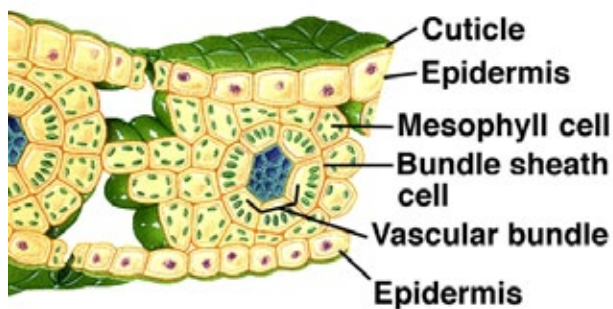
την απώλεια νερού. Επίσης στην επιδερμίδα πολλών φυτικών ειδών συναντώνται προεκβολές μεγάλης ποικιλομορφίας, που ονομάζονται τρίχες και οι οποίες είναι μονοκύτταρες ή πολυκύτταρες, μηχανικές ή αδενώδεις (Esau, 1977; Fahh, 1990).

Τα φωτοσυνθετικά παρεγχύματα τα οποία παρεμβάλλονται μεταξύ της άνω και της κάτω επιδερμίδας συνιστούν το μεσόφυλλο. Το μεσόφυλλο αποτελεί τον κατ'έξοχήν εξειδικευμένο φωτοσυνθετικό ιστό και αποτελείται από παρεγχυματικά κύτταρα με μεγάλο αριθμό χλωροπλαστών και μεγάλους μεσοκυττάριους χώρους. Συνήθως απαντώνται δύο ανατομικές παραλλαγές των φωτοσυνθετικών παρεγχυμάτων, το δρυφρακτοειδές ή αλλιώς πασσαλώδες και το σπογγώδες παρέγχυμα. Τα κύτταρα του δρυφρακτοειδούς παρεγχύματος είναι επιμήκη κατακόρυφου προσανατολισμού πυκνά διατεταγμένα και διατάσσονται συνήθως σε μια ή περισσότερες επάλληλες στοιβάδες προς την πλευρά της προσαξονικής επιφάνειας. Τα κύτταρα του σπογγώδους παρεγχύματος είναι σφαιρικά ή έλλοβα, ακανόνιστα, χαλαρά διατεταγμένα.

Τα κύτταρα του μεσοφύλλου διαθέτουν πολυάριθμους χλωροπλάστες και εκτεταμένους μεσοκυττάριους χώρους ώστε να διευκολύνεται η διάχυση των αερίων. Το δρυφρακτοειδές παρέγχυμα χαρακτηρίζεται από μεγάλη πυκνότητα χλωροπλαστών, ενώ το σπογγώδες από τους μεγάλους μεσοκυττάριους χώρους που διαθέτει.

Ανατομικά, η διάταξη των δύο παρεγχυμάτων παρουσιάζεται είτε ως ετερόπλευρη, κατά την οποία το δρυφρακτοειδές παρέγχυμα εντοπίζεται προς την προσαξονική επιφάνεια και το σπογγώδες προς την αποσαξονική επιφάνεια, είτε αμφίπλευρη, κατά την οποία δρυφρακτοειδές βρίσκεται και προς τις δύο πλευρές του φύλλου και το σπογγώδες στην μέση του μεσοφύλλου. Σε πολλά μονοκότυλα και γυμνόσπερμα φυτά απαντάται μόνο ένα είδος φωτοσυνθετικού παρεγχύματος που αποτελείται από έλλοβα κύτταρα. Τα φύλλα αυτά χαρακτηρίζονται ως ομοιογενή (Αϊβαλάκης κ.α., 2005).

Οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες εντοπίζονται στο μεσόφυλλο, διασχίζουν το έλασμα από το μίσχο έως τις άκρες των φύλλων και γίνονται αντιληπτές με τη μορφή νευρώσεων. Αποτελούν τις τελικές απολήξεις του συστήματος μεταφοράς ουσιών το οποίο ξεκινά από τη ρίζα και διασχίζει το υπέργειο μέρος του φυτού. Το αγωγό σύστημα των ηθμαγγειωδών δεσμίδων αποτελείται από δύο τύπους στοιχείων μεταφοράς, τα αγγεία του ξύλου και τα στοιχεία του ηθμού, καθώς και από συνοδευτικά στηρικτικά κύτταρα. Μέσω των αγγείων του ξύλου τα οποία εντοπίζονται στην πλευρά της δεσμίδας που βρίσκεται προς την προσαξονική επιφάνεια του φύλλου, πραγματοποιείται η μεταφορά νερού και ανόργανων θρεπτικών συστατικών. Μέσω των στοιχείων του ηθμού, τα οποία εντοπίζονται στη πλευρά της δεσμίδας που βρίσκεται προς την αποσαξονική επιφάνεια, πραγματοποιείται η διακίνηση των φωτοσυνθετικών προϊόντων από τα σημεία παραγωγής προς τα σημεία μεταβολικής κατανάλωσης ή αποθήκευσης.



Εικόνα 2. Σχηματική αναπαράσταση της ανατομικής διάπλασης του μεσοφύλλου ενός τυπικού φύλλου μονοκότυλου φυτικού είδους.

Οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες περιβάλλονται από παρεγχυματικά κύτταρα ή/και σκληρεγχυματικές ίνες που συνιστούν τον λεγόμενο δεσμικό κολεό. Οι σκληρεγχυματικές ίνες προσφέρουν μηχανική στήριξη και προστασία έναντι προσβολών παθο-γόνων και εντόμων. Η μηχανική θωράκιση είναι επιβεβλημένη λαμβάνο-ντας υπ'όψιν ότι οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες είναι εξαιρετικά πλούσιες σε θρεπτικά συστατικά και επομένως αποτελούν στόχο για τους βιοτικούς εχθρούς των φυτών. Τα κύτταρα του δεσμικού κολεού συμ-μετέχουν στην κίνηση των φωτοσυνθετικών προϊόντων προς τα στοιχεία του ηθμού καθώς και, σε ορισμένα φυτικά είδη, στην φωτοσυνθετική αφομοίωση του CO₂ (Αϊβαλάκης κ.α., 2005). Ανάλογα με την κατασκευή του δεσμικού κολεού, τα φύλλα διακρίνονται σε ομοβαρή ή ετεροβαρή (βλ. ενότητα IV.2).

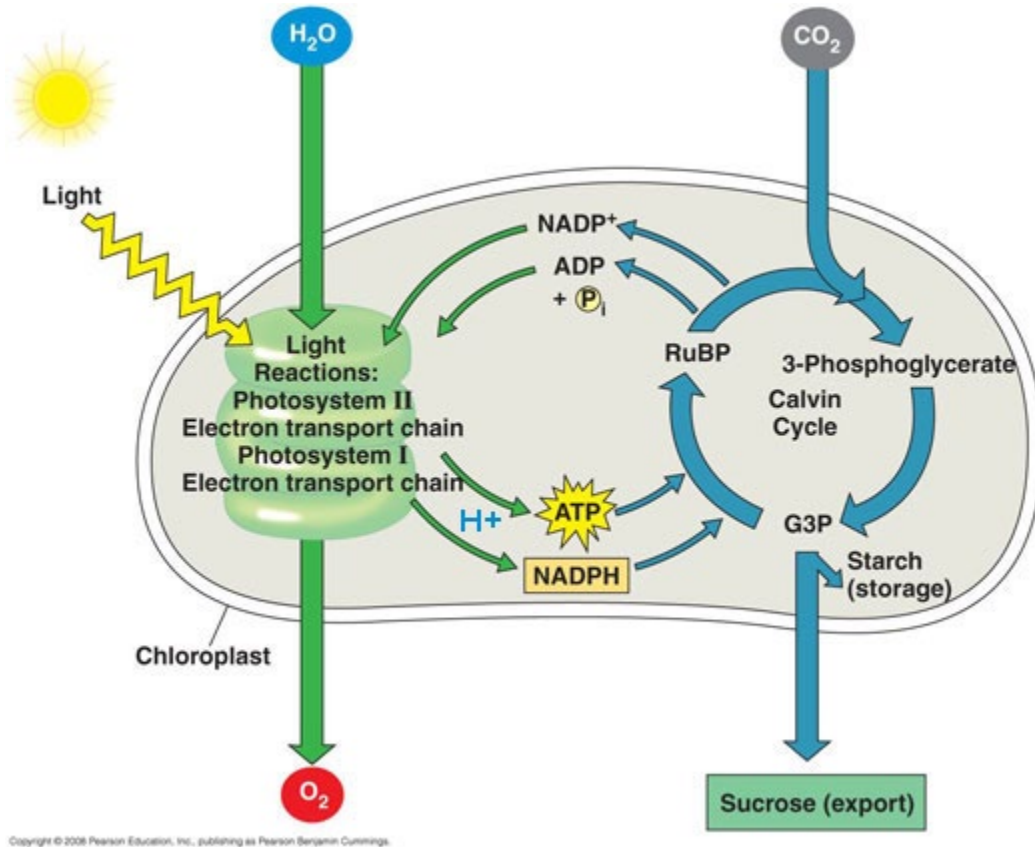
II. Η φωτοσυνθετική Λειτουργία των Φύλλων

Ένας απολοποιημένος ορισμός της φωτοσύνθεσης θα ήταν ότι πρόκειται για τη μεταβολική ακολουθία κατά την οποία λαμβάνει χώρα σύνθεση μορίων με τη συμβολή της ενέργειας της φωτεινής ακτινοβολίας. Η φωτοσύνθεση περιγράφει τη διαδικασία με την οποία οι αυτότροφοι οργανισμοί συνθέτουν οργανικές ενώσεις με υψηλό ενεργειακό περιεχόμενο χρησιμοποιώντας ως πρώτη ύλη ανόργανα συστατικά (Αϊβαλάκης κ.α., 2003). Για να είναι ενεργειακά δυνατή η παραπάνω διαδικασία απαιτείται ενέργεια, η οποία στους αυτότροφους οργανισμούς παρέχεται από τη δέσμευση της ηλιακής ενέργειας (Hall and Rao, 1999). Έτσι, προϋπόθεση για τη διεξαγωγή της φωτοσύνθεσης είναι η παρουσία φωτός κατάλληλης φασματικής σύστασης. Η ακτινοβολία αυτή ονομάζεται φωτοσυνθετικά ενεργός ακτινοβολία (Photosynthetically Active Radiation, PAR) και περιλαμβάνει μήκη κύματος μεταξύ 400 και 700 nm (Taiz and Zeiger, 1998).

Το κύριο βιοχημικό μονοπάτι της φωτοσύνθεσης είναι ο μετασχηματισμός του διοξειδίου του άνθρακα (CO₂) σε υδατάνθρακες, μια διαδικασία στην οποία συμμετέχει το

Εισαγωγή

νερό και εκλύεται μοριακό οξυγόνο. Είναι σαφές ότι οι υδατάνθρακες που σχηματίζονται περιέχουν υψηλότερα ποσά ενέργειας από τα αρχικά υποστρώματα (Lawlor, 2001). Η βασική αυτή αντίδραση απαιτεί 2840 kJ για κάθε mole εξόζης που σχηματίζεται. Ο κύριος όγκος της φωτοσυνθετικής λειτουργίας στα ανώτερα φυτά πραγματοποιείται στα φύλλα και σε κύτταρα τα οποία διαθέτουν χλωροπλάστες, εξειδικευμένα προς το σκοπό αυτό κυτταρικά οργανίδια (Αϊβαλάκης κ.α., 2005).

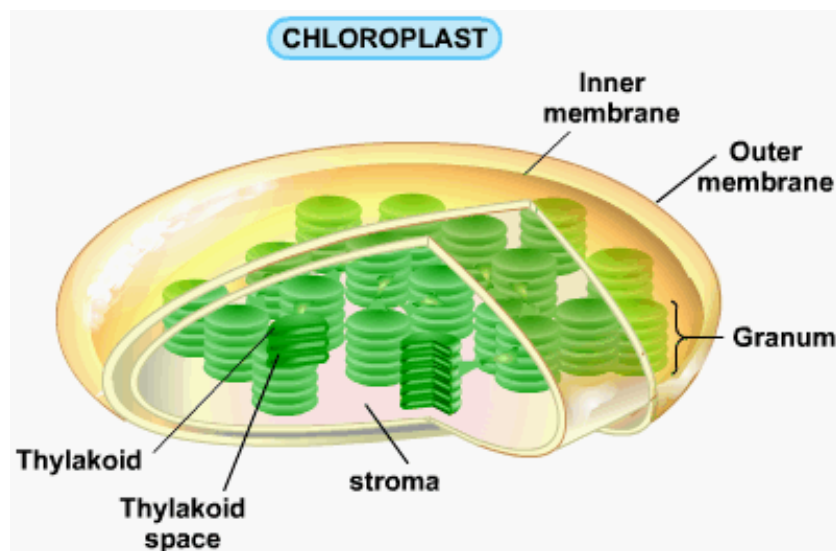


Εικόνα 3. Σχηματική αναπαράσταση των φωτεινών αντιδράσεων που λαμβάνουν χώρα στους χλωροπλάστες.

Η φωτοσύνθεση διακρίνεται σε δύο φάσεις. Στην πρώτη φάση της διεξάγονται οι λεγόμενες φωτεινές αντιδράσεις, οι οποίες αποτελούν το φωτο-εξαρτώμενο τμήμα της φωτοσυνθετικής διαδικασίας. Η ενέργεια της φωτεινής ακτινοβολίας μετατρέπεται σε χημική, υπό τη μορφή υψηλού ενεργειακού περιεχομένου σταθερών χημικών ενώσεων, του NADPH και του ATP. Στην φάση αυτή μόρια νερού φωτολύονται παράγοντας ηλεκτρόνια και πρωτόνια καθώς και μοριακό οξυγόνο, το παραπροϊόν της φωτοσύνθεσης. Η δεύτερη φάση αποτελεί το βιοσυνθετικό κομμάτι της διαδικασίας της φωτοσύνθεσης και περιλαμβάνει καθαρά βιοχημικές αντιδράσεις στις οποίες η ενέργεια που έχει ενσωματωθεί στα NADPH και ATP χρησιμοποιείται για τη βιοσύνθεση οργανικών ενώσεων. Επειδή οι αντιδράσεις αυτές δεν εξαρτώνται άμεσα από την ύπαρξη φωτισμού αναφέρονται ως σκοτεινές αντιδράσεις (Lawlor, 2001; Αϊβαλάκης, 2005).

II.1. Δομή και οργάνωση χλωροπλαστών

Τα φωτοσυνθετικά κύτταρα των ανώτερων φυτών περιέχουν μικροσκοπικά υποκυτταρικά οργανίδια με φακοειδή συνήθως μορφή, τους χλωροπλάστες. Στο κοινό οπτικό μικροσκόπιο οι χλωροπλάστες εμφανίζουν έντονο πράσινο χρώμα, λόγω της παρουσίας χλωροφύλλης. Η διάμετρός τους κυμαίνεται συνήθως μεταξύ 3 και 10 μm. Κάθε τυπικό φωτοσυνθετικό κύτταρο του μεσόφυλλου περιέχει συνήθως 20–60 χλωροπλάστες (Αϊβαλάκις κ.α., 2005). Οι χλωροπλάστες περιβάλλονται από μια εξωτερική και μια εσωτερική μεμβράνη. Η εσωτερική μεμβράνη φέρει προς το εσωτερικό του οργανιδίου αναδιπλώσεις οι οποίες σχηματίζουν ελασματοειδείς κατασκευές, τα θυλακοειδή. Στα θυλακοειδή εντοπίζεται ένα σύνολο συμπλόκων πρωτεϊνών με χρωστικές ουσίες καθώς και πρωτεΐνες, κυρίως μεταφοράς ηλεκτρονίων, μέσω των οποίων πραγματοποιούνται οι φωτεινές αντιδράσεις. Η εσωτερική μεμβράνη οριοθετεί έναν χώρο, το στρώμα, στο οποίο επιτελούνται οι σκοτεινές αντιδράσεις καθώς και η έκφραση των χλωροπλαστικών γονιδίων. Τα θυλακοειδή οργανώνονται σε περιοχές χαμηλής πυκνότητας (θυλακοειδή του στρώματος) και περιοχές υψηλής πυκνότητας (θυλακοειδή των grana). Η κοιλότητα η οποία σχηματίζεται στο εσωτερικό κάθε θυλακοειδούς ονομάζεται μικροκοιλότητα ή μικροχώρος (Hall and Rao, 1999).



Εικόνα 4. Σχηματική αναπαράσταση τυπικής δομής χλωροπλάστη

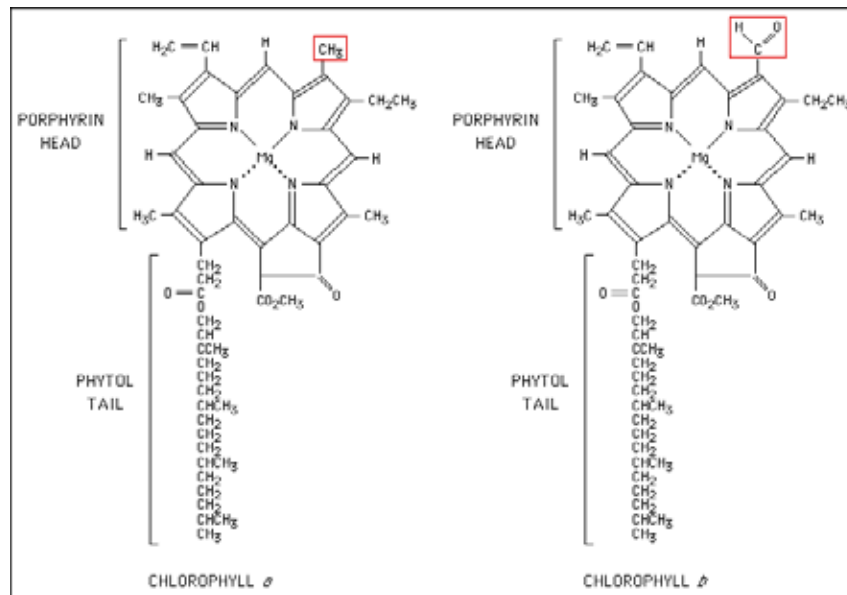
Οι φωτοσυνθετικές χρωστικές και συγκεκριμένα οι χλωροφύλλες a και b και τα καροτενοειδή οι οποίες εντοπίζονται στις μεμβράνες των θυλακοειδών είναι υπεύθυνες για την απορρόφηση και τη αξιοποίηση της ενέργειας της φωτεινής ακτινοβολίας (Δροσόπουλος, 1998). Στις μεμβράνες των θυλακοειδών εντοπίζονται επίσης τα πρωτεϊνικά σύμπλοκα όπου πραγματοποιούνται οι φωτοχημικές αντιδράσεις. Ορισμένα από αυτά είναι οργανωμένα σε λειτουργικά σύνολα τα οποία ονομάζονται φωτοσυστήματα. Τα φωτοσυστήματα των ανώτερων φυτών είναι δύο, το φωτοσυστήμα II (PSII) και το φωτοσυστήμα I (PSI). Επίσης, εντοπίζεται το ενδιάμεσο πρωτεϊνικό σύμπλοκο του κυτοχρώματος b6f, το οποίο

Εισαγωγή

παρεμβάλλεται στη ροή ηλεκτρονίων μεταξύ του PSII και PSI, και το σύμπλοκο της συνθάσης του ATP (Mustardy and Garab, 2003).

Οι χλωροφύλλες είναι υπεύθυνες για τον χαρακτηριστικό πράσινο χρωματισμό των χλωροπλαστών και συνεπώς και των φωτοσυνθετικών ιστών, ενώ τα καροτενοειδή παρουσιάζουν κίτρινο–πορτοκαλί έως ερυθρό χρωματισμό. Το μόριο της χλωροφύλλης (εικόνα 5) αποτελείται από τέσσερις πυρολικούς δακτυλίους οι οποίοι συνδέονται μεταξύ τους με δεσμούς άνθρακα–άνθρακα σχηματίζοντας έναν πορφυρινικό δακτύλιο. Ο πορφυρινικός δακτύλιος αποτελεί τη χρωμοφόρο ομάδα του μορίου, πρόκειται δηλαδή για το τμήμα του μορίου που είναι υπεύθυνο για την απορρόφηση των φωτονίων. Μεταξύ των πυρολικών δακτυλίων III και IV σχηματίζεται ένας πέμπτος δακτύλιος κυκλοπεντανόνης. Τα άτομα αζώτου των πυρολικών δακτυλίων συγκατατούν στο κέντρο του πορφυρινικού δακτυλίου ένα άτομο μαγνησίου. Με την απόσπαση του ατόμου του μαγνησίου από τον πορφυρινικό δακτύλιο προκύπτει το μόριο της φαιοφυτίνης. Ο πυρολικός δακτύλιος IV συνδέεται με ένα μόριο με λιπόφιλο χαρακτήρα, τη φυτόλη, η οποία αποτελεί την πλάγια αλυσίδα του μορίου της χλωροφύλλης μέσω της οποίας το μόριο αγκιστρώνεται σε συγκεκριμένη κάθε φορά θέση. Στους χλωροπλάστες των ανώτερων φυτών απαντώνται δύο είδη χλωροφυλλών, η χλωροφύλλη a (Chla) και η χλωροφύλλη b (Chlb), οι οποίες διαφέρουν μεταξύ τους ως προς τον υποκατάστατη του πυρολικού δακτυλίου II. Τα φάσματα απορρόφησης των χλωροφυλλών παρουσιάζουν μέγιστα στην μπλε και κόκκινη περιοχή του ορατού φάσματος (Lawlor, 2001).

Το μόριο των καροτενοειδών αποτελείται από μια ευθύγραμμη αλυσίδα 40 ατόμων άνθρακα στην οποία εναλλάσσονται απλοί και διπλοί δεσμοί. Η ομάδα των καροτενοειδών περιλαμβάνει λιπόφιλα μόρια χρωστικών, τα οποία είναι ευρέως κατανεμημένα σε όλους τους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς. Συμπεριφέρονται ως φωτοσυλλεκτικά μόρια, αλλά απορροφούν σε χαμηλότερα μήκη κύματος (δηλαδή φωτόνια υψηλότερης ενέργειας) από ότι η χλωροφύλλη a και με αυτόν τον τρόπο αυξάνουν το εύρος του ηλιακού φάσματος διαθέσιμο για φωτοσύνθεση. Επιπλέον, προστατεύουν την φωτοσυλλεκτική συσκευή από την ακτινοβολία πολύ υψηλών εντάσεων (Siefertmann-Harms, 1985; Bartley and Scolnik, 1995). Η ομάδα των καροτενοειδών αποτελείται από τα καροτένια, μόρια με τυπική δομή υδρογονάνθρακα, και τις ξανθοφύλλες, δηλαδή τα οξυγονωμένα παράγωγα των καροτενίων. Χαρακτηριστικοί εκπρόσωποι της ομάδας των καροτενοειδών είναι το α- και β-καροτένιο, ενώ των ξανθοφυλλών η λουτεΐνη, η βιολαξανθίνη και η ζεαξανθίνη (Αϊβαλάκης κ.α., 2005).

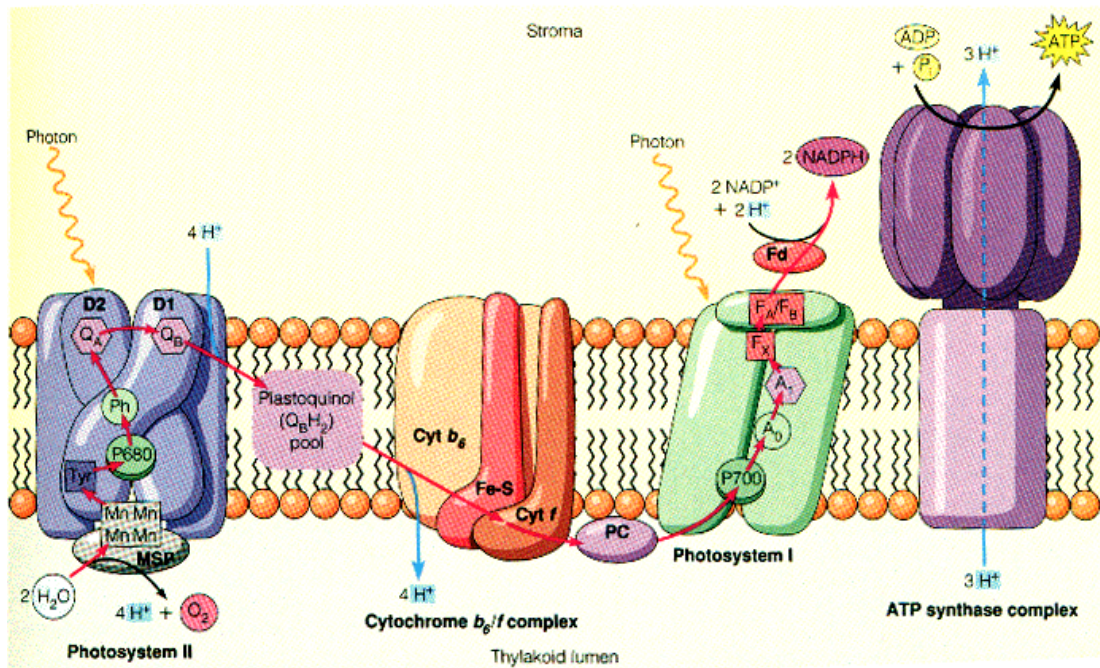


Εικόνα 5. Συντακτικός τύπος των δύο παραλλαγών του μορίου της χλωροφύλλης των ανώτερων φυτών.

II.2. Φωτοσυλλογή και φωτεινές αντιδράσεις

Για την πραγματοποίηση των φωτεινών αντιδράσεων (εικόνα 3) λειτουργούν και συνεργάζονται μεταξύ τους δύο φωτοσυστήματα, το φωτοσύστημα II (PSII) και το φωτοσύστημα I (PSI). Πρόκειται για μεγαλομοριακά σύμπλοκα πρωτεϊνών-χρωστικών τα οποία εντοπίζονται στις μεμβράνες των θυλακοειδών. Κάθε φωτοσύστημα διαθέτει ένα φωτοχημικό κέντρο στο οποίο συμβαίνει ο διαχωρισμός φορτίου και περιλαμβάνει ένα μόριο χλωροφύλλης *a*. Το PSI διεγείρεται από φως με μέγιστο στα 700nm ενώ το PSII διεγείρεται από φως με μέγιστο στα 680nm. Για το λόγο αυτό τα κέντρα αντίδρασης των PSI και II ονομάζονται P700 και P680 αντίστοιχα. Κάθε κέντρο αντίδρασης διαθέτει αντίστοιχο φωτοσυλλεκτικό μηχανισμό, αναφερόμενο επίσης ως αντέννα φωτοσυλλογής, ο οποίος απαρτίζεται από σύμπλοκα πρωτεϊνών-χρωστικών. Στην αντέννα φωτοσυλλογής συμμετέχουν χλωροφύλλες *a* και *b* και καροτενοειδή. Οι χρωστικές στο φωτοσυλλεκτικό μηχανισμό είναι κατάλληλα διευθετημένες, ώστε η απορρόφηση ενός φωτονίου από ένα μόριο χρωστικής να μεταφέρει τη διέγερση αναγκαστικά προς το φωτοχημικό κέντρο αντίδρασης (Lawlor, 2001).

Εισαγωγή



Εικόνα 6. Η πορεία των αντιδράσεων της φωτοχημικής ροής ηλεκτρονίων.

Όταν ένα φωτόνιο απορροφάται από το φωτοσυλλεκτικό μηχανισμό του PSII, το μόριο της Chl_a του φωτοχημικού κέντρου διεγείρεται με αποτέλεσμα ένα ηλεκτρόνιο να μεταφέρεται στον πρωτογενή αποδέκτη ηλεκτρονίων, την φαιοφυτίνη. Ειδικότερα, το PSII στην διεγερμένη του μορφή είναι ισχυρά αναγωγικό και αποδίδει ένα ηλεκτρόνιο προς την φωτοχημική ροή ηλεκτρονίων. Η αντικατάσταση του ηλεκτρονίου αυτού από τον άμεσο ηλεκτρονιοδότη του PSII, την πρωτεΐνη D1, προκαλεί σταδιακά την μετάβαση του συμπλόκου φωτόλυσης του νερού σε αυξανόμενα οξειδωτικές καταστάσεις. Το τελικό αποτέλεσμα αυτής της σειράς αντιδράσεων είναι η φωτόλυση δύο μορίων νερού μετά την οποία η διαδικασία επαναλαμβάνεται. Η οξείδωση του νερού παράγει πρωτόνια (H^+), ηλεκτρόνια (e^-) και μοριακό οξυγόνο. Το σύμπλοκο φωτόλυσης του νερού είναι ένα πρωτεϊνικό σύμπλοκο ισχυρά συνδεδεμένο με το PSII. Τα e^- που προκύπτουν από τη φωτόλυση του νερού επαναφέρουν το σύμπλοκο φωτόλυσης του νερού στην αρχική του κατάσταση. Τα e^- που προέρχονται από την οξείδωση του PSII μεταφέρονται διαμέσου μιας αλυσίδας μεταφοράς e^- με σημαντικότερο φορέα το σύμπλοκο των κυτοχρωμάτων b_6f , στο PSI. Ταυτόχρονα, η απορρόφηση ενός φωτονίου από τον φωτοσυλλεκτικό μηχανισμό του PSI προκαλεί διέγερση - αντίστοιχη με του PSII - σε ένα μόριο Chl_a του φωτοχημικού του κέντρου. Μέρος των e^- που προέρχονται από την οξείδωση του PSI μεταφέρονται μέσω ενός δέκτη e^- στην φερεδοξίνη, η οποία ανάγεται. Στην συνέχεια η ανηγμένη φερεδοξίνη οξειδώνεται με τη βοήθεια της ρεδουκτάσης του NADP^+ και ανάγει το NADP^+ σε NADPH . Τα υπόλοιπα e^- μεταφέρονται μέσω φορέων και πάλι στο PSI το οποίο προσλαμβάνοντας και τα e^- που προέρχονται από το PSII επανέρχεται στην αρχική κατάσταση. Η ροή ηλεκτρονίων μεταξύ των δύο φωτοσυστημάτων έχει ως τελικό αποτέλεσμα τη μεταφορά ηλεκτρονίων από το νερό στο NADP^+ , παράγοντας ταυτόχρονα μια

διαβάθμιση ηλεκτροχημικού δυναμικού μεταξύ των δύο πλευρών της μεμβράνης των θυλακοειδών λόγω της μεταφοράς πρωτονίων προς τον μικροχώρο. Η διαβάθμιση αυτή αποτελεί την κινητήρια δύναμη για τη σύνθεση ATP. Η σύνθεση του ATP πραγματοποιείται μέσω του διαμεμβρανικού συμπλόκου της συνθάσης του ATP, που εντοπίζεται στην μεμβράνη των θυλακοειδών. Η αντίστροφη αυτή αυθόρμητη ροή H^+ από τον μικροχώρο προς το στρώμα διαμέσου του συμπλόκου τείνει να εξισορροπήσει τη διαφορά pH, ενώ παρέχει την απαραίτητη ενέργεια για την φωσφορυλίωση του ADP σε ATP. Κατά συνέπεια, η ροή e^- κατά μήκος της φωτοχημικής αλυσίδας δημιουργεί τις προϋποθέσεις και για την σύνθεση ATP. Η μετατροπή αυτή της φωτεινής ενέργειας σε χημική ονομάζεται φωτοφωσφορυλίωση. Η γραμμική ροή e^- από το PSII προς το PSI ονομάζεται μη κυκλική μεταφορά e^- ή μη κυκλική φωτοφωσφορυλίωση και έχει ως τελικό αποτέλεσμα την παραγωγή NADPH και ATP ενώ η κυκλική μεταφορά των e^- γύρω από το PSI ονομάζεται κυκλική φωτοφωσφορυλίωση και έχει ως αποτέλεσμα μόνο την παραγωγή ATP. Θα πρέπει να σημειωθεί ότι προκειμένου να παραχθεί ένα μόριο NADPH απαιτείται η απορρόφηση 4 φωτονίων (δύο από κάθε φωτοσύστημα) (Αϊβαλάκις κ.α., 2005).

Η ενέργεια που παράγεται κατά τη διάρκεια των φωτεινών αντιδράσεων υπό μορφή ATP, NADPH χρησιμοποιείται για να καλύψει τις ενεργειακές ανάγκες των φυτικών κυττάρων (Δροσόπουλος, 1998).

II.3. Σκοτεινές αντιδράσεις

Τα πλούσια σε ενέργεια προϊόντα των φωτεινών αντιδράσεων, ATP και NADPH, μπορούν να χρησιμοποιηθούν σε πολυάριθμες βιοχημικές αντιδράσεις σύνθεσης και μεταφοράς, η προώθηση των οποίων απαιτεί την καταναλωση ενέργειας. Ένα σημαντικό μέρος της ενέργειας των ATP και NADPH καταναλώνεται για τη δέσμευση του CO_2 της ατμόσφαιρας και την αναγωγή του σε υδατάνθρακες (φωτοσυνθετική αφομοίωση του CO_2) και περαιτέρω για τη δημιουργία του ανθρακικού σκελετού των δομικών μορίων των φυτικών οργανισμών, δηλαδή την παραγωγή βιομάζας (Αϊβαλάκις κ.α., 2005). Έως σήμερα είναι γνωστές τρεις κύριες βιοχημικές παραλλαγές του φωτοσυνθετικού μεταβολισμού του άνθρακα (Hall and Rao, 1999).

α. Η C3 φωτοσύνθεση της οποίας η ονομασία υποδηλώνει ότι το πρώτο προϊόν της δέσμευσης του CO_2 είναι μία ένωση με τρία άτομα άνθρακα (το 3-φωσφογλυκερινικό οξύ, 3PGA).

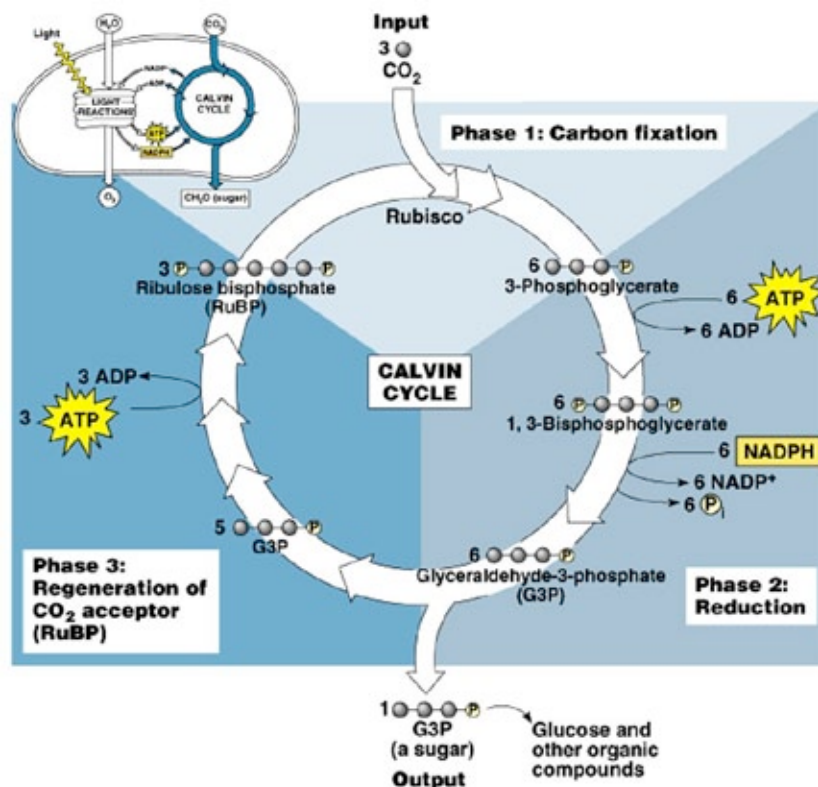
β. Η C4 φωτοσύνθεση στην οποία το πρώτο προϊόν της δέσμευσης του CO_2 είναι μία ένωση με τέσσερα άτομα άνθρακα (το οξαλοξικό οξύ), και

γ. Ο μεταβολισμός οξέων τύπου Crassulaceae (CAM) η ονομασία του οποίου οφείλεται στο γεγονός ότι ο τρόπος αυτός δέσμευσης παρατηρήθηκε αρχικά σε παχύφυτα, μέλη της οικογένειας Crassulaceae (Αϊβαλάκις κ.α., 2005).

Στη C3 φωτοσυνθετική οδό, αλλά τελικά και στις υπόλοιπες δύο, το CO_2 ανάγεται σε υδατάνθρακες μέσω μιας κυκλικής διαδικασίας, η οποία ονομάζεται αναγωγικός κύκλος των

Εισαγωγή

φωσφοπεντοζών (RPPC) ή κύκλος του Calvin (εικόνα 7). Το CO_2 μετατρέπεται σε φωσφορυλιωμένα (ενεργοποιημένα) σάκχαρα ενώ ταυτόχρονα ο δέκτης του CO_2 (η 1,5-διφωσφορική ριβουλόζη, μια πεντόζη) 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 (Αϊβαλάκης κ.α., 2005). Ο κύκλος Calvin δεν περιλαμβάνει φωτοχημικές αντιδράσεις, ωστόσο η λειτουργία του εξαρτάται άμεσα από τον εφοδιασμό σε ATP και NADPH (τα προϊόντα των φωτεινών αντιδράσεων) καθώς και σε CO_2 και τα ένζυμα του κύκλου είναι φωτοενεργοποιούμενα. Ο κύκλος περιλαμβάνει τρία επιμέρους στάδια: καρβοξυλίωση, αναγωγή και αναγέννηση του δέκτη (εικόνα 7).



Εικόνα 7. Ο κύκλος του Calvin συνίσταται από τρία στάδια με τελική κατάληξη την αφομοίωση και αναγωγή ενός μορίου CO_2 και την αναγέννηση του αρχικού υποστρώματος.

III. Περιβαλλοντικοί παράγοντες που επηρεάζουν τη φωτοσύνθεση

III.1. Συγκέντρωση διοξειδίου του άνθρακα

Η περιεκτικότητα του ατμοσφαιρικού αέρα σε CO_2 ανέρχεται περίπου σε 360 ppm. Το CO_2 αποτελεί το υπόστρωμα των βιοχημικών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης και ως εκ τούτου η συγκέντρωσή του στο περιβάλλον των φυτών διαδραματίζει ιδιαίτερα σημαντικό ρόλο στη διαδικασία της φωτοσύνθεσης (Αϊβαλάκης κ.α., 2005). Έχει βρεθεί ότι όσο υψηλότερη είναι η περιεκτικότητα του αέρα σε CO_2 , τόσο πιο έντονη είναι η φωτοσυνθετική δραστηριότητα για

μια συγκεκριμένη ένταση φωτισμού, ιδιαίτερα όταν η τελευταία είναι υψηλή (Αϊβαλάκις κ.α., 2005). Δεδομένης της χαμηλής συγκέντρωσης του CO₂ στην ατμόσφαιρα, σε συνθήκες υψηλής έντασης φωτισμού, το CO₂ αποτελεί τον περιοριστικό παράγοντα για τη φωτοσύνθεση, κυρίως των C3 φυτών. Σε υψηλές εντάσεις φωτισμού (στην περιοχή φωτοκορεσμού και υψηλότερες) η φωτοσυνθετική ταχύτητα αυξάνεται αυξανόμενης της συγκέντρωσης του CO₂ στο περιβάλλον του φύλλου έως ένα όριο πέρα από το οποίο επέρχεται εκ νέου κορεσμός. Στα περισσότερα C3 φυτά ο κορεσμός της φωτοσυνθετικής συσκευής επέρχεται σε συγκεντρώσεις κατά πολύ υψηλότερες της ατμοσφαιρικής και εξαρτάται από την ένταση της φωτοαναπνοής. Από την άλλη πλευρά όταν η συγκέντρωση του CO₂ πάρει χαμηλές τιμές, τότε το καθαρό ισοζύγιο στις ανταλλαγές O₂ ή CO₂ μηδενίζεται, δηλαδή η φωτοσυνθετική δραστηριότητα αντισταθμίζεται από την αναπνευστική δραστηριότητα και τη δραστηριότητα της φωτοαναπνοής. Στην κατάσταση αυτή έχει επιτευχθεί το σημείο αντιστάθμισης CO₂. Το σημείο αντιστάθμισης CO₂ για τα περισσότερα C3 φυτά κυμαίνεται μεταξύ 25 και 100 ppm CO₂. Αντίθετα, για τα περισσότερα C4 φυτά το σημείο αντιστάθμισης CO₂ παίρνει συνήθως πολύ χαμηλές έως μηδενικές τιμές. Το γεγονός οφείλεται στο ότι στα C4 φυτά δεν παρατηρείται συνήθως φωτοαναπνευστική δραστηριότητα (Αϊβαλάκις κ.α., 2005; Μανέτας 2005).

III.2. Θερμοκρασία

Η φωτοσυνθετική δραστηριότητα ως βιοχημική διαδικασία, αυξάνεται αυξανόμενης της θερμοκρασίας έως μία βέλτιστη περιοχή θερμοκρασιών η οποία για τα περισσότερα φυτικά είδη των εύκρατων κλιμάτων κυμαίνεται μεταξύ 25–35 °C. Αύξηση της θερμοκρασίας πέραν των ορίων αυτών έχει ως αποτέλεσμα αρνητική επίδραση σε μεμβρανικά ένζυμα, την πτώση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας λόγω της αύξησης της αναπνοής και της φωτοαναπνοής, του κλεισίματος των στοματίων και της δυσλειτουργίας που παρατηρείται στα φωτοσυστήματα των θυλακοειδών των χλωροπλαστών. Από την άλλη μεριά, χαμηλές θερμοκρασίες επίσης επιδρούν αρνητικά στη φωτοσυνθετική λειτουργία λόγω μείωσης της ταχύτητας των ενζυμικών αντιδράσεων, δυσλειτουργιών των μεμβρανών και μείωσης της υδραυλικής αγωγιμότητας. Λόγω των παραπάνω, η καμπύλη της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας συναρτήσει της θερμοκρασίας εμφανίζεται κωδωνοειδής. Είναι προφανές ότι η βέλτιστη περιοχή θερμοκρασιών για ένα φυτικό είδος είναι αποτέλεσμα του εύρους των θερμοκρασιών στις οποίες έχει προσαρμοστεί και εγκλιματιστεί (Lawlor, 2001; Αϊβαλάκις κ.α., 2005).

III.3. Η διαθεσιμότητα νερού στο περιβάλλον

Σε συνθήκες έλλειψης νερού τα στομάτια κλείνουν προκειμένου να αποτρέψουν κρίσιμες απώλειες νερού, παρεμποδίζοντας έτσι την ανταλλαγή αερίων και την απορρόφηση CO₂ από τα φωτοσυνθετικά κύτταρα. Παράλληλα, η επικράτηση χαμηλού δυναμικού νερού στον πρωτοπλάστη επηρεάζει τη δομική και λειτουργική ακεραιότητα της φωτοσυνθετικής συσκευής. Στις συνθήκες αυτές εμφανίζονται δυσλειτουργίες, τόσο στη φωτοφωσφορυλίωση όσο και στη συνθετική ροή των ηλεκτρονίων.

Εισαγωγή

III.4. Φωτεινή ακτινοβολία

Η φωτοσυνθετική δραστηριότητα των φυτών επηρεάζεται τόσο από την ποσότητα όσο και από την ποιότητα της ακτινοβολίας που δέχονται. Η ποιότητα της φωτεινής ακτινοβολίας καθορίζεται από τις επιμέρους φασματικές περιοχές από τις οποίες απαρτίζεται, επομένως από τα μήκη κύματος των φωτονίων. Η παράμετρος αυτή μεταβάλλεται έντονα κατά τη διάρκεια της ημέρας. Επιπλέον, η ποιότητα της ακτινοβολίας που δέχονται τα φύλλα εξαρτάται από το εάν αυτά είναι εκτεθειμένα στο άπλετο φως ή βρίσκονται υπό σκιά. Φύλλα τα οποία βρίσκονται στο εσωτερικό της κόμης ενός δέντρου ή φύλλα φυτών που αναπτύσσονται στον υποόροφο, δέχονται ακτινοβολία εμπλουτισμένη σε μήκη κύματος τα οποία δεν είναι αποδοτικά για τη φωτοσύνθεση (πράσινο και υπέρυθρο) και φτωχότερη στη μπλε και κόκκινη περιοχή, περιοχές που απορροφώνται από τη χλωροφύλλη των υπερκείμενων φύλλων (Αϊβαλάκις κ.α., 2005).

Η ένταση της ακτινοβολίας (αριθμός προσπιπτόντων φωτονίων ανά μονάδα επιφάνειας και ανά μονάδα χρόνου) καθορίζει την ποσότητα ακτινοβολίας που δέχονται τα φύλλα. Η ένταση της ακτινοβολίας μεταβάλλεται ανάλογα με την εποχή, το γεωγραφικό πλάτος, τη νέφωση, τη θέση των φύλλων στην κόμη και την ύπαρξη υπερκείμενων φυτών.

Αυξανόμενης της έντασης της φωτεινής ακτινοβολίας η φωτοσυνθετική δραστηριότητα αυξάνει γραμμικά μέχρι μια ορισμένη τιμή, πέραν της οποίας κάμπτεται τείνοντας σε μία μέγιστη τιμή. Ο περιοριστικός παράγοντας για περαιτέρω αύξηση του φωτοσυνθετικού ρυθμού είναι στην περίπτωση αυτή η συγκέντρωση του CO₂, αφού επέρχεται κορεσμός στην ταχύτητα καρβοξυλίωσης της RubisCO και αυξάνεται η φωτοαναπνοή. Στα C4 φυτά η φωτοσυνθετική ταχύτητα αυξάνεται ακόμη και σε υψηλές εντάσεις φωτισμού λόγω της απουσίας φωτοαναπνευστικής δραστηριότητας και του αποτελεσματικού μηχανισμού δέσμευσης του CO₂ από την ατμόσφαιρα (Αϊβαλάκις κ.α., 2005; Μανέτας, 2005).

Σε υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας η παραγόμενη ενέργεια από τις φωτοχημικές αντιδράσεις υπερβαίνει κατά πολύ την ικανότητα χρήσης της από το φυτό (Hall and Rao, 1999). Το γεγονός αυτό προκαλεί ενεργειακή πίεση στους χλωροπλάστες και μπορεί να οδηγήσει σε διαταραχή της φωτοσυνθετικής λειτουργίας, ιδιαίτερα σε φυτά τα οποία δεν έχουν προσαρμοστεί σε περιβάλλοντα άπλετου φωτισμού. Το πρώτο στάδιο αυτής της διαταραχής είναι η ελάττωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας η οποία οφείλεται στην παροδική ή μόνιμη ελάττωση της φωτοσυνθετικής απόδοσης ανά φωτόνιο (Choudhury and Behera, 2001). Το φαινόμενο αυτό ονομάζεται φωτοαναστολή. Η φωτοαναστολή παρουσιάζεται τόσο σε φυτά τα οποία είναι υποχρεωτικά σκιοφυτά, όσο και σε ηλιόφυτα, στα οποία μετά από μία περίοδο εγκλιματισμού σε χαμηλές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας παρέχεται αιφνίδιος φωτισμός υψηλής έντασης. Το φάσμα δράσης της φωτοπαρεμπόδισης υποδεικνύει ότι η δυσλειτουργία αυτή προξενείται από την απορρόφηση φωτονίων από τα μόρια της χλωροφύλλης (Καραμπουρνιώτης, 2003). Τα φυτά έχουν αναπτύξει πολλούς μηχανισμούς για να ρυθμίζουν την ενέργεια που προσλαμβάνουν. Οι προστατευτικοί αυτοί

μηχανισμοί είναι κυρίως μηχανισμοί ανθεκτικότητας και αποφυγής οι οποίοι έχουν ως στόχο να μειώσουν την απορρόφηση ενέργειας ή την αποτελεσματική της απόσβεση.

Σε μορφολογικό-ανατομικό επίπεδο ορισμένα χαρακτηριστικά δίδουν την ικανότητα αποφυγής της έκθεσης της φωτοσυνθετικής συσκευής σε υπερβολικές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας. Στα χαρακτηριστικά αυτά περιλαμβάνονται κατάλληλες κινήσεις ή κυλινδρισμός των φύλλων και μετακινήσεις των χλωροπλαστών στα κύτταρα. Η ύπαρξη πυκνού τριχώματος, πεπαχυμένων κυτταρικών τοιχωμάτων των επιδερμικών και υποδερμικών κυττάρων, και κατάλληλων χρωστικών, όπως οι ανθοκυανίνες, συμβάλλουν στην αποφυγή της έκθεσης των υποκείμενων φωτοσυνθετικών ιστών σε υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας (Gould et al., 2002; Steyn et al., 2002).

IV. Οπτικές ιδιότητες των φύλλων

Η φωτοσύνθεση και η ανάπτυξη των φυτών εξαρτώνται από το φως. Η αρχιτεκτονική των φύλλων στοχεύει αφενός μεν στην όσο το δυνατόν αποτελεσματικότερη απορρόφηση φωτεινής ακτινοβολίας και αφετέρου στη διάχυση του διοξειδίου του άνθρακα προς τα φωτοσυνθετικά κύτταρα. Για το λόγο αυτό τα περισσότερα φύλλα είναι λεπτά ώστε όλα τα φωτοσυνθετικά κύτταρα να δέχονται ικανή ένταση φωτεινής ακτινοβολίας και να έχουν ευχερή πρόσβαση στο διοξείδιο του άνθρακα της ατμόσφαιρας (Αϊβαλάκης κ.α., 2005).

Το φως που προσπίπτει τελικά στους χλωροπλάστες τροποποιείται τόσο ποιοτικά όσο και ποσοτικά από τις οπτικές ιδιότητες των υπερκείμενων ιστών. Η συμβολή των οπτικών ιδιοτήτων των φύλλων εξαρτάται και από τα γεωμετρικά χαρακτηριστικά του φωτός καθώς το προσπίπτον φως μπορεί να είναι είτε ευθυγραμμισμένο, όπως το φως από την άμεση ηλιακή ακτινοβολία, είτε διάχυτο, όπως το φως που σκεδάζεται από τα σύννεφα ή από άλλα φυτά. Το φωτεινό καθεστώς στο εσωτερικό των φύλλων καθορίζεται εν μέρει και από τις οπτικές ιδιότητες της επιφάνειας όπως αυτές διαμορφώνονται από την ύπαρξη κηρών, τριχώματος και χρωστικών των επιδερμικών κυττάρων (Vogelmann, 1993).

Από το σύνολο της προσπίπτουσας ακτινοβολίας, ένα μέρος απορροφάται κατά μήκος της διαδρομής. Σημαντικό ποσοστό της απορρόφησης αφορά στην απορρόφηση φωτοσυνθετικά ενεργού ακτινοβολίας από τις φωτοσυνθετικές χρωστικές. Επίσης, σημαντικό μέρος της προσπίπτουσας ακτινοβολίας αντανακλάται ή σκεδάζεται. Στην ανάκλαση συμβάλλει τόσο η επιδερμίδα και το ενδιάμεσο στρώμα αέρα (κατοπτρική ανάκλαση) όσο και το μεσόφυλλο μέσω ανάκλασης από κύτταρα τα οποία βρίσκονται στα εσωτερικά στρώματα (διάχυτη ανάκλαση). Η δέσμη της κατοπτρικής ανάκλασης έχει συνήθως την ίδια φασματική κατανομή με το προσπίπτον φως και συχνά πολώνεται ενώ αντίθετα το φως της διάχυτης ανάκλασης δεν πολώνεται και η φασματική του κατανομή επηρεάζεται από τα χαρακτηριστικά απορρόφησης των χρωστικών του φύλλου (Vogelmann, 1993).

Εισαγωγή

IV.1. Οπτικές ιδιότητες των φύλλων που συμβάλλουν στην προστασία τους από το φως

Είναι γεγονός ότι μόνο ένα ποσοστό της ηλιακής ακτινοβολίας που προσπίπτει στα φύλλα αξιοποιείται από την φωτοσύνθεση. Παρόλα αυτά, η ενέργεια των φωτονίων που απορροφώνται είναι συνήθως πλεονάζουσα σε σχέση με αυτή που μπορεί να αξιοποιήσει ο φωτοσυνθετικός μεταβολισμός. Επιπλέον, ορισμένες φασματικές περιοχές στο υπεριώδες τμήμα της ακτινοβολίας μπορούν να αποβούν επιβλαβείς για τα φυτικά κύτταρα. Τα φυτά έχουν αναπτύξει μηχανισμούς τόσο για τον αποκλεισμό των επιβλαβών φασματικών περιοχών όσο και για τη ρύθμιση της ενέργειας που προσλαμβάνουν σε σχέση με αυτήν που καταναλώνουν ώστε να αποφεύγουν βλάβες λόγω οξειδωσης (Demmig-Adams and Adams III, 1992; Niyogi, 1999).

Η παρουσία τριχών, κηρών ή άλλων ειδικών κατασκευών, όπως για παράδειγμα οι αλατούχες κύστες, μπορεί να προκαλέσει αύξηση της αντανάκλασης μέχρι και 50%. Τέτοιες κατασκευές απαντώνται συχνά σε ερημικά είδη και παρέχουν προστασία από την αφυδάτωση μέσω της μείωσης του ποσού της ακτινοβολίας που απορροφάται και της επακόλουθης αύξησης της θερμοκρασίας του ελάσματος (Vogelmann, 1993). Ακόμα, το τριχώμα αλλά και τα επιδερμικά κύτταρα μπορούν να δράσουν ως φίλτρα για την υπεριώδη (UV-B) ακτινοβολία προσφέροντας προστασία στους υποκείμενους ιστούς. Η απορρόφηση της υπεριώδους ακτινοβολίας οφείλεται κυρίως σε φλαβονοειδή και άλλα μόρια του τριχώματος όπως οι ανθοκυανίνες (Karabourniotis et al., 2000). Οι ανθοκυανίνες είναι χρωστικές οι οποίες εντοπίζονται κυρίως σε επιφανειακούς ιστούς του φυτού που εκτίθενται άμεσα στο φως, αλλά και στο μεσόφυλλο των φύλλων και σε ορισμένες περιπτώσεις και στο τριχώμα. Οι ανθοκυανίνες παρέχουν προστασία από την πλεονάζουσα φωτεινή ενέργεια καθώς επιδρούν άμεσα στην ποσότητα αλλά και την ποιότητα του φωτός που προσπίπτει στους χλωροπλάστες (Steyn et al., 2002).

IV.2. Οπτικές ιδιότητες των φύλλων που συμβάλλουν στην φωτοσυλλογή

Ορισμένα ανατομικά χαρακτηριστικά των φύλλων συμβάλλουν στη φωτοσυλλογή και την ομοιόμορφη διάδοση του φωτός στους εσωτερικούς φωτοσυνθετικούς ιστούς. Το γεγονός αυτό έχει ιδιαίτερη σημασία υπό συνθήκες χαμηλού φωτισμού, όπως στην περίπτωση των φυτών που βρίσκονται στον υποόροφο ενός δάσους. Επίσης, τα ανατομικά αυτά χαρακτηριστικά έχουν σημαντική συμβολή στη φωτοσυνθετική απόδοση φύλλων με αυξημένο πάχος όπου η πιθανότητα φωτοπενίας των εσωτερικών στρωμάτων του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος είναι υψηλή.

Η διάδοση της φωτεινής ακτινοβολίας μέσα σε ένα φύλλο δεν είναι απλό φαινόμενο. Η κατασκευή των φύλλων ευνοεί οπτικά φαινόμενα όπως ο σκεδασμός, η εστίαση ή η απορρόφηση, με τελικό αποτέλεσμα τα φύλλα να δρουν ως φωτοπαγίδες.

Όταν ένα φύλλο φωτίζεται μόνο από τη μία επιφάνειά του, δημιουργούνται κλιμακώσεις φωτονιακής ροής στο εσωτερικό του, λόγω της σταδιακής απορρόφησης των φωτονίων από

τα αλληλάλληλα στρώματα των χλωροπλαστών. Τα επιδερμικά κύτταρα σε ορισμένες περιπτώσεις λειτουργούν ως κυρτοί φακοί και μπορούν να εστιάσουν την φωτεινή ακτινοβολία σε τέτοιο βαθμό ώστε το ποσό της ενέργειας ακτινοβολίας που φτάνει στους χλωροπλάστες να είναι υψηλότερο από αυτό του περιβάλλοντος (Brodersen and Vogelmann, 2007; Vogelmann et al., 1996). Τέτοια κύτταρα απαντώνται κυρίως σε φύλλα σκιοφύτων όπως σε τροπικές πόες (Vogelmann, 1993). Υπό συνθήκες χαμηλού φωτισμού, η εστίαση προσφέρει πλεονέκτημα σε ορισμένους χλωροπλάστες του φύλλου. Το πλεονέκτημα αυτό μπορεί να ενισχυθεί από την κίνηση των χλωροπλαστών προς ή από τα σημεία εστίασης ώστε να αξιοποιήσουν κατάλληλα το φως που θα απορροφήσουν. Επίσης, το πασσαλώδες παρέγχυμα φαίνεται ότι προκαλεί μικρότερη σκέδαση της φωτεινής ακτινοβολίας συγκριτικά με το σπογγώδες παρέγχυμα (Knapp et al., 1988). Σε μελέτες όπου εξετάστηκε η διείσδυση ευθυγραμμισμένης και διάχυτης φωτεινής ακτινοβολίας σε φύλλα με ή χωρίς πασσαλώδες παρέγχυμα βρέθηκε ότι το ευθυγραμμισμένο φως διεισδύει βαθύτερα στα φύλλα που διαθέτουν πασσαλώδη κύτταρα σε σχέση με αυτά που δεν διαθέτουν (Brodersen et al., 2008). Αντίθετα, το πρότυπο διείσδυσης για το διάχυτο φως ήταν το ίδιο και για τα δύο είδη φύλλων. Η ιδιότητα αυτή είναι σημαντική για μεγάλου πάχους φύλλα που εκτίθενται σε άμεσο ηλιακό φως καθώς η ισχυρή διείσδυση του φωτός στα κατώτερα στρώματα συμβάλλει στην ομοιομορφία του φωτεινού μικροπεριβάλλοντος.

Επίσης, σημαντική συμβολή στην διάδοση του φωτός στους εσωτερικούς ιστούς έχει και η διάθλαση και σκέδαση του φωτός στο μεσόφυλλο η οποία έχει ως αποτέλεσμα την τυχαιοποίηση της πορείας του. Το φαινόμενο αυτό είναι σημαντικό για τη μεγιστοποίηση της απορρόφησης της ακτινοβολίας, αφού λόγω των πολλαπλών σκεδάσεων αυξάνεται το μήκος της διαδρομής των φωτονίων μέσα στο φύλλο, και επομένως αυξάνεται η πιθανότητα απορρόφησης (Richter and Fukshansky, 1996).

Στα φύλλα πολυάριθμων φυτικών ειδών, κυρίως πολυετών ξηροφύτων και δένδρων, ο δεσμικός κολεός σχηματίζει προεκτάσεις που συγκροτούνται από κύτταρα παρεγχύματος, κολεγχύματος ή σκληρεγχύματος και οι οποίες εφάπτονται των δύο επιδερμίδων του φύλλου. Οι προεκτάσεις αυτές προσφέρουν μηχανική στήριξη, προμηθεύουν με νερό τα επιδερμικά κύτταρα αλλά επίσης, λόγω του γεγονότος ότι είναι άχρωμες και σχετικά διαφανείς, λειτουργούν ως παράθυρα μεταφέροντας φωτεινή ακτινοβολία στα κατώτερα στρώματα του μεσοφύλλου (Karabourniotis et al., 2000; Nikolopoulos et al., 2002). Τα φύλλα που διαθέτουν τέτοιου είδους προεκτάσεις ονομάζονται ετεροβαρή ενώ όσα δεν διαθέτουν χαρακτηρίζονται ως ομοβαρή (Terashima, 1992; Karabourniotis and Bornman, 1999). Οι προεκτάσεις του δεσμικού κολεού οριοθετούν κάθετα διαμερίσματα από φωτοσυνθετικά κύτταρα. Σε μερικά φυτά ακόμα και οι πολύ μεγάλης τάξης δεσμίδες έχουν προεκτάσεις με αποτέλεσμα ο βαθμός ετεροβαρίας να είναι ιδιαίτερα υψηλός (Nikolopoulos et al., 2002).

Στα ετεροβαρή φύλλα παρατηρείται σημαντικός εμπλουτισμός με φως των κυττάρων του μεσοφύλλου οι οποίες βρίσκονται σε μεγάλη απόσταση από τις δύο επιφάνειες. Ο

Εισαγωγή

εμπλουτισμός αυτός είναι τόσο ποσοτικός, όσο και ποιοτικός, από την άποψη ότι η ακτινοβολία η οποία μεταφέρεται από τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών περιλαμβάνει τις φασματικές περιοχές αποδοτικότερες για την φωτοσύνθεση. Η κατανομή και η πυκνότητα των διαφανών περιοχών είναι σημαντική καθώς καθορίζει τη φωτοσυνθετική απόδοση των φύλλων (Nikolopoulos et al., 2002).

IV.3. Ιδιότητες συνθήκες φωτισμού

IV.3.1. Φωτοσύνθεση υπό έντονες διακυμάνσεις του φωτεινού περιβάλλοντος

Ανάλογα με την θέση του ένα φυτό μπορεί να δέχεται άμεσο και σταθερής έντασης φως ή να σκιάζεται σε μικρό ή μεγάλο ποσοστό από υπερκείμενα φυτά. Αντίστοιχα, φύλλα που βρίσκονται σε επάκρια τμήματα της κόμης συνήθως δέχονται άμεσο πλήρους έντασης φως ενώ αυτά που βρίσκονται στο εσωτερικό της κόμης μπορεί να δέχονται έμμεσο φως χαμηλότερης έντασης. Ανάμεσα στις δύο αυτές καταστάσεις, τα φύλλα ενός φυτού στην πλειοψηφία τους υποβάλλονται σε ταχείες αλλαγές του φωτεινού καθεστώτος οι οποίες έχουν συνήθως την μορφή κηλίδων φωτός (Pearcy, 1990; Nedbal et al., 2007). Οι κηλίδες φωτός ή αλλιώς ηλιοκηλίδες δημιουργούνται λόγω ασυνεχειών σε σημεία της φυτείας και ποικίλλουν ως προς το μέγεθος και τη διάρκεια εμφάνισης. Συνήθως, κατά την εμφάνιση μιας κηλίδας φωτός η ροή φωτονίων μεταβάλλεται εξαιρετικά γρήγορα λόγω κίνησης των φύλλων (π.χ. από τον αέρα) ή εξαιρετικά αργά ως αποτέλεσμα της κίνησης της γης (Hurt, 1988). Σε άλλες περιπτώσεις αλλαγές στην νέφωση προκαλούν αλλαγές στην πυκνότητα της φωτονιακής ροής ενδιάμεσης χρονικής κλίμακας.

Οι κηλίδες φωτός αποτελούν σημαντική πηγή ενέργειας για φύλλα τα οποία βρίσκονται σε σκιά μέσα σε μια κόμη αλλά μπορούν επίσης να αποτελούν τη μόνη ουσιαστική πηγή ενέργειας για φυτά που βρίσκονται στον υποόροφο τροπικών και εύκρατων δασών όπου το ποσοστό της διάχυτης ακτινοβολίας είναι πολύ χαμηλό (Barradas et al., 1998). Το μέγεθος των κηλίδων φωτός καθώς και το μέγιστο της έντασης του φωτός εξαρτάται από την κατασκευή της φυτείας. Ωστόσο, η ροή φωτονίων στις κηλίδες φωτός που δημιουργούνται από μικρές ασυνέχειες του φυλλώματος είναι συχνά πολύ χαμηλότερη αυτής του πλήρους φωτός (Pearcy, 1990). Απέυθείας μετρήσεις του φωτεινού περιβάλλοντος έδειξαν ότι σε αίθριες ημέρες το 20-80% της δέσμευσης της ακτινοβολίας από τα φυτά του υποορόφου οφείλεται στις κηλίδες φωτός. Ανάλογο ποσοστό της ημερήσιας ανταλλαγής CO₂ από τα φύλλα των φυτών αυτών μπορεί να αποδοθεί στην ύπαρξη των κηλίδων (Pearcy, 1990). Ωστόσο, όταν ένα φύλλο βρίσκεται σε χαμηλό φωτισμό για μεγάλο χρονικό διάστημα η εμφάνιση μιας κηλίδας φωτός προκαλεί δυσανάλογα μικρή ταχύτητα φωτοσυνθετικής αφομοίωσης του CO₂. Παρόλα αυτά, η πτώση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας μετά το πέρας της κηλίδας φωτός είναι χαμηλή με αποτέλεσμα ένα μεγάλο μέρος του CO₂ που αφομοιώνεται να εμφανίζεται μετά την διακοπή του φωτισμού (Pearcy, 1990).

Πέραν της ευνοϊκής συμβολής τους στην φωτοσύνθεση, κηλίδες φωτός μεγάλης έντασης μπορούν να προκαλέσουν αύξηση της θερμοκρασίας του φύλλου έως και 20°C, γεγονός που μπορεί να προκαλέσει θερμική καταπόνηση και νέκρωση του φύλλου. Σημαντική είναι επίσης και η πιθανότητα πρόκλησης φωτοαναστολής από την δράση κηλίδων φωτός σε φύλλα που έχουν εγκλιματιστεί σε χαμηλές εντάσεις φωτός.

IV.3.2. Φωτοσύνθεση υπό πλάγιο φωτισμό

Η θέση των φύλλων στον βλαστό αλλά και η κλίση του μίσχου ή και του ίδιου του ελάσματος προκαλεί αλλαγή στη γωνία πρόσπτωσης των ακτίνων του φωτός. Επιπλέον, τα περισσότερα φύλλα υπόκεινται σε ταχείες αλλαγές της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός εξαιτίας κινήσεων του μίσχου λόγω του ανέμου. Το τελευταίο είναι ιδιαίτερα συνηθισμένο σε φύλλα με εύκαμπτο μίσχο και φύλλα ψηλών δένδρων όπου η επίδραση του ανέμου είναι εντονότερη. Τέλος, τα περισσότερα φύλλα υπόκεινται σε αλλαγές της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός κατά τη διάρκεια της φωτοπεριόδου λόγω κίνησης του ήλιου. Σύμφωνα με τα παραπάνω, αναμένεται να είναι λίγες οι περιπτώσεις όπου ένα φύλλο είναι κάθετα προσανατολισμένο στην άμεση ηλιακή ακτινοβολία και συνεπώς η φωτοσύνθεση υπό πλάγιο φωτισμό είναι μάλλον ο κανόνας παρά η εξαίρεση για τα περισσότερα φύλλα.

Η αλλαγή της γωνίας κλίσης των φύλλων παρέχει στα φυτά την ικανότητα ρύθμισης της φωτοσυλλογής. Η αλλαγή της γωνίας κλίσης από την κατακόρυφη προς την οριζόντια θέση του ελάσματος έχει σημαντική επίδραση στην ικανότητα συλλογής τόσο του άμεσου όσο και του διάχυτου φωτός. Επομένως, φύλλα σε οριζόντια θέση εμφανίζουν πλεονέκτημα σε περιβάλλοντα χαμηλού φωτισμού. Ωστόσο, η οριζόντια θέση των φύλλων μπορεί να οδηγήσει σε σημαντική σκίαση εντός της κόμης λόγω κάλυψης των υποκείμενων στρωμάτων φύλλων. Υπό συνθήκες μεγάλης διαθεσιμότητας του φωτός η έντονη διακύμανση στη γωνία των φύλλων από τα ακραία προς τα υποκείμενα στρώματα της κόμης είναι εξαιρετικά επωφελής εξαιτίας της ομοιόμορφης κατανομής του φωτός η οποία επιτυγχάνεται σε επίπεδο κόμης. Πολλές φορές, τα φύλλα λαμβάνουν οριζόντια θέση υπό συνθήκες χαμηλού φωτισμού ενώ τείνουν να λάβουν κατακόρυφη θέση με την αύξηση της έντασης της ακτινοβολίας (Niinemets and Fleck, 2002).

Η γωνία του φύλλου παίζει σημαντικό ρόλο και στην αποφυγή των υψηλών εντάσεων ηλιακής ακτινοβολίας. Τα φύλλα με κατακόρυφη θέση λαμβάνουν μικρότερα ποσοστά ηλιακής ακτινοβολίας, υφίστανται μικρότερη συσσωρευμένη φωτοαναστολή, χαμηλότερες θερμοκρασίες ελάσματος και διαθέτουν καλύτερη υδατική κατάσταση (De Lucia et al,

Σκοπός της Εργασίας

Οι φυτικοί οργανισμοί στηρίζονται στην ενέργεια της ηλιακής ακτινοβολίας για την επιτέλεση της λειτουργίας της φωτοσύνθεσης. Στο φυσικό περιβάλλον οι ποσοτικές και ποιοτικές αλλαγές της φωτεινής ακτινοβολίας είναι ιδιαίτερα έντονες με συνέπεια την υπολειτουργία της φωτοσύνθεσης λόγω φωτισμού των χλωροπλαστών σε επίπεδα χαμηλότερα του φωτοκορεσμού. Μεταξύ των παραπάνω αλλαγών, αυτές της γωνίας πρόσπτωσης της φωτεινής ακτινοβολίας στο έλασμα του φύλλου είναι ίσως οι περισσότερο συχνές καθώς σχετίζονται με την θέση των φύλλων στον βλαστό αλλά και την κλίση του μίσχου ή και του ίδιου του ελάσματος. Στις αλλαγές της γωνίας πρόσπτωσης της φωτεινής ακτινοβολίας συμβάλλουν και οι κινήσεις των φύλλων λόγω του ανέμου αλλά και η περιοδική κίνηση της γης γύρω από τον άξονά της (ημερήσιες αλλαγές) και γύρω από τον ήλιο (εποχικές αλλαγές). Είναι συνεπώς αναμενόμενο ότι ένα φύλλο έχει περισσότερες πιθανότητες να δέχεται φως υπό γωνία παρά κατακόρυφα σε μια δεδομένη χρονική στιγμή. Με το παραπάνω δεδομένο οι μελέτες σχετικά με την επίδραση του πλάγιου φωτισμού στην φωτοσυνθετική λειτουργία κρίνονται εξαιρετικά περιορισμένες. Η αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης της ακτινοβολίας επιδρά άμεσα στην πυκνότητα της φωτονιακής ροής. Πέραν του παραπάνω, η φωτοσυλλεκτική ικανότητα ανά μονάδα επιφάνειας ελάσματος καθώς και η κατανομή της ακτινοβολίας στον όγκο των φωτοσυνθετικών κυττάρων σχετίζεται και με την ιδιαίτερη ανατομία και μορφολογία κάθε φύλλου. Σκοπός της παρούσας εργασίας είναι η μελέτη της επίδρασης του πλάγιου φωτισμού στην φωτοσυνθετική λειτουργία καθώς και η μελέτη της επίδρασης της ιδιαίτερης ανατομίας των φύλλων στο παραπάνω φαινόμενο. Συγκεκριμένα μελετήθηκε η πιθανή συμβολή των δομών των ετεροβαρών φύλλων στην αξιοποίηση του πλάγιου φωτισμού για την παραγωγή φωτοσυνθετικού έργου καθώς στα φύλλα αυτά οι προεκτάσεις των δεσμικών κολεών συμβάλλουν στον σημαντικό εμπλουτισμό των εσωτερικών φωτοσυνθετικών κυττάρων με φωτεινή ακτινοβολία.

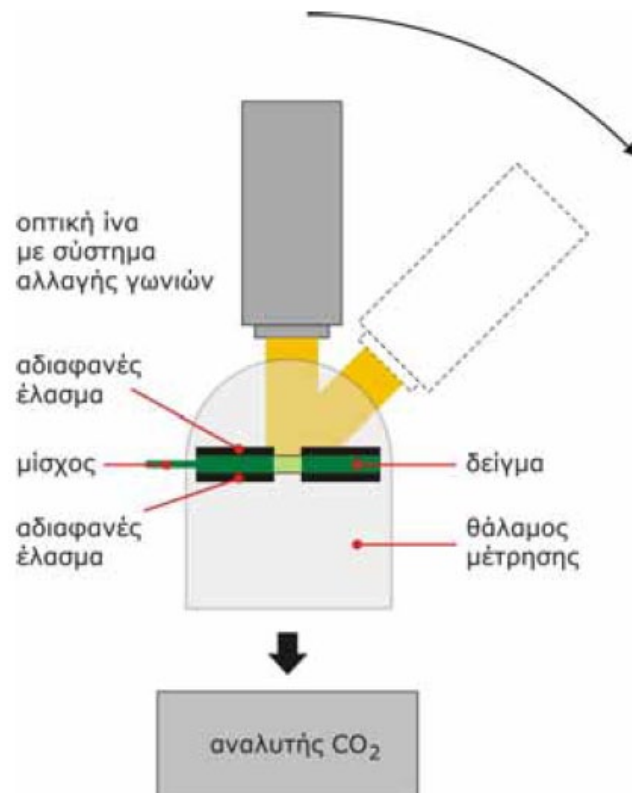
Υλικά και Μέθοδοι

I. Φυτικό υλικό

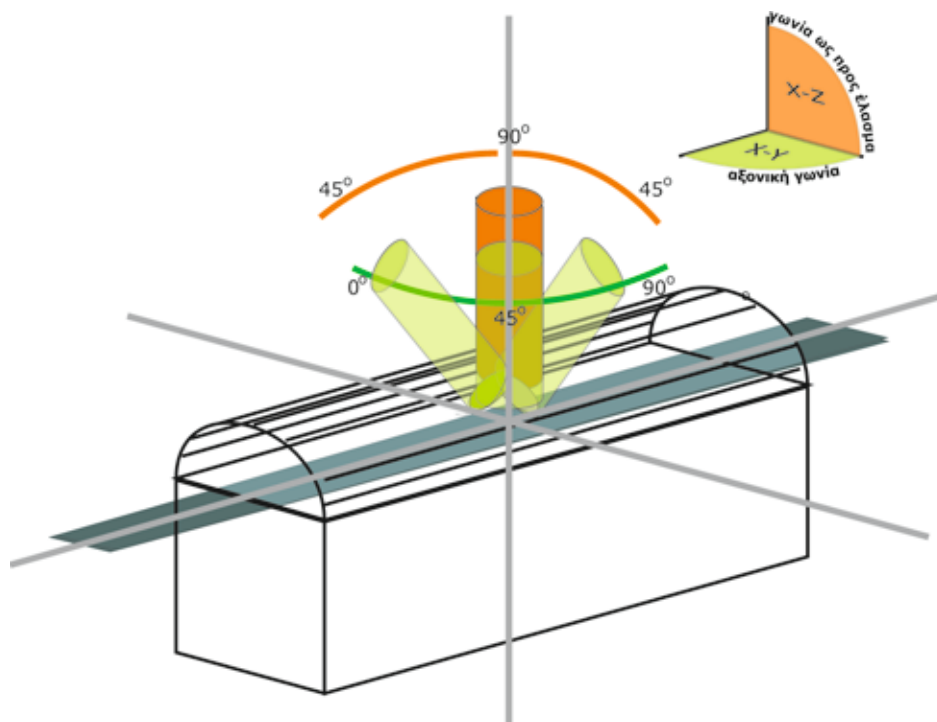
Ως φυτικό υλικό επιλέχθηκαν φυτά σε γλάστρες με ομοβαρή ή ετεροβαρή φύλλα. Συγκεκριμένα ως ομοβαρή επιλέχθηκαν τα είδη *Ficus benjamin*, *Ligustrum japonicum* και ως ετεροβαρή τα είδη *Cerantonia siliqua*, *Beaucarnea recurvata*, *Nerium oleander* και *Gynerium* sp.

II. Μελέτη της επίδρασης της γωνίας φωτισμού στο φωτοσυνθετικό ρυθμό

Στα πειράματα αυτά πραγματοποιήθηκαν μετρήσεις του φωτοσυνθετικού ρυθμού υπό διάφορες γωνίες προσπίπτοντος φωτός. Οι μετρήσεις διεξήχθησαν με τη βοήθεια διάταξης η οποία περιελάμβανε σύστημα φωτισμού και θάλαμο μέτρησης συνδεδεμένο με αναλυτή CO₂ (εικόνα 8).



Εικόνα 8. Πειραματική διάταξη για την μέτρηση του φωτοσυνθετικού ρυθμού υπό διάφορες γωνίες πρόσπτωσης του φωτός. Η διάταξη αποτελείται από σύστημα φωτισμού με δυνατότητα αλλαγής γωνίας πρόσπτωσης και έντασης του φωτός και θάλαμο μέτρησης συνδεδεμένο με αναλυτή CO₂. Το κάλυμμα του θαλάμου μέτρησης είναι ημικυκλικό ώστε να αποφεύγεται η διαφορετική περατότητα του φωτός όταν αλλάζει η γωνία πρόσπτωσης του φωτός.



Εικόνα 9. Σχηματική αναπαράσταση των διαμορφώσεων της πειραματικής διάταξης μέσω αλλαγής στις γωνίες πρόσπτωσης του φωτός για την καταγραφή του φωτοσυνθετικού ρυθμού στα φύλλα του φυτού *Beaucarnea recurvata*. Με πορτοκαλί χρώμα παριστάνονται οι διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης του φωτός ως προς την επιφάνεια του φύλλου (90° και 45°) ενώ με πράσινο χρώμα οι διαφορετικές αξονικές γωνίες πρόσπτωσης του φωτός ως προς τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών (90°: διεύθυνση φωτισμού κάθετα στη διεύθυνση των προεκτάσεων των ηθμαγγειωδών δεσμιδών, 45° και 0°: παράλληλα στη διεύθυνση των προεκτάσεων των ηθμαγγειωδών δεσμιδών). Κατά τις μετρήσεις, εφαρμόστηκαν όλοι οι συνδυασμοί των γωνιών των δύο διαφορετικών διευθύνσεων (βλ. Αποτελέσματα, εικόνα 38).

Το φύλλο εισήχθη στο θάλαμο μέτρησης σε ειδική υποδοχή η οποία άφηγε συγκεκριμένη επιφάνεια του ελάσματος εκτεθειμένη στο φως και μετρήθηκε ο φωτοσυνθετικός ρυθμός μέσω συνεχούς καταγραφής της συγκέντρωσης του εκλυόμενου CO₂. Οι μετρήσεις του φωτοσυνθετικού ρυθμού πραγματοποιήθηκαν σε κανονική συγκέντρωση CO₂ (360 ppm) και υπό κάθετο (γωνία 90°) και πλάγιο φωτισμό (γωνία 45°) ως προς την επιφάνεια του ελάσματος και στην περίπτωση του μονοκότυλου φυτού *Beaucarnea recurvata* και υπό διάφορες γωνίες ως προς τις προεκτάσεις του δεσμικού κολεού (90°: διεύθυνση φωτισμού κάθετα στις προεκτάσεις, 45° και 0°: παράλληλα με τις προεκτάσεις, βλ. εικόνα 9). Η ένταση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας ήταν 295 μmol quanta m⁻² s⁻¹ μετρημένη στην επιφάνεια του φύλλου.

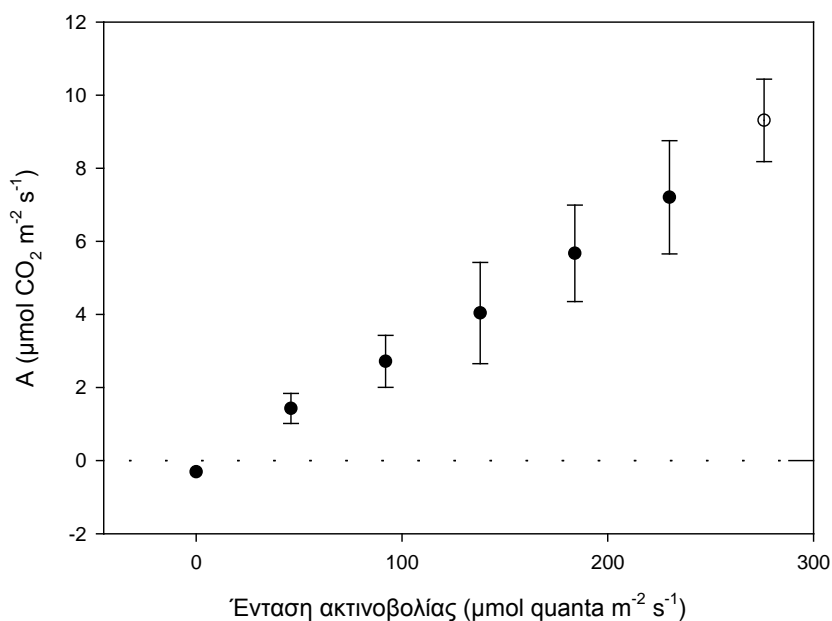
Αποτελέσματα

Αποτελέσματα

I. Μελέτη της επίδρασης της γωνίας φωτισμού στο φωτοσυνθετικό ρυθμό

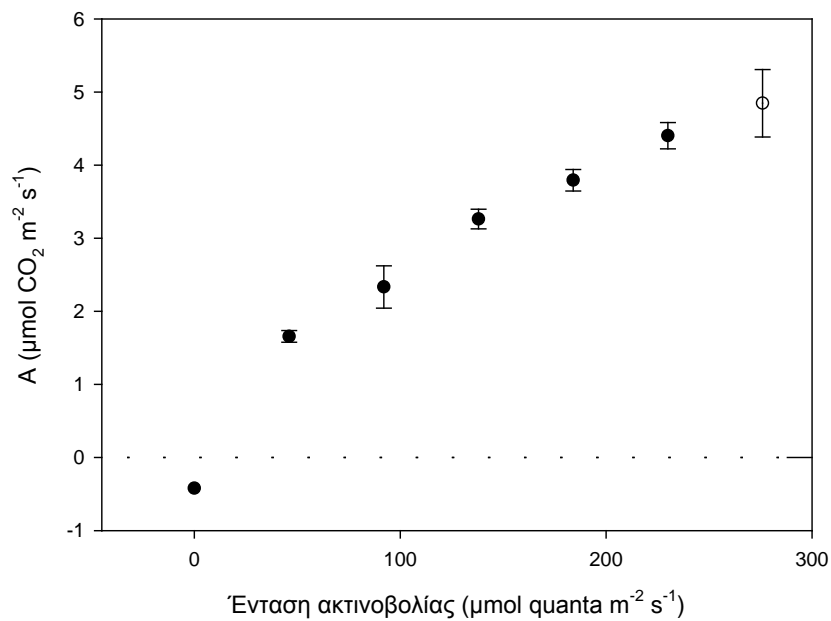
Στη σειρά των πειραμάτων που πραγματοποιήθηκαν μετρήθηκε η επίδραση της αλλαγής της γωνίας πρόσπτωσης στον φωτοσυνθετικό ρυθμό. Σε κάθε γωνία 45° , ο φωτοσυνθετικός ρυθμός συγκρίθηκε με τον θεωρητικά αναμενόμενο σύμφωνα με την μείωση της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας λόγω αλλαγής της γωνίας σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου. Εδώ πρέπει να σημειωθεί ότι η ένταση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας ήταν χαμηλότερη της έντασης φωτοκορεσμού ώστε οι όποιες αλλαγές στον φωτοσυνθετικό ρυθμό να είναι γραμμικά ανάλογες της μείωσης της έντασης της ακτινοβολίας λόγω αλλαγής της γωνίας πρόσπτωσης.

Οι καμπύλες που ακολουθούν παρουσιάζουν την τυπική μορφή καμπυλών αυτού του τύπου. Οι καμπύλες αυτές είναι γραμμικές καθ' όλη την έκτασή τους για την περιοχή των εντάσεων ακτινοβολίας που εφαρμόστηκαν ($0-280 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

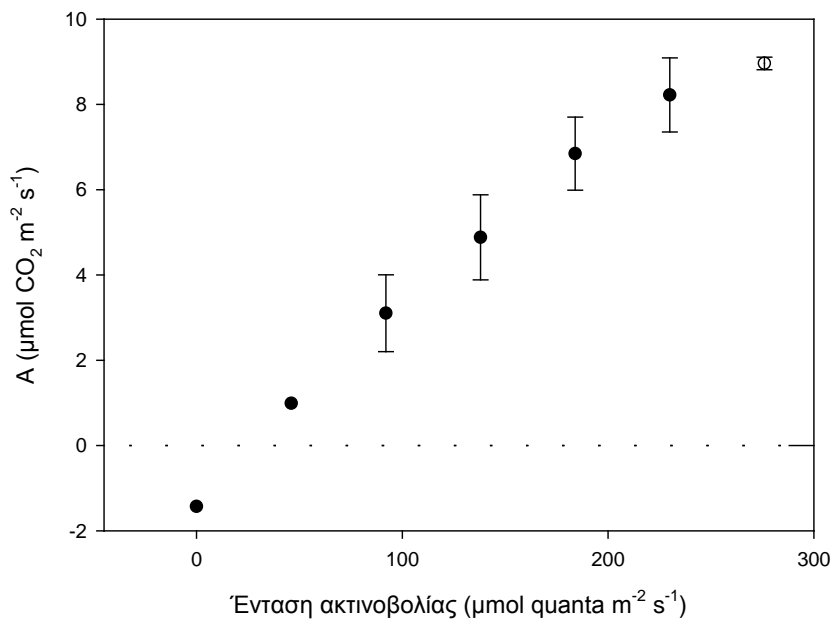


Εικόνα 10. Καμπύλη απόκρισης της φωτοσυνθετικής ταχύτητας από την ένταση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας για το φυτό *Ceratonia siliqua* σε συνθήκες ατμοσφαιρικής συγκέντρωσης του CO_2 . Οι τιμές είναι μέσοι όροι τριών επαναλήψεων \pm τυπικό σφάλμα του μέσου.

Αποτελέσματα

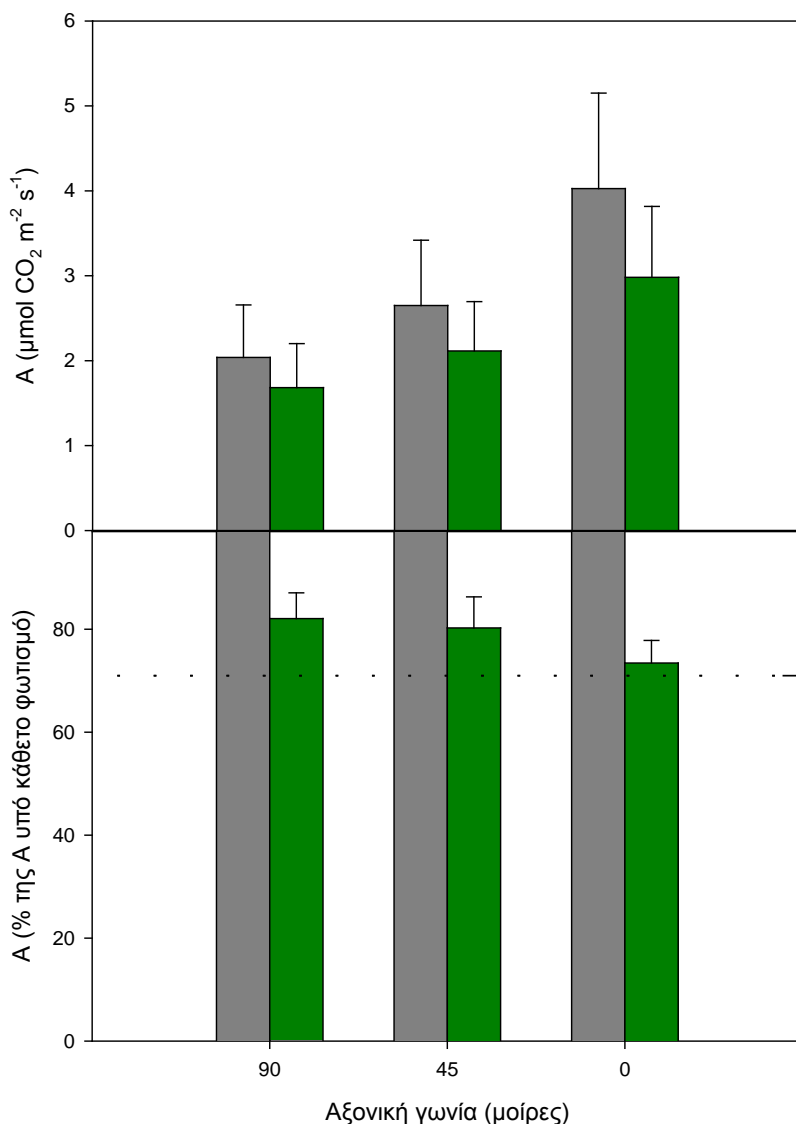


Εικόνα 11. Καμπύλη απόκρισης της φωτοσυνθετικής ταχύτητας από την ένταση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας για το φυτό *Gynegium* sp. σε συνθήκες ατμοσφαιρικής συγκέντρωσης του CO_2 . Οι τιμές είναι μέσοι όροι τριών επαναλήψεων \pm τυπικό σφάλμα του μέσου.



Εικόνα 12. Καμπύλη απόκρισης της φωτοσυνθετικής ταχύτητας από την ένταση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας για το φυτό *Nerium oleander* σε συνθήκες ατμοσφαιρικής συγκέντρωσης του CO_2 . Οι τιμές είναι μέσοι όροι τριών επαναλήψεων \pm τυπικό σφάλμα του μέσου.

Αποτελέσματα

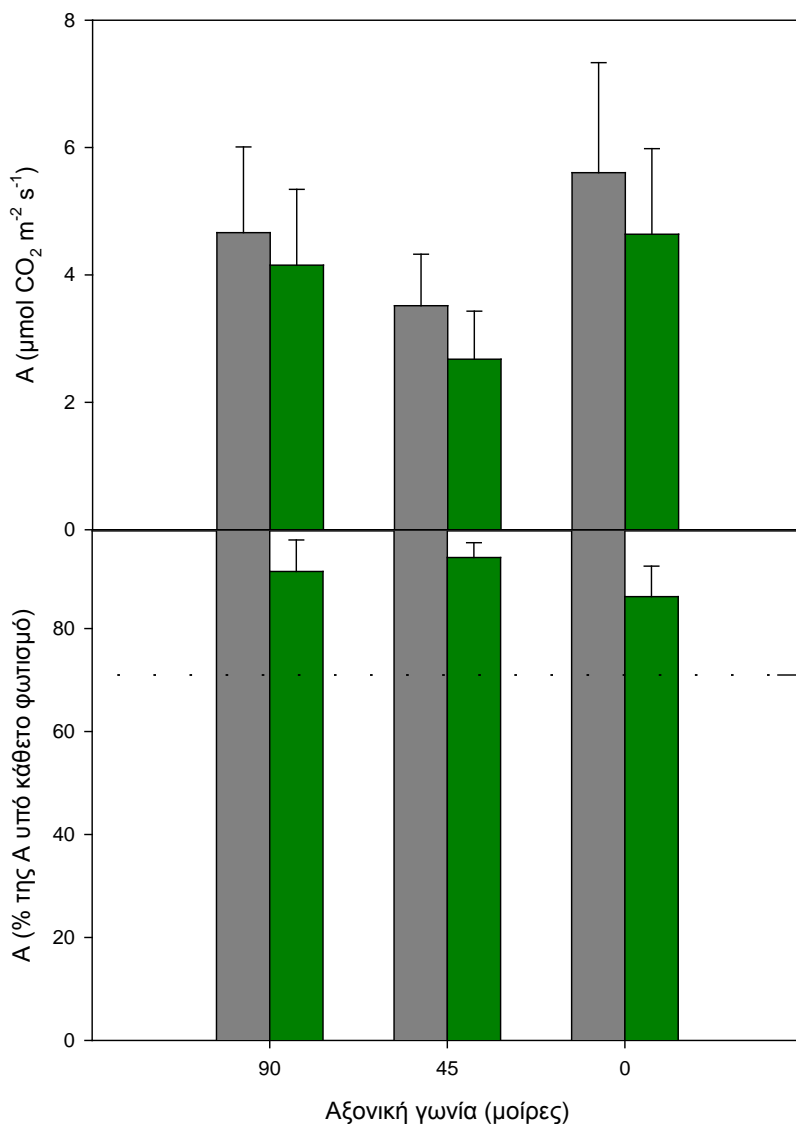


Εικόνα 13. Επάνω: Φωτοσυνθετική ταχύτητα υπό τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες (εδώ από 90° (κάθετα στην κεντρική νεύρωση) έως 0° (παράλληλα στην κεντρική νεύρωση)) πρόσπτωσης της ακτινοβολίας για το φυτό *Ceratonia siliqua*. Κάτω: Φωτοσυνθετική ταχύτητα εκφρασμένη ως % της προσπίπτουσας κάθετα στο έλασμα του φύλλου για κάθε αξονική γωνία. Οι τιμές είναι μέσοι όροι 8-10 επαναλήψεων ± τυπικό σφάλμα του μέσου. Οι γκρι ράβδοι αφορούν την ταχύτητα υπό γωνία 90° της προσπίπτουσας ακτινοβολίας ως προς την επιφάνεια του φύλλου και οι πράσινες ράβδοι την ταχύτητα υπό γωνία 45°. Η διακεκομμένη γραμμή υποδεικνύει τη θεωρητικά αναμενόμενη μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας με βάση τον κανόνα του ημιτόνου.

Σύμφωνα με την εικόνα 13, η μελέτη της φωτοσυνθετικής ταχύτητας των φύλλων του είδους *Ceratonia siliqua* έδειξε ότι η αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός από 90° σε 45° συνοδεύτηκε, όπως αναμενόταν, από μείωση του φωτοσυνθετικού ρυθμού για όλες τις διαφορετικές αξονικές γωνίες. Είναι αξιοσημείωτο ότι όσο μεγαλύτερη είναι η αξονική γωνία τόσο μικρότερη είναι κατ' αναλογία η μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας. Ωστόσο, η

Αποτελέσματα

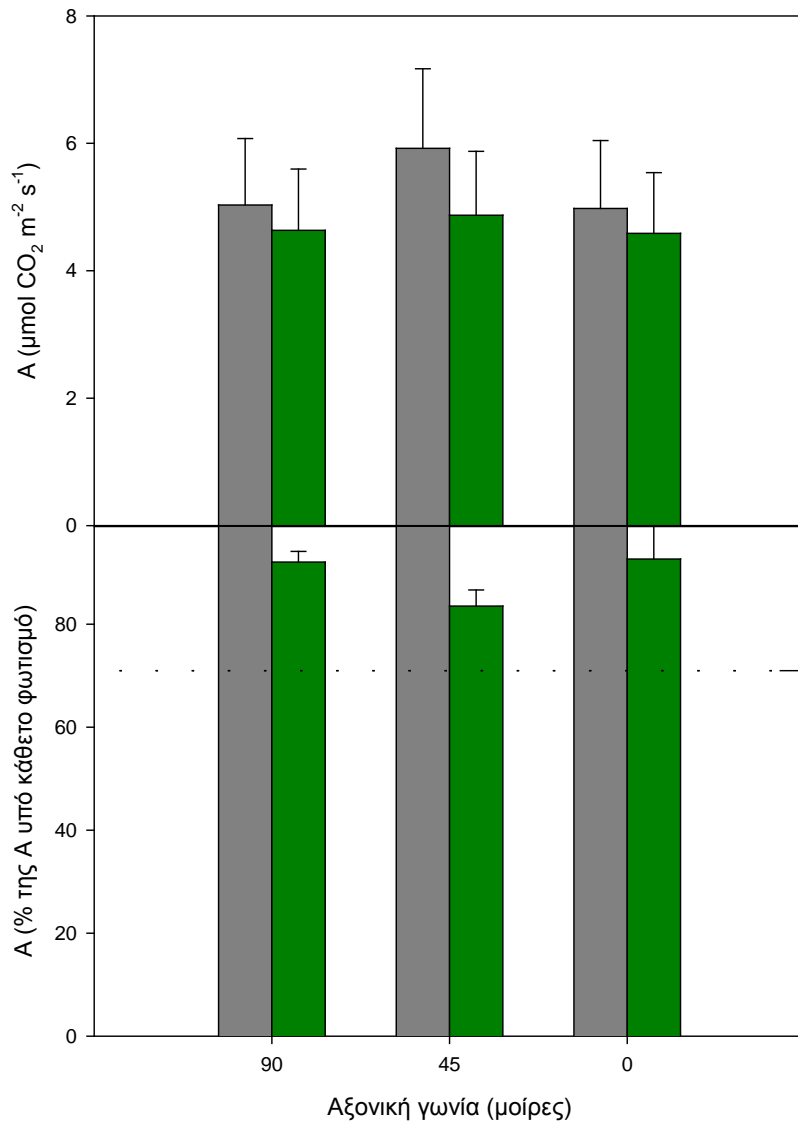
διαφορά μείωσης στο ποσοστό μεταξύ των τριών αξονικών γωνιών είναι αμελητέα, γεγονός που υποδηλώνει ότι δεν υπάρχει ιδιαίτερη σχέση μεταξύ της γεωμετρικής διεύθυνσης του φύλλου και της διεύθυνσης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας όσον αφορά το συγκεκριμένο φυτικό είδος.



Εικόνα 14. Επάνω: Φωτοσυνθετική ταχύτητα υπό τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες (εδώ από 90° (κάθετα στην κεντρική νεύρωση) έως 0° (παράλληλα στην κεντρική νεύρωση)) πρόσπτωσης της ακτινοβολίας για το φυτό *Ficus benjamina*. Κάτω: Φωτοσυνθετική ταχύτητα εκφρασμένη ως % της προσπίπτουσας κάθετα στο έλασμα του φύλλου για κάθε αξονική γωνία. Οι τιμές είναι μέσοι όροι 8-10 επαναλήψεων ± τυπικό σφάλμα του μέσου. Οι γκρι ράβδοι αφορούν την ταχύτητα υπό γωνία 90° της προσπίπτουσας ακτινοβολίας ως προς την επιφάνεια του φύλλου και οι πράσινες ράβδοι την ταχύτητα υπό γωνία 45°. Η διακεκομμένη γραμμή υποδεικνύει τη θεωρητικά αναμενόμενη μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας με βάση τον κανόνα του ημιτόνου.

Αποτελέσματα

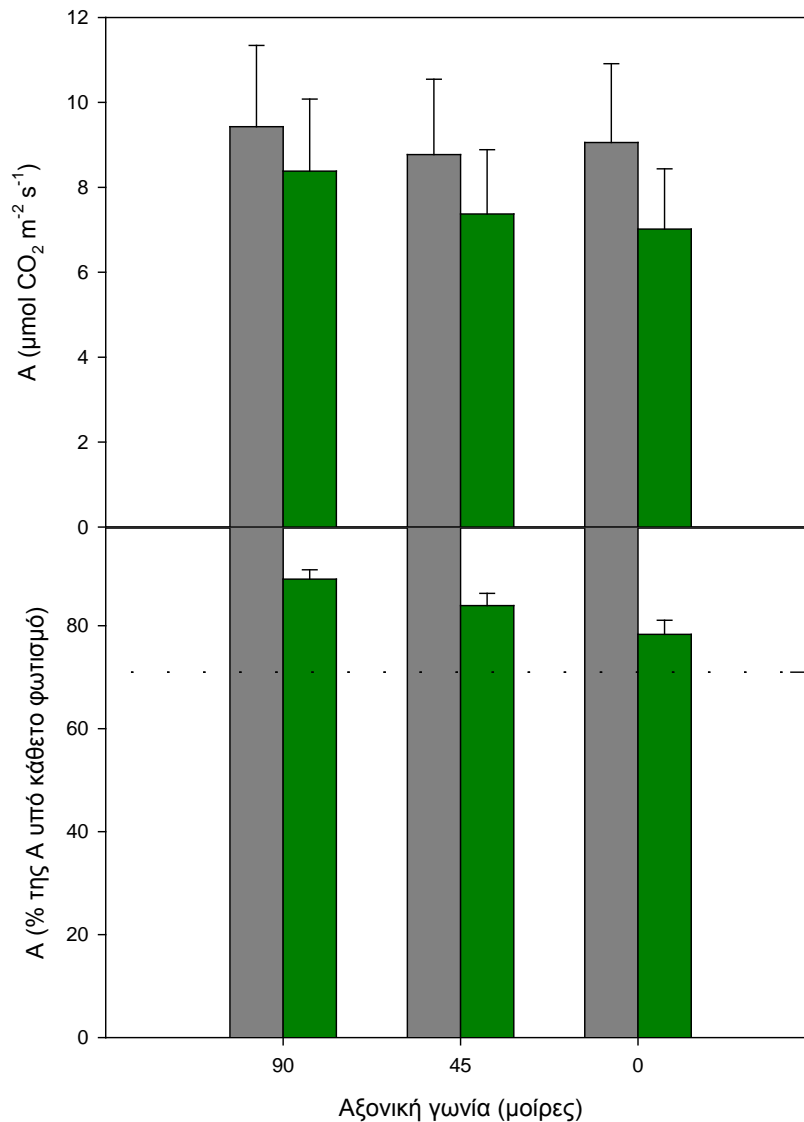
Η μελέτη της φωτοσυνθετικής ταχύτητας των φύλλων του είδους *Ficus benjamin* έδειξε ανάλογη μείωση του φωτοσυνθετικού ρυθμού για όλες τις διαφορετικές αξονικές γωνίες με την αλλαγή της γωνίας της προσπίπτουσας ακτινοβολίας από 90° σε 45°. Η μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας είναι παρόμοια και στις τρεις αξονικές γωνίες.



Εικόνα 15. Επάνω: Φωτοσυνθετική ταχύτητα υπό τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες (εδώ από 90° (κάθετα στην κεντρική νεύρωση) έως 0° (παράλληλα στην κεντρική νεύρωση)) πρόσπτωσης της ακτινοβολίας για το φυτό *Nerium oleander*. Κάτω: Φωτοσυνθετική ταχύτητα εκφρασμένη ως % της προσπίπτουσας κάθετα στο έλασμα του φύλλου για κάθε αξονική γωνία. Οι τιμές είναι μέσοι όροι 8-10 επαναλήψεων ± τυπικό σφάλμα του μέσου. Οι γκρι ράβδοι αφορούν την ταχύτητα υπό γωνία 90° της προσπίπτουσας ακτινοβολίας ως προς την επιφάνεια του φύλλου και οι πράσινες ράβδοι την ταχύτητα υπό γωνία 45°. Η διακεκομμένη γραμμή υποδεικνύει τη θεωρητικά αναμενόμενη μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας με βάση τον κανόνα του ημιτόνου.

Αποτελέσματα

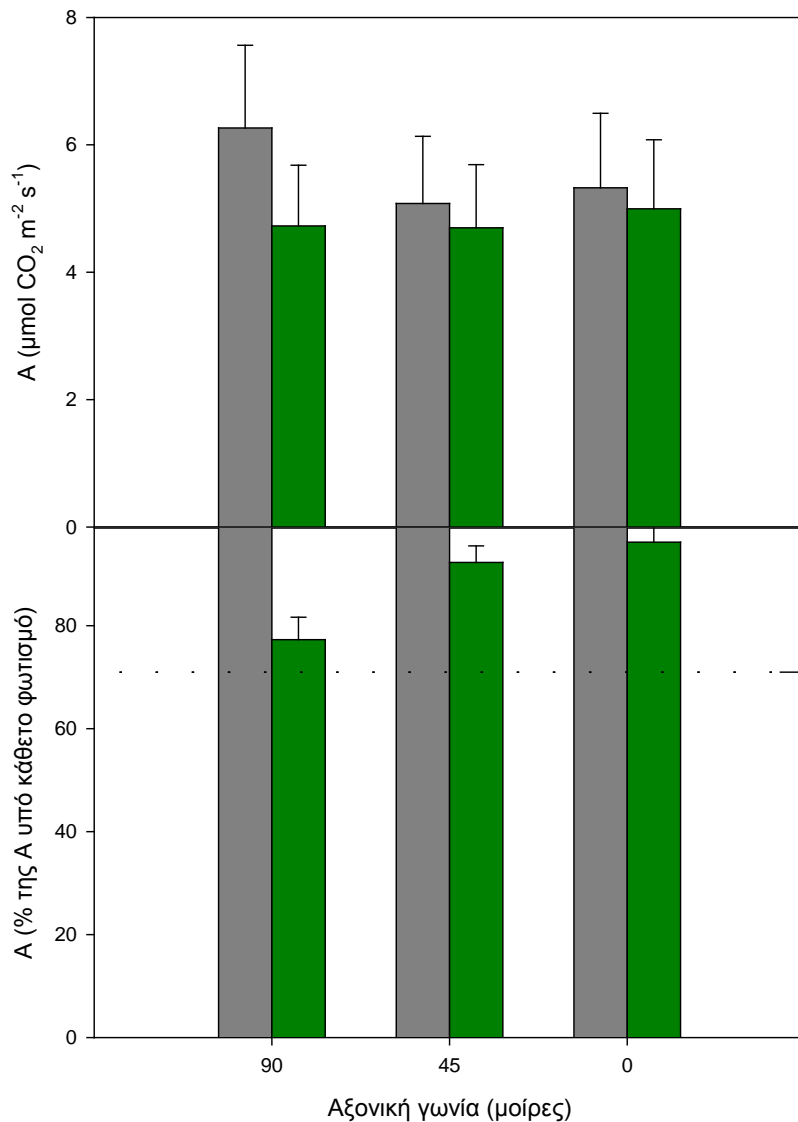
Η μελέτη της φωτοσυνθετικής ταχύτητας των φύλλων του είδους *Nerium oleander* παρουσίασε την αναμενόμενη μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας σε όλες τις διαφορετικές αξονικές γωνίες με την αλλαγή της γωνίας της προσπίπτουσας ακτινοβολίας από 90° σε 45°. Η μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας στην αξονική γωνία των 45° είναι εμφανώς μεγαλύτερη από τις άλλες δύο αξονικές γωνίες.



Εικόνα 16. Επάνω: Φωτοσυνθετική ταχύτητα υπό τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες (εδώ από 90° (κάθετα στις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες δεύτερης τάξης) έως 0° (παράλληλα στις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες δεύτερης τάξης)) πρόσπτωσης της ακτινοβολίας για το φυτό *Nerium oleander*. Κάτω: Φωτοσυνθετική ταχύτητα εκφρασμένη ως % της προσπίπτουσας κάθετα στο έλασμα του φύλλου για κάθε αξονική γωνία. Οι τιμές είναι μέσοι όροι 8-10 επαναλήψεων ± τυπικό σφάλμα του μέσου. Οι γκρι ράβδοι αφορούν την ταχύτητα υπό γωνία 90° της προσπίπτουσας ακτινοβολίας ως προς την επιφάνεια του φύλλου και οι πράσινες ράβδοι την ταχύτητα υπό γωνία 45°. Η διακεκομμένη γραμμή υποδεικνύει τη θεωρητικά αναμενόμενη μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας με βάση τον κανόνα του ημιτόνου.

Αποτελέσματα

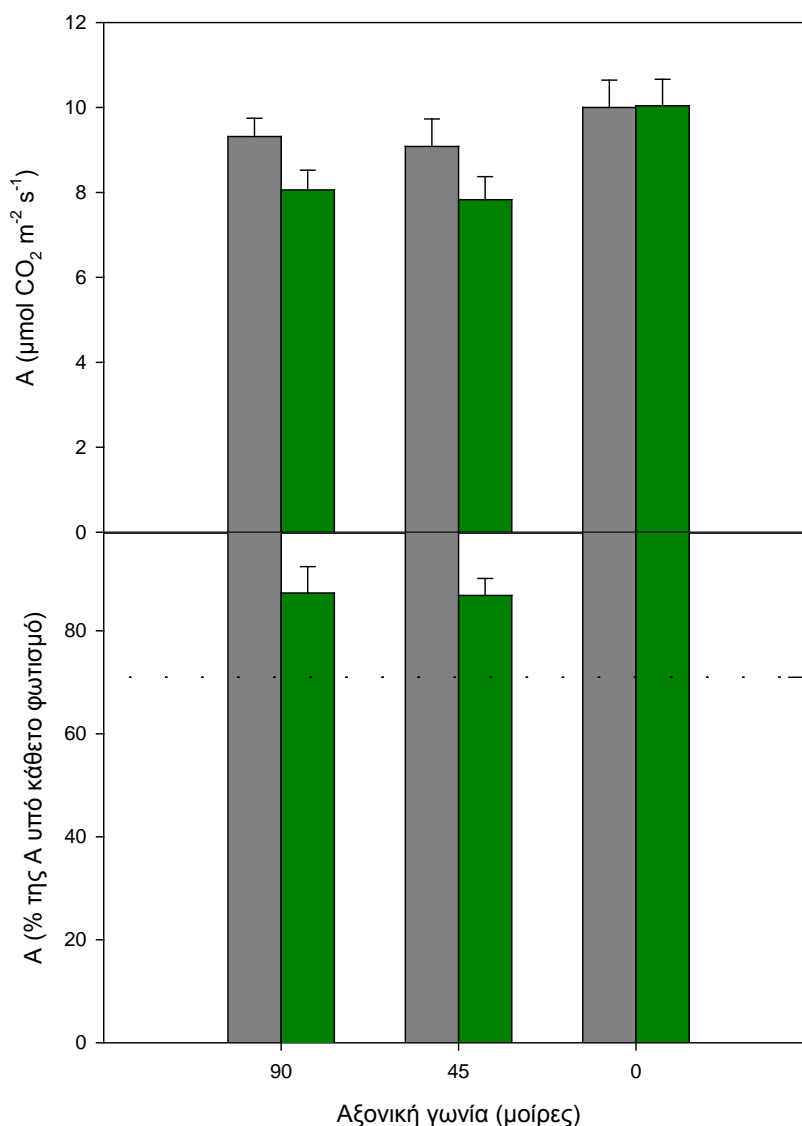
Συγκρίνοντας τα δύο πειράματα όσον αφορά το φυτικό είδος *Nerium oleander* διαπιστώνουμε ότι για τη διευθέτηση της διεύθυνσης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας υπό γωνία 0° ως προς τις δεσμίδες δεύτερης τάξης (αξονική γωνία 45° της εικόνας πρώτης και αξονική γωνία 0° της εικόνας δεύτερης) παρατηρείται η μεγαλύτερη κατ'αναλογία μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας.



Εικόνα 17. Επάνω: Φωτοσυνθετική ταχύτητα υπό τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες (εδώ από 90° (κάθετα στις νευρώσεις του φύλλου) έως 0° (παράλληλα στις νευρώσεις του φύλλου)) πρόσπτωσης της ακτινοβολίας για το φυτό *Gynegium* sp. Κάτω: Φωτοσυνθετική ταχύτητα εκφρασμένη ως % της προσπίπτουσας κάθετα στο έλασμα του φύλλου για κάθε αξονική γωνία. Οι τιμές είναι μέσοι όροι 8-10 επαναλήψεων ± τυπικό σφάλμα του μέσου. Οι γκρι ράβδοι αφορούν την ταχύτητα υπό γωνία 90° της προσπίπτουσας ακτινοβολίας ως προς την επιφάνεια του φύλλου και οι πράσινες ράβδοι την ταχύτητα υπό γωνία 45°. Η διακεκομμένη γραμμή υποδεικνύει τη θεωρητικά αναμενόμενη μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας με βάση τον κανόνα του ημιτόνου.

Αποτελέσματα

Σύμφωνα με την εικόνα 17, η μελέτη της φωτοσυνθετικής ταχύτητας των φύλλων του είδους *Gynerium sp.* έδειξε ότι αντίθετα με τα παραπάνω δικότυλα είδη *Ceratonia siliqua*, *Ficus benjamin* και *Nerium oleander*, όσο μικρότερη είναι η αξονική γωνία τόσο μικρότερη είναι κατ' αναλογία η μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας. Σημειωτέον ότι όσο μικρότερη είναι η αξονική γωνία στα μονοκότυλα είδη τόσο περισσότερο παράλληλη είναι η διεύθυνση διάδοσης της ακτινοβολίας σε σχέση με τις δεσμίδες.



Εικόνα 18. Επάνω: Φωτοσυνθετική ταχύτητα υπό τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες (εδώ από 90° (κάθετα στις νευρώσεις του φύλλου) έως 0° (παράλληλα στις νευρώσεις του φύλλου)) πρόσπτωσης της ακτινοβολίας για το φυτό *Beaucarnea recurvata*. Κάτω: Φωτοσυνθετική ταχύτητα εκφρασμένη ως % της προσπίπτουσας κάθετα στο έλασμα του φύλλου για κάθε αξονική γωνία. Οι τιμές είναι μέσοι όροι 8-10 επαναλήψεων ± τυπικό σφάλμα του μέσου. Οι γκρι ράβδοι αφορούν την ταχύτητα υπό γωνία 90° της προσπίπτουσας ακτινοβολίας ως προς την επιφάνεια του φύλλου και οι πράσινες ράβδοι την ταχύτητα υπό γωνία 45°. Η διακεκομμένη γραμμή υποδεικνύει τη θεωρητικά αναμενόμενη μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας με βάση τον κανόνα του ημιτόνου.

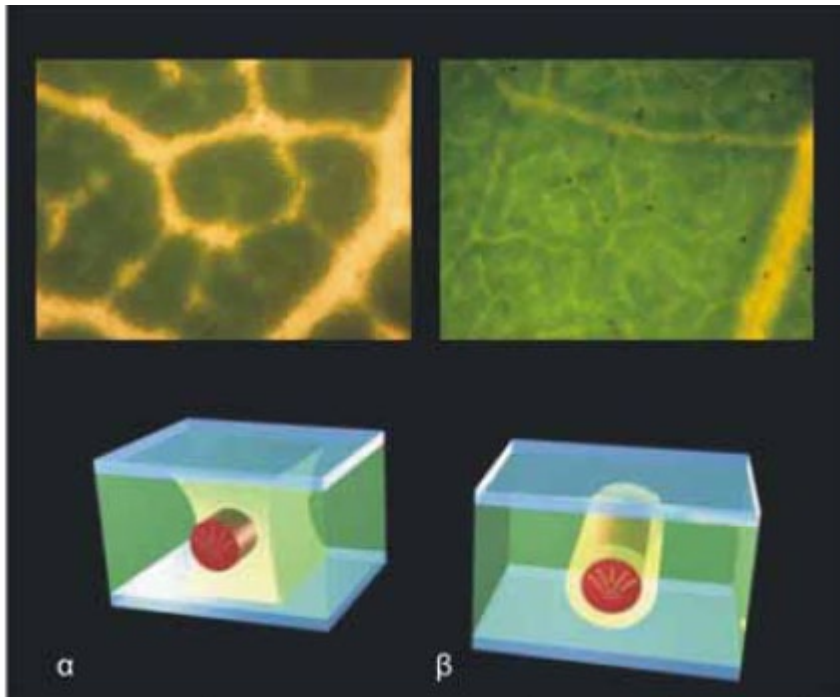
Αποτελέσματα

Η μελέτη της φωτοσυνθετικής ταχύτητας των φύλλων του μονοκότυλου είδους *Beaucarnea recurvata* έδειξε ότι στην αξονική γωνία των 0° δεν υπήρξε μεταβολή μεταξύ των δυο γωνιών πρόσπτωσης ως προς την επιφάνεια του φύλλου.

Συζήτηση

Συζήτηση

Στην παρούσα εργασία μελετήθηκε η επίδραση του πλάγιου φωτισμού στο φωτεινό μικροπεριβάλλον και την φωτοσυνθετική λειτουργία φύλλων ομοβαρών και ετεροβαρών φυτικών ειδών. Τα ετεροβαρή φύλλα χαρακτηρίζονται από την ύπαρξη προεκτάσεων των δεσμικών κολεών οι οποίες ξεκινούν από τις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες και προβάλλουν συνήθως και προς τις δύο επιφάνειες του ελάσματος. Σε αντίθεση με τα ετεροβαρή, στα ομοβαρή φύλλα οι προεκτάσεις αυτές απουσιάζουν ή δεν είναι τόσο εκτεταμένες κατά την κατακόρυφη διεύθυνση ώστε να φτάνουν προς τις δύο επιφάνειες. Έτσι, τα ομοβαρή φύλλα εάν εξεταστούν με τη βοήθεια οπίσθιου φωτισμού φαίνονται ομοιογενή ενώ στα ετεροβαρή η ίδια εξέταση αποκαλύπτει το δίκτυο των ηθμαγγειωδών δεσμιδών ως ένα πλέγμα φωτεινών μονοπατιών καθώς οι δομές αυτές χαρακτηρίζονται από υψηλότερη περατότητα συγκριτικά με το μεσόφυλλο ενώ επιπλέον, λόγω απουσίας χρωστικών, το φως που διέρχεται είναι λευκό σε αντίθεση με το μεσόφυλλο από το οποίο διέρχεται πράσινο φως (εικόνα 19).



Εικόνα 19. Μικροφωτογραφία με διερχόμενο φως άθικτου φύλλου (πάνω) και σχηματική αναπαράσταση της διάταξης των ηθμαγγειωδών δεσμιδών και των δεσμικών κολεών σε ετεροβαρή (α) και ομοβαρή (β) φύλλα.

Σε προηγούμενες εργασίες διατυπώθηκε η υπόθεση ότι, πέραν άλλων ρόλων, οι προεκτάσεις των δεσμικών κολεών σχετίζονται με την φωτοσύνθεση καθώς λόγω των διακριτών οπτικών τους ιδιοτήτων συμβάλλουν στη μεταφορά φωτονίων στα κύτταρα του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος τα οποία βρίσκονται σε γειννίαση με τις δομές αυτές. Η

υπόθεση αυτή ενισχύθηκε από την παρατήρηση ότι πολλά φύλλα με αυξημένο πάχος ελάσματος είναι ετεροβαρή και προτάθηκε συνεπώς ότι ο ετεροβαρής χαρακτήρας στα φύλλα αυτά είναι σημαντικός στην αντιμετώπιση της έντονης φωτοπενίας που επικρατεί στα εσωτερικά κύτταρα του παρεγχύματος (Nikolopoulos et al., 2002). Σύμφωνα με τους Karabourniotis et al. (2000), οι προεκτάσεις των δεσμικών κολεών μεταφέρουν φως στα εσωτερικά στρώματα του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος και συμβάλλουν στην φωτοσυνθετική λειτουργία ιδιαίτερα σε φύλλα με αυξημένο πάχος. Επίσης, βρέθηκε ότι η φωτοσυνθετική ικανότητα των φύλλων συσχετίζεται με τον βαθμό ετεροβαρίας καθώς και ότι ο βαθμός αυτός αυξάνεται με το πάχος του ελάσματος (Nikolopoulos et al., 2002).

Στην παρούσα εργασία εξετάστηκε το πιθανό πλεονέκτημα των ετεροβαρών φύλλων για φωτοσύνθεση όταν το φως προσπίπτει στο έλασμα υπό γωνία. Σύμφωνα με την υπόθεση εργασίας, οι προεκτάσεις των δεσμικών κολεών συμβάλλουν στην διάδοση του πλάγιου φωτισμού στο μικροπεριβάλλον των φωτοσυνθετικών κυττάρων λόγω της ιδιότητάς τους να προκαλούν πολλαπλές σκεδάσεις στα φωτόνια που μεταφέρουν. Το φαινόμενο αυτό οφείλεται στις πολλαπλές αλλαγές του δείκτη διάθλασης κατά μήκος της διαδρομής των φωτονίων λόγω συνεχούς εναλλαγής μεταξύ αέριας φάσης και κυτταρικών τοιχωμάτων ή και άλλων υλικών. Έτσι, η διάδοση του πλάγιου φωτισμού γίνεται κατά τέτοιο τρόπο ώστε η φωτοσυνθετική ταχύτητα να μειώνεται κατά ποσοστό μικρότερο από το θεωρητικά αναμενόμενο σύμφωνα με τη γωνία πρόσπτωσης των ακτίνων στο επίπεδο του ελάσματος.

Η πειραματική προσέγγιση της υπόθεσης εργασίας αφορούσε στην απευθείας μέτρηση του φωτοσυνθετικού ρυθμού μέσω ανταλλαγής αερίων υπό κάθετο και πλάγιο φωτισμό. Για τα πειράματα χρησιμοποιήθηκε ποικιλία ομοβαρών και ετεροβαρών φύλλων μονοκότυλων και δικότυλων φυτικών ειδών. Να αναφερθεί ότι σε πειράματα του είδους αυτού προαπαιτείται η κατασκευή καμπυλών έντασης φωτισμού-φωτοσυνθετικού ρυθμού, ώστε να επιλεγεί η κατάλληλη ένταση φωτισμού εντός της γραμμικής περιοχής απόκρισης της φωτοσυνθετικής ταχύτητας από την ένταση της ακτινοβολίας.

Σύμφωνα με τα αποτελέσματα, η αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός από τις 90° του κάθετου φωτισμού στις 45° επί της προσαξονικής (ανώτερης) επιφάνειας του ελάσματος είχε ως αποτέλεσμα τη μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας. Το γεγονός αυτό είναι αναμενόμενο βάσει της μείωσης της φωτονιακής πυκνότητας της προσπίπτουσας ακτινοβολίας κατά 71% σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου. Ωστόσο, στην πλειοψηφία των γεωμετρικών διευθετήσεων, η παρατηρούμενη φωτοσυνθετική ταχύτητα ήταν λίγο έως πολύ μεγαλύτερη του παραπάνω ποσοστού γεγονός το οποίο μπορεί να ερμηνευτεί μόνο βάσει του τρόπου με τον οποίο τα ιδιαίτερα οπτικά και βιοχημικά χαρακτηριστικά των φύλλων εκμεταλεύονται τον πλάγιο φωτισμό.

Η μελέτη του φωτοσυνθετικού ρυθμού υπό πλάγιο φωτισμό και επιπλέον υπό διάφορες αξονικές γωνίες έδωσε πολύ διαφωτιστικά αποτελέσματα για τον πιθανό ρόλο των προεκτάσεων των ηθμαγγειωδών δεσμιδίων στην εκμετάλλευση του πλάγιου φωτισμού. Στα

Συζήτηση

φυτικά είδη όπου οι προεκτάσεις των δεσμικών κολεών διευθετούνται προς την ίδια κατεύθυνση (*Beaucarnea recurvata* και *Gynerium* sp.), η αξονική γωνία των 0° (όπου η διεύθυνση διάδοσης της ακτινοβολίας είναι παράλληλη με τη διεύθυνση των νευρώσεων) έδωσε συγκριτικά πολύ υψηλότερη φωτοσυνθετική ταχύτητα υπό πλάγιο φωτισμό από ότι η γωνία των 90° . Μάλιστα, στην αξονική γωνία των 0° στο είδος *Beaucarnea recurvata* η φωτοσυνθετική ταχύτητα υπό γωνία 45° ως προς το έλασμα ήταν ακριβώς ίση με αυτή του κάθετου φωτισμού.

Το φαινόμενο αυτό δεν παρουσιάστηκε στα δικότυλα φυτικά είδη, τόσο με ομοβαρή (*Ficus benjamin*) όσο και με ετεροβαρή φύλλα (*Nerium oleander* και *Ceratonia siliqua*). Επιπλέον, δεν παρατηρήθηκε όταν εξετάστηκε ο οπτικός ρόλος των προεκτάσεων των ηθμαγγειωδών δεσμιδών 2ης τάξης των φύλλων του φυτού *Nerium oleander* πιθανώς διότι η περιορισμένη έκτασή τους δεν ασκεί αξιόλογο οπτικό ρόλο για τη φωτοσύνθεση.

Από τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης δεν εξάγεται κατ' ανάγκη το συμπέρασμα ότι τα φύλλα των μονοκότυλων ετεροβαρών φυτικών ειδών εκμεταλεύονται καλύτερα τον πλάγιο φωτισμό συγκριτικά με αυτά των δικότυλων ετεροβαρών ή ακόμα και συγκριτικά με τα φύλλα των ομοβαρών (μονοκότυλων ή δικότυλων) φυτικών ειδών, αν και τα είδη *Beaucarnea recurvata* και *Gynerium* sp. σημείωσαν τις μικρότερες κατά ποσοστό μειώσεις της φωτοσυνθετικής ταχύτητας υπό πλάγιο φωτισμό συγκριτικά με τα υπόλοιπα είδη. Παρόλα αυτά, η παρούσα μελέτη έδωσε ισχυρές ενδείξεις για τον οπτικό ρόλο των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών των ηθμαγγειωδών δεσμιδών επειδή ήταν δυνατή η εξέταση διαφορετικών γεωμετρικών διευθετήσεων στα φύλλα των ειδών *Beaucarnea recurvata* και *Gynerium* sp. συγκριτικά με τα φύλλα των δικότυλων φυτικών ειδών όπου η επίδραση αυτή δεν μπορεί να αξιολογηθεί καθώς διαθέτουν δεσμιδες με ποικίλο προσανατολισμό.

Από τη μελέτη της φωτοσυνθετικής ταχύτητας των φύλλων του είδους *Gynerium* sp. προκύπτει ότι όσο μικρότερη είναι η αξονική γωνία τόσο μικρότερη είναι κατ' αναλογία και η μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας κατά την αλλαγή από τον κάθετο στον πλάγιο φωτισμό. Επειδή όσο μικρότερη είναι η αξονική γωνία τόσο περισσότερο παράλληλη είναι η διεύθυνση διάδοσης της ακτινοβολίας σε σχέση με τις δεσμιδες, το αποτέλεσμα αυτό αποτελεί μια πρόσθετη ένδειξη για τον οπτικό ρόλο των δομών αυτών. Ανάλογα συμπεράσματα έχουν προέλθει και από συναφείς εργασίες όπου η μικρή αξονική γωνία υπό πλάγιο φωτισμό είχε ως αποτέλεσμα μικρότερη φωτοπερατότητα του ελάσματος και μικρότερο ποσοστό σκεδαζόμενης ακτινοβολίας αν και η προσπίπτουσα ακτινοβολία είχε την ίδια φωτονιακή πυκνότητα ανά μονάδα επιφάνειας. Αξιοσημείωτα, το φαινόμενο ήταν πάντα περισσότερο έντονο στον πλάγιο φωτισμό σε σχέση με τον κάθετο φωτισμό. Είναι λοιπόν πιθανή η καλύτερη διάδοση του φωτός προς τα κύτταρα του μεσοφύλλου που γειτνιάζουν με τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών όταν η γωνία πρόσπτωσης μειώνεται.

Ως πιθανή εξήγηση για το παραπάνω μπορεί να αποτελέσει το γεγονός ότι οι εξαιρετικά επιμήκεις σκληρογχοματικές ίνες των κολεών των ηθμαγγειωδών δεσμιδών των φύλλων αυτών

συμπεριφέρονται ως οπτικές ίνες οι οποίες παγιδεύουν και μεταφέρουν φωτόνια προς τα φωτοσυνθετικά κύτταρα. Είναι γνωστό ότι η λειτουργία αυτή επιτελείται μόνο υπό την προϋπόθεση ότι η ακτίνα του προσπίπτοντος φωτισμού παρουσιάζει γωνία μικρότερη της γωνίας αποδοχής (acceptance angle) που σχηματίζει η διεύθυνση διάδοσης των φωτονίων ως προς τον άξονα της οπτικής ίνας (Vogelman 1986; Vogelmann and Bjorn 1984). Επομένως είναι λογικό ότι μαζική μεταφορά φωτονίων (κατά συνέπεια και αποτελεσματικότερος εμπλουτισμός του φωτεινού μικροπεριβάλλοντος στο μεσόφυλλο) επιτελείται αποτελεσματικότερα όταν η γωνία της φωτεινής δέσμης με τον άξονα των σκληροελαστικών ινών είναι μικρή.

Λόγω του συγκεκριμένου προσανατολισμού των ιστολογικών περιοχών των φύλλων, ο πλάγιος φωτισμός που διευθετείται παράλληλα με τις δεσμίδες έχει ως αποτέλεσμα καλύτερο φωτισμό των φωτοσυνθετικών κυττάρων είτε απευθείας είτε μέσω μεταφοράς από τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών συγκριτικά με πλάγιο φωτισμό μεγαλύτερων αξονικών γωνιών.

Συμπερασματικά μπορεί να ειπωθεί πως η ύπαρξη των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών στα ετεροβαρή φύλλα διαμορφώνει τις οπτικές τους ιδιότητες αναφορικά με την ικανότητα φωτοσυλλογής υπό συνθήκες πλάγιου φωτισμού. Το γεγονός θα πρέπει να είναι σημαντικό σε συνθήκες πεδίου, όπου σπανίως τα φύλλα δέχονται κάθετο φωτισμό ως προς το επίπεδο του ελάσματος αφενός μεν λόγω της ιδιαίτερης κλίσης του κάθε φύλλου και αφετέρου λόγω μετακίνησης της γης ή του ίδιου του φύλλου λόγω αέρα. Γι'αυτό το λόγο ενδεχομένως τα περισσότερα δένδρα (ειδικά αυτά με φύλλα τα οποία κινούνται ταχέως με τον άνεμο λόγω εύκαμπτου μίσχου) διαθέτουν ετεροβαρή φύλλα (MacCledon 1992).

Βιβλιογραφία

- Baltzer J.L., Thomas S.C., 2005. Leaf optical responses to light and soil nutrient availability in temperate deciduous trees, *American Journal of Botany* 92(2): 214-223
- Barradas V.L., Jones H.G. and Clark J.A. 1998. Sunfleck dynamics and canopy structure in a *Phaseolus vulgaris* L. canopy. *International Journal of Biometeorology*, 42: 34-43.
- Bartley G.E. and Scolnik P.A. 1995. Plant carotenoids: Pigments for photoprotection, visual attraction and human health. *Plant Cell*, 7: 1027-1038.
- Brodersen, C.R., Vogelmann, T.C. 2007. Do epidermal lens cells facilitate the absorptance of diffuse light? *American Journal of Botany*, 94: 1061-1066.
- Brodersen, C.R., Vogelmann, T.C., Williams, W.E., Gorton, H.L. 2008. A new paradigm in leaf-level photosynthesis: Direct and diffuse lights are not equal. *Plant, Cell and Environment*, 31: 159-164.
- Brugnoli E. and Bjorkman O. 1992. Chloroplast movements in leaves: Influence on chlorophyll fluorescence and measurements of light-induced absorbance changes related to ΔpH and zeaxanthin formation. *Photosynthesis Research*, 32: 23-35.
- Choudhury N.K. and Behera R.K. 2001. Photoinhibition of photosynthesis: Role of carotenoids in photoprotection of chloroplast constituents. *Photosynthetica*, 39: 481-488.
- De Lucia, E.H., Sheno, H.D., Naidu, S.L., Day, T.A. 1991. Photosynthetic symmetry of sun and shade leaves of different orientations. *Oecologia*, 87: 51-57.
- Demmig-Adams B. and Adams III W.W. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 43: 599-626.
- Esau, K. 1977. *Anatomy of Seed Plants*, John Wiley & Sons, New York.
- Fahn A. 1990. *Plant Anatomy*. 4th Edition. Oxford Pergamon Press.
- Gould K.S., Vogelmann T.C., Han T. and Clearwater M.J. 2002. Profiles of photosynthesis within red and green leaves of *Quintinia serrata*. *Physiologia Plantarum*, 116: 127-133.
- Hall D.O. and Rao K.K. 1999. *Photosynthesis*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hart, J.W. 1988. *Light and Plant Growth*, Topics in Plant Physiology I, Unwin Hyman, London, pp. 204.
- Ishida A., Toma T., Marjenah, 1999. *Tree physiology* 19, 117-124
- Jones, H.G. 1992. *Plants and Microclimate*, Cambridge University Press, New York, pp. 428.
- Karabourniotis G. 1998. Light-guiding function of foliar sclereids in the evergreen sclerophyll *Phillyrea latifolia*: a quantitative approach. *Journal of Experimental Botany*, 49: 739-746.
- Karabourniotis G., Bornman J.F. and Liakoura V. 1999. Different leaf surface characteristics of three grape cultivars affect leaf optical properties as measured with fibre optics:

Βιβλιογραφία

- possible implication in stress tolerance. *Australian Journal of Plant Physiology*, 26: 47-53.
- Karabourniotis G., Papastergiou N., Kabanopoulou E. and Fasseas C. 1994. Foliar sclereids of *Olea europaea* may function as optical fibres. *Canadian Journal of Botany*, 72: 330-336.
- Knapp A.K., Vogelmann T.C., McClean T.M. and Smith W.K. 1988. Light and chlorophyll gradients within *Cucurbita* cotyledons. *Plant, Cell and Environment*, 11: 257-263.
- Lawlor D.W. 2001. *Photosynthesis*. Oxford: Biosis Scientific Publishers.
- Liu X.L., Xu S.M. and Woo K.C. 2003. Influence of leaf angle on photosynthesis and the xanthophyll cycle in the tropical tree species *Acacia crassicarpa*. *Tree Physiology*, 23: 1255-1261.
- McClendon, J.H. 1992. Photographic survey of the occurrence of bundle-sheath extensions in deciduous dicots. *Plant Physiology*, 99: 1677-1679.
- Murchie E.H., Chen Y., Hubbart S., Peng S., Horton P., 1999, *Plant physiology* .Vol.119, pp.553-563
- Mustardy L. and Garab G. 2003. Granum revisited. A three-dimensional model- where things fall into place. *Trends in Plant Science*, 8: 117-122.
- Nedbal, L., Cervený, J., Rascher, U., Schmidt, H. 2007. E-photosynthesis: a comprehensive modeling approach to understand chlorophyll fluorescence transients and other complex dynamic features of photosynthesis in fluctuating light. *Photosynthesis Research*, 93: 223-234.
- Niinemets U. and Fleck S. 2002. Petiole mechanics, leaf inclination, morphology, and investment in support in relation to light availability in the canopy of *Liriodendron tulipifera*. *Oecologia*, 132: 21-33.
- Nikolopoulos D., Liakopoulos G., Drossopoulos I. and Karabourniotis G. 2002. The relationship between anatomy and photosynthetic performance of heterobaric leaves. *Plant Physiology*, 129: 235-243.
- Niyogi K.K. 1999. Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 50: 333-359.
- Pearcy R.W. 1990. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 41: 421-453.
- Pieruska R., Chavarria-Krauser A., Schurr U., Jahnke S. 2009. Photosynthesis in lightfleck areas of homobaric and heterobaric leaves. *Journal of experiment botany* Vol.4, No. 4, pp: 1031-1039
- Posada J.M., Sievann R., Messier C., Pertunnen J., Nikinmaa E., Lechowicz M.J., 2012. *Annals of botany*, 110:731-741

- Richter, T., Fukshansky, L. 1996. Optics of a bifacial leaf: 2. Light regime as affected by the leaf structure and the light source. *Photochemistry and Photobiology*, 63: 517-527.
- Siefermann-Harms D. 1985. Carotenoids in photosynthesis. I. Location in photosynthetic membranes and light-harvesting function. *Biochimica et Biophysica Acta*, 811: 325-355.
- Steyn W.J., Wand S.J.E., Holcroft D.M. and Jacobs G. 2002. Anthocyanins in vegetative tissues: a proposed unified function in photoprotection. *New Phytologist*, 155: 349-361.
- Sun J., Nishio J. n., and Vogelmann T.C. 1998. Green light drives CO₂ fixation deep within leaves. *Plant Cell Physiology*, 39: 1020-1026.
- Taiz L. and Zeiger E. 1998. *Plant Physiology*. Sunderland: Sinauer Associates.
- Takahashi K., Mineuchi K., Nakamura T., Koizumi M., Kano H., 1994. Plant cell and environment ,17,105-110
- Terashima, I. 1992. Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. *Photosynthesis Research*, 31: 195-212.
- Terashima I. and Hikosaka K. 1995. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, 18: 1111-1128.
- Vogelmann T.C. 1993. Plant tissue optics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 44: 231-251.
- Vogelmann, T.C. 1986. Light within the plant. *Photomorphogenesis in Plants*, Kendrick, R.E., Kronenberg, G.H.M. eds., pp. 307-337.
- Vogelmann T.C., Nishio J.N. and Smith W.K. 1996. Leaves and light capture: light penetration and gradients of carbon fixation within leaves. *Trends in Plant Science*, 1(2): 65-70.
- Yates D.J. ,1981 *Plant physiology*, 8, 335-46
- Αϊβαλάκης Γ., Καραμπουρνιώτης Γ. και Φασσέας Κ. 2005. *Γενική Βοτανική*. Εκδόσεις Έμβρυο. Αθήνα.
- Δροσόπουλος Ι., 1992. *Μορφολογία και ανατομία φυτών*.
- Δροσόπουλος Ι. 1998. *Φυσιολογία φυτών*. Εκδόσεις Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών.
- Καραμπουρνιώτης, Γ.Α. 2003. *Φυσιολογία Καταπονήσεων των Φυτών*. Εκδόσεις Έμβρυο.
- Μπουράνης Δ., 2007. *Φυσιολογία φυτών*. Εκδόσεις Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών.
- Τσέκου Ι.Β., Ηλία Η.Φ., 2007. *Μορφολογία και ανατομία φυτών*. Εκδοτικός οίκος αδελφών Κυριακίδη
- Μανέτας Ι. 2005. *Φυσιολογία φυτών*. Εκδόσεις Ιών.