

Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών
Τμήμα Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας
Εργαστήριο Φυσιολογίας και Μορφολογίας Φυτών

**Επίδραση του πλάγιου φωτισμού στη φωτοσύνθεση
σε σχέση με την ανατομία των φύλλων.
Μελέτη μέσω φθορισμομετρίας χλωροφύλλης**

Ευαγγελία Μαυρογιάννη



ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΜΕΛΕΤΗ

ΑΘΗΝΑ 2015

Περιεχόμενα

| | |
|----------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Ευχαριστίες..... | 7 |
| Εισαγωγή..... | 9 |
| I. Μορφολογία και Ανατομία του Φύλλου | 9 |
| I.1 Οι λειτουργίες των φύλλων | 9 |
| I.2 Η διάταξη των ιστών του φύλλου | 10 |
| I.2.1 Φύλλα με ομοβαρή και ετεροβαρή κατασκευή | 15 |
| II. Η φωτοσυνθετική λειτουργία των φύλλων | 16 |
| II.1 Δομή και οργάνωση χλωροπλαστών | 18 |
| II.1.1 Φωτοσυνθετικές χρωστικές - Η διέγερση της χλωροφύλλης..... | 20 |
| II.1.2 Φωτοσυλλεκτική κεραία | 22 |
| II.2 Φωτοσυλλογή και φωτεινές αντιδράσεις..... | 24 |
| II.3 Σκοτεινές αντιδράσεις..... | 28 |
| II.3.1 Η ρύθμιση των ενζύμων του κύκλου | 30 |
| II.3.2 Φωτοαναπνοή..... | 31 |
| II.3.3 C ₄ φωτοσύνθεση | 33 |
| II.3.4 Μεταβολισμός οξέων τύπου <i>Crassulaceae</i> (CAM) | 35 |
| III. Περιβαλλοντικοί παράγοντες που επηρεάζουν τη φωτοσύνθεση | 37 |
| III.1 Συγκέντρωση διοξειδίου του άνθρακα..... | 37 |
| III.2 Θερμοκρασία..... | 39 |
| III.3 Η διαθεσιμότητα νερού στο περιβάλλον | 40 |
| III.4 Φωτεινή ακτινοβολία | 41 |
| III.4.1 Η ανεπαρκής και υπερβολική φωτεινή ακτινοβολία αποτελούν παράγοντες καταπόνησης..... | 42 |
| III.4.2 Φωτοαναστολή | 43 |
| III.4.3 Μηχανισμοί απόσβεσης της πλεονάζουσας ενέργειας | 44 |
| III.4.4 Άλλοι μηχανισμοί αποφυγής της περίσσειας ενέργειας | 49 |
| IV. Οπτικές ιδιότητες των φύλλων..... | 49 |
| IV.1 Οπτικές ιδιότητες των φύλλων που συμβάλλουν στην προστασία τους από | |

| | |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| το φως | 50 |
| IV.2 Οπτικές ιδιότητες των φύλλων που συμβάλλουν στη φωτοσυλλογή..... | 52 |
| IV.3 Ιδιαίτερες συνθήκες φωτισμού | 55 |
| IV.3.1 Φωτοσύνθεση υπό έντονες διακυμάνσεις του φωτεινού περιβάλλοντος | 55 |
| IV.3.2 Φωτοσύνθεση υπό πλάγιο φωτισμό | 57 |
| Σκοπός της εργασίας | 61 |
| Υλικά και μέθοδοι..... | 63 |
| I. Φυτικό υλικό..... | 63 |
| II. In vivo φθορισμομετρία χλωροφύλλης | 63 |
| III. Πρωτόκολλο μέτρησης | 64 |
| III.1 Πλάγιος φωτισμός..... | 65 |
| III.2. Υπολογισμός παραμέτρων της φαινόμενης έντασης του φωτεινού μικροπεριβάλλοντος στο μεσόφυλλο (I_i) και του φαινόμενου ρυθμού ροής ηλεκτρονίων (Arbitrary ETR). | 66 |
| Αποτελέσματα | 69 |
| I. Ανατομία των φύλλων των οκτώ ειδών | 69 |
| II. Διακυμάνσεις ΦPSII με την αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης της ακτινοβολίας και την αλλαγή της αξονικής γωνίας..... | 74 |
| III. Αύξηση της Φ_{PSII} στον πλάγιο φωτισμό σε σχέση με τον κάθετο | 83 |
| III.1 Αύξηση της φωτοχημικής απόδοσης στον πλάγιο φωτισμό σε σχέση με τον κάθετο - Σύγκριση μεταξύ ομοβαρών και ετεροβαρών υπό μελέτη φυτικών ειδών | 85 |
| III.2 Αύξηση της φωτοχημικής απόδοσης στον πλάγιο φωτισμό σε σχέση με τον κάθετο - Σύγκριση μεταξύ των μονοκότυλων και δικότυλων υπό μελέτη φυτικών ειδών | 86 |
| IV. Μείωση της έντασης του εσωτερικού φωτισμού (ένταση φωτός που φτάνει στο κατώτερο φωτοσυνθετικό παρέγχυμα, I_i) στον πλάγιο φωτισμό σε σχέση με τον κάθετο | 87 |
| IV.1 Μείωση της έντασης του εσωτερικού φωτισμού (ένταση φωτός που φτάνει στο κατώτερο φωτοσυνθετικό παρέγχυμα, I_i) στον πλάγιο φωτισμό σε σχέση με τον κάθετο – Σύγκριση μεταξύ ομοβαρών και ετεροβαρών υπό μελέτη φυτικών ειδών | 90 |
| IV.2 Μείωση της έντασης του εσωτερικού φωτισμού (ένταση φωτός που φτάνει | |

| | |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| στο κατώτερο φωτοσυνθετικό παρέγχυμα, I_1) στον πλάγιο φωτισμό σε σχέση με τον κάθετο – Σύγκριση μεταξύ μονοκότυλων και δικότυλων υπό μελέτη φυτικών ειδών | 91 |
| V. Διακυμάνσεις Arbitrary ETR (σχετικού ρυθμού ροής ηλεκτρονίων) στο κατώτερο φωτοσυνθετικό παρέγχυμα στον πλάγιο φωτισμό σε σχέση με τον κάθετο | 92 |
| V.1 Διακυμάνσεις Arbitrary ETR (σχετικού ρυθμού ροής ηλεκτρονίων) στο κατώτερο φωτοσυνθετικό παρέγχυμα στον πλάγιο φωτισμό σε σχέση με τον κάθετο – Σύγκριση μεταξύ ομοβαρών και ετεροβαρών υπό μελέτη φυτικών ειδών | 94 |
| V.2 Διακυμάνσεις Arbitrary ETR (σχετικού ρυθμού ροής ηλεκτρονίων) στο κατώτερο φωτοσυνθετικό παρέγχυμα στον πλάγιο φωτισμό σε σχέση με τον κάθετο – Σύγκριση μεταξύ μονοκότυλων και δικότυλων υπό μελέτη φυτικών ειδών | 95 |
| Συζήτηση..... | 97 |
| I. Σημασία της εργασίας..... | 97 |
| II. Η μεθοδολογική προσέγγιση της εργασίας..... | 98 |
| III. Επίδραση της γεωμετρίας του προσπίπτοντος φωτός και ο ρόλος των ανατομικών ιδιοτήτων των φύλλων κάθε φυτικού είδους..... | 100 |
| Βιβλιογραφικές αναφορές | 105 |

Ευχαριστίες

Ολοκληρώνοντας την παρούσα μελέτη, το λιγότερο που μπορώ να κάνω είναι να ευχαριστήσω τους ανθρώπους που με βοήθησαν στην εκπόνησή της.

Αρχικά, ευχαριστώ τον επιβλέπων Επίκουρο Καθηγητή μου, κ. Γεώργιο Λιακόπουλο που μου έδωσε την ευκαιρία να συνεργαστώ μαζί του και να αποκτήσω όλες τις θεωρητικές και πρακτικές γνώσεις που απέκτησα τον τελευταίο χρόνο. Η βοήθειά του ήταν ανά πάσα στιγμή διαθέσιμη και οι συμβουλές του πολύτιμες.

Ευχαριστώ τον Καθηγητή κ. Γεώργιο Καραμπουρνιώτη, όχι μόνο για τη συμβολή του στην παρούσα μελέτη, αλλά και για όλες τις συμβουλές που μου έδωσε για τη ζωή. Ακόμα, ευχαριστώ τον κ. Δημοσθένη Νικολόπουλο, μέλος Ε.Ε.ΔΙΠ. για τη βοήθειά του, καθώς και όλα τα μέλη του εργαστηρίου για το ξεχωριστά φιλικό κλίμα και το πνεύμα συνεργασίας και κυρίως την Παναγιώτα Μπρέστα, μέλος Ε.Ε.ΔΙΠ.

Τέλος, επειδή με την ολοκλήρωση αυτής της εργασίας, ολοκληρώνεται και ένας μεγάλος κύκλος ζωής, θα ήθελα να ευχαριστήσω όλους τους φίλους που μου έμαθαν τόσα και συνέβαλλαν ο καθένας με τον τρόπο του στη ζωή μου τα τελευταία αυτά χρόνια και ξεχωριστά την οικογένειά μου, για πάνω απ' όλα την κατανόηση και απεριόριστη αγάπη.

Εισαγωγή

I. Μορφολογία και Ανατομία του Φύλλου

Η φωτοσύνθεση ως επί το πλείστον, επιτελείται στα φύλλα. Τα φύλλα διαθέτουν ελασματοειδή μορφή με μεγάλο λόγο επιφάνειας προς όγκο, με σκοπό τη βέλτιστη πρόσβαση στις πρώτες ύλες της φωτοσύνθεσης, δηλαδή το ηλιακό φως και το διοξείδιο του άνθρακα. Υπάρχει μεγάλη ποικιλομορφία στα φύλλα μεταξύ των διαφόρων ειδών. Το φαινόμενο αυτό προκύπτει από το γεγονός ότι τα φυτά, όπως και οι υπόλοιποι οργανισμοί τείνουν να προσαρμόζονται, ώστε να επιβιώνουν και να αναπτύσσονται στα διαφορετικά περιβάλλοντα. Η ποικιλομορφία αυτή εκφράζεται ως φυτική βιοποικιλότητα.

Σημαντικές μορφολογικές διαφορές παρατηρούνται μεταξύ των μονοκότυλων και δικότυλων φυτών. Το φύλλο ενός δικότυλου φυτού αποτελείται από το έλασμα και το μίσχο. Το έλασμα είναι δικτυόνευρο, δηλαδή διαθέτει μία κεντρική νεύρωση η οποία διακλαδίζεται διαδοχικά προς πλάγιες νευρώσεις διαφόρων τάξεων. Το σημείο σύνδεσης του βλαστού με το μίσχο, ονομάζεται βάση του φύλλου. Τα φύλλα των μονοκότυλων φυτών διαθέτουν έλασμα, αλλά όχι μίσχο. Το έλασμα συνδέεται κατευθείαν με το βλαστό ενώ στην περιοχή σύνδεσης αναπτύσσεται ο κολεός, ο οποίος περιβάλλει το βλαστό. Τα μονοκότυλα φυτά είναι παραλληλόνευρα, δηλαδή οι νευρώσεις στο έλασμα των φύλλων αναπτύσσονται σε παράλληλη διάταξη μεταξύ τους.

Συνήθως η επάνω επιφάνεια του ελάσματος στρέφεται προς το βλαστό και για το λόγο αυτό ονομάζεται προσαξονική ενώ, αντίστοιχα, η κάτω επιφάνεια έχει γωνία ως προς τον βλαστό μεγαλύτερη των 90° και ονομάζεται αποαξονική.

1.1 Οι λειτουργίες των φύλλων

Παρ' όλες τις μορφολογικές διαφορές τους, τα φύλλα όλων των φυτών έχουν αρκετά κοινά μορφολογικά, ανατομικά και λειτουργικά χαρακτηριστικά τα οποία, μεταξύ άλλων, συμβάλλουν στην πραγματοποίηση των κύριων λειτουργιών του φύλλου, της φωτοσύνθεσης και της διαπνοής. Ως φωτοσύνθεση ορίζεται η αφομοίωση του CO₂ της ατμόσφαιρας μέσω ενσωμάτωσής του σε οργανική μορφή σε κατάλληλα για

το σκοπό αυτό οργανίδια των φωτοσυνθετικών κυττάρων, τους χλωροπλάστες (Αϊβαλάκης κ.ά., 2005). Η διαπνοή είναι η διαδικασία εξόδου νερού υπό μορφή υδρατμών από το εσωτερικό του φύλλου προς την ατμόσφαιρα. Η διαπνοή οφείλεται, αφενός μεν στην ύπαρξη διόδων διάχυσης και αφετέρου στη μεγάλη διαφορά συγκέντρωσης υδρατμών μεταξύ του εσωτερικού του φύλλου και της ατμόσφαιρας η οποία επιτρέπει τη διάχυση των υδρατμών κατά την παραπάνω κατεύθυνση. Η διαπνοή δεν θα πρέπει να λογίζεται ως απώλεια πολύτιμου νερού από τα φυτά καθώς αντιπροσωπεύει το απαραίτητο κόστος σε νερό ώστε να διευκολυνθεί η ανταλλαγή αερίων, κυρίως η είσοδος του CO₂ το οποίο είναι απαραίτητο για τη διεξαγωγή της φωτοσύνθεσης. Ωστόσο, στα πλαίσια της ανταλλαγής αερίων, υφίσταται μια διαβάθμιση του λόγου κέρδους σε άνθρακα μέσω της φωτοσύνθεσης προς απώλεια υδρατμών μέσω της διαπνοής (αποδοτικότητα χρήσης νερού). Στα άκρα της διαβάθμισης αυτής υπάρχουν φυτά τα οποία διαχειρίζονται πολύ αποδοτικά τα υδατικά τους αποθέματα αλλά και φυτά που αντίθετα χαρακτηρίζονται από μεγάλες απώλειες νερού χωρίς αντίστοιχο κέρδος σε φωτοσυνθετικό έργο.

Η εξάτμιση του νερού στο εσωτερικό των φύλλων (η οποία συντηρείται από τη συνεχή έξοδο των υδρατμών προς την ατμόσφαιρα) εξασφαλίζει με τη σειρά της, τη συνεχή άνοδο του νερού και θρεπτικών στοιχείων από τη ρίζα προς τα φύλλα καθώς και την παθητική ψύξη του ελάσματος (Μπουράνης, 2007).

1.2 Η διάταξη των ιστών του φύλλου

Η εξωτερική επιφάνεια των φύλλων καλύπτεται από την εφυμενίδα και την επιδερμίδα. Η επιδερμίδα αποτελείται συνήθως από μια στρώση κυττάρων και καλύπτει πλήρως και τις δύο επιφάνειες του ελάσματος, το μίσχο και τον κολεό. Λόγω της ύπαρξης της εφυμενίδας στην εξωτερική πλευρά της επιδερμίδας, ενός στρώματος το οποίο αποτελεί μίγμα διάφορων υδρόφοβων συστατικών, η επιδερμίδα αποτελεί έναν ιστό αρκετά αδιαπέραστο από τους υδρατμούς και τα λοιπά αέρια. Για το λόγο αυτό, η επιδερμίδα διαθέτει διάσπαρτα και σε μεγάλο αριθμό, τα στόματα. Κάθε στόμα σχηματίζεται μεταξύ δύο εξειδικευμένων κυττάρων, τα οποία ονομάζονται καταφρακτικά κύτταρα (Αϊβαλάκης κ.ά., 2005). Τα στόματα λειτουργούν με τέτοιο τρόπο ώστε οι απώλειες νερού να είναι κατά το

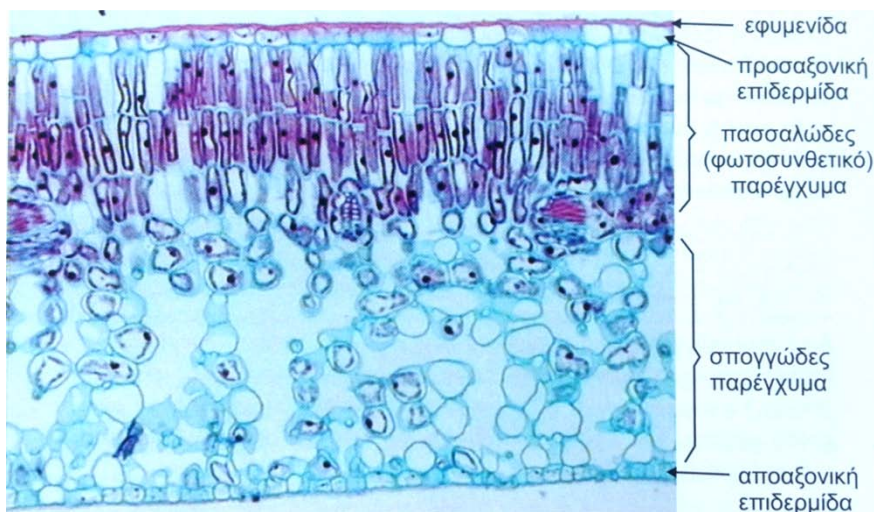
δυνατόν περιορισμένες χωρίς να περιορίζεται σημαντικά η είσοδος του CO₂ στο εσωτερικό του φύλλου με σκοπό αφενός την οικονομία νερού και αφετέρου την απρόσκοπτη λειτουργία της φωτοσύνθεσης. Τα στόματα ελέγχουν την ανταλλαγή των αερίων και την ταχύτητα διαπνοής ρυθμίζοντας το άνοιγμα του στοματικού πόρου (Τσέκου και Ηλία, 2007). Οι στοματικές κινήσεις ρυθμίζονται από εσωτερικά και εξωτερικά ερεθίσματα (Μανέτας, 2005). Η αύξηση του εύρους του στοματικού πόρου πραγματοποιείται μέσω απορρόφησης νερού και διόγκωσης των καταφρακτικών κυττάρων τα οποία απωθούνται μεταξύ τους οδηγώντας τελικά στο άνοιγμα των στομάτων. Αντίθετα, τα στόματα κλείνουν όταν τα καταφρακτικά κύτταρα χάσουν νερό. Μετά τη δύση του ηλίου, που δεν λαμβάνει χώρα φωτοσυνθετική αφομοίωση λόγω έλλειψης φωτός, τα στόματα κλείνουν για τον περιορισμό των απωλειών νερού (Τσέκου και Ηλία, 2007).

Η κατανομή των στομάτων μεταξύ των δύο επιφανειών των φύλλων διαφέρει από είδος σε είδος. Τα φύλλα χαρακτηρίζονται ως αμφιστοματικά όταν διαθέτουν στόματα και στις δύο επιφάνειες, υποστοματικά όταν υπάρχουν μόνο στην αποαξονική επιφάνεια και επιστοματικά, όταν βρίσκονται στην προσαξονική επιφάνεια. Στην πλειονότητά τους, τα φύλλα είναι υποστοματικά. Διαφορές μεταξύ των ειδών παρατηρούνται επίσης και στην πυκνότητα των στομάτων στα φύλλα. Στα αμφιστοματικά είναι συνήθως μεγαλύτερη στην αποαξονική επιφάνεια. Αυτό συμβαίνει διότι η ύπαρξη στομάτων στην προσαξονική επιφάνεια, καθιστά πιθανή την προσβολή από μικροοργανισμούς καθώς αποτελεί επιφάνεια εναπόθεσης αναπαραγωγικών μορφών των παθογόνων. Σε κάποια ξηροφυτικά είδη, τα στόματα είναι τοποθετημένα σε κρύπτες ή καλυμμένα με κηρούς ή τρίχωμα, ώστε να περιορίζονται οι υδατικές απώλειες.

Ο εσωτερικός χώρος των φύλλων, δηλαδή η περιοχή μεταξύ της προσαξονικής και αποαξονικής επιφάνειας ονομάζεται μεσόφυλλο και είναι υψηλά εξειδικευμένος για τη λειτουργία της φωτοσύνθεσης. Περιλαμβάνει τα φωτοσυνθετικά κύτταρα τα οποία, ανάλογα το είδος του φυτού, ανήκουν σε ένα ή περισσότερα είδη φωτοσυνθετικού παρεγχύματος, τις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες και τους στηρικτικούς ιστούς. Τα κύτταρα του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος περιέχουν χλωροπλάστες και πολλούς μεσοκυττάρους χώρους προς διευκόλυνση της κίνησης των αερίων, καθώς

οι μεσοκυττάριοι χώροι επικοινωνούν με την ατμόσφαιρα με τη βοήθεια των στομάτων.

Στα περισσότερα είδη των δικότυλων φυτών, το μεσόφυλλο αποτελείται από δύο είδη φωτοσυνθετικού παρεγχύματος, το δρυφρακτοειδές ή πασσαλώδες και το σπογγώδες παρέγχυμα. Τα φύλλα με αυτήν τη δομή, ονομάζονται ετερόπλευρα. Κάποια είδη δικότυλων φυτών διαθέτουν πασσαλώδες παρέγχυμα και στις δύο πλευρές του φύλλου ενώ το σπογγώδες είτε απουσιάζει, είτε περιορίζεται στο μέσο του ελάσματος. Αυτού του είδους τα φύλλα ονομάζονται ομοιογενή ή αμφίπλευρα αντίστοιχα (εικόνα 1).



Εικόνα 1: Εγκάρσια τομή φύλλου του φυτού *Ligustrum* sp. Τα επιμήκη κύτταρα αποτελούν το πασσαλώδες παρέγχυμα ενώ αυτά με τους μεγάλους μεσοκυττάριους χώρους, το σπογγώδες παρέγχυμα (Αϊβαλάκης κ.ά., 2005).

Τα κύτταρα των δύο παρεγχυμάτων διαφέρουν μορφολογικά. Στα ετερόπλευρα φύλλα, τα πασσαλώδη έχουν τη μορφή κατακόρυφων πασσάλων και εντοπίζονται στην πάνω πλευρά του εσωτερικού του φύλλου κατανομημένα σε μία ή συνήθως δύο ή περισσότερες σειρές, ανάλογα με το πάχος του φύλλου, ενώ τα σπογγώδη είναι έλοβα κύτταρα, έχουν δομή ακανόνιστη και συναντώνται στην κάτω πλευρά του φύλλου. Λόγω της ακανόνιστης μορφολογίας τους, η διάταξή τους είναι πιο χαλαρή αυτής του πασσαλώδους παρεγχύματος και συνεπώς αφήνουν μεταξύ τους άφθονους μεσοκυττάριους χώρους, επιτρέποντας έτσι την διάχυση των αερίων τόσο κατά πλάτος όσο και από και προς τα κύτταρα του πασσαλώδους παρεγχύματος δεδομένου ότι τα περισσότερα ετερόπλευρα φύλλα είναι

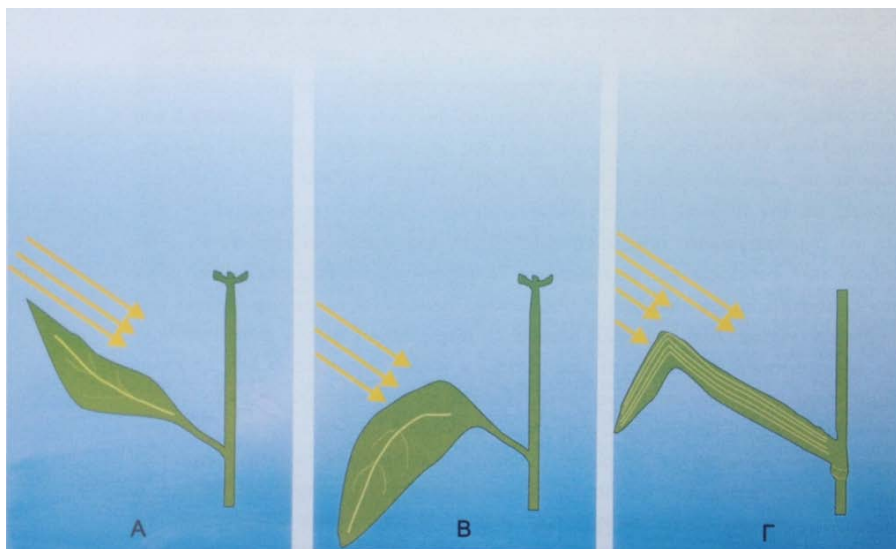
υποστοματικά. Στα μονοκότυλα, το μεσόφυλλο αποτελείται εξ ολοκλήρου από έλοβα κύτταρα. Τα φύλλα αυτά ονομάζονται ομοιογενή.

Η ελεύθερη επιφάνεια ενός πασσαλώδους κυττάρου είναι πολύ μικρότερη σε σχέση με αυτήν ενός κυττάρου του σπογγώδους παρεγχύματος. Αυτό οφείλεται στη μικρή επιφάνεια επαφής των κυττάρων του δρυφρακτοειδούς παρεγχύματος, εξαιτίας του κυλινδρικού τους σχήματος. Αντίθετα, οι μεσοκυττάριοι χώροι στο σπογγώδες παρέγχυμα, είναι άφθονοι σε σχέση με αυτούς του δρυφρακτοειδούς, εξαιτίας του ακανόνιστου σχήματος των πρώτων.

Στα κύτταρα του πασσαλώδους παρεγχύματος παρατηρούνται περισσότεροι χλωροπλάστες ανά μονάδα όγκου. Το γεγονός αυτό σχετίζεται με το γεγονός ότι οι εντάσεις της ακτινοβολίας στα σημεία του μεσόφυλλου όπου εντοπίζεται το πασσαλώδες παρέγχυμα είναι υψηλότερες από οποιαδήποτε άλλη περιοχή του μεσόφυλλου και συνεπώς η μεγαλύτερη πυκνότητα χλωροπλάστων αξιοποιεί το άπλετο φως για τη μεγιστοποίηση του φωτοσυνθετικού έργου. Πράγματι, το πασσαλώδες παρέγχυμα είναι υπεύθυνο για μεγαλύτερο μέρος της φωτοσύνθεσης σε επίπεδο φύλλου. Από τα παραπάνω, γίνεται φανερό πως η ιδιαίτερη ανατομία των ετερόπλευρων φύλλων σχετίζεται με τη βελτιστοποίηση της εκμετάλλευσης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας και τη διευκόλυνση της ανταλλαγής αερίων. Τα επιμήκη πασσαλώδη κύτταρα διευκολύνουν, αφενός μεν τη μεγιστοποίηση της φωτοσυλλογής σε επίπεδο ιστού, αφετέρου τη μεγιστοποίηση της διείσδυσης της ακτινοβολίας στα κατώτερα στρώματα και την περισσότερο ομοιόμορφη κατανομή της σε κάθε σημείο του μεσόφυλλου με σκοπό τη μεγιστοποίηση του φωτοσυνθετικού έργου σε επίπεδο οργάνου. Επιπλέον, οι οπτικές ιδιότητες των φύλλων δίνουν τη δυνατότητα αύξησης του πάχους του ελάσματος, με την αύξηση κυρίως των στοιβάδων του πασσαλώδους παρεγχύματος, χωρίς τη δημιουργία σημαντικού ελλείμματος φωτισμού των φωτοσυνθετικών κυττάρων των κατώτερων στοιβάδων του πασσαλώδους παρεγχύματος και του σπογγώδους παρεγχύματος. Η αύξηση του πάχους του ελάσματος με τη σειρά της, είναι σημαντική στα ξηρόφυτα καθώς επιτρέπει αποδοτική φωτοσύνθεση με ελαχιστοποίηση των απωλειών νερού.

Η διάταξη των φωτοσυνθετικών παρεγχυμάτων στα φύλλα, σχετίζεται με την ευνοϊκότερη απορρόφηση της προσπίπτουσας

ακτινοβολίας σε κάθε περίπτωση (εικόνα 2). Η ετερόπλευρη κατασκευή, ευνοεί τα φύλλα των οποίων η επιφάνεια είναι κάθετη στις προσπίπτουσες ακτίνες. Η κατασκευή του αμφίπλευρου φύλλου ευνοείται σε περιβάλλοντα με υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας όπου το έλασμα είναι παράλληλο προς τις προσπίπτουσες ακτίνες. Τέλος, τα ομοιογενή φύλλα ευνοούνται, καθώς το έλασμά τους είναι επίσης παράλληλο προς τις προσπίπτουσες ηλιακές ακτίνες (Αϊβαλάκις κ.ά., 2005).



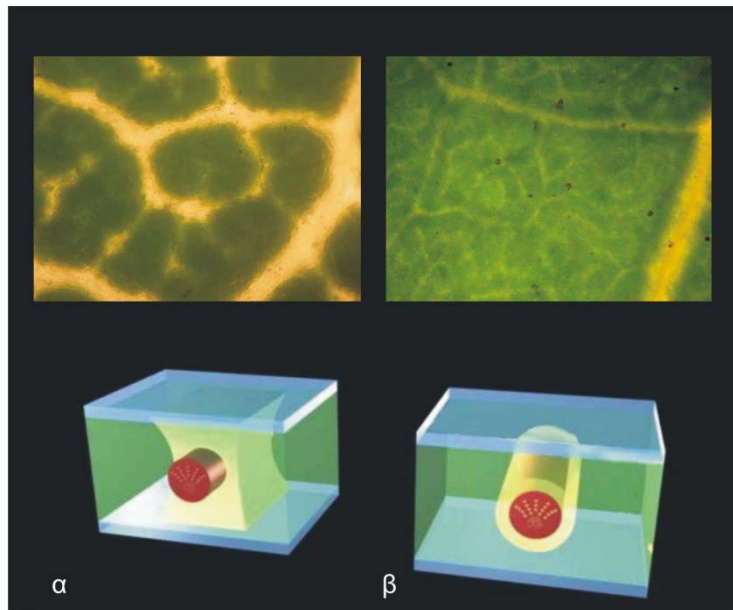
Εικόνα 2: Η αρχιτεκτονική κατασκευή ενός φύλλου σχετίζεται και με τον προσανατολισμό του ως προς τις προσπίπτουσες ακτίνες φωτός: Α. Η περίπτωση αμφίπλευρου φύλλου. Β. Η περίπτωση ετερόπλευρου φύλλου. Γ. Η περίπτωση ομοιογενούς φύλλου μονοκότυλου φυτού (Αϊβαλάκις κ.ά., 2005).

Οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες διαπερνούν το μεσόφυλλο και έχουν τη μορφή νευρώσεων στα φύλλα. Οι νευρώσεις των φύλλων αποτελούν τις προεκτάσεις των ηθμαγγειωδών δεσμίδων του βλαστού. Αποτελούνται από τα δύο συστήματα μεταφοράς, το ξυλώδες αγγειακό σύστημα και τους ηθμοσωλήνες. Μέσω των αγγείων του ξύλου γίνεται η μεταφορά νερού και ανόργανων θρεπτικών συστατικών από τις ρίζες προς όλα τα όργανα του φυτού κατά μήκος του διαπνευστικού ρεύματος. Μέσω των ηθμοσωλήνων μεταφέρονται τα προϊόντα της φωτοσύνθεσης από τα φύλλα (σημεία παραγωγής) προς τις ρίζες, τους βλαστούς και τα αναπτυσσόμενα όργανα συμπεριλαμβανομένων των καρπών (σημεία κατανάλωσης ή αποθήκευσης) (Μπουράνης, 2007). Οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες προστατεύονται από τις σκληρογχοματικές ίνες ή/και άλλους τύπους στηρικτικών ιστών, προσφέροντας επίσης στήριξη και αυξημένη μηχανική αντοχή στα φύλλα,

ενώ σε ορισμένες περιπτώσεις περιβάλλονται από παρεγχυματικά κύτταρα του δεσμικού κολεού (Αϊβαλάκης κ.ά., 2005).

1.2.1 Φύλλα με ομοβαρή και ετεροβαρή κατασκευή

Σε φύλλα πολλών φυτικών ειδών με αντιπροσωπευτικότερους εκπροσώπους τα αείφυλλα σκληρόφυλλα (π.χ. πουρνάρι, σχίνος ή κουμαριά), ορισμένα μονοκότυλα σκληρόφυλλα (π.χ. είδη των γενών *Beaucarnea*, *Arundo* ή *Gynerium*) και αρκετά δενδρώδη είδη της υποτροπικής έως εύκρατης κλιματικής ζώνης (π.χ. συκιά ή είδη των γενών *Prunus*), ο παρεγχυματικός, κολλεγχυματικός ή συνηθέστερα σκληρεγχυματικός δεσμικός κολεός σχηματίζει προεκτάσεις (εικόνα 3; Bundle Sheath Extensions, BSEs) οι οποίες φθάνουν έως τις δύο επιδερμίδες του φύλλου (Wylie, 1952; Esau, 1977; Fahn, 1990; Αϊβαλάκης κ.ά., 2005). Τα φύλλα που φέρουν προεκτάσεις του δεσμικού κολεού (BSEs), χαρακτηρίζονται ως ετεροβαρή, ενώ αυτά από τα οποία απουσιάζουν, αναφέρονται ως ομοβαρή (Terashima, 1992).



Εικόνα 3: 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.

Εκτός της αυξημένης μηχανικής αντοχής που προσφέρουν στο έλασμα, τα BSEs προμηθεύουν με νερό τα επιδερμικά κύτταρα και μεταφέρουν φωτεινή ακτινοβολία στα κατώτερα στρώματα του μεσόφυλλου

συμβάλλοντας στην ομοιομορφία του φωτεινού μικροπεριβάλλοντος στο εσωτερικό του ελάσματος (Αϊβαλάκης κ.ά., 2005).

II. Η φωτοσυνθετική λειτουργία των φύλλων

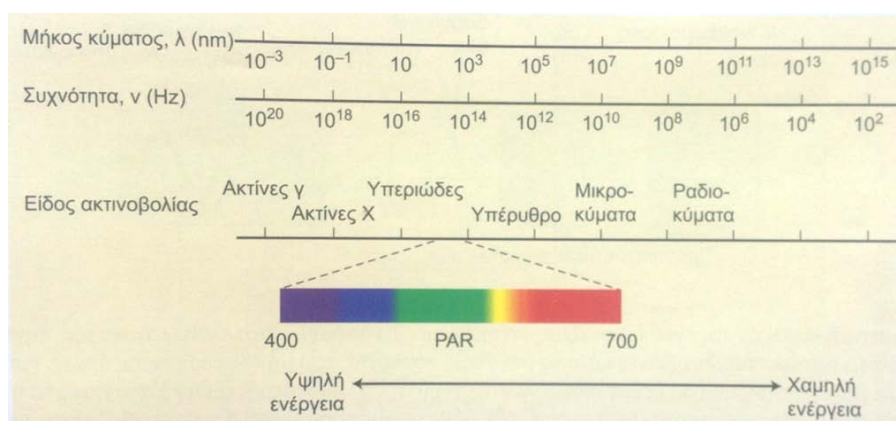
Τα φυτά, σε αντίθεση με τα ζώα, είναι αυτότροφοι οργανισμοί παράγοντας στο σύνολό τους και κατά μεγάλο ποσοστό, από ανόργανα μόρια, τα οργανικά συστατικά που είναι απαραίτητα για την επιβίωση και ανάπτυξή τους (Μπουράνης 2007). Για το σκοπό αυτό τα φυτά αξιοποιούν την ενέργεια της ηλιακής ακτινοβολίας μέσω της λειτουργίας της φωτοσύνθεσης. Η φωτοσύνθεση είναι η μόνη βιολογική διαδικασία μέσω της οποίας το ηλιακό φως μπορεί να χρησιμοποιηθεί προς όφελος όλων των οργανισμών του πλανήτη. Η ικανότητα αυτή των φυτών, αλλά και των υπόλοιπων φωτοσυνθετικών οργανισμών (φωτοσυνθετικών βακτηρίων και φυκών), παρέχει οργανική ύλη και την αντίστοιχη μεταβολική ενέργεια, σε όλους τους ετερότροφους οργανισμούς, μέσω των τροφικών αλυσίδων, ενώ ταυτόχρονα εμπλουτίζει το εναέριο περιβάλλον με οξυγόνο. Μέσω της φωτοσύνθεσης, η ενέργεια της ηλιακής ακτινοβολίας δεσμεύεται και μετατρέπεται σε χημική ενέργεια η οποία στη συνέχεια χρησιμοποιείται για τη σύνθεση υδατανθράκων, δηλαδή οργανικών ενώσεων υψηλής ενεργειακής αξίας, με πρώτη ύλη ανόργανα συστατικά (CO₂ και H₂O) (Αϊβαλάκης κ.ά., 2005; Taiz και Zeiger, 2012):



Το ηλιακό φως φτάνει στην επιφάνεια της γης ως ηλεκτρομαγνητική ακτινοβολία με διαφορετικά μήκη κύματος. Η ακτινοβολία που επηρεάζει τις λειτουργίες των φυτών αποτελείται από φωτόνια με μήκη κύματος από 280 έως 1000 nm. Η φασματική αυτή περιοχή χωρίζεται σε τρεις επιμέρους περιοχές. Την περιοχή της υπεριώδους ακτινοβολίας (UV: 280 – 400 nm), την περιοχή της ορατής ακτινοβολίας (400 – 700 nm) και την περιοχή της υπέρυθρης ακτινοβολίας (IR: 700 – 1000 nm). Όσον αφορά στη φωτοσυνθετικά ενεργή ακτινοβολία (PAR, Photosynthetically Active Radiation), αυτή εκτείνεται στα όρια της ορατής ακτινοβολίας καθώς αυτή ακριβώς η ακτινοβολία απορροφάται ισχυρά από τις κύριες και βοηθητικές φωτοσυνθετικές χρωστικές (χλωροφύλλες και καροτενοειδή) και παρέχει ενέργεια για την πραγματοποίηση της φωτοσύνθεσης. Η φασματική αυτή

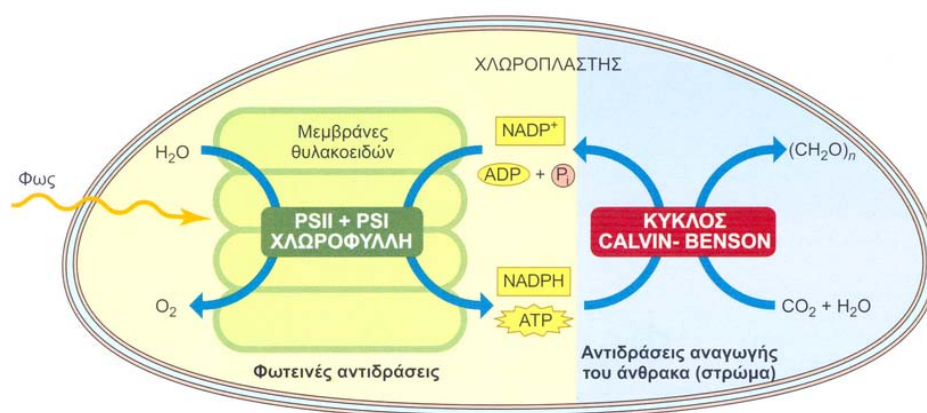
περιοχή ονομάζεται επίσης απλά φως καθώς γίνεται αντιληπτή από το ανθρώπινο μάτι (Αϊβαλάκις κ.ά., 2005; Καραμπουρνιώτης κ.ά., 2012).

Μεταξύ των τύπων αλληλεπίδρασης της ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας με την ύλη, αυτός ο οποίος σχετίζεται άμεσα με τη λειτουργία της φωτοσύνθεσης είναι η απορρόφηση. Μέσω της απορρόφησης φωτονίων από κατάλληλα μόρια χρωστικών, το ενεργειακό περιεχόμενο των φωτονίων μεταφέρεται στα μόρια-στόχους. Η ενέργεια των φωτονίων της φωτοσυνθετικά ενεργής περιοχής προκαλεί μεταπτώσεις ηλεκτρονίων των χλωροφυλλών και των καροτενοειδών σε ενεργειακά υψηλότερες τροχιές, με αποτέλεσμα τη διέγερσή τους. Οι μεταπτώσεις ηλεκτρονίων των συγκεκριμένων μορίων μπορούν να προκληθούν μόνο από φωτόνια με συγκεκριμένο μήκος κύματος αφού η ενέργεια των ηλεκτρονίων μπορεί να μεταβληθεί κατά καθορισμένα μόνον ποσά (Αϊβαλάκις κ.ά., 2005; Taiz και Zeiger, 2012). Για τον λόγο αυτό φωτόνια συγκεκριμένων φασματικών περιοχών της φωτοσυνθετικά ενεργής ακτινοβολίας (κυρίως της ερυθρής και κυανής περιοχής) αξιοποιούνται με μεγαλύτερη αποτελεσματικότητα συγκριτικά με τα φωτόνια άλλων, λιγότερο αποδοτικών φασματικών περιοχών (όπως η κίτρινη και η πράσινη φασματική περιοχή). Η πληροφορία αυτή περιγράφεται από το φάσμα δράσης της φωτοσύνθεσης (εικόνα 4).



Εικόνα 4: Το ηλεκτρομαγνητικό φάσμα. Το μήκος κύματος (λ) και η συχνότητα (ν) συνδέονται με αντιστρόφως ανάλογη σχέση. Το ανθρώπινο μάτι είναι ευαίσθητο σε ένα στενό μόνο εύρος μηκών κύματος, την ορατή περιοχή, που εκτείνεται κατά προσέγγιση από τα 400 nm (ιώδες) έως τα 800 nm (σκοτεινό ερυθρό). Το φως χαμηλού μήκους κύματος (υψηλής συχνότητας) περιέχει υψηλό ποσό ενέργειας ενώ, αντίστοιχα, το φως υψηλού μήκους κύματος (χαμηλής συχνότητας) περιέχει χαμηλό ποσό ενέργειας (Taiz και Zeiger, 2012).

Οι χημικές μετατροπές των φωτοσυνθετικών χρωστικών, αποτελούν το πρώτο συμβάν στο φωτοεξαρτώμενο μέρος της φωτοσύνθεσης οι αντιδράσεις του οποίου ονομάζονται φωτεινές αντιδράσεις ή αντιδράσεις των θυλακοειδών των χλωροπλαστών. Το υπόλοιπο μέρος της φωτοσυνθετικής διαδικασίας αποτελείται από τις λεγόμενες σκοτεινές αντιδράσεις ή αντιδράσεις του στρώματος οι οποίες είναι καθαρά βιοχημικές και αφορά στη δέσμευση του διοξειδίου του άνθρακα της ατμόσφαιρας και τη μετατροπή του σε υδατάνθρακες (εικόνα 5; Μανέτας, 2005). Έτσι, το ηλιακό φως παρέχει στους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς την απαραίτητη ενέργεια για τη βιοσύνθεση οργανικού άνθρακα (Taiz και Zeiger, 2012).



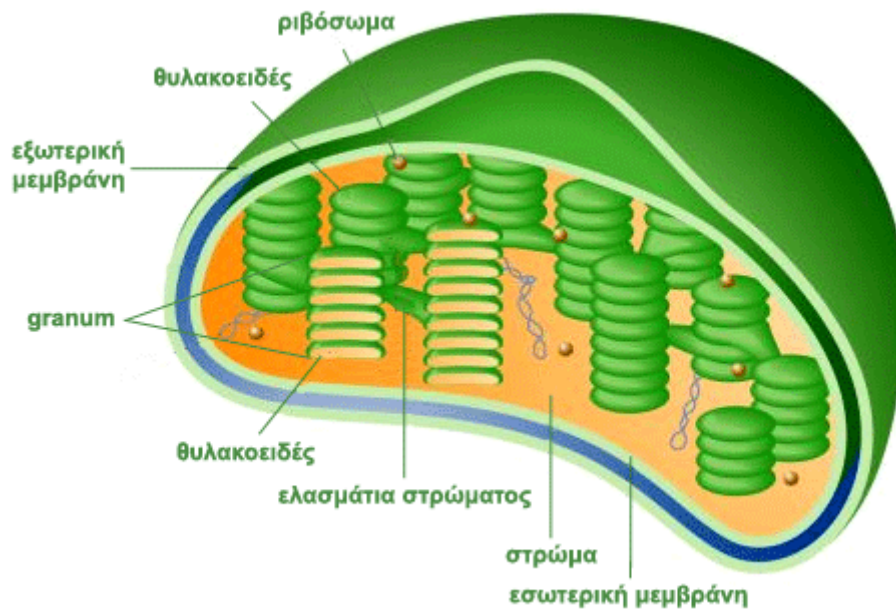
Εικόνα 5: Οι φωτεινές αντιδράσεις και οι αντιδράσεις του άνθρακα κατά τη φωτοσύνθεση στους χλωροπλάστες. Η διέγερση της χλωροφύλλης από το φως προκαλεί ροή ηλεκτρονίων κατά μήκος των φωτοσυστημάτων II και I στα θυλακοειδή. Ως αποτέλεσμα, παράγεται ATP και NADPH τα οποία καταναλώνονται από τον κύκλο Calvin, στο στώμα, όπου γίνεται η αναγωγή του ατοφαιρικού άνθρακα σε υδατάνθρακες (Taiz και Zeiger, 2012).

11.1 Δομή και οργάνωση χλωροπλαστών

Οι χλωροπλάστες είναι τα εξειδικευμένα οργανίδια στα οποία επιτελείται η φωτοσύνθεση. Ανήκουν σε μία μεγάλη ομάδα κυτταρικών οργανιδίων που ονομάζονται πλαστίδια. Περιβάλλονται από διπλή εξωτερική μεμβράνη, το φάκελο (εικόνα 6). Το σχήμα τους είναι συνήθως φακοειδές και η διάμετρος τους κυμαίνεται από 3 έως 10 μm. Σε κάθε φωτοσυνθετικό κύτταρο περιέχονται συνήθως 20 – 60 χλωροπλάστες, ενώ στα καταφρακτικά κύτταρα, τα οποία κατ' εξαίρεση για επιδερμικά κύτταρα διαθέτουν την ικανότητα να φωτοσυνθέτουν, είναι συνήθως λιγότεροι από

δέκα. Το εσωτερικό των χλωροπλαστών αποτελείται από ένα ζελατινοειδές υλικό με υψηλή συγκέντρωση υδατοδιαλυτών πρωτεϊνών, το στρώμα. Εκεί βρίσκονται διάφορα μόρια όπως RNA, DNA και ριβοσώματα, επιτρέποντας σε ένα ποσοστό την ανεξάρτητη από τον πυρήνα του κυττάρου, παραγωγή πρωτεϊνών. Ακόμα, στο στρώμα εντοπίζονται αποθησαυριστικά υλικά, όπως είναι οι αμυλόκοκκοι και τα ελαιοσταγονίδια. Η συσσώρευση τέτοιων υλικών αντιστοιχεί στο καθαρό κέρδος σε άνθρακα από τη λειτουργία της φωτοσύνθεσης. Στο στρώμα των χλωροπλαστών και με τη βοήθεια των αντίστοιχων ενζύμων, πραγματοποιούνται οι σκοτεινές αντιδράσεις οι οποίες καταλήγουν στη βιοσύνθεση υδατανθράκων.

Στο στρώμα αναπτύσσεται ένα δίκτυο εσωτερικών μεμβρανών, οι σχηματισμοί των οποίων ονομάζονται θυλακοειδή. Στις μεμβράνες των θυλακοειδών εντοπίζονται οι φωτοσυνθετικές χρωστικές που είναι απαραίτητες για την παγίδευση της ενέργειας της ηλιακής ακτινοβολίας και τη διεξαγωγή των φωτεινών αντιδράσεων. Τα θυλακοειδή κατά τόπους στοιβάζονται σε σωρούς, σχηματίζοντας τα grana. Γειτονικά grana συνδέονται μεταξύ τους με μεμονωμένες μεμβράνες, που ονομάζονται θυλακοειδή του στρώματος. Το εσωτερικό των θυλακοειδών, ονομάζεται μικροχώρος. Τα θυλακοειδή, εκτός από τις φωτοσυνθετικές χρωστικές, φέρουν όλα τα απαραίτητα λειτουργικά μόρια για την πραγματοποίηση των φωτεινών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης τα οποία είναι στρατηγικά τοποθετημένα σε διάφορα σημεία των θυλακοειδών του στρώματος και των grana. Δύο κυρίως μεγαλομοριακές κατασκευές, ιδιαίτερα σημαντικές για την διεξαγωγή της φωτοσύνθεσης, εντοπίζονται στα θυλακοειδή: οι φωτοσυλλεκτικές κεραίες και τα φωτοσυστήματα. Οι πρώτες είναι υπεύθυνες για τη συλλογή της ενέργειας της φωτεινής ακτινοβολίας και τη διοχέτευσή της στα σημεία μετατροπής της σε χημική ενέργεια. Τα σημεία αυτά είναι τα κέντρα αντίδρασης των φωτοσυστημάτων. Πρόκειται για λειτουργικά σύνολα τα οποία είναι υπεύθυνα για την πραγματοποίηση των κύριων σταδίων των φωτεινών αντιδράσεων και διαθέτουν μεταξύ άλλων ένα ενεργό κέντρο στο οποίο εντοπίζεται ένα μόριο χλωροφύλλης a (Αϊβαλάκις κ.ά., 2005; Τσέκου και Ηλία, 2007; Taiz και Zeiger, 2012).



Εικόνα 6: Σχηματική απεικόνιση της οργάνωσης των χλωροπλαστικών μεμβρανών.

11.1.1 Φωτοσυνθετικές χρωστικές - Η διέγερση της χλωροφύλλης

Η χλωροφύλλη βρίσκεται στο μεμβρανικό σύστημα των θυλακοειδών, όπου πραγματοποιούνται οι φωτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης. Το μόριό της αποτελείται από έναν πορφυρινικό δακτύλιο με ένα άτομο μαγνησίου στο κέντρο και μία υδρόφοβη υδρογονανθρακική ουρά, η οποία σταθεροποιεί τη χλωροφύλλη στη φωτοσυνθετική μεμβράνη. Ο πορφυρινικός δακτύλιος συγκροτείται από τέσσερις πυρολικούς δακτυλίους, οι οποίοι συνδέονται με δεσμούς άνθρακα - άνθρακα. Το άτομο του μαγνησίου συγκρατείται στο κέντρο του πορφυρινικού δακτυλίου, από τα άζωτα των τεσσάρων πυρολικών δακτυλίων. Στον πορφυρινικό δακτύλιο λαμβάνει χώρα η απορρόφηση των φωτονίων καθώς και όλες οι ηλεκτρονιακές αναδιατάξεις. Στους ανώτερους φυτικούς οργανισμούς, απαντώνται δύο είδη χλωροφυλλών, η χλωροφύλλη a και η χλωροφύλλη b. Η διαφορά μεταξύ των δύο ειδών χλωροφυλλών, έγκειται στον υποκαταστάτη του δεύτερου πυρολικού δακτυλίου (εικόνα 7). Τα μόρια των χλωροφυλλών a και b που συμμετέχουν στη φωτοσυλλογή, καθώς και τα αντίστοιχα καροτενοειδή, συμπεριλαμβάνονται στις βοηθητικές φωτοσυνθετικές χρωστικές ενώ η χλωροφύλλη a που συμμετέχει στο κέντρο αντίδρασης των φωτοσυστημάτων (βλ. παρακάτω) αναφέρεται ως η κύρια φωτοσυνθετική χρωστική δεδομένου ότι από το μόριο αυτό ξεκινούν

οι φωτοχημικές αντιδράσεις.

Οι χλωροφύλλες απορροφούν κυρίως στην ερυθρή και την κυανή περιοχή του ορατού φάσματος. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα την ανάκλαση και περατότητα κατά κύριο λόγο των φωτονίων της πράσινης φασματικής περιοχής. Κατά την απορρόφηση φωτονίων ($h\nu$), ένα μόριο χλωροφύλλης που βρίσκεται στη θεμελιώδη, ενεργειακώς κατώτερη κατάσταση μεταπίπτει σε μία διεγερμένη κατάσταση υψηλότερης ενέργειας (Chl^*).

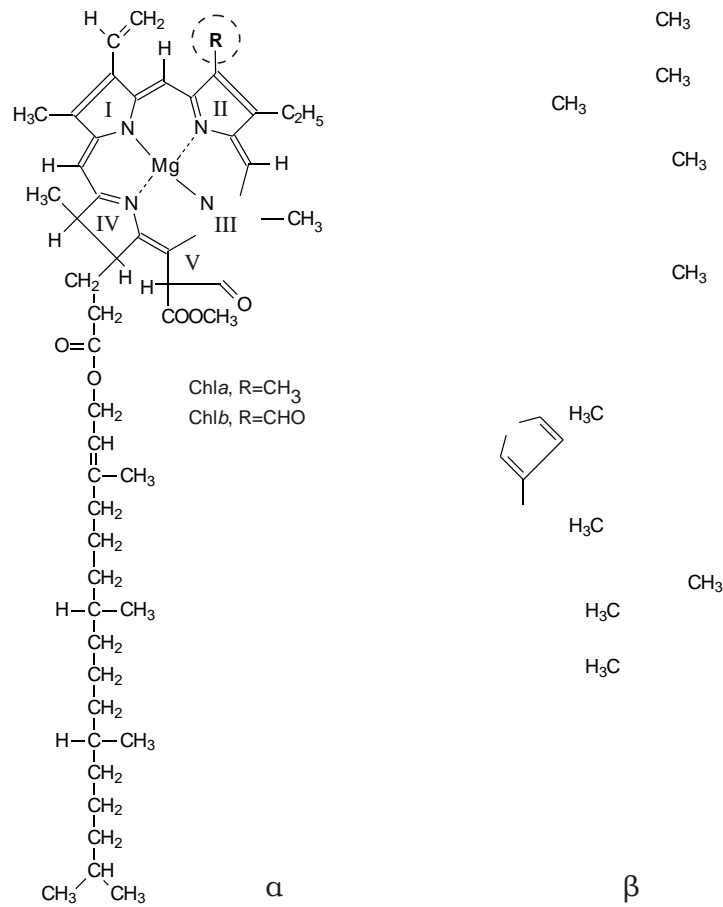


Στη διεγερμένη κατάσταση, η χλωροφύλλη είναι πολύ ασταθής και γι' αυτό μεταπίπτει πολύ γρήγορα στην κατώτατη διεγερμένη κατάσταση, αποδίδοντας στο περιβάλλον θερμότητα ή ακτινοβολία υπό μορφή φθορισμού που αντιστοιχεί σε ένα μέρος της ενέργειας διέγερσης. Στις μεμβράνες των θυλακοειδών, τα μόρια των χλωροφυλλών μπορούν να αποδιεγερθούν, εν μέρει ή πλήρως, με τέσσερις διαφορετικούς τρόπους:

1. Μέσω φθορισμού, με την εκπομπή ενός φωτονίου. Οι χλωροφύλλες φθορίζουν στην ερυθρή περιοχή του φάσματος.
2. Μέσω εκπομπής θερμότητας.
3. Μέσω ενεργειακής μεταφορά, δηλαδή μεταφορά της ενέργειάς της σε ένα άλλο μόριο.
4. Φωτοχημικά, καθώς η ενέργεια διέγερσης μπορεί να προκαλέσει φωτοχημικές αντιδράσεις η αρχή των οποίων είναι η απόσπαση ενός ηλεκτρονίου από τη χλωροφύλλη a και η αντίστοιχη οξειδωσή της, αντίδραση η οποία αναφέρεται και ως διαχωρισμός φορτίου.

Τα καρροτενοειδή είναι φωτοσυνθετικές χρωστικές που απαντώνται σε όλους τους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς. Είναι πολυένια και κατατάσσονται στα τερπένια, εφόσον προκύπτουν από πολυμερισμό μονάδων ισοπεντανίου. Συναντώνται και αυτές στις μεμβράνες των θυλακοειδών. Τα καρροτενοειδή απορροφούν στην περιοχή των 400 – 500 nm και για το λόγο αυτόν, παρουσιάζουν χρώμα το οποίο είναι τυπικά πορτοκαλί, αλλά μπορεί ανάλογα το μόριο, να κυμαίνεται από ερυθρό έως κίτρινο. Η ενέργεια που απορροφούν, μεταφέρεται στις χλωροφύλλες και γι' αυτό συμπεριλαμβάνονται στις βοηθητικές χρωστικές. Στα καρροτενοειδή περιλαμβάνονται τα καρροτένια και οι ξανθοφύλλες. Ορισμένα καρροτενοειδή και ειδικά ορισμένες ξανθοφύλλες συμμετέχουν στην προστασία της φωτοσυνθετικής συσκευής από την πλεονάζουσα ηλιακή ακτινοβολία μέσω

του αποσβεστικού ή αντιοξειδωτικού ρόλου τους (Αϊβαλάκης κ.ά., 2005; Taiz και Zeiger, 2012).

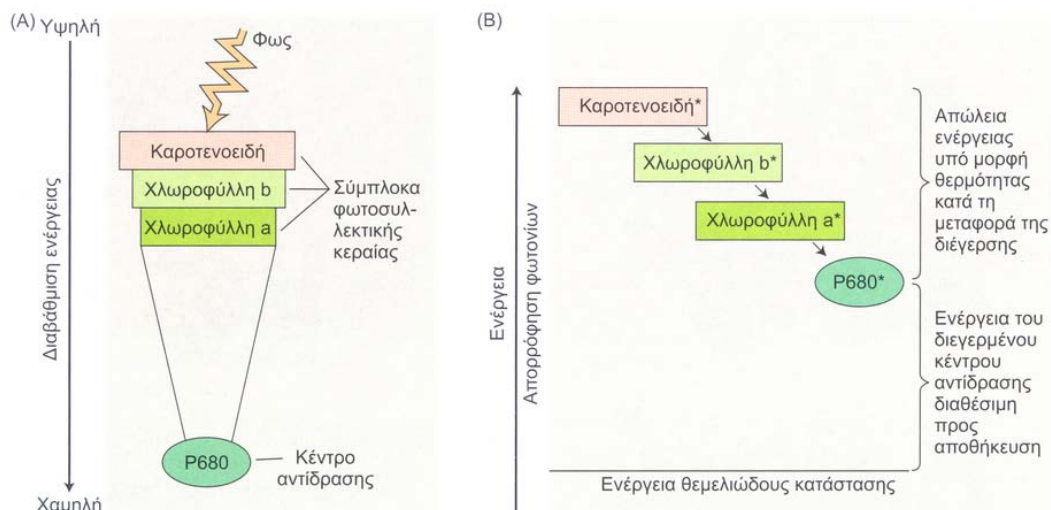


Εικόνα 7: Μοριακή δομή ορισμένων φωτοσυνθετικών χρωστικών. (Α) Οι χλωροφύλλες έχουν έναν πορφυρινικό δακτύλιο, με ένα άτομο μαγνησίου (Mg) και μία μακριά, υδρόφοβη υδρογοναθρακική ουρά, η οποία τις σταθεροποιεί στη φωτοσυνθετική μεμβράνη. Στον πορφυρινικό δακτύλιο λαμβάνουν χώρα οι αναδιατάξεις των ηλεκτρονίων, που συμβαίνουν κατά τη διέγερση της χλωροφύλλης, καθώς και των ασύζευκτων ηλεκτρονίων κατά την οξειδωση ή αναγωγή της. Οι διάφορες χλωροφύλλες διαφέρουν μεταξύ τους κυρίως στις υποκαταστάσεις των δακτυλίων και στο πρότυπο εναλλαγής των διπλών δεσμών. (Β) Τα καρτενοειδή είναι γραμμικά πολυένια, τα οποία λειτουργούν ως χρωστικές της φωτοσυλλεκτικής κεραίας και ως προστατευτικοί παράγοντες (Taiz και Zeiger, 2012).

II.1.2 Φωτοσυλλεκτική κεραία

Οι βοηθητικές φωτοσυνθετικές χρωστικές (χλωροφύλλη α εκτός κέντρου αντίδρασης των φωτοσυστημάτων, χλωροφύλλη β και καρτενοειδή) συμμετέχουν στη δομή ενός ιδιαίτερου μεγαλομοριακού

συμπλόκου που είναι υπεύθυνο για τη φωτοσυλλογή και ονομάζεται κεραία φωτοσυλλογής (Light Harvesting Complex, LHC). Οι κεραίες παγιδεύουν και οδηγούν σταδιακά την ενέργεια διέγερσης των μορίων των χρωστικών στο κέντρο αντίδρασης κάθε φωτοσυστήματος (εικόνα 8). Οι κεραίες φωτοσυλλογής είναι συνδεδεμένες με τις μεμβράνες των θυλακοειδών και σχετίζονται λειτουργικά με τα φωτοσυστήματα. Στη φωτοσυνθετική συσκευή διακρίνονται δύο τύποι φωτοσυστημάτων, το φωτοσύστημα I (PSI) και το φωτοσύστημα II (PSII). Κάθε φωτοσύστημα διαθέτει την αντίστοιχη κεραία φωτοσυλλογής αν και η συσχέτιση αυτή δεν είναι απόλυτη καθώς υπόκειται σε βραχυπρόθεσμη (λειτουργική) και μακροπρόθεσμη ρύθμιση ως στοιχείο εγκλιματισμού. Τυπικά ωστόσο θεωρείται πως το LCHI τροφοδοτεί με ενέργεια το PSI και το LCHII το PSII. Λόγω της ύπαρξης των κεραιών φωτοσυλλογής, το κέντρο αντίδρασης κάθε φωτοσυστήματος μπορεί να δεχθεί ενέργεια η οποία έχει απορροφηθεί από οποιοδήποτε από τα πολλά μόρια χρωστικών που αυτή διαθέτει, σχεδιασμός ο οποίος αυξάνει κατακόρυφα την αποδοτικότητα της φωτοσυνθετικής συσκευής ανά φωτοσύστημα. Οι χρωστικές είναι διευθετημένες με τέτοιο τρόπο στη φωτοσυλλεκτική κεραία, ώστε τα μέγιστα απορρόφησής τους να μετατοπίζονται σταδιακά προς μεγαλύτερα μήκη κύματος, συγκεκριμένα προς το ερυθρό για τις χρωστικές που βρίσκονται πλησιέστερα στο κέντρο αντίδρασης. Αυτό σημαίνει πως οι χρωστικές που βρίσκονται πιο μακριά από το κέντρο αντίδρασης θα έχουν μεγαλύτερη ενέργεια διέγερσης και άρα θα είναι και πιο ασταθείς από τις χρωστικές που βρίσκονται πιο κοντά στο κέντρο αντίδρασης, με αποτέλεσμα, αφενός να αυξάνεται το εύρος του φάσματος δράσης της φωτοσύνθεσης και αφετέρου να ευνοείται η μεταφορά ενέργειας προς το κέντρο αντίδρασης. Έτσι, πλησιέστερα στο κέντρο αντίδρασης βρίσκεται η χλωροφύλλη *a* που χαρακτηρίζεται από μέγιστο απορρόφησης στα 670 nm. Λίγο πιο μακριά βρίσκεται η χλωροφύλλη *b* με μέγιστο απορρόφησης στα 650 nm και η πιο απομακρυσμένες χρωστικές είναι τα καροτενοειδή που απορροφούν μέγιστα περί τα 500 nm. Όταν η διέγερση μεταφέρεται από τις πιο απομακρυσμένες χρωστικές στις πιο κοντινές, η ενεργειακή διαφορά της διέγερσης μεταξύ μιας κατηγορίας χρωστικής και της επόμενης της χάνεται στο περιβάλλον ως θερμότητα (Taiz και Zeiger, 2012).

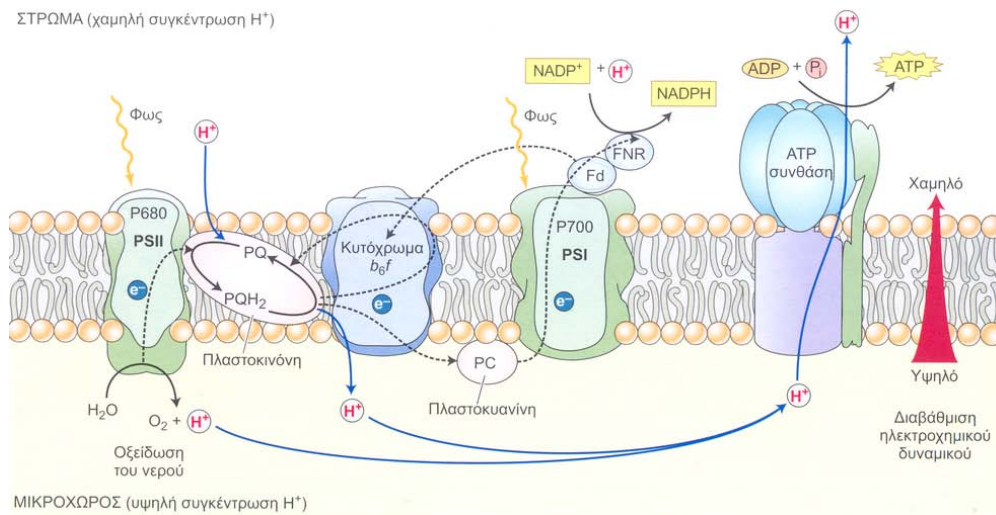


Εικόνα 8: Διοχέτευση της διέγερσης από το σύστημα της κεραίας προς το κέντρο αντίδρασης. (A) Η ενέργεια διέγερσης των χρωστικών αυξάνει αυξανόμενης της απόστασης από το κέντρο αντίδρασης. Αυτό σημαίνει ότι οι χρωστικές που βρίσκονται πλησιέστερα στο κέντρο αντίδρασης έχουν χαμηλότερη ενέργεια από αυτές που είναι πιο απομακρυσμένες. Η ενεργειακή αυτή διαβάθμιση εξασφαλίζει ότι η μεταφορά της διέγερσης προς το κέντρο αντίδρασης ευνοείται ενεργειακά ενώ η οπισθόδρομη επαναφορά της στα περιφερειακά τμήματα της κεραίας όχι. (B) Με τη διαδικασία αυτή, ένα μέρος της ενέργειας χάνεται προς το περιβάλλον ως θερμότητα, ωστόσο, σε ιδανικές συνθήκες, σχεδόν όλες οι διεγέρσεις που απορροφώνται από την κεραία μπορούν να καταλήξουν στο κέντρο αντίδρασης. Οι αστερίσκοι υποδεικνύουν τις καταστάσεις διέγερσης (Taiz και Zeiger, 2012).

11.2 Φωτοσυλλογή και φωτεινές αντιδράσεις

Οι αντιδράσεις μετατροπής της ενέργειας από ηλιακή σε χημική πραγματοποιούνται από το PSII και το PSI. Με αυτή τη σειρά διατάσσονται στις μεμβράνες των θυλακοειδών των χλωροπλαστών και συνδέονται μεταξύ τους μέσω της αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων (εικόνα 9). Οι φωτοχημικές αντιδράσεις που λαμβάνουν χώρα με τη βοήθεια της ηλιακής ακτινοβολίας είναι κατά σειρά, η φωτόλυση του νερού, η συσσώρευση πρωτονίων στο μικροχώρο των θυλακοειδών των grana, η ροή ηλεκτρονίων από το PSII προς το PSI με τη μεσολάβηση διάφορων φορέων ηλεκτρονίων οι οποίοι εντοπίζονται μεταξύ των grana και της περιοχής που προβάλλει προς το στρώμα, η αναγωγή του NADP^+ στο PSI και η φωσφορυλίωση του ADP προς ATP μέσω ενός μεμβρανικού παράγοντα σύζευξης ο οποίος εκμεταλλεύεται το χημειοσμωτικό δυναμικό πρωτονίων

μεταξύ του μικροχώρου του θυλακοειδούς και του στρώματος. Το PSI εντοπίζεται στις μη αναδιπλούμενες περιοχές των θυλακοειδών και προβάλλει προς το στρώμα του χλωροπλάστη ενώ το PSII εντοπίζεται στα grana των θυλακοειδών. Η ασυμμετρία αυτή της φωτοσυνθετικής μεμβράνης δεν είναι τυχαία, καθώς συμβάλλει στη μεταφορά πρωτονίων από το στρώμα προς το μικροχώρο του θυλακοειδούς και αντίστροφα (Taiz και Zeiger, 2012).



Εικόνα 9: Η μεταφορά ηλεκτρονίων και πρωτονίων στη μεμβράνη του θυλακοειδούς διενεργείται κατά σειρά από τα πρωτεϊνικά σύμπλοκα PSII, *b₆f*, PSI και ATP συνθάση. Το νερό οξειδώνεται από το PSII και πρωτόνια απελευθερώνονται στο μικροχώρο. Το PSI ανάγει το NADPH σε NADP⁺ στο στρώμα. Όλα τα πρωτόνια διαχέονται προς την ATP συνθάση, όπου μετακινούμενα με τη διαβάθμιση του ηλεκτροχημικού δυναμικού, χρησιμοποιούνται για τη σύνθεση ATP στο στρώμα. Οι διακεκομμένες γραμμές παριστούν τη μεταφορά ηλεκτρονίων, ενώ οι συνεχείς γραμμές τη μετακίνηση πρωτονίων (Taiz και Zeiger, 2012).

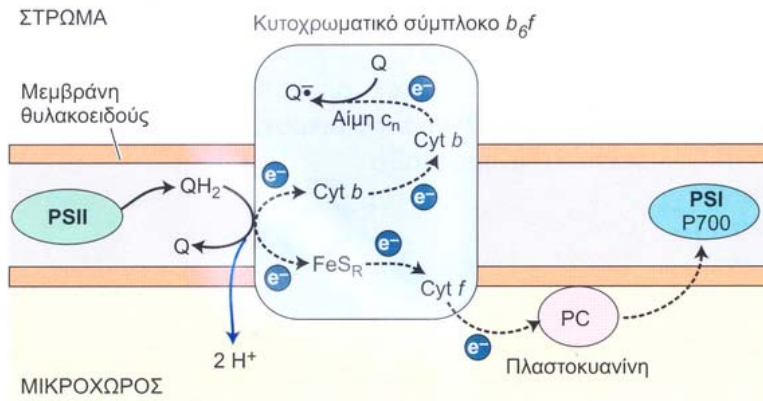
Το κέντρο αντίδρασης του PSII ονομάζεται P680 ενώ αυτό του PSI ονομάζεται P700, από τα μήκη κύματος των 680 nm και των 700 nm αντίστοιχα στα οποία εμφανίζουν μέγιστη απορρόφηση. Η απορρόφηση φωτονίου κατάλληλου μήκους κύματος ή η μεταφορά ενέργειας διέγερσης από τη φωτοσυλλεκτική κεραία σε κάθε φωτοσύστημα παρέχει την απαραίτητη ενέργεια για τη μεταφορά ενός ηλεκτρονίου και τον ιονισμό της χλωροφύλλης *a* του κέντρου αντίδρασης. Ο ιονισμός του P680, ή όπως αλλιώς ονομάζεται, ο διαχωρισμός φορτίου, παράγει σταδιακά, σε κύκλο με τέσσερα στάδια, ένα ισχυρό οξειδωτικό σώμα, παράγοντα του συμπλόκου φωτόλυσης του νερού. Το σώμα αυτό οξειδώνει (φωτολύει) σταδιακά δύο

μόρια νερού παράγοντας ένα μόριο μοριακού οξυγόνου, τέσσερα πρωτόνια τα οποία μεταφέρονται στο μικροχώρο του θυλακοειδούς και τέσσερα ηλεκτρόνια τα οποία ρέουν κατά μήκος της φωτοχημικής αλυσίδας από το PSII προς το PSI. Το σύμπλοκο φωτόλυσης του νερού είναι το μόνο, μέχρι στιγμής γνωστό βιοχημικό σύστημα που παράγει μοριακό οξυγόνο και αποτελεί την πηγή σχεδόν όλου του οξυγόνου της ατμόσφαιρας της Γης (Μπουράνης, 2007; Taiz και Zeiger, 2012).

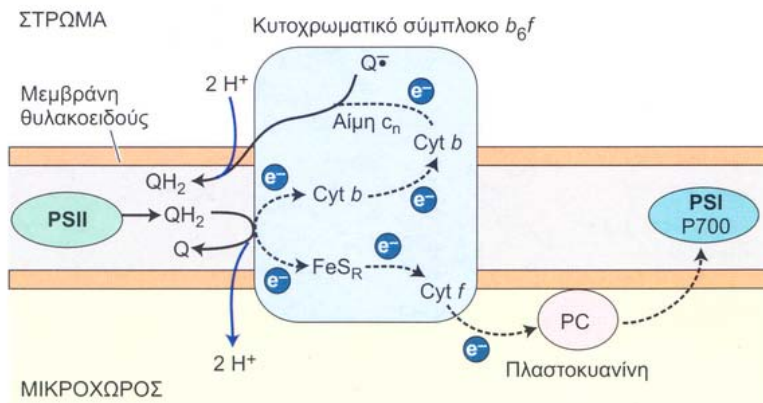
Αρχικά, τα ηλεκτρόνια της διεγερμένης χλωροφύλλης του PSII μεταφέρονται σε ένα μόριο φαιοφυτίνης. Η φαιοφυτίνη περιγράφεται ως μία χλωροφύλλη που το κεντρικό της μαγνήσιο έχει αντικατασταθεί από δύο μόρια υδρογόνου. Στη συνέχεια, από τη φαιοφυτίνη τα ηλεκτρόνια μεταφέρονται στις πλαστοκινόνες PQ_A και PQ_B , με διαδοχική σειρά (Okamura et al., 2000). Η PQ_B λαμβάνει δύο ηλεκτρόνια και ανάγεται. Στη συνέχεια, λαμβάνει δύο πρωτόνια από το στρώμα και μεταπίπτει στην πλαστοϋδροκινόνη. Η πλαστοϋδροκινόνη διαχέεται εύκολα στο εσωτερικό της μεμβράνης των θυλακοειδών και μεταφέρει τα δύο πρωτόνια στο μικροχώρο του θυλακοειδούς και τα δύο ηλεκτρόνια στο κυτοχρωματικό σύμπλοκο b_6f .

Τα σύμπλοκα κυτοχρωμάτων b_6f εντοπίζονται μεταξύ του PSII και του PSI στη φωτοσυνθετική μεμβράνη των θυλακοειδών συμμετέχοντας στη φωτοσυνθετική αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων. Είναι ομοιόμορφα κατανομημένα μεταξύ των grana και των θυλακοειδών του στρώματος. Περιέχουν ομάδες αίμης, δύο τύπου b (Cyt b) και μία τύπου c (Cyt f), μία σιδηρούχο πρωτεΐνη Rieske (FeSR), καθώς και μία πρόσθετη ομάδα αίμης (αίμη c_n), μία χλωροφύλλη και ένα καρτενοειδές. Το ένα εκ των δύο ηλεκτρονίων που παρέχεται στο σύμπλοκο αυτό από την πλαστοϋδροκινόνη, συμμετέχει στη γραμμική ροή της φωτοσυνθετικής αλυσίδας (εικόνα 10). Μέσα στο κυτοχρωματικό σύμπλοκο, μεταφέρεται αρχικά στη σιδηρούχο πρωτεΐνη και στη συνέχεια στο κυτόχρωμα f . Η πλαστοκυανίνη, μία υδατοδιαλυτή πρωτεΐνη μικρού μοριακού βάρους, λαμβάνει το ηλεκτρόνιο από το κυτόχρωμα f του κυτοχρωματικού συμπλόκου b_6f και το μεταφέρει στο κέντρο αντίδρασης του PSI, το P700.

(A) Οξειδωση πρώτου μορίου QH₂



(B) Οξειδωση δεύτερου μορίου QH₂



Εικόνα 10: Ο μηχανισμός μεταφοράς ηλεκτρονίων και πρωτονίων στο σύμπλοκο κυτοχρωμάτων *b₆f* (Taiz and Zeiger, 2012).

Το PSI, εκμεταλλευόμενο την ενέργεια της ηλιακής ακτινοβολίας που απορροφάται από το LCHI, μεταφέρει ηλεκτρόνια στη φερρεδοξίνη (Fd). Η φερρεδοξίνη είναι μία μικρή σιδηρούχος πρωτεΐνη η οποία βρίσκεται στο στρώμα και είναι συνδεδεμένη με τη μεμβράνη του θυλακοειδούς. Από τη φερρεδοξίνη, τα ηλεκτρόνια περνούν στην αναγωγή του NADP⁺, ανάγοντάς το σε NADPH. Στο σημείο αυτό, ολοκληρώνεται η γραμμική ροή των ηλεκτρονίων, η οποία έχει ξεκινήσει με την οξείδωση του νερού. Τα πρωτόνια από την οξείδωση του νερού, συμβάλλουν επίσης και στη δημιουργία ηλεκτροχημικού δυναμικού και τελικά στο σχηματισμό του ATP, μέσω της χημειοσμωτικής σύνθεσης ATP. Η χημειοσμωτική σύνθεση του ATP προκύπτει από την εξεργονική απόσβεση του ηλεκτροχημικού δυναμικού πρωτονίων από το μικροχώρο προς το στρώμα. Συνολικά, οι αντλίες πρωτονίων στη φωτοσυνθετική αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων,

είναι δύο: η PQ_A , η οποία τα μεταφέρει από το στρώμα προς το μικροχώρο και η συνθετάση του ATP, που μεταφέρει πρωτόνια από το μικροχώρο προς το στρώμα του χλωροπλάστη. Η συνθετάση του ATP βρίσκεται στη μεμβράνη του θυλακοειδούς, είναι πρωτεϊνικό μόριο και λειτουργεί σαν αντλία πρωτονίων, μεταφέροντάς τα από το μικροχώρο, στο στρώμα. Ταυτόχρονα, προσθέτει μία φωσφορική ομάδα στο ADP, προς σχηματισμό του ATP. Η λειτουργία αυτή, ονομάζεται φωτοφωσφορυλίωση καθώς η ύπαρξη φωτός είναι απαραίτητη προϋπόθεση για την ανάπτυξη του ηλεκτροχημικού δυναμικού πρωτονίων και τελικά για τη σύνθεση του ATP.

Το δεύτερο ηλεκτρόνιο της πλαστοϋδροκινόνης, συμμετέχει σε μία κυκλική πορεία, η οποία έχει ως αποτέλεσμα το σχηματισμό πλαστοϋδροκινόνης από πλαστοημικινόνη, προσλαμβάνοντας δύο ακόμα πρωτόνια από το στρώμα (εικόνα 10). Μέσα στο κυτοχρωματικό σύμπλοκο, το ηλεκτρόνιο αυτό, περνά από τα δύο κυτοχρώματα b και την πρόσθετη ομάδα αίμης. Για κάθε δύο ηλεκτρόνια που φτάνουν στο P700, τέσσερα πρωτόνια μετακινούνται μέσω της μεμβράνης προς τον μικροχώρο.

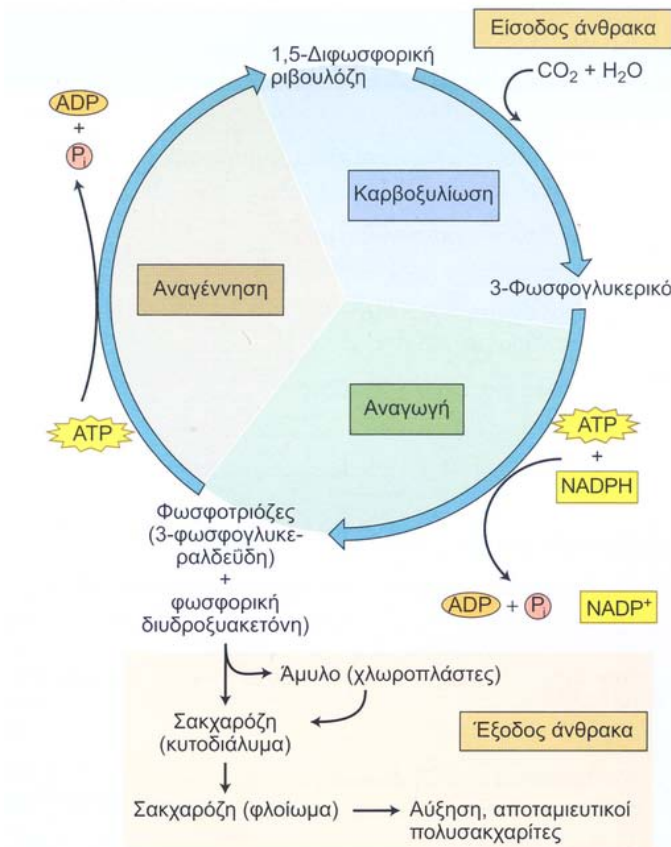
Κυκλική ροή ηλεκτρονίων συμβαίνει επίσης και στο PSI, όπου από το PSI και μέσω της πλαστοϋδροκινόνης και του συμπλόκου b_6f , τα ηλεκτρόνια καταλήγουν στο P700. Η κυκλική ροή προκαλεί άντληση πρωτονίων από το στρώμα του χλωροπλάστη, για το σχηματισμό μόνο ATP και όχι NADPH, ανεξάρτητα από την οξειδωση του νερού. Η λειτουργία αυτή επιτελείται στις περιπτώσεις αυξημένης ζήτησης ATP (Μπουράνης, 2007; Taiz και Zeiger, 2012).

11.3 Σκοτεινές αντιδράσεις

Κατά τις σκοτεινές αντιδράσεις, ή αντιδράσεις αναγωγής του άνθρακα, παρέχεται ενέργεια από τα προϊόντα των φωτεινών αντιδράσεων (ATP και NADPH), για την αναγωγή του ατμοσφαιρικού CO_2 προς υδατανθρακικές μονάδες. Σε αντίθεση με τις φωτεινές αντιδράσεις που πραγματοποιούνται στα grana των θυλακοειδών, οι σκοτεινές αντιδράσεις πραγματοποιούνται στο στρώμα των χλωροπλάστων.

Η πιο σημαντική πορεία για την αναγωγή του CO_2 σε χρήσιμες για το φυτό οργανικές ουσίες πραγματοποιείται μέσω κυκλικών αντιδράσεων. Το σύνολο αυτών, ονομάζεται κύκλος Calvin. Το CO_2 που βρίσκεται διαλυμένο στην υδατική φάση του στρώματος του χλωροπλάστη, δεσμεύεται από το

μηχανισμό του κύκλου Calvin προς παραγωγή των φωσφοροτριωζών. Κατά τον κύκλο Calvin διακρίνονται τρία στάδια: η καρβοξυλίωση ενός μορίου-δέκτη, η αναγωγή της καρβοξυ-ομάδας και η αναγέννηση του μορίου-δέκτη (εικόνα 11).



Εικόνα 11: Τα τρία στάδια του κύκλου Calvin (Taiz και Zeiger, 2012)

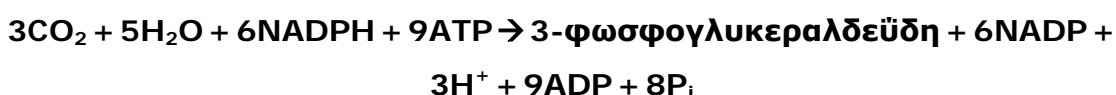
Στο πρώτο στάδιο, το μόριο-δέκτης του CO_2 , δηλαδή η 1,5-διφωσφορική ριβουλόζη, καρβοξυλιώνεται αντιδρώντας με ένα μόριο CO_2 και ένα μόριο νερού. Αρχικά, αποσπάται ένα H^+ από την 1,5-διφωσφορική ριβουλόζη και αυτή καθίσταται ασταθής. Η προσθήκη CO_2 σε αυτήν την ασταθή μορφή, προκαλεί το σχηματισμό της 1,5-διφωσφο-2-καρβοξυ-3-κετοαραβινιτόλης. Η προσθήκη ενός μορίου νερού σε αυτό το μόριο οδηγεί στο σχηματισμό δύο μορίων του 3-φωσφογλυκερικού οξέος. Η αντίδραση καταλύεται από το ένζυμο καρβοξυλάση / οξυγονάση της 1,5-διφωσφορικής ριβουλόζης (rubisco; Taiz και Zeiger, 2012).

Η σημασία της rubisco είναι θεμελιώδης, καθώς αποτελεί την αφθονότερη και ιδιαίτερα σημαντική πρωτεΐνη σε επίπεδο βιόσφαιρας. Έχει το σημαντικότερο ρόλο στην αφομοίωση του CO_2 αλλά και στη διαμόρφωση της σύστασης της ατμόσφαιρας του πλανήτη και η συγκέντρωσή της στα φύλλα μπορεί να φτάσει το 30 έως και 50% της ολικής πρωτεΐνης. Το μόριο

της rubisco αποτελείται από 8 μικρές και 8 μεγάλες υπομονάδες και έχει μοριακό βάρος 500 kDa. Οι μικρές υπομονάδες κωδικοποιούνται από το DNA του πυρήνα, ενώ οι 8 μεγάλες από το DNA του χλωροπλάστη (Αϊβαλάκης κ.ά., 2005).

Κατά το στάδιο της αναγωγής, το 3-φωσφογλυκερικό οξύ της καρβοξυλίωσης ανάγεται σε 3-φωσφογλυκεραλδεΐδη και φωσφορική διυδροξυακετόνη, χρησιμοποιώντας διαδοχικά το ATP και το NADPH που σχηματίστηκαν κατά τις φωτεινές αντιδράσεις. Οι δύο αντιδράσεις καταλύονται από τα ένζυμα 3-φωσφογλυκερική κινάση και NADP-3-φωσφογλυκεραλδεΐδη αντίστοιχα.

Το τρίτο και τελευταίο στάδιο του μηχανισμού του κύκλου Calvin, αφορά την αναγέννηση του αρχικού μορίου–υποδοχέα του CO₂, της 1,5-διφωσφορικής ριβουλόζης, ώστε να επαναληφθεί ο κύκλος της αφομοίωσης του ατμοσφαιρικού CO₂. Συνολικά, τρεις επαναλήψεις του κύκλου Calvin έχουν ως αποτέλεσμα την παραγωγή ενός επιπλέον μορίου 3-φωσφογλυκεραλδεΐδης το οποίο αποτελεί την καθαρή παραγωγή μιας φωσφοροτριόζης και την προσθήκη οργανικού άνθρακα στον μεταβολισμό του φυτού. Συνολικά, για να παραχθεί ένα μόριο φωσφοροτριόζης από τρία μόρια CO₂, απαιτούνται εννέα μόρια ATP και 6 μόρια NADPH (Taiz και Zeiger, 2012):



11.3.1 Η ρύθμιση των ενζύμων του κύκλου

Ο κύκλος Calvin ρυθμίζεται από κατάλληλους μηχανισμούς, για τη σωστή χρήση της ενέργειας, έτσι ώστε κατά τη διάρκεια της φωτοπεριόδου να υπάρχουν διαθέσιμες οι απαραίτητες συγκεντρώσεις των ενδιάμεσων ουσιών και κατά τη διάρκεια της σκοτοπεριόδου να αδρανοποιείται ο κύκλος (Taiz και Zeiger, 2012). Οι ποσότητες των ενζύμων ρυθμίζονται μέσω της γονιδιακής έκφρασης η οποία με τη σειρά της τροποποιείται από το φως μέσω ειδικών φωτοδεκτών (Neff et al., 2000). Για το συντονισμό της έκφρασης των γονιδίων του πυρήνα και της έκφρασης των χλωροπλαστικών γονιδίων, τα προϊόντα των πυρηνικών γονιδίων ελέγχουν τη μεταγραφή και μετάφραση των χλωροπλαστικών γονιδίων. Πέρα από τη

γονιδιακή ρύθμιση, το φως ρυθμίζει και με άλλους τρόπους τα ένζυμα του κύκλου (Taiz και Zeiger, 2012).

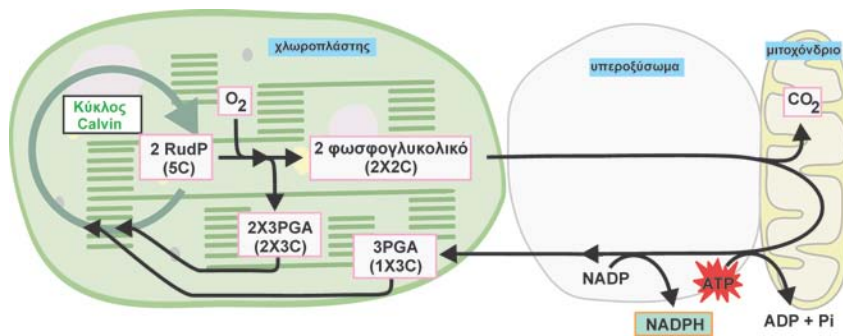
Το CO₂ έχει διπλό ρόλο, καθώς αφενός αποτελεί το υπόστρωμα για την καρβοξυλίωση, το πρώτο στάδιο του κύκλου Calvin, αφετέρου λειτουργεί και ως ρυθμιστής της rubisco, μετατρέποντάς την από την αδρανή της μορφή στη δραστική αντιδρώντας με την αμινομάδα της λυσίνης που βρίσκεται στο ενεργό της κέντρο (Wolosiuk et al., 1993). Το προϊόν δεσμεύει με γρήγορο ρυθμό Mg²⁺, καθώς είναι αρνητικά φορτισμένο και το ένζυμο ενεργοποιείται. Στο σημείο αυτό, το CO₂ δρα ως υπόστρωμα, προσδένεται στο ενεργό κέντρο της rubisco και αντιδρά με την 1,5-διφωσφορική ριβουλόζη. Η αύξηση της συγκέντρωσης του Mg²⁺ στο στρώμα προκαλεί αύξηση του pH, με αποτέλεσμα να ευνοείται η ενεργοποίηση του ενζύμου κατά τη διάρκεια της φωτοπεριόδου.

Κατά τη διάρκεια της φωτοπεριόδου, υφίσταται ροή πρωτονίων από το στρώμα προς το εσωτερικό των θυλακοειδών, ενώ ιόντα μαγνησίου Mg⁺ ρέουν προς την αντίθετη κατεύθυνση. Έτσι, το pH του στρώματος αυξάνεται με την ύπαρξη φωτός με αποτέλεσμα την ενεργοποίηση των ενζύμων του κύκλου Calvin, καθώς αρκετά από τα ένζυμα που συμμετέχουν στις κυκλικές αντιδράσεις αναγωγής του CO₂, απαιτούν Mg²⁺ για τη δράση τους (Taiz και Zeiger, 2012).

11.3.2 Φωτοαναπνοή

Κάτω από ορισμένες συνθήκες οι οποίες οδηγούν στη μείωση της μερικής πίεσης του CO₂ στο στρώμα του χλωροπλάστη, η rubisco μπορεί να λειτουργήσει σημαντικά ως οξυγενάση παράλληλα με τη δράση της ως καρβοξυλάση της 1,5-διφωσφορικής ριβουλόζης. Στις περιπτώσεις αυτές η σημαντική δραστικότητα οξυγενάσης οφείλεται στη μεγάλη διαφορά των μερικών πιέσεων CO₂ και O₂. Η διπλή δραστικότητα της rubisco οφείλεται στο γεγονός ότι το ενεργό της κέντρο μπορεί να λάβει ως υπόστρωμα O₂, πέρα από CO₂ και να οξειδώσει το δέκτη του CO₂, δηλαδή την 1,5-διφωσφορική ριβουλόζη. Ο λόγος για τον οποίο συνήθως η δραστικότητα οξυγενάσης είναι χαμηλότερη παρόλο που η μερική πίεση του O₂ είναι αρκετά υψηλότερη αυτής του CO₂ είναι η πολύ υψηλότερη εξειδίκευση της rubisco για το δεύτερο υπόστρωμα από ότι για το πρώτο. Κατά την οξείδωσή της, η 1,5-διφωσφορική ριβουλόζη διασπάται και παράγεται ένα

μόριο φωσφορογλυκολικού οξέος, το οποίο μετά από σειρά αντιδράσεων, εισέρχεται στον κύκλο Calvin ως 3-φωσφορογλυκερινικό οξύ και ένα μόριο 3-φωσφορογλυκερινικού οξέος, το οποίο εισάγεται κατευθείαν στον κύκλο Calvin. Στις αντιδράσεις του φωσφορογλυκολικού οξέος συμμετέχουν κι άλλα οργανίδια πέρα από το χλωροπλάστη, όπως μιτοχόνδρια και υπεροξυσώματα (εικόνα 12).



Εικόνα 12: Η πορεία των βιοχημικών αντιδράσεων της φωτοαναπνοής (Αίβαλάκις κ.ά., 2005)

Κατά τη φωτοαναπνοή παρατηρείται κατανάλωση O_2 και έκλυση CO_2 , όπως και στην αναπνοή. Αντίθετα όμως με την αναπνοή, στη φωτοαναπνοή δεν παράγεται χημική ενέργεια (ATP και NADPH) αλλά αντίθετα καταναλώνεται ενέργεια, δύο μόρια $NADH_2$ και ένα μόριο ATP, για την επαναφορά του φωσφορογλυκολικού οξέος στον κύκλο Calvin. Για κάθε τέσσερα μόρια άνθρακα που αποσπώνται από τον κύκλο Calvin, λόγω της οξειδωσίας της 1,5-διφωσφορικής ριβουλόζης, τα τρία επαναισέρχονται στον κύκλο, ως 3-φωσφογλυκερινικό οξύ και το τέταρτο εκλύεται στην ατμόσφαιρα με τη μορφή CO_2 .

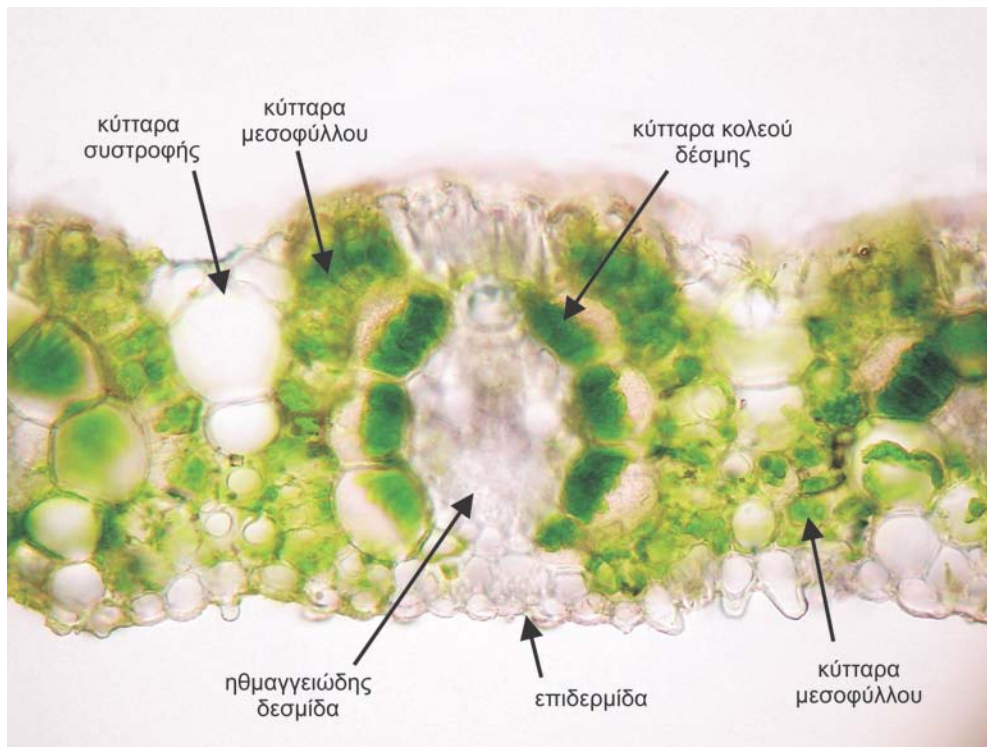
Η ένταση της φωτοαναπνοής εξαρτάται από παράγοντες όπως το είδος του φυτού, τη θερμοκρασία και την ένταση της φωτεινής ακτινοβολίας. Ο σημαντικότερος όμως παράγοντας, είναι η αναλογία των μερικών πιέσεων CO_2 / O_2 στο στρώμα του χλωροπλάστη, στο περιβάλλον της δράσης της rubisco. Όταν η συγκέντρωση του O_2 είναι υψηλή και η συγκέντρωση του CO_2 χαμηλή, τότε η ποσότητα του άνθρακα που εκτρέπεται από τον κύκλο Calvin, με την οξειδωσία της 1,5-διφωσφορικής ριβουλόζης, φτάνει το 30%. Αυτές οι απώλειες σε CO_2 είναι δυνατό να αυξηθούν περαιτέρω κάτω από συνθήκες έλλειψης νερού, όπου τα στόματα είναι κλειστά η τροφοδοσία των φωτοσυνθετικών κυττάρων με CO_2 από την ατμόσφαιρα περιορίζεται.

Η δράση της rubisco ως οξυγενάση (κατά τη φωτοαναπνοή), ανταγωνίζεται τη δράση της ως καρβοξυλάση (κατά τη φωτοσύνθεση), καθώς κατά τη φωτοαναπνοή, υπάρχουν μεγάλες απώλειες του διαθέσιμου ανόργανου άνθρακα που έχει καθηλωθεί από τον κύκλο Calvin. Ταυτόχρονα, η φωτοαναπνοή έχει φωτοπροστατευτικό ρόλο, κάτω από αντίξοες συνθήκες, καθώς και σε περιπτώσεις υπερφόρτωσης της φωτοσυνθετικής συσκευής με συσσωρευμένη ενέργεια (Αϊβαλάκης κ.ά., 2005; Taiz και Zeiger, 2012).

11.3.3 C₄ φωτοσύνθεση

Αρκετοί φυτικοί οργανισμοί διαθέτουν μηχανισμούς συγκέντρωσης του CO₂. Οι μηχανισμοί αυτοί αυξάνουν την αναλογία CO₂ / O₂ στο ενεργό κέντρο της rubisco, ευνοώντας τη δράση της ως καρβοξυλάση και αναστέλλοντας τη λειτουργία της φωτοαναπνοής (Maroco et al., 1998). Οι μηχανισμοί αυτοί είναι ο μεταβολισμός C₄ και ο μεταβολισμός οξέων τύπου Crassulaceae.

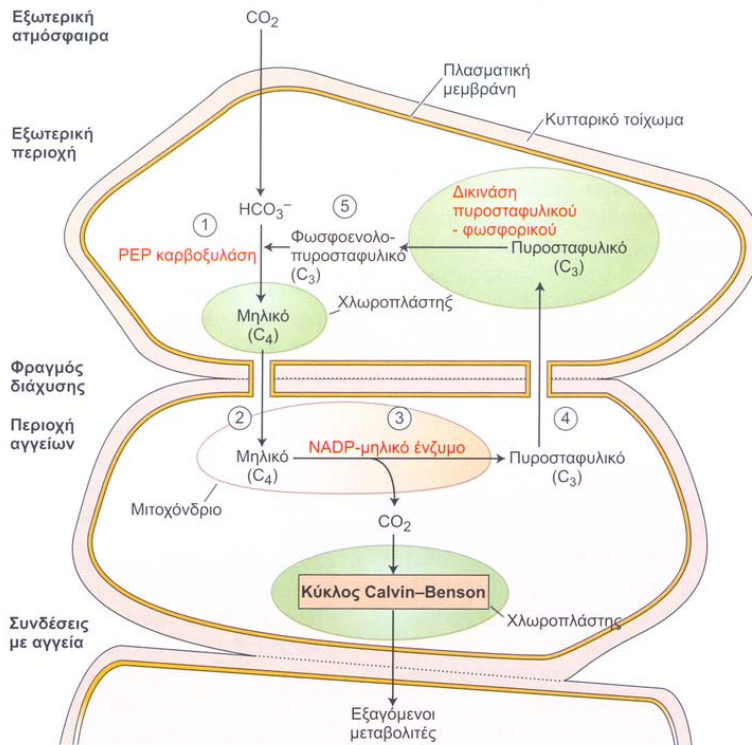
Η C₄ μεταβολική οδός είναι μία σειρά κυκλικών αντιδράσεων που λειτουργεί σε συνεργασία με τον κύκλο Calvin (εικόνα 14). Πραγματοποιείται στα φύλλα που διαθέτουν ανατομία τύπου Kranz (εικόνα 13), στα οποία εντοπίζονται δύο είδη φωτοσυνθετικών κυττάρων, σε αντίθεση με τα φύλλα των C₃ φυτών όπου παρατηρείται μόνο το μεσόφυλλο. Τα δύο είδη φωτοσυνθετικών κυττάρων εντοπίζονται σε διαφορετικά σημεία του φύλλου. Το πρώτο είδος είναι τα κύτταρα του μεσόφυλλου, ενώ το δεύτερο είναι τα κύτταρα του δεσμικού κολεού της ηθμαγγειώδους δεσμίδας. Τα κύτταρα του κολεού είναι μεγάλα, με παχιά κυτταρικά τοιχώματα και διαθέτουν χλωροπλάστες, σε αντίθεση με τα κύτταρα του κολεού των C₃ φυτών, που δε διαθέτουν χλωροπλάστες και δε συμμετέχουν στη φωτοσύνθεση. Ακόμα, τα κύτταρα του κολεού συνδέονται στενά με τα κύτταρα του μεσόφυλλου μέσω των πλασμοδεσμών, κάτι το οποίο είναι απαραίτητο για τη διεξαγωγή της C₄ φωτοσύνθεσης. Το μεσόφυλλο των C₄ φυτών δε διακρίνεται σε δρυφρακτοειδές και σπογγώδες παρέγχυμα. Οι χλωροπλάστες των κυττάρων του κολεού συνήθως δε διαθέτουν grana, αλλά μόνο θυλακοειδή στρώματος. Επίσης, τα κύτταρα του κολεού διαθέτουν πολλά υπεροξυσώματα και μιτοχόνδρια, οργανίδια απαραίτητα για τον C₄ μεταβολισμό.



Εικόνα 13: Εγκάρσια τομή φύλλου του C_4 φυτού *Cynodon dactylon*. Είναι εμφανής η ύπαρξη ανατομίας τύπου *Kranz*, με τα χαρακτηριστικά ευμεγέθη κύτταρα του κολεού της δέσμης τα οποία είναι πράσινα, λόγω της παρουσίας χλωροπλαστών (Αίβαλακис κ.ά.,2005).

Η ύπαρξη των δύο τύπων φωτοσυνθετικών κυττάρων, εξασφαλίζει το χωρικό διαχωρισμό των ενζύμων. Η PEP καρβοξυλάση, το πρώτο ένζυμο με το οποίο ξεκινάει η C_4 φωτοσύνθεση, υπάρχει μόνο στα κύτταρα του μεσόφυλλου και η rubisco, μόνο στα κύτταρα του κολεού. Η διαμερισματοποίηση των ενζύμων έχει ως αποτέλεσμα το ατμοσφαιρικό CO_2 να καθιλώνεται στα κύτταρα του μεσόφυλλου, να ανάγεται στα κύτταρα του κολεού, μέσω του κύκλου Calvin και να εξάγεται προς το φλοιώμα. Η C_4 οδός πραγματοποιείται σε τέσσερα στάδια, την καρβοξυλίωση, τη μεταφορά μεταβολιτών, την αποκαρβοξυλίωση και επαναδέσμευση του CO_2 στον κύκλο Calvin και την αναγέννηση του δέκτη. Κατά το πρώτο στάδιο, το CO_2 καρβοξυλιώνει το μόριο – υποδοχέα, το φωσφοενολοπυροσταφυλικό οξύ και το πρώτο προϊόν της C_4 οδού, είναι ένα μόριο οξαλοξικού οξέος. Η πρώτη αντίδραση πραγματοποιείται στο μεσόφυλλο και καταλύεται από το ένζυμο PEP καρβοξυλάση. Στο δεύτερο στάδιο γίνεται η μεταφορά των οξέων με τέσσερα άτομα άνθρακα στα κύτταρα του κολεού της δέσμης που περιβάλλουν την ηθμαγγειώδη δεσμίδα. Στο τρίτο στάδιο γίνεται

αποκαρβοξυλίωση των οξέων που προηγουμένως μεταφέρθηκαν στον κολεό και παραγωγή CO_2 , το οποίο ανάγεται προς υδαάνθρακες, μέσω του κύκλου Calvin. Στη συνέχεια γίνεται μεταφορά των προϊόντων της αποκαρβοξυλίωσης, προς τα κύτταρα του μεσόφυλλου. Κατά το τέταρτο στάδιο γίνεται η αναγέννηση του υποδοχέα των ανιόντων του CO_2 (HCO_3^-) (Αϊβαλάκης κ.ά., 2005; Taiz και Zeiger, 2012).

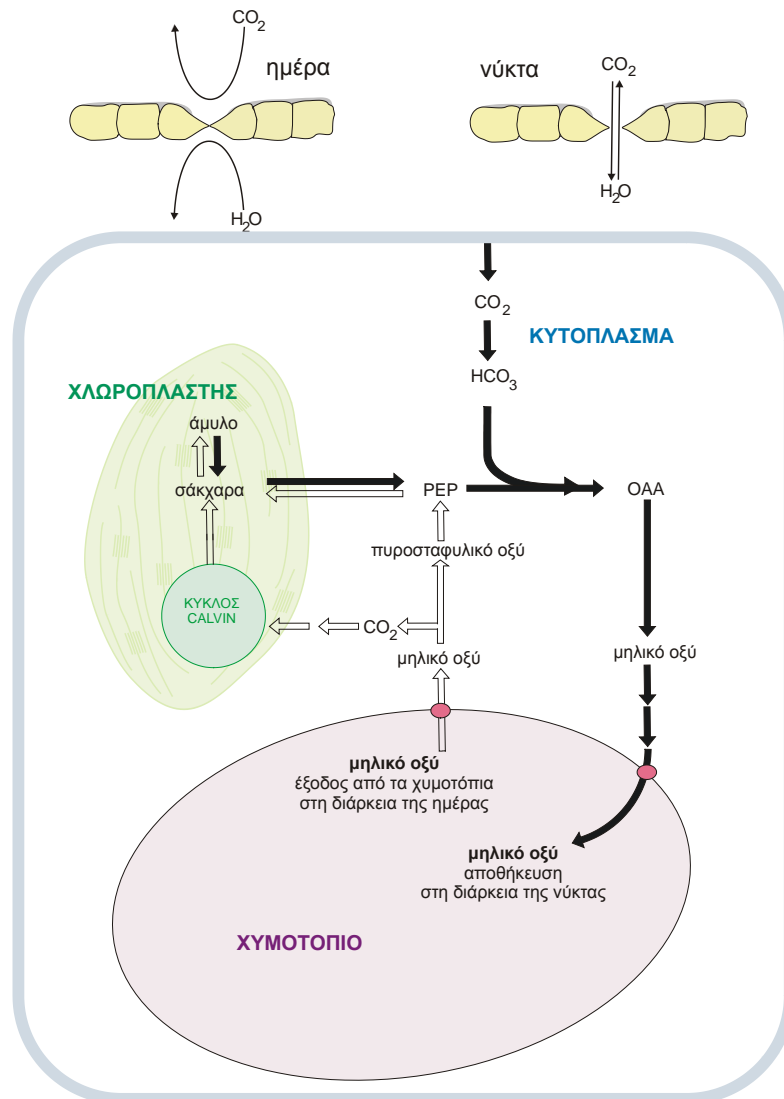


Εικόνα 14: Ο φωτοσυνθετικός κύκλος C_4 αποτελείται από πέντε διαφορετικά στάδια που συμβαίνουν σε δύο διαφορετικά διαμερίσματα (Taiz και Zeiger, 2012).

11.3.4 Μεταβολισμός οξέων τύπου *Crassulaceae* (CAM)

Ο μηχανισμός αυτός συγκέντρωσης του ανόργανου άνθρακα, υιοθετήθηκε από φυτά που ζουν σε ξηρά περιβάλλοντα και δεσμεύει το CO_2 που παράγεται κατά την αναπνοή ή ατμοσφαιρικό CO_2 κατά τη διάρκεια της νύχτας. Τα φυτά που πραγματοποιούν το μεταβολισμό τύπου CAM δε διαθέτουν δύο τύπους φωτοσυνθετικών κυττάρων. Όλα τα στάδια της αφομοίωσης του CO_2 συμβαίνουν στο μεσόφυλλο, όμως διαχωρίζονται μεταξύ τους χρονικώς, σε μία προσπάθεια ελαχιστοποίησης των υδατικών απωλειών. Ο σχηματισμός των οξέων με τέσσερα άτομα άνθρακα, γίνεται τη νύχτα, ενώ η αποκαρβοξυλίωση και η αναγωγή του άνθρακα μέσω του κύκλου Calvin, γίνεται την ημέρα (εικόνα 15). Ο χρονικός διαχωρισμός των σταδίων οφείλεται στο γεγονός ότι τα στόματα των φυτών αυτών, παραμένουν κλειστά καθ' όλη τη διάρκεια της ημέρας και ανοίγουν κατά τις

νυχτερινές ώρες, όπου οι θερμοκρασίες είναι χαμηλές και δεν κινδυνεύουν από μεγάλες απώλειες νερού εξαιτίας της διαπνοής. Την ημέρα, το CO_2 που παράγεται από τα αποκαρβοξυλιωτικά ένζυμα, δε μπορεί να διαφύγει στην ατμόσφαιρα εφόσον τα στόματα είναι κλειστά. Έτσι, το κλείσιμο των στομάτων, όχι μόνο προστατεύει το φυτό από απώλειες νερού, αλλά συμβάλλει και στην ύπαρξη υψηλής συγκέντρωσης CO_2 , ευνοώντας τη δράση της rubisco ως καρβοξυλάση.



Εικόνα 15: Οι βιοχημικές αντιδράσεις που διαδραματίζονται στη διάρκεια της ημέρας (λευκά βέλη) και της νύκτας (μαύρα βέλη) στα φυτά CAM (Αϊβαλάκис κ.ά., 2005).

Ο μεταβολισμός τύπου CAM χωρίζεται σε τέσσερις φάσεις. Η πρώτη, αφορά τις νυχτερινές ώρες, όπου τα στόματα είναι ανοικτά και το CO_2 δεσμεύεται και αποθηκεύεται στα χυμοτόπια ως μηλικό. Η δεύτερη φάση, συμβαίνει νωρίς το πρωί και είναι μεταβατική, προετοιμάζοντας το

μεταβολισμό για την πραγματοποίηση της τρίτης φάσης. Κατά την τρίτη φάση, η οποία γίνεται την ημέρα, τα στόματα είναι κλειστά και ο άνθρακας που προέκυψε από την αποκαρβοξυλίωση του μηλικού, ανάγεται μέσω του κύκλου Calvin. Η τέταρτη φάση είναι επίσης μεταβατική, όπως και η δεύτερη, προετοιμάζοντας όμως το μεταβολισμό για την πρώτη φάση.

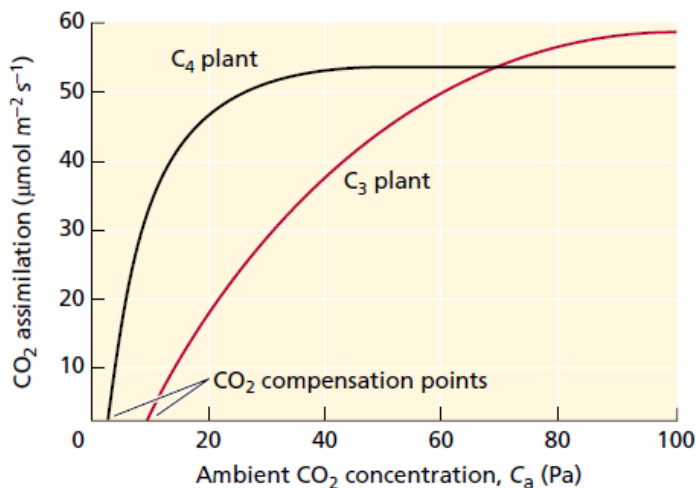
Τα φυτά που διαθέτουν μεταβολισμό τύπου CAM μπορούν να επιβιώνουν σε υψηλές συνθήκες ξηρασίας και να φωτοσυνθέτουν ικανοποιητικά βελτιώνοντας την καρβοξυλιωτική δράση της rubisco, χωρίς να υφίστανται τραγικές απώλειες νερού (Taiz και Zeiger, 2012).

III. Περιβαλλοντικοί παράγοντες που επηρεάζουν τη φωτοσύνθεση

Η φωτοσύνθεση επηρεάζεται άμεσα ή έμμεσα από το περιβάλλον των φύλλων, καθώς τα φυτά αποκρίνονται στις μεταβολές του περιβάλλοντός τους.

III.1 Συγκέντρωση διοξειδίου του άνθρακα

Το CO₂ βρίσκεται στην ατμόσφαιρα ως πολύ χαμηλής συγκέντρωσης συστατικό, περίπου στο 0,039%. Η μικρή συγκέντρωσή του στην ατμόσφαιρα, θέτει περιορισμούς στη φωτοσύνθεση των C₃ φυτών, καθώς είναι η πρώτη ύλη για τις αντιδράσεις αναγωγής του άνθρακα. Η τιμή της συγκέντρωσης του CO₂, κατά την οποία η φωτοσύνθεση εξισορροπείται με την αναπνοή, ονομάζεται σημείο αντιστάθμισης του CO₂ (εικόνα 16). Στο σημείο αυτό, η καθαρή αφομοίωση του CO₂ είναι μηδέν. Στα C₃ φυτά, η τιμή της συγκέντρωσης του CO₂ στο σημείο αντιστάθμισης, κυμαίνεται μεταξύ 25 και 100 ppm CO₂.



Εικόνα 16: Η εξάρτηση της φωτοσύνθεσης από τη συγκέντρωση του CO₂ στους μεσοκυττάριους χώρους στην *Tidestromia oblongifolia*, ένα φυτό C₄ της Αριζόνας και στη *Larrea divaricata*, ένα φυτό C₃. Η φωτοσυνθετική απόδοση καταγράφεται σε σχέση με τις τιμές της μερικής πίεσης για το εσωτερικό των

φύλλων. Η τιμή της μερικής πίεσης του CO₂ στην οποία η απόδοση δέσμευσής του είναι μηδέν, ονομάζεται σημείο αντιστάθμισης του CO₂ (Berry and Downton, 1982).

Στα C₃ φυτά, όταν η συγκέντρωση του CO₂ περάσει το σημείο αντιστάθμισης, τότε η φωτοσύνθεση αυξάνεται συνεχώς. Ο κορεσμός της φωτοσυνθετικής ταχύτητας υπό συνθήκες άπλετου φωτισμού επέρχεται σε πολύ μεγαλύτερες συγκεντρώσεις CO₂ από αυτές της ατμόσφαιρας και εξαρτάται από την ένταση της φωτοαναπνοής.

Στις υψηλές συγκεντρώσεις CO₂, το ύψος της φωτοσύνθεσης περιορίζεται από την ικανότητα αναγέννησης της 1,5-διφωσφορικής ριβουλόζης στον κύκλο Calvin, η οποία εξαρτάται από το ρυθμό ροής των ηλεκτρονίων στα φωτοσυστήματα I και II. Η φωτοσυνθετική ικανότητα ευνοείται από την αύξηση της συγκέντρωσης του CO₂, καθώς τότε προάγεται η δράση της rubisco ως καρβοξυλάση και όχι ως οξυγενάση.

Τα φύλλα ελέγχουν την αγωγιμότητα των στομάτων τους, με σκοπό τον έλεγχο της μερικής πίεσης του CO₂ στο εσωτερικό των φύλλων, ώστε αυτή να μην ξεπερνά από τη μία τα όρια που θέτει η ικανότητα καρβοξυλίωσης της rubisco και από την άλλη τα όρια που θέτει η ικανότητα αναγέννησης της 1,5-διφωσφορικής ριβουλόζης.

Στα C₄ φυτά, το σύστημα επαύξησης της συγκέντρωσης του CO₂, εξασφαλίζει μικρότερες ανάγκες στη συγκέντρωση της rubisco, για παρόμοιες τιμές φωτοσυνθετικής ταχύτητας με αυτή των C₃ φυτών. Ταυτόχρονα, τα C₄ φυτά διατηρούν υψηλή φωτοσυνθετική ικανότητα με χαμηλή συγκέντρωση CO₂ στους μεσοκυττάριους χώρους, άρα και με χαμηλή στοματική αγωγιμότητα. Το σημείο αντιστάθμισης του CO₂ για τα C₄ φυτά παίρνει πολύ χαμηλές έως και μηδενικές τιμές. Αυτό οφείλεται στο

γεγονός ότι συνήθως στα C₄ φυτά δεν παρατηρείται φωτοαναπνευστική δραστηριότητα.

Τα φυτά που διαθέτουν μεταβολισμό τύπου Crassulaceae (CAM), ανοίγουν τα στόματά τους τη νύχτα, σε αντίθεση με τα φυτά C₃ και C₄ που τα ανοίγουν την ημέρα. Τη νύχτα, το CO₂ εισέρχεται στα φύλλα των φυτών CAM και ενσωματώνεται σε φωσφοενολοπυροσταφυλικό και στη συνέχεια σε μηλικό. Ο λόγος απώλειας νερού προς αφομοίωση CO₂ είναι πολύ μικρότερος στα φυτά CAM απ' ό,τι στα C₃ και C₄, διότι τη νύχτα που τα φυτά CAM ανοίγουν τα στόματά τους, η ταχύτητα της διαπνοής είναι μικρή, εξαιτίας της υψηλής σχετικής υγρασίας της ατμόσφαιρας και της χαμηλής θερμοκρασίας.

Συμπερασματικά, η συγκέντρωση του CO₂ της ατμόσφαιρας, αποτελεί περιοριστικό παράγοντα για τα C₃ φυτά, όχι όμως και για τα C₄ και CAM (Αϊβαλάκης κ.ά., 2005; Taiz και Zeiger, 2012).

III.2 Θερμοκρασία

Οι αποκρίσεις της φωτοσύνθεσης στις θερμοκρασιακές μεταβολές, είναι πολύπλοκες, καθώς η θερμοκρασία επηρεάζει όλα τα στάδια της φωτοσύνθεσης. Σε ακραίες υψηλές ή και χαμηλές θερμοκρασίες καταστρέφεται η ακεραιότητα των μεμβρανών των χλωροπλαστών, εφόσον επηρεάζεται η δραστηριότητα των μεμβρανικών ενζύμων. Το φωτοσύστημα II επίσης, είναι ιδιαίτερα ευαίσθητο στις υψηλές θερμοκρασίες. Σε μη ακραίες τιμές, η φωτοσυνθετική ταχύτητα αυξάνεται με την αύξηση της θερμοκρασίας, μέχρι ενός σημείου, λόγω αύξησης της ενζυμικής ενεργότητας. Στο σημείο αυτό, η φωτοσύνθεση αποκρίνεται βέλτιστα στη θερμοκρασία και όλα τα στάδια λειτουργούν με απόλυτη ισορροπία. Πέραν αυτού του σημείου, η φωτοσυνθετική ταχύτητα μειώνεται.

Με την αύξηση της θερμοκρασίας αυξάνεται ο ρυθμός της δραστηριότητας οξυγενάσης της rubisco περισσότερο από την αύξηση του ρυθμού της δραστηριότητας καρβοξυλάσης λόγω μειωμένης ικανότητας διάκρισης των δύο υποστρωμάτων από το ενεργό κέντρο του ενζύμου (Ku & Edwards, 1978). Το γεγονός αυτό οδηγεί σε αυξημένους ρυθμούς φωτοαναπνοής στις υψηλές θερμοκρασίες. Ακόμα, οι αυξημένες θερμοκρασίες προκαλούν ελάττωση της συγκέντρωσης του CO₂, περισσότερο από όσο αυτής του O₂. Έτσι η απόκριση της φωτοσύνθεσης

στις υψηλές θερμοκρασίες εξαρτάται από το ρυθμό καρβοξυλίωσης της rubisco και από τη μείωση της χημικής της συγγένειας για το CO₂. Στις υψηλές θερμοκρασίες, η ενεργότητα της rubisco μειώνεται, καθώς επηρεάζεται η συνοδή πρωτεΐνη ενεργάση της rubisco.

Τα φύλλα των φυτών C₄ έχουν υψηλότερες βέλτιστες θερμοκρασίες από τα C₃ φυτά γεγονός το οποίο οφείλεται στο ότι το εσωτερικό των φύλλων των φυτών C₄ είναι κορεσμένο σε CO₂. Η βέλτιστη θερμοκρασία για κάθε είδος καθορίζεται από γενετικούς και περιβαλλοντικούς παράγοντες. Η ικανότητα απόκρισης των ειδών στις θερμοκρασιακές μεταβολές εκφράζει την ικανότητά τους να προσαρμόζονται στο περιβάλλον τους. Οι προσαρμογές αυτές, είναι σε μεγάλο βαθμό πλαστικές.

Σε αυξημένες θερμοκρασίες, πέραν του βέλτιστου σημείου, στα φυτά C₃ παρατηρείται αύξηση της φωτοαναπνοής, άρα και μείωση της φωτοσύνθεσης, λόγω απωλειών ενέργειας προς τη φωτοαναπνοή. Αντίθετα, στα φυτά C₄ όπου η φωτοαναπνευστική δραστηριότητα είναι περιορισμένη, η μείωση της φωτοσύνθεσης οφείλεται στις ενεργειακές απαιτήσεις του συστήματος με το οποίο αυξάνεται η συγκέντρωση του CO₂ στην περιοχή δράσης της rubisco (Αϊβαλάκης κ.ά., 2005; Taiz και Zeiger, 2012).

III.3 Η διαθεσιμότητα νερού στο περιβάλλον

Η μειωμένη διαθεσιμότητα νερού στο περιβάλλον προκαλεί το κλείσιμο των στομάτων με σκοπό την αποφυγή περαιτέρω απωλειών νερού μέσω της διαπνοής. Η φωτοσύνθεση επηρεάζεται από το κλείσιμο των στομάτων καθώς περιορίζεται η πρόσληψη του CO₂. Τα φυτά που διαθέτουν μεταβολισμό C₄ και τα φυτά CAM, αντιμετωπίζουν μικρότερη παρεμπόδιση της φωτοσυνθετικής λειτουργίας κάτω από συνθήκες έλλειψης νερού, εξαιτίας της ιδιαίτερης κατασκευής και λειτουργίας τους. Σχεδόν σε κάθε περίπτωση, τα φυτά C₄ και τα φυτά CAM παρουσιάζουν υψηλότερες τιμές του δείκτη αποδοτικότητας χρήσης νερού.

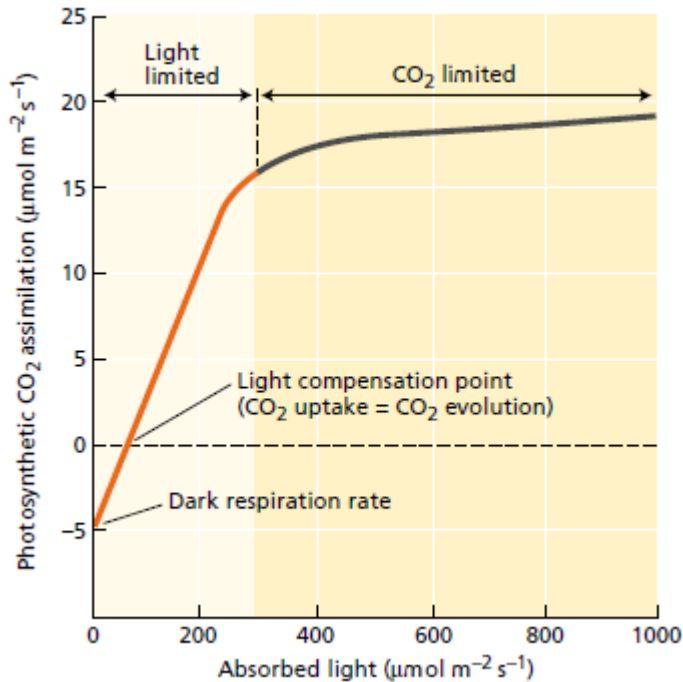
Σε συνθήκες σοβαρής έλλειψης νερού, το δυναμικό νερού του πρωτοπλάστη μειώνεται επιδρώντας άμεσα στη δομική και λειτουργική ακεραιότητα της φωτοσυνθετικής συσκευής. Η φωτοσύνθεση παρεμποδίζεται επίσης, από τη συσσώρευση ιόντων Mg²⁺ που παρατηρείται κάτω από αυτές τις συνθήκες. Τέλος, η φωτοσύνθεση αλλά και το σύνολο

του μεταβολισμού, υφίστανται οξειδωτική καταπόνηση λόγω συσσώρευσης ενεργών μορφών οξυγόνου ως αποτέλεσμα της παρατεταμένης υδατικής καταπόνησης (Καραμπουρνιώτης κ.ά., 2012).

III.4 Φωτεινή ακτινοβολία

Η ανάπτυξη των φυτών εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό από την ποσότητα και την ποιότητα της φωτεινής ακτινοβολίας. Η ένταση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας ανά μονάδα επιφάνειας, καθώς και η ποιότητα, δηλαδή η φασματική σύσταση της ακτινοβολίας που φτάνει στο μεσόφυλλο μπορεί να μεταβάλλεται λόγω του ανέμου, των νεφώσεων, τη θέση του φύλλου στην κόμη του φυτού κ.λπ. (Αϊβαλάκης κ.ά., 2005).

Η φωτοσυνθετική απόκριση στο φως περιγράφεται από την καμπύλη εξάρτησης της φωτοσύνθεσης από τις μεταβολές του φωτός (εικόνα 17). Σε συγκεκριμένη, χαμηλή τιμή της έντασης του φωτός, η καθαρή φωτοσύνθεση είναι μηδενική καθώς ο ρυθμός πρόσληψης του CO₂ μέσω της φωτοσύνθεσης ισούται με το ρυθμό έκλυσής του λόγω της αναπνοής. Το σημείο αυτό ονομάζεται σημείο αντιστάθμισης του φωτός. Σε εντάσεις χαμηλότερες του σημείου αντισταθμίσεως, η έκλυση του CO₂ λόγω αναπνοής είναι μεγαλύτερη από την απορρόφησή του. Περαιτέρω αύξηση της έντασης του φωτός και έως μια ανώτατη τιμή, προκαλεί γραμμική αύξηση της ταχύτητας φωτοσύνθεσης. Στο σκέλος αυτό της καμπύλης απόκρισης το φως αποτελεί περιοριστικό παράγοντα για τη φωτοσύνθεση. Από αυτήν την τιμή έντασης και πάνω, η φωτοσυνθετική ταχύτητα χαρακτηρίζεται ως μερικώς κορεσμένη καθώς περαιτέρω αύξηση της έντασης του φωτός δεν έχει το αναμενόμενο αποτέλεσμα στην ταχύτητα, ανάλογο με αυτό των χαμηλών εντάσεων. Σε αυτό το τμήμα της καμπύλης απόκρισης, η τροφοδοσία των φωτοσυνθετικών κυττάρων με CO₂ αρχίζει σταδιακά να γίνεται περισσότερο περιοριστική για τη φωτοσύνθεση σε σύγκριση με την ένταση της ακτινοβολίας. Έτσι, τα ένζυμα του κύκλου Calvin αδυνατούν να καταναλώσουν τα ATP και NADPH που παράγονται από τις φωτεινές αντιδράσεις. Στα C₄ φυτά, η φωτοσυνθετική ταχύτητα αυξάνεται αυξανόμενης της έντασης του φωτός έως συγκριτικά μεγαλύτερες τιμές έντασης συγκριτικά με τα C₃ φυτά λόγω απουσίας φωτοαναπνευστικής δραστηριότητας και του μηχανισμού επαύξησης της συγκέντρωσης του CO₂.



Εικόνα 17: Η εξάρτηση της φωτοσυνθετικής απόδοσης από την ένταση του φωτός σε ένα φυτό C_3 . Στο σκοτάδι παρατηρείται έκλυση CO_2 που οφείλεται στην αναπνοή. Στο σημείο αντιστάθμισης του φωτός, το CO_2 που δεσμεύεται με τη φωτοσύνθεση ισούται με αυτό που εκλύεται με την αναπνοή. Όταν η ένταση του φωτός αυξηθεί πέραν του σημείου αντιστάθμισης, η φωτοσυνθετική απόδοση

αυξάνεται αναλογικά. Συνεπώς, η φωτοσυνθετική απόδοση περιορίζεται από την απόδοση ροής των ηλεκτρονίων, η οποία με τη σειρά της περιορίζεται από την ένταση του παρεχόμενου φωτός. Σε αυτό το τμήμα του διαγράμματος, περιοριστικός παράγοντας είναι το φως. Η περαιτέρω αύξηση της φωτοσύνθεσης περιορίζεται αφενός από την ικανότητα της rubisco να δρα ως καρβοξυλάση και αφετέρου από το μεταβολισμό των φωσφορικών τριοζών. Σε αυτό το δεύτερο τμήμα του διαγράμματος, περιοριστικός παράγοντας είναι το CO_2 (Taiz και Zeiger, 2012).

Είναι σπάνιο φαινόμενο η φωτοσύνθεση σε επίπεδο ολόκληρου φυτού να αγγίξει τα επίπεδα κορεσμού που παρατηρείται σε μεμονωμένα φύλλα. Αυτό συμβαίνει διότι η φωτοσυνθετική δραστηριότητα ενός φυτού αποτελείται από το άθροισμα της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας των φύλλων του και τα περισσότερα φύλλα σκιάζονται από άλλα υπερκείμενα φύλλα της κόμης ή δεν έχουν τη βέλτιστη διεύθυνση και κλίση ως προς τις φωτεινές ακτίνες. Έτσι, μόνο ένας μικρός αριθμός φύλλων δέχεται εντάσεις φωτός οι οποίες μπορούν να οδηγήσουν τη φωτοσυνθετική ταχύτητα στον κορεσμό (Μανέτας, 2005; Taiz και Zeiger, 2012).

III.4.1 Η ανεπαρκής και υπερβολική φωτεινή ακτινοβολία αποτελούν παράγοντες καταπόνησης

Οι χαμηλές, καθώς και οι υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας αποτελούν

παράγοντες καταπόνησης. Κάτω από συνθήκες έντονης σκίασης, τα φυτά δεν προσλαμβάνουν την απαραίτητη ποσότητα ενέργειας, με αποτέλεσμα ο παραγόμενος οργανικός άνθρακας να μην είναι επαρκής. Τα φυτά διαθέτουν τις στρατηγικές αποφυγής – διαφυγής και τη στρατηγική της ανθεκτικότητας, με σκοπό την αντιμετώπιση των χαμηλών εντάσεων ακτινοβολίας.

Αντίστοιχα, στις υψηλές εντάσεις, κυρίως τα C₃ φυτά, καταπονούνται καθώς μπορούν να αξιοποιήσουν μόνο ένα μικρό μέρος της φωτεινής ακτινοβολίας. Η λειτουργία της φωτοσυνθετικής συσκευής είναι πιο αποτελεσματική στις χαμηλές εντάσεις, όπως προκύπτει και από την καμπύλη εξάρτησης της φωτοσύνθεσης από το φως. Στις υψηλές εντάσεις παρατηρείται κορεσμός στο ρυθμό ροής ηλεκτρονίων στη φωτοχημική αλυσίδα (ETR), αύξηση του ποσοστού της πλεονάζουσας ενέργειας και πτώση στη λειτουργική φωτοχημική απόδοση του PSII. Αυτό οφείλεται στο γεγονός ότι η φωτοσυνθετική αλυσίδα αδυνατεί να αξιοποιήσει το σύνολο της προσπίπτουσας ενέργειας, αλλά και στην αδυναμία του κύκλου Calvin να αξιοποιήσει το σύνολο των προϊόντων των φωτεινών αντιδράσεων (NADPH και ATP) (Καραμπουρνιώτης κ.ά., 2012).

III.4.2 Φωτοαναστολή

Η υπερτροφοδότηση της φωτοσυνθετικής συσκευής με φωτεινή ενέργεια, μπορεί να προκαλέσει βλάβη και τελικά αδρανοποίηση του κέντρου αντίδρασης των δύο φωτοσυστημάτων και ειδικά του PSII (Long et al., 1994). Ως αποτέλεσμα, η απόδοση της φωτοσυνθετικής συσκευής ανά φωτόνιο μειώνεται. Το φαινόμενο αυτό ονομάζεται φωτοαναστολή. Στα αρχικά της στάδια, η φωτοαναστολή είναι αντιστρέψιμη και συνιστά περισσότερο έναν ρυθμιστικό μηχανισμό για την προστασία και τον εγκλιματισμό της φωτοσυνθετικής συσκευής. Ωστόσο, η παρατεταμένη φωτοαναστολή προκαλεί μη αναστρέψιμες χημικές μετατροπές στα συστατικά του κέντρου αντίδρασης του PSII με συνέπεια την ανάγκη αποδόμησης και ανασύστασής του (Melis, 1999). Το συστατικό του κέντρου αντίδρασης του PSII το οποίο είναι πλέον επιρρεπές σε βλάβη από την περίσσεια ενέργειας, είναι η D1 πρωτεΐνη η οποία πρέπει να απομακρυνθεί από τη μεμβράνη του θυλακοειδούς και να αντικατασταθεί. Σε συνθήκες ακραίων εντάσεων ακτινοβολίας για δεδομένο φυτικό οργανισμό και συχνά

σε συνδυασμό με άλλους παράγοντες καταπόνησης όπως η έλλειψη νερού, η υπερβολική υπεριώδης ακτινοβολία, οι τροφοπενίες, οι χαμηλές θερμοκρασίες, κ.λπ., η αδρανοποίηση μεγάλου ποσοστού των PSII οδηγεί σταδιακά στη συσσώρευση οξειδωτικής καταπόνησης και τελικά στη νέκρωση κυττάρων, οργάνων ή και ολόκληρου του φυτικού οργανισμού.

Ο μηχανισμός της φωτοαναστολής συνίσταται στην αδυναμία του κύκλου Calvin να απορροφήσει το σύνολο του παραγόμενου φωτοχημικού έργου, με συνέπεια να προκαλείται περίσσεια NADPH και ATP και έλλειψη NADP⁺ και ADP αντίστοιχα. Στις συνθήκες αυτές, η φωτοσυνθετική ροή των ηλεκτρονίων μπορεί να μειωθεί ή και να διακοπεί και οι ενδιάμεσοι φορείς ηλεκτρονίων να παραμένουν στην ανηγμένη τους μορφή για εκτεταμένο χρονικό διάστημα. Η κατάσταση αυτή ευνοεί το μετασχηματισμό συστατικών του PSII και τη δημιουργία ενεργών μορφών οξυγόνου (ROS), όπως συμβαίνει και κατά την αντίδραση Mehler, όπου η φερρεδοξίνη ανάγει μερικώς το οξυγόνο, όταν η διαθεσιμότητα NADP⁺ είναι μειωμένη. Η συσσώρευση ROS είναι τοξική για τη λειτουργία των κυττάρων και διαταράσσει τη φωτοσυνθετική λειτουργία.

Μια από τις πλέον συχνές φωτοχημικές αντιδράσεις σε συνθήκες φωτοκορεσμού είναι η δημιουργία οξυγόνου απλότητας μέσω μερικής αναγωγής του από τη χλωροφύλλη τριπλότητας. Η χλωροφύλλη τριπλότητας παράγεται υπό τις παραπάνω συνθήκες λόγω του φαινομένου της διασυστηματικής διασταύρωσης το οποίο εμφανίζεται επειδή οι ταχύτεροι τρόποι αποδιέγερσης της διεγερμένης χλωροφύλλης απλότητας, κατά κύριο λόγο ο διαχωρισμός φορτίου, δεν μπορούν να λειτουργήσουν. Το οξυγόνο απλότητας είναι η πλέον δραστική ROS και προκαλεί εκτεταμένες αλλοιώσεις στις δομές πολλών πρωτεϊνών, των μεμβρανών και των ίδιων των φωτοσυστημάτων. Το κέντρο αντίδρασης του PSII είναι ιδιαίτερα ευαίσθητο στις δραστικές μορφές οξυγόνου (Καραμπουρνιώτης κ.ά., 2012; Taiz και Zeiger, 2012).

III.4.3 Μηχανισμοί απόσβεσης της πλεονάζουσας ενέργειας

Στο φυσικό περιβάλλον, τα φύλλα είναι εκτεθειμένα σε ένα ευρύ φάσμα εντάσεων της ηλιακής ακτινοβολίας. Με σκοπό την εξασφάλιση ενεργειακής επάρκειας σε όσο το δυνατό μεγαλύτερο μέρος του παραπάνω φάσματος, η φωτοσυνθετική συσκευή έχει εξελιχθεί ώστε η φωτοσύνθεση

να είναι ιδιαίτερα αποτελεσματική κάτω από χαμηλές εντάσεις φωτός. Ταυτόχρονα, καθώς η παραπάνω αποτελεσματικότητα στις χαμηλές εντάσεις συνεπάγεται ιδιαίτερη ευαισθησία στις υψηλές εντάσεις φωτός, τα φωτοσυνθετικά κύτταρα είναι εξοπλισμένα με μια μεγάλη ποικιλία από (φωτο)προστατευτικούς μηχανισμούς ώστε να αποτρέπεται η ανάπτυξη καταπόνησης υπό συνθήκες ενεργειακού κορεσμού. Οι φυσιολογικοί φωτοπροστατευτικοί μηχανισμοί διακρίνονται σε φωτοχημικούς και μη-φωτοχημικούς (Porcar–Castell et al., 2006; Καραμπουρνιώτης κ.ά., 2012).

Στους φωτοχημικούς μηχανισμούς περιλαμβάνεται ο κύκλος νερού–νερού ή αντίδραση Mehler και η φωτοαναπνοή. Όπως προαναφέρθηκε, η φωτοαναπνοή αποφορτίζει ενεργειακά τη φωτοσυνθετική συσκευή όταν επικρατούν υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας δεδομένης της κατανάλωσης ενέργειας και της δυνατότητας που δίνει στον κύκλο Calvin να συνεχίσει τη λειτουργία του. Ο κύκλος νερού–νερού λειτουργεί στην αναγωγική πλευρά του PSI και περιλαμβάνει την αντίδραση Mehler και κάποιες αντιδράσεις εξουδετέρωσης των ROS. Έτσι, αποφορτίζει την ανηγμένη φερρεδοξίνη εξουδετερώνοντας ταυτόχρονα τις ROS που παράγονται, ενώ παρέχει NADP^+ προς αναγωγή (Καραμπουρνιώτης κ.ά., 2012).

Στους μη-φωτοχημικούς μηχανισμούς χρήσης της πλεονάζουσας ενέργειας περιλαμβάνεται η εκπομπή φθορισμού από τις χλωροφύλλες - αν και ως μηχανισμός φωτοπροστασίας έχει χαμηλή συμβολή, η ιδιοσυστηματική έκλυση θερμότητας, η απόσβεση ενέργειας μέσω της χλωροφύλλης τριπλότητας και η φωτοεπαγόμενη έκλυση θερμότητας μέσω της επαγωγής του κύκλου των ξανθοφυλλών - ο σημαντικότερος φωτοπροστατευτικός μηχανισμός (εικόνα 18; Porcar–Castell et al., 2006).

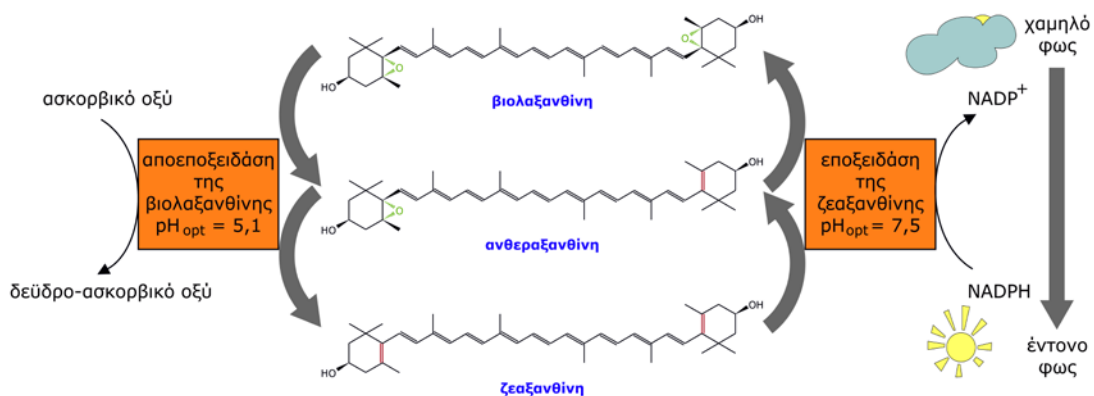
Κατά το φθορισμό των μορίων των χλωροφυλλών, το μέρος της ενέργειας που απορροφάται, επανεκπέμπεται μέσω φωτονίων μεγαλύτερου μήκους κύματος. Ο συνολικός φθορισμός αντιπροσωπεύει το 1-2% της απορροφούμενης ενέργειας μέσω των κεραιών φωτοσυλλογής (Maxwell and Johnson, 2000). Οι χλωροφύλλες αποτελούν τις μοναδικές χρωστικές οι οποίες παρουσιάζουν το φαινόμενο του φθορισμού. Το μεγαλύτερο ποσοστό του φθορισμού προέρχεται από τα μόρια της χλωροφύλλης *a* του LHCI. Η εκπομπή φθορισμού ανταγωνίζεται τους άλλους μηχανισμούς αποδιέγερσης, φωτοχημικών και μη-φωτοχημικών, οπότε μεγιστοποιείται όταν μειώνεται η φωτοχημική ροή ηλεκτρονίων ή/και όταν μειώνεται η μη-

φωτοχημική απόσβεση. Στο φαινόμενο του φθορισμού στηρίζεται η τεχνική της φθορισμομετρίας χλωροφύλλης (Καραμπουρνιώτης κ.ά, 2012).

Η απορρόφηση φωτονίων από τις χλωροφύλλες και τα καροτενοειδή των LHC, οδηγεί τα μόρια στη διέγερση απλότητας. Στη συνέχεια, η ενέργεια διέγερσης μεταφέρεται στα κέντρα αντίδρασης για να ξεκινήσει η φωτοχημική ροή ηλεκτρονίων. Η απορρόφηση όμως υπερβολικών ποσοτήτων ενέργειας μπορεί δυνητικά να προκαλέσει συσσώρευση πλεονάζουσας ενέργειας στα LHC και στα κέντρα αντίδρασης των δύο φωτοσυστημάτων και έτσι να αυξηθεί η διάρκεια ζωής της χλωροφύλλης σε μονήρη κατάσταση. Μέσω μιας φυσικής διαδικασίας, η μονήρης χλωροφύλλη μπορεί να μεταβληθεί σε χλωροφύλλη τριπλότητας. Η κατάσταση αυτή έχει μακρά διάρκεια ζωής και κυρίως, είναι ανίκανη να οδηγήσει σε διαχωρισμό φορτίου και φωτοχημική ροή ηλεκτρονίων. Η παραγωγή της χλωροφύλλης τριπλότητας συμβάλει υπό προϋποθέσεις, στην απόσβεση μέρους της ενέργειας των απορροφούμενων φωτονίων καθώς αυτή αποσβένεται αποτελεσματικά μεταφέροντας την ενέργειά της στα καροτενοειδή (Niyogi, 2000).

Η φωτοεπαγόμενη έκλυση θερμότητας αναφέρεται και ως μη φωτοχημική απόσβεση και περιλαμβάνει δύο επιμέρους προστατευτικούς μηχανισμούς. Ο πρώτος μηχανισμός, είναι η ενεργειακά επαγόμενη, εξαρτώμενη από το pH, μη φωτοχημική απόσβεση γνωστή ως κύκλος των ξανθοφυλλών. Η λειτουργία του στηρίζεται στις ξανθοφύλλες βιολαξανθίνη, ανθεραξανθίνη και ζεαξανθίνη. Οι τρεις αυτές μορφές αλληλομετατρέπονται από τη βιολαξανθίνη προς τη ζεαξανθίνη μέσω της ενδιάμεσης μορφής της ανθεραξανθίνης ανάλογα με τη ζητούμενη εμπλοκή του κύκλου στην απόσβεση της πλεονάζουσας ενέργειας (εικόνα 18). Δύο σημαντικά χαρακτηριστικά του μηχανισμού είναι ότι η ενεργειακή απόσβεση λαμβάνει χώρα στο επίπεδο της φωτοσυλλεκτικής κεραίας προσφέροντας μέγιστη προστασία και ότι αυτή δεν είναι σταθερή αλλά κυμαίνεται από μηδενική έως μέγιστη ανάλογα με το ποσοστό εμπλοκής του κύκλου, το οποίο με τη σειρά του εξαρτάται από το βαθμό ενεργειακής υπερφόρτωσης των φωτοσυστημάτων. Η επαγωγή του μηχανισμού αυτού στηρίζεται στο γεγονός ότι η υψηλή ενεργειακή υπερφόρτωση της φωτοσυνθετικής συσκευής προκαλεί μείωση του pH του μικροχώρου. Αυτή με τη σειρά της προκαλεί αύξηση της δραστηριότητας του ενζύμου της αποεποξειδάσης της

βιολαξανθίνης μέσω του οποίου η βιολαξανθίνη μετατρέπεται αρχικά σε ανθεραξανθίνη και τέλος σε ζεαξανθίνη η οποία αποτελεί και τον κύριο ενεργειακό αποσβέστη (Demmig-Adams, 1990; Porcar–Castell et al., 2006). Το μόριο αυτό αποσπά ενέργεια από τις βοηθητικές φωτοσυνθετικές χρωστικές της κεραίας φωτοσυλλογής και το ίδιο αποδιεγείρεται αποσβένοντας την ενέργεια υπό μορφή θερμότητας. Η διαδικασία αντιστρέφεται τη νύχτα, αλλά και υπό οποιοδήποτε συνδυασμό συνθηκών όπου η ενεργειακή υπερφόρτωση παύει να απειλεί την ακεραιότητα της φωτοσυνθετικής συσκευής όπως όταν επικρατούν χαμηλές εντάσεις φωτός.

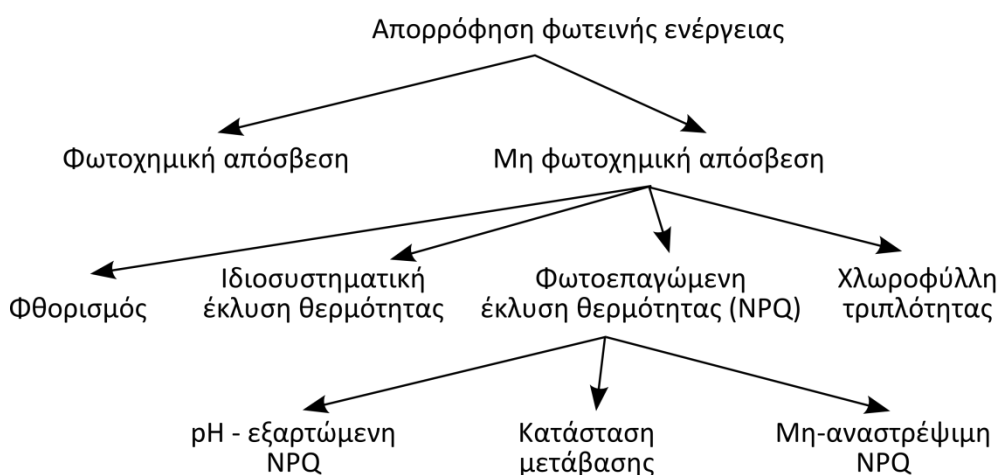


Εικόνα 18: Η εμπλοκή και απεμπλοκή του κύκλου των ξανθοφυλλών. Υπό συνθήκες έντονης ηλιοφάνειας, η ενεργειακή υπερφόρτωση των φωτοσυστημάτων προκαλεί μείωση της διαθεσιμότητας ADP προς φωσφορυλίωση με αποτέλεσμα τη συσσώρευση πρωτονίων στο μικροχώρο των θυλακοειδών των grana και πτώση του pH. Το γεγονός αυτό έχει ως αποτέλεσμα την επαγωγή της δραστηριότητας της αποεποξειδάσης της βιολαξανθίνης (με άριτη τιμή pH 5,1) και τη σταδιακή αποεποξειδωση της βιολαξανθίνης προς ζεαξανθίνη με ταυτόχρονη οξείδωση του ασκορβικού οξέος. Αντίθετα, η απόσβεση της διαφοράς pH, μεταξύ του μικροχώρου και στρώματος (όταν η διαθεσιμότητα του ADP αυξηθεί) αυξάνει το pH και τη δραστηριότητα της εποξειδάσης της ζεαξανθίνης (με άριστη τιμή pH 7,5) η οποία μετατρέπει τη ζεαξανθίνη σταδιακά προς βιολαξανθίνη με ταυτόχρονη οξείδωση του NADPH. Η συσσώρευση ζεαξανθίνης υποδεικνύει την εμπλοκή του κύκλου σε διαδικασίες απόσβεσης, ενώ η συσσώρευση βιολαξανθίνης την απεμπλοκή του (Καραμπουρνιώτης κ.ά., 2012).

Όπως προαναφέρθηκε, η ζεαξανθίνη είναι η πλέον αποτελεσματική από τις τρεις ξανθοφύλλες όσον αφορά την απόσβεση μέσω απώλειας θερμότητας αλλά υπάρχουν ενδείξεις ότι σε μικρό βαθμό και η ανθεραξανθίνη εμπλέκεται στη διαδικασία απόσβεσης. Ο κύκλος των ξανθοφυλλών

αποτελεί τον κύριο μηχανισμό για την απώλεια της περίσσειας ενέργειας μέσω θερμότητας και λειτουργεί σε συνεργασία με τους άλλους δύο μηχανισμούς μη φωτοχημικής απόσβεσης (Καραμπουρνιώτης κ.ά., 2012).

Ο δεύτερος μηχανισμός μη-φωτοχημικής απόσβεσης λειτουργεί όταν η απορρόφηση φωτός από το PSII είναι μεγαλύτερη από αυτήν του PSI (Porcar–Castell et al., 2006). Τυπικά, η εισροή ενέργειας στα δύο φωτοσυστήματα πρέπει να είναι εξισορροπημένη (Taiz και Zeiger, 2012). Ωστόσο, για διάφορους λόγους, περιβαλλοντικούς ή ενδογενείς, ένα από τα δύο φωτοσυστήματα μπορεί να δέχεται μεγαλύτερες εισροές ενέργειας από αυτές που απαιτούνται τη δεδομένη στιγμή για τη βέλτιστη λειτουργία της φωτοχημικής αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων (Allen & Forsberg, 2001; Finazzi, 2005). Τότε, λειτουργεί ένας μηχανισμός ανακατανομής της ενέργειας από το ένα φωτοσύστημα στο άλλο (Taiz και Zeiger, 2012). Οι μεμβράνες των θυλακοειδών περιέχουν μία πρωτεϊνική κινάση, η οποία είναι συνδεδεμένη με τις χρωστικές της κεραίας φωτοσυλλογής και μπορεί να φωσφορυλιώσει μία ειδική ομάδα θρεονίνης στην επιφάνεια του LHCII. Στη μη φωσφορυλιωμένη κατάσταση, το LHCII μεταφέρει την ενέργειά του στο PSII, ενώ στη φωσφορυλιωμένη, μεταφέρει την ενέργεια κυρίως στο PSI (Haldrup et al., 2001). Ο παραπάνω ρυθμιστικός μηχανισμός που οδηγεί στη μείωση της κατανομής της ενέργειας προς το PSII ονομάζεται κατάσταση μετάβασης.



Εικόνα 19: Σχηματική κατάταξη των εναλλακτικών χρήσεων της ενέργειας του απορροφώμενου φωτός (A. Porcar – Castell et al., 2006).

Οι φωτοχημικοί και μη-φωτοχημικοί μηχανισμοί απόσβεσης της περίσσειας ενέργειας (εικόνα 19) συνεργάζονται μεταξύ τους, αλλά και με αντιοξειδωτικούς μηχανισμούς εξουδετέρωσης των ROS, με σκοπό τη βέλτιστη λειτουργία της φωτοσυνθετικής συσκευής και την αποτροπή καταπόνησης (Καραμπουρνιώτης κ.ά., 2012).

III.4.4 Άλλοι μηχανισμοί αποφυγής της περίσσειας ενέργειας

Σε συνθήκες υψηλών εντάσεων φωτός, οι χλωροπλάστες μετακινούνται προς τις πλευρές των κυττάρων που βρίσκονται παράλληλα με τις ακτίνες του προσπίπτοντος φωτός (συνήθως τις αντικλινείς πλευρές των κυττάρων), αποφεύγοντας την υπερβολική έκθεσή τους σε αυτό. Ένας άλλος μηχανισμός είναι οι κινήσεις των φύλλων. Τα φύλλα σε ορισμένες περιπτώσεις μπορούν να προσανατολίζονται περισσότερο παράλληλα με τις ακτίνες του φωτός ώστε να αποφεύγουν την απορρόφηση υπερβολικών ποσών φωτεινής ακτινοβολίας (Niyogi, 2000). Στο τροπικό δέντρο *Acacia crassicarpa*, η κάθετη διεύθυνση των φύλλων οδηγεί στη μείωση της διείσδυσης υπερβολικών ποσών ακτινοβολίας στο εσωτερικό του, στη μείωση της θερμοκρασίας του ελάσματος, στην ελαχιστοποίηση της λειτουργίας του κύκλου των ξανθοφυλλών και άρα στην οικονομία πόρων και τελικά στην ασφαλή διεξαγωγή της φωτοσυνθετικής λειτουργίας και στη διατήρηση της υψηλής παραγωγικότητας του φυτού (Liu et al., 2003).

IV. Οπτικές ιδιότητες των φύλλων

Η φωτοσύνθεση και κατ' επέκταση η ανάπτυξη, εξαρτώνται από το φως. Τα φυτά αποκρίνονται ακόμα και σε πολύ μικρές αλλαγές του φωτεινού καθεστώτος (Vogelmann, 1993). Τα φύλλα, ως εξειδικευμένα όργανα της φωτοσύνθεσης, έχουν τέτοια κατασκευή, ώστε να επιτυγχάνουν μέγιστη απορροφητικότητα αλλά και ταυτόχρονα κατά το δυνατόν ομοιόμορφη κατανομή της φωτεινής ακτινοβολίας στο εσωτερικό τους. Παράλληλα, η εσωτερική τους οργάνωση στοχεύει στην αποτελεσματική διάχυση του CO₂ προς τα φωτοσυνθετικά κύτταρα (Αίβαλάκης κ.ά., 2005).

Το φως μεταβάλλεται ποσοτικά και ποιοτικά καθώς προσπίπτει και εισέρχεται στα φύλλα, εξαιτίας των οπτικών τους ιδιοτήτων. Το φωτεινό μικροπεριβάλλον στο εσωτερικό των φύλλων καθορίζεται από τις οπτικές

ιδιότητες της επιφάνειάς τους, αλλά και των υπερκείμενων ιστών. Ένα μέρος του φωτός που προσπίπτει στο φύλλο, υφίσταται ανάκλαση ή σκέδαση, ένα άλλο μέρος απορροφάται, ενώ το υπόλοιπο διέρχεται του φύλλου. Η ανάκλαση προκύπτει από τη διεπαφή αέρα και επιφάνειας του φύλλου (κατοπτρική ανάκλαση), καθώς και από το φως που εισέρχεται στο μεσόφυλλο, αλλά ανακλάται από τα πολυάριθμα σημεία διεπαφής κυττάρων και αέρα (σκέδαση). Κατά την κατοπτρική ανάκλαση, δεν αλλάζει η φασματική σύσταση του φωτός, αλλά συνήθως το ανακλώμενο φως είναι πολωμένο. Αντίθετα, το φως από τη διάχυτη ανάκλαση δεν πολώνεται καθώς εξέρχεται από το φύλλο, όμως η φασματική του σύσταση επηρεάζεται από τα χαρακτηριστικά απορρόφησης των χρωστικών (Vogelmann, 1993). Το τμήμα του φωτός το οποίο απορροφάται είναι συνήθως αρκετά υψηλό και τυπικά κυμαίνεται μεταξύ 80 και 90% του προσπίπτοντος. Η φασματική του σύσταση εξαρτάται από τα φάσματα απορρόφησης των φωτοσυνθετικών και τυχόν λοιπών χρωστικών και λόγω αυτού είναι εμπλουτισμένο σε κυανά και ερυθρά μήκη κύματος. Τέλος, το φως το οποίο διέρχεται του ελάσματος είναι σε μεγάλο βαθμό πράσινο και ως ποσοστό κυμαίνεται μεταξύ 1 και 10% ανάλογα με το πάχος του φύλλου και τη συγκέντρωσή του σε χρωστικές.

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

Φυσικά εμπόδια όπως το τρίχωμα ή οι μη-φωτοσυνθετικές χρωστικές όπως οι ανθοκυανίνες που αποτρέπουν το φως να φτάσει στους χλωροπλάστες θεωρείται πως αποτελούν χαρακτηριστικά φωτοπροστασίας (Liakopoulos et al., 2006). Σε ορισμένα φύλλα επιφανειακή αντανάκλαση μπορεί να βρεθεί αυξημένη έως 20% ή και παραπάνω με την εναπόθεση κηρών, η οποία μακροσκοπικά δίνει στιλπνή όψη στη φυλλική επιφάνεια ή τριχών, οι οποίες αυξάνουν τη σκέδαση του φωτός. Αυτές οι επιδερμικές παραλλαγές είναι κοινές στα ερημικά είδη και ενδέχεται να βοηθούν στη μείωση των υδατικών απωλειών και της ενεργειακής πίεσης στη φωτοσυνθετική συσκευή με τη μείωση του απορροφούμενου φωτός και της θερμοκρασίας του ελάσματος (Vogelmann, 1993; Liakopoulos et al., 2006). Οι ανθοκυανίνες ή άλλες χρωστικές μπορούν να συσσωρευτούν στους επιδερμικούς ιστούς ή στο φωτοσυνθετικά παρεγχύματα ως μόνιμο ή

παροδικό χαρακτηριστικό και θεωρούνται ως φωτοπροστατευτικές ουσίες μιας και απορροφούν φωτόνια συγκεκριμένων μηκών κύματος (Neill and Gould, 1999; Steyn et al. 2002), ωστόσο όχι στα μέγιστα του φάσματος δράσης της φωτοσύνθεσης ή της φωτοπαρεμπόδισης (Manetas, 2006; Takahashi et al., 2010).

Τα φλαβονοειδή, εκτός από τις ανθοκυανίνες, έχουν επίσης πολλαπλούς ρόλους στη φωτοπροστασία και η παρουσία κάποιων από αυτά αποτελεί ανταπόκριση στις υψηλές εντάσεις φωτός ενδεχομένως επειδή συμβάλλουν στη μείωση της συγκέντρωσής των ROS αλλά και επειδή απορροφούν στο υπεριώδες τμήμα του φάσματος (Agati et al., 2013). Ένα μικρό μέρος της ηλιακής ακτινοβολίας, αποτελείται από υπεριώδες φως το οποίο θεωρείται ιδιαίτερα επιβλαβές για τα φυτά. Η διείσδυση της UV-B ακτινοβολίας ποικίλει μεταξύ των ειδών. Η UV-A ακτινοβολία διεισδύει βαθύτερα σε σχέση με τη UV-B και μπορεί να προκαλέσει το σχηματισμό ROS οι οποίες είναι ιδιαίτερα δραστικές στην πρόκληση χημικών μετασχηματισμών σε διάφορα συστατικά της φωτοσυνθετικής συσκευής αλλά και ιδιαίτερα δραστικά στην πρόκληση φωτοπαρεμπόδισης (Takahashi et al., 2010).

Φύλλα τα οποία αναπτύσσονται σε υψηλές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας, γίνονται παχύτερα και έχουν αυξημένη περιεκτικότητα σε χλωροφύλλη, ανά μονάδα φυλλικής επιφάνειας. Η ομοιόσταση των χλωροπλαστών που βρίσκονται κοντά στη επιφάνεια είναι ενδεχομένως πιο επισφαλής λόγω των υψηλών εντάσεων ακτινοβολίας, τόσο ορατής όσο και υπεριώδους οι οποίες επικρατούν στο εγγύς περιβάλλον τους. Τα φύλλα φωτός, συχνά διαθέτουν καλώς ανεπτυγμένο πασσαλώδες παρέγχυμα, που αποτελείται από περισσότερες από μία στρώσεις κυλινδρικών κυττάρων. Η κατασκευή αυτή, πέρα από τη διευκόλυνση της ανταλλαγής CO₂, ενδεχομένως να έχει και επιπτώσεις στις οπτικές ιδιότητες του μεσόφυλου. Τα κύτταρα του πασσαλώδους παρεγχύματος σκεδάζουν το φως λιγότερο από αυτά του σπογγώδους ενώ αντίθετα αφήνουν μεγαλύτερο ποσοστό του φωτός να διεισδύσει στα βαθύτερα στρώματα του μεσόφυλου. Έχει δειχθεί ότι σε φύλλα σπανακιού, τόσο φωτός όσο και σκιάς, τα οποία χαρακτηρίζονται από την παρουσία δομικά καθορισμένου πασσαλώδους παρεγχύματος, το άμεσο ηλιακό φως διεισδύει βαθύτερα στο φύλλο από ότι θα μπορούσε να υπολογιστεί θεωρητικά βάσει της περατότητάς του. Η

ισοκατανομή του φωτός από τα πασσαλώδη κύτταρα είναι σημαντική για τα φύλλα φωτός, τα οποία είναι συνήθως παχύτερα και η απουσία των παραπάνω οπτικών χαρακτηριστικών θα μπορούσε να προκαλέσει προβλήματα κατανομής του φωτός σε όλες τις στρώσεις κυττάρων του μεσόφυλλου, στις ανώτερες λόγω υπερβολικά υψηλών εντάσεων και στις κατώτερες λόγω φωτοπενίας (Vogelmann, 1993).

IV.2 Οπτικές ιδιότητες των φύλλων που συμβάλλουν στη φωτοσυλλογή

Οποιαδήποτε κυρτή και διαφανής επιφάνεια με δείκτη διάθλασης μεγαλύτερο από αυτόν του αέρα, έχει τη δυνατότητα να εστιάζει το φως. Η διαφορά στο δείκτη διάθλασης μεταξύ του αέρα και του κυτταροπλάσματος σε συνδυασμό με τις ιδιότητες σκέδασης του φωτός από τους φυτικούς ιστούς, δημιουργούν τις απαραίτητες προϋποθέσεις για την παγίδευση και μεταφορά του φωτός (Vogelmann, 1993).

Τα επιδερμικά κύτταρα είναι συνήθως διαφανή στο ορατό φως, εφόσον έχουν ένα μεγάλο άχρωμο χυμοτόπιο και στερούνται χλωροπλαστών. Πολλά, αν όχι τα περισσότερα επιδερμικά κύτταρα, εστιάζουν το φως. Τα κυρτά επιδερμικά κύτταρα εστιάζουν το φως με τέτοιο τρόπο ώστε η ένταση που δέχονται οι χλωροπλάστες να είναι πολλαπλάσια αυτής που θα δέχονταν εάν τα επιδερμικά κύτταρα δε λειτουργούσαν ως συγκλίνοντες φακοί (Taiz και Zeiger, 2012). Τα καλύτερα παραδείγματα αποτελούν φύλλα πολλών φυτών σκιάς και τροπικών φυτών τα οποία διαβιούν στον υποόροφο πυκνών δασών. Για τα φυτά αυτά, η εξασφάλιση σχετικά υψηλών εντάσεων PAR έχει ιδιαίτερη σημασία ώστε η φωτοσυνθετική ταχύτητα να υπερκαλύπτει το σημείο αντιστάθμισης του φωτός και να σημειώνεται συνεπώς θετικό ισοζύγιο άνθρακα μέσω της φωτοσύνθεσης. Ο βαθμός στον οποίο τα επιδερμικά κύτταρα συγκεντρώνουν το φως, εξαρτάται από την καμπυλότητα του εξωτερικού επικλινούς κυτταρικού τοιχώματος, τη διάμετρο του κυττάρου και την ποσότητα της απορρόφησης και της σκέδασης του φωτός στο εσωτερικό του κυττάρου και των υποκείμενων ιστών. Έτσι, υπάρχει μία ευρεία διακύμανση στη θέση του εστιακού επιπέδου και συνεπώς στο βαθμό κατά τον οποίο το φως συγκεντρώνεται προς τα υποκείμενα φωτοσυνθετικά κύτταρα.

Όταν το φως εισέρχεται στους φυτικούς ιστούς, το ποσοστό που δεν απορροφάται άμεσα υφίσταται διαδοχικές σκεδάσεις και συνεπώς τα φωτόνια ακολουθούν πολλαπλές τεθλασμένες διαδρομές έως τελικά επίσης απορροφηθούν από κάποιο κατάλληλο μόριο. Επιπλέον, κατά τις πολλαπλές αυτές διαδρομές, τυχόν άφιξη των φωτονίων στην εσωτερική πλευρά της επιδερμίδας (ειδικά της αποαξονικής) προκαλεί, στην πλειονότητα των περιπτώσεων, ανάκλαση με αποτέλεσμα ένα μεγάλο μέρος του φωτός να παραμένει στο εσωτερικό του μεσόφυλλου. Η αυξημένη εσωτερική ανάκλαση των επιδερμικών ιστών σε ορισμένα φυτικά είδη οφείλεται στο παγιδευμένο στρώμα αέρα μεταξύ του μεσόφυλλου και της επιδερμίδας που εμποδίζει την έξοδο των φωτονίων λόγω της διεπαφής ιστού - αέρα. Συχνά, η ιδιαιτερότητα αυτή ορισμένων φύλλων γίνεται φανερή μακροσκοπικά ως μια λευκή έως αργυρόχρωμη όψη της αποαξονικής επιδερμίδας. Η αυξημένη σκέδαση του φωτός μεταξύ δύο ή και περισσότερων επιφανειών στο εσωτερικό των φύλλων, μπορεί να οδηγήσει στον εμπλουτισμό του μεσόφυλλου σε φως, σε σχέση με το φωτεινό μικροπεριβάλλον που αναμένεται βάσει του προσπίπτοντος φωτός (Vogelmann, 1993).

Η ανατομία του μεσόφυλλου μπορεί να ελέγχει τη διαβάθμιση του φωτός. Τα πασσαλώδη κύτταρα, όπως προαναφέρθηκε, είναι δυνατό να διευκολύνουν τη διείσδυση του φωτός τόσο στα κατώτερα στρώματα του πασσαλώδους όσο και στα κύτταρα του σπογγώδους παρεγχύματος. Εκτός των παραπάνω οπτικών φαινομένων, η αυξημένη διείσδυση του φωτός κατά βάθος, οφείλεται επιπλέον στο λεγόμενο φαινόμενο ηθμού και στην κατευθυνόμενη διοχέτευση του φωτός. Κατά το φαινόμενο ηθμού, η χλωροφύλλη που δεν είναι ισοκατανεμημένη στα κύτταρα, αλλά εντοπίζεται μόνο στους χλωροπλάστες, απορροφά μικρότερο ποσοστό της προσπίπτουσας ακτινοβολίας από αυτό που θα απορροφούσε στην περίπτωση της ομοιόμορφης κατανομής (Terashima et al., 2009). Κατά την κατευθυνόμενη διοχέτευση του φωτός, μέρος του προσπίπτοντος φωτός μεταδίδεται μακρύτερα μέσω των χυμοτοπίων των κυττάρων του πασσαλώδους παρεγχύματος και των μεσοκυττάρων χώρων. Ακόμα, η περιεκτικότητα της χλωροφύλλης είναι αυξημένη στα κύτταρα του πασσαλώδους παρεγχύματος που βρίσκονται βαθύτερα στο φύλλο, με αποτέλεσμα το φως να απορροφάται ισόποσα από τα διαφορετικά στρώματα.

Όπως αναφέρθηκε παραπάνω, τα BSEs μεταφέρουν φωτεινή ακτινοβολία στα κατώτερα στρώματα του μεσόφυλλου συμβάλλοντας στην ομοιομορφία του φωτεινού μικροπεριβάλλοντός του. Η ανατομική αυτή κατασκευή των ετεροβαρών φύλλων είναι εύκολα διακριτή ως ένα δίκτυο από φωτεινές γραμμές πάνω σε σκούρο-πράσινο φόντο, κάτω από χαμηλή μεγέθυνση ή ακόμα και με γυμνό οφθαλμό με τη βοήθεια διερχόμενου φωτός (McClendon, 1992). Τα BSEs δε διαθέτουν ιδιαίτερες ενδοκυτταρικές δομές ή χρωστικές και για το λόγο αυτό δρουν ως διαφανή παράθυρα τα οποία εμπλουτίζουν τα γειτονικά φωτοσυνθετικά κύτταρα με μεγάλες ποσότητες φωτοσυνθετικά ενεργού ακτινοβολίας (McClendon, 1992; Karabourniotis et al., 2000). Παρόλο που τα BSEs καταλαμβάνουν ένα μεγάλο μέρος μη φωτοσυνθετικά ενεργού επιφάνειας του ελάσματος, η παρουσία τους μπορεί να παίζει σημαντικό οπτικό ρόλο, επηρεάζοντας εμμέσως τη φωτοσυνθετική ικανότητα του μεσόφυλλου με θετικά αποτελέσματα για το φωτοσυνθετικό έργο σε επίπεδο οργάνου (Liakoura et al., 2009).

Φαίνεται πως οι δομές αυτές μειώνουν την έντονη κατά βάθος διαβάθμιση του φωτισμού στο μεσόφυλλο και τροποποιούν το εσωτερικό φωτεινό μικροπεριβάλλον προς περισσότερο ομοιογενές (Vogelmann, 1989). Ο οπτικός ρόλος των BSEs θεωρείται ιδιαίτερα ευνοϊκός σε φύλλα μεγάλου πάχους ή/και συμπαγούς κατασκευής όπου η διαβάθμιση του φωτεινού μικροπεριβάλλοντος αναμένεται να είναι περισσότερο απότομη και η φωτοπενία στα εσωτερικά στρώματα του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος μεγαλύτερη. Σε φυτά με ξηροφυτικές προσαρμογές, η ύπαρξη των BSEs ενδεχομένως επιτρέπει την αύξηση του πάχους του ελάσματος, με σημαντικά οφέλη ως προς την εξοικονόμηση νερού, χωρίς την τα κατώτερα στρώματα του μεσόφυλλου να φωτοσυνθέτουν με εξαιρετικά χαμηλές ταχύτητες γεγονός το οποίο θα έκανε την ύπαρξη των στρωμάτων αυτών του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος ασύμφορη από ενεργειακής άποψης. Επομένως, δεν είναι περίεργο που φύλλα με ετεροβαρή κατασκευή τείνουν να βρίσκονται σε ξηροθερμικά περιβάλλοντα, όπου η διαθεσιμότητα νερού είναι περιορισμένη (Wyllie, 1952; Terashima, 1992). Σε ορισμένα φυτά, για παράδειγμα σε αείφυλλα σκληρόφυλλα τα οποία διαθέτουν φύλλα με παχύ έλασμα, τα BSEs αποτελούν ένα σημαντικό ποσοστό της συνολικής φυλλικής επιφάνειας που μπορεί να φτάσει έως το

50% (Karabourniotis et al., 2000).

IV.3 Ιδιαίτερες συνθήκες φωτισμού

IV.3.1 Φωτοσύνθεση υπό έντονες διακυμάνσεις του φωτεινού περιβάλλοντος

Η ένταση του ηλιακού φωτός ποικίλει ανάλογα με την εποχή, τα καιρικά φαινόμενα και την ώρα της ημέρας. Επίσης, ταχείς διακυμάνσεις του φωτεινού περιβάλλοντος σημειώνονται εξαιτίας των κινούμενων νεφών και της κίνησης του φυλλώματος λόγω του ανέμου τόσο σε σκιαζόμενα σημεία της κόμης όσο και στον υποόροφο των δασών όπου το φως διεισδύει υπό μορφή ηλιοκηλίδων με ποικίλη συχνότητα και διάρκεια (Sims and Pearcy, 1993). Αποκρίσεις στις παραπάνω διακυμάνσεις του φωτός παρατηρούνται σε διάφορα επίπεδα όπως στο επίπεδο των χλωροπλαστών, στο επίπεδο οργάνων ή ακόμα και ολόκληρων φυτών (Hutt and Lutghe, 2002). Τα φύλλα που σκιάζονται μόνιμα από άλλα φύλλα αναπτύσσονται σε περιβάλλον μικρότερης έντασης και διαφορετικής ποιότητας φωτός σε σχέση με τα υπερκείμενα φύλλα και επιδεικνύουν μικρότερη φωτοσυνθετική απόδοση και μικρότερη αντοχή στη φωτοπαρεμπόδιση. Λόγω των ηλιοκηλίδων, ακτίνες ηλιακού φωτός πλήρους έντασης προσπίπτουν στα κατά κανόνα σκιαζόμενα φύλλα διαπερνώντας την υπερκείμενη βλάστηση. Η μετακίνηση των ηλιοκηλίδων που προκύπτει από τις αναταραχές της κόμης εξαιτίας του ανέμου είναι απότομη ενώ η μετακίνηση εξαιτίας της περιστροφής της γης σε σχέση με τον ήλιο είναι αρκετά πιο αργή (Taiz και Zeiger, 2012). Έτσι, οι περισσότερες ηλιοκηλίδες διαρκούν μερικά δευτερόλεπτα και ενώ είναι συχνά άφθονες, συμβάλλουν σε μικρό βαθμό στην ημερήσια πυκνότητα φωτονιακής ροής, δηλαδή στην ημερήσια φωτεινή ενέργεια που δέχονται τα φύλλα. Οι συγκριτικά λιγότερες ηλιοκηλίδες με διάρκεια μερικών λεπτών παρέχουν στα σκιαζόμενα φύλλα μία αρκετά μεγαλύτερη ποσότητα φωτεινής ενέργειας (έως και 50% της συνολικής ενέργειας που δέχονται κατά τη διάρκεια της ημέρας). Τα φύλλα αυτά διαθέτουν τους απαραίτητους μηχανισμούς για να αποκρίνονται γρήγορα και να εκμεταλλεύονται όσο το δυνατόν καλύτερα το προσπίπτον φως για όσο χρόνο διαρκεί η ηλιοκηλίδα. Το μέγεθος των ηλιοκηλίδων και η μέγιστη πυκνότητα της φωτονιακής ροής τους, εξαρτάται

από την κατασκευή της κόμης. Όσο πιο μικρά είναι τα κενά διαστήματα της κόμης τόσο μικρότερη είναι η πυκνότητα της φωτονιακής ροής των ηλιοκηλίδων, σε σχέση με το πλήρες φως (Pearsy, 1990; Taiz and Zeiger, 2012).

Εξαιτίας των ηλιοκηλίδων στα σκιαζόμενα φύλλα, ένα μεγάλο μέρος της αφομοίωσης του διοξειδίου του άνθρακα, πραγματοποιείται κάτω από συνθήκες παροδικού φωτός και, συνεπώς, μπορεί να διαφέρει σε σχέση με την αφομοίωση κάτω από σταθερές συνθήκες φωτισμού (Pearsy, 1990). Η διάρκεια και η κατανομή των ηλιοκηλίδων υφίστανται μεγάλες διακυμάνσεις και έχουν σημαντικές επιπτώσεις στη δέσμευση του άνθρακα και στην ανάπτυξη των φυτών (Kirschbaum and Pearcy, 1988)

Κάποια φυτά έχουν την ικανότητα να αποκρίνονται σε μεγάλο εύρος εντάσεων φωτός και αναπτύσσονται ως ηλιόφυτα ή ως προαιρετικά σκιοφυτα, ανάλογα με το φωτεινό καθεστώς στο περιβάλλον τους. Η ιδιότητά τους αυτή, ονομάζεται εγκλιματισμός. Στην περίπτωση φύλλων σκιάς στα οποία η αφομοίωση του CO₂ κορέννυται σε χαμηλές εντάσεις φωτός (Boardman, 1977; Bjorkman, 1981), η επιπλέον φωτεινή ενέργεια που δέχονται παροδικά δεν αξιοποιείται ικανοποιητικά. Φυτά που αντιμετωπίζουν διακυμάνσεις μικρής διάρκειας του προσπίπτοντος φωτός συχνά διαθέτουν αυξημένη χωρητικότητα για τη φωτοχημική ροή ηλεκτρονίων και την αφομοίωση CO₂ καθώς και μειωμένο μέγεθος της κεραίας φωτοσυλλογής (Niyogi, 2000). Σε μερικά είδη, φύλλα που έχουν αναπτυχθεί είτε σε υψηλές εντάσεις φωτός είτε σε εντάσεις σκιάς, αδυνατούν να ανταπεξέλθουν στην αλλαγή από το ένα περιβάλλον στο άλλο. Σε αυτές τις περιπτώσεις, τα ώριμα φύλλα αποκόπτονται και εκπύσσονται νέα τα οποία έχουν χαρακτηριστικά που τους επιτρέπουν να εκμεταλλεύονται καλύτερα τα χαρακτηριστικά του νέου περιβάλλοντος. Η έλλειψη της ικανότητας εγκλιματισμού σημαίνει ότι τα φύλλα έχουν προσαρμοστεί στο φωτεινό ή σκιερό περιβάλλον και η μεταφορά ενός φύλλου σκιάς στο πλήρες φως προκαλεί χρόνια φωτοπαρεμπόδιση και περαιτέρω χλώρωση, η οποία μπορεί να οδηγήσει στον θάνατο του φυτού (Taiz και Zeiger, 2012). Ένα χαρακτηριστικό το οποίο αυξάνει την ικανότητα εκμετάλλευσης του φωτεινού καθεστώτος των ηλιοκηλίδων, είναι η ομοβαρής κατασκευή των φύλλων. Αυτό συμβαίνει επειδή η ανατομία των ομοβαρών φύλλων επιτρέπει την κατά πλάτος διάχυση του CO₂ από

σκιαζόμενες προς φωτιζόμενες περιοχές του ελάσματος γεγονός το οποίο οδηγεί σε καλύτερες φωτοσυνθετικές επιδόσεις. Φύλλα τα οποία φωτίζονται μόνο μέσω ηλιοκηλίδων αναμένεται να είναι προσαρμοσμένα σε συνθήκες έντονης διακύμανσης του φωτός (Pieruschka et al., 2006).

Η ποικιλία των εντάσεων φωτός στο περιβάλλον, μπορεί να προκαλέσει βιοχημικές και μορφολογικές μεταβολές σε ένα φυτό. Η αναλογία των κέντρων αντίδρασης (PSII προς PSI), μπορεί να αλλάξει από 2:1 στα ηλιόφυτα, σε 3:1 στα σκιοφύτα. Σε άλλα φυτά δε μεταβάλλεται η αναλογία των φωτοσυστημάτων αλλά αυξάνεται το μέγεθος των κεραιών φωτοσυλλογής, με σκοπό την αύξηση της φωτοσυλλογής (Taiz και Zeiger, 2012). Το παραπάνω φαινόμενο εγκλιματισμού στη σκιά γίνεται φανερό μέσω της μείωσης του λόγου των δύο χλωροφυλλών (Brugnoli et al., 1994; Bertamini and Nedunchezian, 2002).

IV.3.2 Φωτοσύνθεση υπό πλάγιο φωτισμό

Στην πλειονότητα των περιπτώσεων, η φωτοσύνθεση διεξάγεται εν μέρει ή αποκλειστικά μέσω ακτινοβολίας η οποία προσπίπτει στην επιφάνεια του ελάσματος υπό γωνίες διαφορετικές από την κάθετη. Εν μέρει αυτό συμβαίνει όταν υπάρχει νέφωση με αποτέλεσμα το ηλιακό φως να είναι σε μεγάλο ποσοστό διάχυτο. Το διάχυτο φως αποτελείται από φωτόνια τα οποία προσπίπτουν στην επιφάνεια του ελάσματος με διάφορες γωνίες. Στο σύνολό της η φωτοσύνθεση μπορεί να διεξάγεται μέσω φωτός το οποίο προσπίπτει πλάγια λόγω της ημερήσιας κίνησης της γης, λόγω της γεωμετρικής διευθέτησης των φύλλων σε σχέση με τον ήλιο ή λόγω κινήσεων της κόμης ή και μεμονωμένων φύλλων λόγω του ανέμου. Ειδικά στην περίπτωση της κίνησης των φύλλων από τον άνεμο, οι χλωροπλάστες κοντά στην επιφάνεια του φύλλου είναι εκτεθειμένοι σε ταχείς διακυμάνσεις της έντασης της ακτινοβολίας.

Τα φωτόνια που προσπίπτουν πλάγια έχουν αυξημένη πιθανότητα να ανακλαστούν και η σύλληψή τους μπορεί να διευκολυνθεί από κυρτά κύτταρα, τα οποία μειώνουν την ανάκλαση. Έτσι, τα χαρακτηριστικά του φωτεινού μικροπεριβάλλοντος στο εσωτερικό των φύλλων εξαρτώνται από τις οπτικές ιδιότητες των φύλλων σε συνδυασμό με τα χαρακτηριστικά του προσπίπτοντος φωτός (Vogelmann, 1993). Όταν το φως προσπίπτει στο φύλλο κάθετα, το εστιακό σημείο ως αποτέλεσμα της συγκέντρωσης των

ακτίνων από τα επιδερμικά κύτταρα-φακούς τοποθετείται κάτω από αυτά. Όταν όμως η γωνία πρόσπτωσης του φωτός στο φύλλο μειώνεται, το εστιακό σημείο μετατοπίζεται πλευρικά και κατά ύψος. Η πλευρική μετατόπιση των εστιακών σημείων μπορεί να επηρεάζει τη φωτοσύνθεση καθώς το φως δεν συγκεντρώνεται στα σημεία όπου εντοπίζονται οι χλωροπλάστες της πρώτης στρώσης των κυττάρων του πασσαλώδους παρεγχύματος. Η θέση των εστιακών σημείων κάτω από την επιδερμίδα ποικίλει χρονικά. Η γρήγορη μετατόπιση των εστιακών σημείων (σε κλάσματα του δευτερολέπτου), προκύπτει από την κίνηση των φύλλων εξαιτίας του ανέμου, ενώ η αργή μετακίνηση των εστιακών σημείων (σε λεπτά ή ώρες) είναι αποτέλεσμα της κίνησης του ήλιου, καθώς και των αυτόνομων κινήσεων των φύλλων.

Τα φυτά, μπορούν να ρυθμίσουν την ποσότητα του φωτός που απορροφούν τα επιφανειακά φύλλα της κόμης, αλλά και την ποσότητα που εισέρχεται στα βαθύτερα στρώματα του φυλλώματος, μεταβάλλοντας τη γωνία διευθέτησής τους ως προς τις ακτίνες του ήλιου. Όταν οι ακτίνες βρίσκονται σε άμεση επαφή με τα φύλλα, τότε τα φύλλα με κάθετη διευθέτηση ως προς τις ακτίνες, δέχονται πολύ περισσότερο φως απ' ότι φύλλα με μεγαλύτερη κλίση. Σε πολλές περιπτώσεις, τα φύλλα που βρίσκονται επιφανειακά στην κόμη, τείνουν να αποκτούν μικρότερη γωνία σε σχέση με τις ακτίνες έτσι ώστε να δέχονται μικρότερη πυκνότητα φωτονίων ανά επιφάνεια. Η διευθέτηση αυτή επιτρέπει παράλληλα την είσοδο μεγαλύτερης ποσότητας φωτός στο εσωτερικό της κόμης και η κλίση των φύλλων ως προς το φως μειώνεται, από το εξωτερικό της κόμης προς το εσωτερικό της (Taiz και Zeiger, 2012). Η κατασκευή της κόμης ποικίλει ευρέως μεταξύ των φυτών και σχετίζεται με τις μεταξύ τους παραλλαγές στην ικανότητα εγκλιματισμού στο φωτεινό περιβάλλον (Chazdon et al., 1996).

Ορισμένα είδη φυτών ρυθμίζουν την απορρόφηση του φωτός, ακολουθώντας την τροχιά του ήλιου (Ehleringer and Forseth, 1980). Τα φύλλα αυτά προσανατολίζουν συνεχώς το έλασμά τους, ώστε να είναι πάντα κάθετο στις ηλιακές ακτίνες. Οι ηλιοτροπικές αυτές κινήσεις είναι εντονότερες τις ανέφελες μέρες (Taiz και Zeiger, 2012). Στην περίπτωση της παροδικής νέφωσης, ορισμένα φύλλα έχουν την ικανότητα να επανατοποθετούνται κατάλληλα, με γρήγορη κίνηση που αγγίζει τις 90° την

ώρα, όταν τα σύννεφα απομακρυνθούν (Koller, 2000). Ο μηχανισμός των ηλιοτροπικών κινήσεων στηρίζεται στην αντίληψη της κυανής περιοχής του φάσματος.

Σκοπός της εργασίας

Τα ετεροβαρή φύλλα, σε αντίθεση με τα ομοβαρή, χαρακτηρίζονται από την παρουσία προεκτάσεων των δεσμικών κολεών (BSEs) προς τις δύο επιφάνειες του φύλλου. Τα BSEs λειτουργούν ως διαφανή παράθυρα, καθώς στερούνται χρωστικών και ενδοκυτταρικών δομών (McCledon, 1992), μεταφέροντας τη φωτεινή ακτινοβολία στα βαθύτερα στρώματα του μεσόφυλλου ενώ παράλληλα μέσω πολλαπλών σκεδάσεων ομογενοποιούν το φωτεινό μικροπεριβάλλον (Karabourniotis et al., 2000).

Προηγούμενες μελέτες έχουν δείξει ότι η παρουσία των BSEs, πέραν άλλων φυσιολογικών και οικοφυσιολογικών ρόλων, εμπλουτίζει με φως τα εσωτερικά στρώματα του μεσόφυλλου, γεγονός το οποίο αυξάνει τη φωτοσυνθετική απόδοση ανά επιφάνεια στις περιπτώσεις φύλλων με μεγάλο πάχος (Karabourniotis et al., 2000; Nikolopoulos et al., 2002).

Σκοπός της παρούσας εργασίας, ήταν η μελέτη της επίδρασης του πλάγιου φωτισμού στη φωτοσυνθετική απόδοση, σε σχέση με την ανατομία των φύλλων. Δύο ανατομικά στοιχεία ελήφθησαν υπόψη στα πειράματα: το πρώτο είναι η κατηγορία του φυτού (μονοκότυλο ή δικότυλο) καθώς στην πρώτη περίπτωση τα φύλλα διαθέτουν αξονική συμμετρία τόσο στους επιδερμικούς και φωτοσυνθετικούς ιστούς όσο και στα BSEs (στην περίπτωση των ετεροβαρών φύλλων). Το δεύτερο χαρακτηριστικό είναι η ανατομική κατασκευή του φύλλου (ετεροβαρές ή ομοβαρές) με σκοπό τη μελέτη της πιθανής επίδρασης της ετεροβαρούς κατασκευής στην εκμετάλλευση του πλάγιου φωτισμού από το έλασμα. Στα μονοκότυλα φυτικά είδη, οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν σε τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες του άξονα του φύλλου ως προς την κατεύθυνση του πλάγιου φωτισμού ώστε να διαπιστωθεί η πιθανή συμβολή του παράγοντα αυτού στη φωτοσύνθεση. Πιο συγκεκριμένα, η επίδραση του πλάγιου φωτισμού μελετήθηκε υπό τρεις διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης της ακτινοβολίας σε ελάσματα ομοβαρών και ετεροβαρών φύλλων, δικότυλων και μονοκότυλων φυτών.

Τα πειράματα της παρούσας εργασίας επιτρέπουν τη μελέτη της επίδρασης του πλάγιου φωτισμού στη φωτοσύνθεση δεδομένου ότι τα φύλλα φωτίζονται από την προσαξονική επιφάνεια (όπως συμβαίνει σε φυσικές συνθήκες) ενώ οι φωτοσυνθετικές παράμετροι καταγράφονται

μέσω φθορισμού χλωροφύλλης από την αποαξονική επιφάνεια. Το είδος αυτό της μέτρησης, δεδομένου ότι η εκπομπή του φθορισμού είναι επιφανειακή, μπορεί να αποκαλύψει τις παραμέτρους του φωτεινού μικροπεριβάλλοντος το οποίο διαμορφώνεται στα κατώτερα στρώματα του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος, αφού το φως έχει διέλθει σημαντικό βάθος καθώς εισέρχεται στο εσωτερικό του φύλλου από την προσαξονική επιφάνεια. Προφανώς, η ένταση του φωτεινού μικροπεριβάλλοντος (και η επίδραση του φωτός στη φωτοσύνθεση) στα κατώτερα στρώματα του μεσόφυλλου εξαρτάται τόσο από τη γεωμετρική διεύθυνση του φωτός ως προς το έλασμα όσο και από τα ανατομικά χαρακτηριστικά κάθε φύλλου.

Υλικά και μέθοδοι

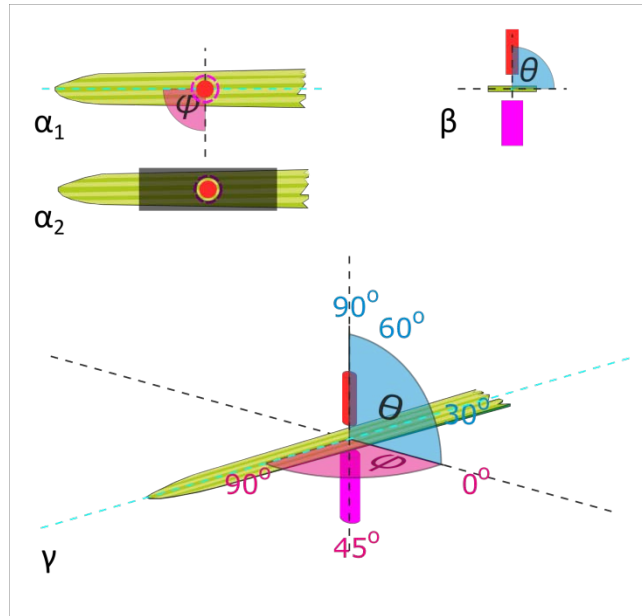
I. Φυτικό υλικό

Χρησιμοποιήθηκαν συνολικά 8 φυτικά είδη σε φυτοδοχεία, μονοκότυλα και δικότυλα, εκ των οποίων τα τρία είχαν ετεροβαρή και τα πέντε ομοβαρή κατασκευή. Τα ετεροβαρή φυτά που μελετήθηκαν, ήταν τα μονοκότυλα είδη *Gynerium* sp. και *Beaucarnea reculnata* και το δικότυλο *Ceratonia siliqua*. Τα ομοβαρή φυτά, ήταν τα μονοκότυλα είδη *Toulbaghia violacea*, *Agapanthus africanus*, *Anigozanthus* sp., *Narcissus* sp. και το δικότυλο *Ficus benjamin*.

II. In vivo φθορισμομετρία χλωροφύλλης

Η επίδραση του πλάγιου φωτισμού στη φωτοσυνθετική απόδοση σε σχέση με την ανατομία των φύλλων πραγματοποιήθηκε μέσω φθορισμομετρίας χλωροφύλλης *in vivo*. Οι μετρήσεις έγιναν με φορητό φθορισμόμετρο χλωροφύλλης PAM-2100 (Walz, Efeltrich, Germany). Για τη μέτρηση της πυκνότητας της φωτονιακής ροής (PFD) της φωτοσυνθετικά ενεργού ακτινοβολίας (PAR) που προσέπιπτε στο δείγμα χρησιμοποιήθηκε ο υποδοχέας φύλλου του ίδιου οργάνου ο οποίος διαθέτει μικροσένσορα της PAR. Για τη διέγερση του δείγματος, τη συλλογή του φθορισμού και την εφαρμογή παλμού κορεσμού χρησιμοποιήθηκε η οπτική ίνα του φθορισμομέτρου. Ως πηγή ακτινικού φωτός χρησιμοποιήθηκε πηγή φωτός Intralux 6000 (Volpi Manufacturing USA, Co., NY) εξοπλισμένη με οπτική ίνα για το φωτισμό του φύλλου.

Η συνολική πειραματική διάταξη απεικονίζεται στην εικόνα 20. Η στήριξη του προς μέτρηση φύλλου, γινόταν σε βάση με προσαρμοσμένο clip για τη συγκράτηση δύο μαύρων πλακών με οπή, μεταξύ των οποίων τοποθετούνταν το έλασμα, ώστε μόνο ένα μέρος του ελάσματος να είναι εκτεθειμένο στα οπτικά της πειραματικής διάταξης (εικόνα 20α₂). Η στήριξη των οπτικών ινών έγινε με τη βοήθεια ξεχωριστής βάσης και η τοποθέτησή τους σε σχέση με το φύλλο, ρυθμιζόταν πριν από κάθε μέτρηση. Ο φωτισμός του ελάσματος γινόταν από την προσαξονική επιφάνεια ενώ η συλλογή του φθορισμού από την αποαξονική επιφάνεια (εικόνα 20β).



Εικόνα 20: Σχηματική αναπαράσταση της πειραματικής διάταξης για τη μέτρηση του φθορισμού χλωροφύλλης. Το δείγμα προσαρμόζεται σε υποδοχή ώστε μόνο ένα μέρος του να είναι εκτεθειμένο στα οπτικά της πειραματικής διάταξης (α_2). Η προσαξονική επιφάνεια φωτίζεται με ακτινικό φως (κόκκινη ίνα, λευκό φως, 100-1000 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ενώ η διέγερση, η συλλογή του φθορισμού και η εφαρμογή παλμού κορεσμού γίνεται από την αποαξονική επιφάνεια (φούξια ίνα). Η άνω οπτική ίνα διαθέτει τη δυνατότητα αλλαγής γωνίας ως προς το έλασμα (γωνία θ) ενώ το έλασμα μπορεί να τοποθετηθεί σε τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες ως προς το επίπεδο της γωνίας θ (γωνία φ).

Η οπτική ίνα ακτινικού φωτός έχει τη δυνατότητα τοποθέτησης σε τρεις διαφορετικές γωνίες ως προς το έλασμα (γωνία θ , εικόνα 20β) και συγκεκριμένα σε γωνίες 90, 60 και 30° ως προς το επίπεδο του φύλλου. Παράλληλα, το φύλλο μπορεί να τοποθετηθεί στην υποδοχή σε τρεις διαφορετικές (αξονικές) γωνίες (φ) ως προς το επίπεδο της γωνίας θ και συγκεκριμένα σε γωνίες 0, 45 και 90° (εικόνα 20α₁).

III. Πρωτόκολλο μέτρησης

Αρχικά, το φύλλο εγκλιματίστηκε στο σκοτάδι για 20-25 λεπτά, με σκοπό να γίνει καταγραφή του ελάχιστου και μέγιστου φθορισμού (F_0 και F_m). Η μέτρηση ξεκίνησε με την ενεργοποίηση του φωτός μέτρησης (ML, 650 nm, PAR < 0,15 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$), και ακολούθως καταγράφηκε η τιμή του ελάχιστου φθορισμού (F_0). Ακολούθως, εφαρμόστηκε παλμός ακτινοβολίας κορεσμού (SP, 0,8 s, λευκό φως, PAR 15000 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

2 s⁻¹). Αυτό είχε ως αποτέλεσμα το παροδικό κλείσιμο όλων των κέντρων αντίδρασης των PSII και άρα την εκπομπή του μέγιστου φθορισμού (F_m). Από τις μετρήσεις αυτές υπολογίστηκε η παράμετρος F_v/F_m, η οποία αντιστοιχεί στη μέγιστη απόδοση του PSII, δηλαδή τη φωτονιακή απόδοση όταν όλα τα κέντρα αντίδρασης είναι ανοιχτά.

Στη συνέχεια, εφαρμόστηκε αυξανόμενης έντασης ακτινικό φως στην προσαξονική επιφάνεια, υπό γωνία 90° (κάθετα στην επιφάνεια του ελάσματος). Οι εντάσεις φωτός που εφαρμόστηκαν στον κάθετο φωτισμό ήταν 100, 200, 300, 500, 750 και 1000 μmol φωτονίων m⁻²s⁻¹ ή μόνο οι εντάσεις 500, 866 και 1000 μmol φωτονίων m⁻²s⁻¹ ανάλογα με το φυτικό είδος. Σε κάθε ένταση, το φύλλο παρέμεινε για 5 λεπτά, ώστε να εγκλιματιστεί στην εκάστοτε ένταση φωτός. Στο τέλος του αντίστοιχου χρονικού διαστήματος εφαρμόζοταν παλμός κορεσμού για τη μέτρηση του μέγιστου φθορισμού στο φως (F'_m). Η τιμή του φθορισμού στη σταθερή κατάσταση (F_t) καταγραφόταν ακριβώς πριν την εφαρμογή του παλμού κορεσμού. Με τις παραπάνω μετρήσεις υπολογίζεται η παράμετρος Φ_{PSII} για κάθε ένταση ακτινικού φωτός η οποία εκφράζει την τρέχουσα (λειτουργική) φωτονιακή απόδοση του PSII (ΔF/F'_m ή Φ_{PSII}, όπου ΔF = F'_m-F_t). Στο τέλος κάθε μέτρησης γινόταν κατασκευή καμπύλης της Φ_{PSII} σε σχέση με την ένταση της ακτινοβολίας.

III.1 Πλάγιος φωτισμός

Η ίδια διαδικασία ακολουθήθηκε για τη μέτρηση υπό πλάγιο φωτισμό, τοποθετώντας την οπτική ίνα φωτισμού στις 60° και 30° σε σχέση με την επιφάνεια του ελάσματος, με διαφορετικές εντάσεις, οι οποίες καθορίστηκαν σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου του Lambert (Jones 1992):

$$I_{\phi} = I_{90} \times \eta_{\mu\phi}$$

όπου:

I_φ: η ένταση υπό οποιαδήποτε γωνία πρόσπτωσης

I₉₀: η ένταση της κάθετης πρόσπτωσης

Κατά τον κανόνα του ημιτόνου, η αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός έχει άμεση και προβλέψιμη επίδραση στην πυκνότητα των φωτονίων που προσπίπτουν στη μονάδα επιφάνειας του φύλλου, η οποία μειώνεται σε

σχεση με αυτήν του κάθετου φωτισμού, καθώς μειώνεται η γωνία πρόσπτωσης.

Σύμφωνα με τα παραπάνω, στις 60° η ακτινοβολία ανά μονάδα της επιφάνειας που εφαρμόστηκε είχε ένταση 87, 173, 260, 433, 650 ή 866 $\mu\text{mol φωτονίων m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ και στις 30° είχε ένταση 50, 100, 150, 250, 375 ή 500 $\mu\text{mol φωτονίων m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Στα μονοκότυλα φυτικά είδη, οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες παρουσιάζουν χαρακτηριστική παράλληλη διευθέτηση. Για το λόγο αυτόν, σε κάθε μέτρηση που αντιστοιχούσε σε μία από τις τρεις γωνίες πρόσπτωσης του φωτός (90°, 60° και 30°) έγιναν μετρήσεις υπό τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες (γωνίες φ , που ορίζονται από τον άξονα του ελάσματος και το επίπεδο της γωνίας θ) και συγκεκριμένα 0, 45 και 90°).

Όπως στην περίπτωση της κάθετης γωνίας, στο τέλος κάθε μέτρησης υπό πλάγιο φωτισμό γινόταν κατασκευή καμπύλης της Φ_{PSII} σε σχέση με την ένταση της ακτινοβολίας. Τέλος, για κάθε φυτικό είδος, συγκρίθηκε η καμπύλη απόκρισης στο φως της παραμέτρου Φ_{PSII} μεταξύ των τριών γωνιών πρόσπτωσης και μεταξύ των τριών αξονικών γωνιών.

III.2. Υπολογισμός παραμέτρων της φαινόμενης έντασης του φωτεινού μικροπεριβάλλοντος στο μεσόφυλλο (I_i) και του φαινόμενου ρυθμού ροής ηλεκτρονίων (Arbitrary ETR).

Για τον υπολογισμό της φαινόμενης έντασης του φωτεινού μικροπεριβάλλοντος στο μεσόφυλλο (I_i) χρησιμοποιήθηκε η καμπύλη απόκρισης του Φ_{PSII} από την ένταση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας υπό γωνία 90°. Η I_i θεωρήθηκε ότι έχει μέγιστη τιμή όταν ακτινοβολία έντασης 1000 $\mu\text{mol φωτονίων m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ προσπίπτει κάθετα στο έλασμα. Ακολούθως, θεωρήθηκε ότι η τιμή της I_i μειώνεται γραμμικά με τη μείωση της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας έως την ελάχιστη τιμή 0 (η οποία αντιστοιχεί στην τιμή της παραμέτρου $\Phi_{\text{PSII}0}$ η οποία λαμβάνεται στο σκοτάδι). Από την εξίσωση πρώτου βαθμού της καμπύλης κάθε φυτικού είδους εξήχθησαν ακολούθως οι τιμές I_i για τη μέγιστη ένταση προσπίπτουσας ακτινοβολίας και για τις τρεις γωνίες πρόσπτωσης αλλά και για κάθε μια από τις αξονικές γωνίες στην περίπτωση των μονοκότυλων φυτικών ειδών. Τέλος, υπολογίστηκε η % μείωση της έντασης της I_i σε

σχέση με την μέγιστη τιμή (υπό ακτινοβολία έντασης 1000 μmol φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ η οποία προσπίπτει κάθετα στο έλασμα).

Ως σχετικός ρυθμός ροής ηλεκτρονίων (Arbitrary ETR) θεωρήθηκε το γινόμενο της I_i και της Φ_{PSII} . Στο σημείο αυτό πρέπει να τονιστεί ότι οι τιμές της παραμέτρου Arbitrary ETR δεν αντιστοιχούν σε απόλυτο μέτρο αλλά είναι σχετικές δεδομένου ότι η πραγματική τιμή της έντασης I_i δεν είναι γνωστή. Έτσι, οι όποιες διαφορές στις τιμές της παραμέτρου Arbitrary ETR μεταξύ φυτικών ειδών υπό ακτινοβολία έντασης 1000 μmol φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ η οποία προσπίπτει κάθετα στο έλασμα, οφείλονται αποκλειστικά και μόνο στις αυξομειώσεις της τιμής της Φ_{PSII} μεταξύ των φυτικών ειδών. Περαιτέρω, έχει ενδιαφέρον η μελέτη της σχετικής μεταβολής των τιμών της παραμέτρου Arbitrary ETR μεταξύ των διαφόρων γωνιών και εντάσεων προσπίπτουσας ακτινοβολίας και η οποία αξιολογείται εντός του κάθε είδους αλλά και συγκριτικά μεταξύ των ειδών και των ανατομικών κατηγοριών (μονοκότυλα-δικότυλα και ετεροβαρή-ομοβαρή).

Αποτελέσματα

I. Ανατομία των φύλλων των οκτώ ειδών

Οι εγκάρσιες τομές των οκτώ φυτικών ειδών παρουσιάζονται στην εικόνα 21, με σκοπό τη μελέτη και συσχέτιση της ανατομίας με τις οπτικές τους ιδιότητες. Η ετεροβαρής κατασκευή είναι εμφανής στα τρία ετεροβαρή φυτικά είδη, *Ceratonia siliqua* (b), *Beaucarnea recurvata* (g) και *Gynerium* sp. (h) όπου ο κολεός των ηθμαγγειωδών δεσμίδων επεκτείνεται μέχρι τις δύο επιδερμίδες. Αντίστοιχα, τα υπόλοιπα φυτικά είδη, *Ficus benjamin* (a), *Toulbaghia violacea* (c), *Narcissus* sp. (d), *Anigozanthus* sp. (e) και *Agapanthus africanus* (f), είναι ομοβαρή καθώς ο δεσμικός κολεός των ηθμαγγειωδών δεσμίδων δεν προεκτείνεται προς τις επιδερμίδες ενώ τα εξώτατα στρώματα του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος δε διακόπτονται από κύτταρα του σκληροεχθυματικού κολεού. Ακόμα, τα δικότυλα φυτικά είδη ξεχωρίζουν από τα μονοκότυλα από τη μορφή του μεσόφυλλου, όπου στα δικότυλα διαχωρίζεται σε πασσαλώδες και σπογγώδες, ενώ στα μονοκότυλα όχι, καθώς και από τη μορφολογία του ελάσματος.

Στην περίπτωση του *Ficus benjamin* (εικόνα 21a) φαίνεται πως η προσαξονική επιδερμίδα αποτελείται από δύο έως τρεις στρώσεις κυττάρων. Το εξωτερικό στρώμα αποτελείται από μικρά σε ύψος κύτταρα, ενώ τα κατώτερα κύτταρα είναι πιο εκτεταμένα προς το μεσόφυλλο και έχουν μεγαλύτερο όγκο. Ορισμένα κύτταρα της προσαξονικής επιδερμίδας είναι υπερμεγέθη, ιδιοβλαστικά κύτταρα τα οποία ονομάζονται λιθοκύστες. Οι λιθοκύστες φέρουν ένα μεγάλων διαστάσεων κυτταρικό έγκλειστο που ονομάζεται κυστόλιθος, αποτελούμενο από εναποθέσεις ανθρακικού ασβεστίου. Στην εικόνα 21a, οι κυστόλιθοι έχουν αποσπαστεί λόγω της τμήσης του φύλλου. Στην αποσαξονική επιδερμίδα δεν υπάρχουν ογκώδη κύτταρα αλλά δύο έως τρεις στρώσεις κυττάρων μικρών διαστάσεων. Τα κύτταρα του μεσόφυλλου κατανέμονται σε δρυφρακτοειδές και σπογγώδες παρέγχυμα, καθώς είναι εμφανή τα επιμήκη κύτταρα του δρυφρακτοειδούς και τα έλοβα και ακανόνιστα κατανεμημένα κύτταρα του σπογγώδους παρεγχύματος. Τέλος, στις κατώτερες στρώσεις των κυττάρων του σπογγώδους, διακρίνονται δύο λιθοκύστες των οποίων το περιεχόμενο επίσης έχει αποσπαστεί κατά την τμήση. Είναι δυνατόν, η παρουσία των κυστόλιθων στο εσωτερικό των λιθοκύστεων ή και το εκτεταμένο κυτταρικό

τοιχώμα των λιθοκύστεων να επηρεάζουν το φωτεινό μικροπεριβάλλον των κατώτερων φωτοσυνθετικών κυττάρων σκεδάζοντας το φως που προσπίπτει στην προσαξονική επιφάνεια.

Στην εικόνα 21b παρουσιάζεται μία εγκάρσια τομή του φυτού *Ceratonia siliqua*. Η προσαξονική επιδερμίδα αποτελείται από μία στρώση κυττάρων τα οποία έχουν ύψος περίπου 70 μm και ιδιάζον περιεχόμενο. Η αποαξονική επιδερμίδα αποτελείται από μία μόνο λεπτή στρώση κυττάρων. Σύμφωνα με προηγούμενες μελέτες, τα κύτταρα της προσαξονικής επιδερμίδας χαρακτηρίζονται από υψηλό περιεχόμενο ταννινών (Κοντογιώργου, 2012). Στο δεξί μέρος της εικόνας φαίνεται μία ηθμαγγειώδης δεσμίδα και οι προεκτάσεις του δεσμικού της κολεού προς τις δύο επιφάνειες διακόπτουν το φωτοσυνθετικό παρέγχυμα το οποίο διακρίνεται σε πασσαλώδες με πέντε περίπου στρώσεις κυττάρων και σπογγώδες. Το τελευταίο είναι αρκετά αραιότερο από το πασσαλώδες.

Η ομοβαρής κατασκευή του μονοκότυλου είδους *Toulbaghia violacea* φαίνεται στην εικόνα 21c. Στη δεξιά πλευρά της εικόνας παρατηρείται μία ηθμαγγειώδης δεσμίδα με αρκετά περιορισμένο σε έκταση δεσμικό κολεό. Η ανατομία του συγκεκριμένου φύλλου είναι σχεδόν συμμετρική. Το μεσόφυλλο είναι ομοιογενές και οι χλωροπλάστες είναι ομοιόμορφα κατανομημένοι στο χλωρέγχυμα. Μεταξύ των στρωμάτων των φωτοσυνθετικών κυττάρων, υπάρχει μη φωτοσυνθετικό παρέγχυμα, καθώς και μία αρκετά εκτεταμένη περιοχή υδατεγχύματος. Τέλος, η επιδερμίδα είναι μονοστρωματική και στις δύο επιφάνειες του φύλλου.

Στην εικόνα 21d απεικονίζεται η εγκάρσια τομή ενός φύλλου του *Narcissus* sp. Έχει αμφίπλευρη ανατομία ενώ τα δύο επιφανειακά στρώματα του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος είναι περισσότερο επιμήκη. Οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες περιβάλλονται από αρκετά εκτεταμένο δεσμικό κολεό, ο οποίος όμως δεν επεκτείνεται έως την επιδερμίδα και το φύλλο χαρακτηρίζεται ως ομοβαρές. Πέραν της ηθμαγγειώδους δεσμίδας και του δεσμικού κολεού, διακρίνεται αερέγχυμα στο κέντρο του φύλλου, το οποίο αναμένεται να επηρεάζει το φωτεινό μικροπεριβάλλον στα κατώτερα στρώματα του μεσόφυλλου.

Στην εικόνα 21e φαίνεται η εγκάρσια τομή του *Anigozanthus* sp. Το φωτοσυνθετικό παρέγχυμα αποτελείται μόνο από έλοβα κύτταρα (ομοιογενές), χαρακτηριστικό των μονοκότυλων φυτών και περιέχει

χλωροπλάστες κυρίως στις εξώτατες στοιβάδες. Μεταξύ του χλωρεγχύματος των δύο πλευρών υπάρχει παρέγχυμα, ως επι το πλείστον μη φωτοσυνθετικό, αλλά με κάποια διάσπαρτα φωτοσυνθετικά κύτταρα. Η επιδερμίδα είναι μονόστρωμη και στις δύο πλευρές και τα κύτταρα του δεσμικού κολεού της ηθμαγγειώδους δεσμίδας δεν επεκτείνονται ως την επιδερμίδα, χαρακτηριστικό της ομοβαρούς κατασκευής.

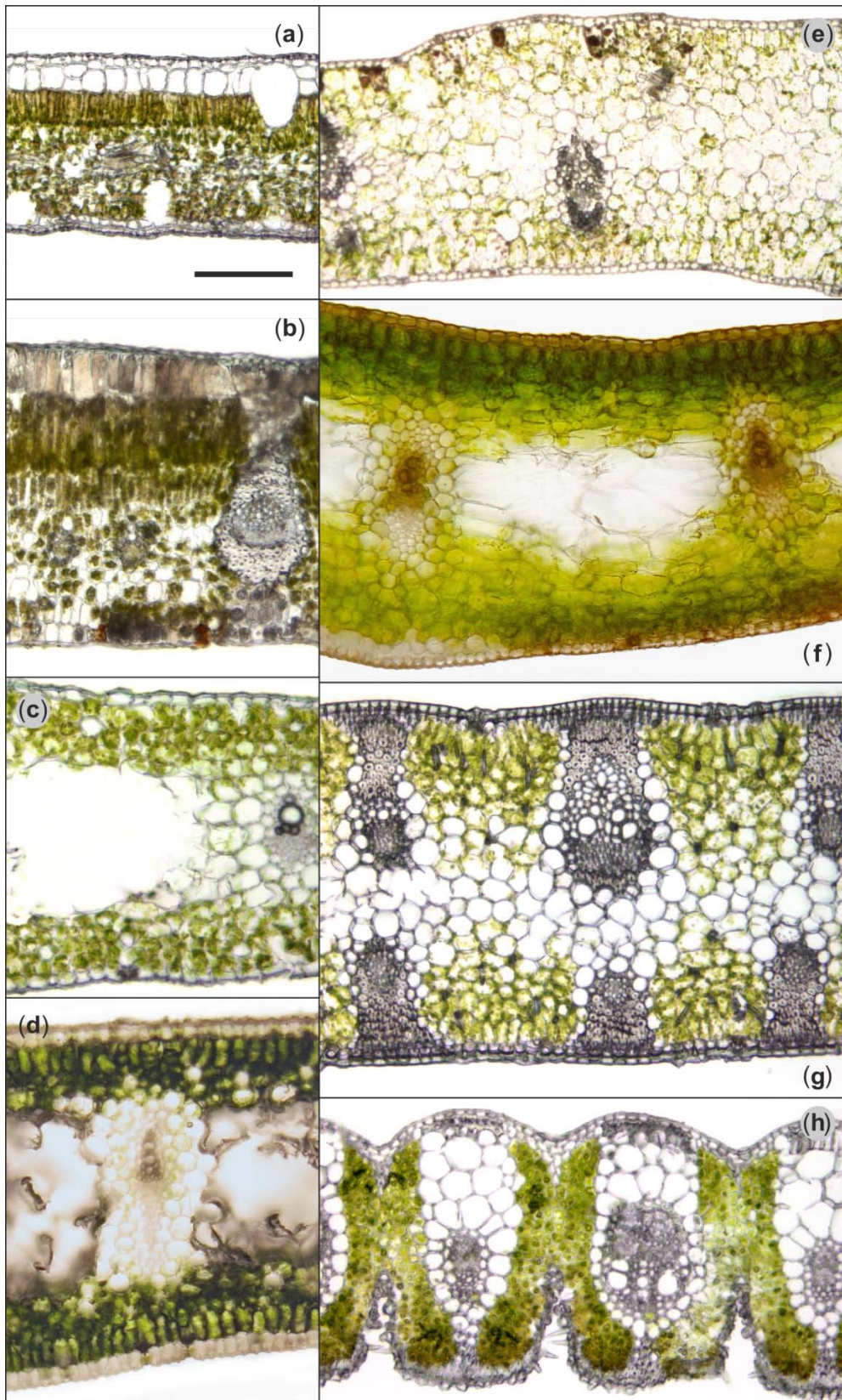
Η εικόνα 21f αντιστοιχεί στην εγκάρσια τομή του ομοβαρούς μονοκότυλου *Agapanthus africanus*. Το φωτοσυνθετικό παρέγχυμα είναι σχετικά ομοιογενές με άνισα κατανεμημένους του χλωροπλάστες. Τα φωτοσυνθετικά κύτταρα που βρίσκονται κοντά στην επιδερμίδα περιέχουν περισσότερους χλωροπλάστες και κυρίως αυτά που είναι κοντά στην προσαξονική επιφάνεια. Επίσης, οι δεσμικοί κολεοί των ηθμαγγειωδών δεσμίδων αποτελούνται και από παρεγχυματικά κύτταρα που περιέχουν χλωροπλάστες, αλλά και από κολλεγχυματικά ή σκληρεγχυματικά που στερούνται αυτών. Μεταξύ του προσαξονικού και αποαξονικού χλωρεγχύματος παρατηρείται εκτεταμένο αερέγχυμα. Τα κύτταρα της επιδερμίδας είναι λεπτά και σχηματίζουν μονή στρώση και στις δύο πλευρές του φύλλου. Στο σημείο που βρίσκεται η αριστερή ηθμαγγειώδης δεσμίδα της εικόνας 21f και εσωτερικά της αποαξονικής επιδερμίδας εντοπίζεται μη-φωτοσυνθετικός ιστός, πιθανώς κολλέγχυμα με ευμεγέθη κύτταρα.

Τα φύλλα των ειδών *Beaucarnea recurvata* και *Gynerium* sp. (εικόνες 21g και h αντίστοιχα) είναι έντονα ετεροβαρή ενώ παρουσιάζουν και μια σειρά από ιδιάζοντα ανατομικά χαρακτηριστικά. Τα φύλλα του είδους *Beaucarnea recurvata* εμφανίζουν επίπεδες επιφάνειες χωρίς εγκολπώσεις ή άλλα ιδιαίτερα ανατομικά χαρακτηριστικά. Μακροσκοπικά, το έλασμα του φύλλου είναι κυρτό στην προσαξονική και κοίλο στην αποαξονική του πλευρά. Σε ανατομικό επίπεδο, οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες κατανέμονται σε δύο σειρές. Οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες είναι τοποθετημένες τακτικά η μία κάτω από την άλλη, ενώ κατά μήκος του φύλλου, εισαπέχουν με τις διπλανές τους. Φαίνεται πως αυτές που βρίσκονται προς την προσαξονική επιφάνεια, απέχουν περισσότερο από αυτήν, σε σχέση με την απόσταση των κατώτερων ηθμαγγειωδών δεσμίδων από την αποαξονική επιφάνεια. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα οι προεκτάσεις των δεσμικών κολεών των ανώτερων ηθμαγγειωδών δεσμίδων να είναι πιο εκτεταμένες, ώστε να φτάσουν τα επιδερμικά κύτταρα, απ' ότι αυτές των

κατώτερων ηθμαγγειωδών δεσμίδων, που βρίσκονται κοντινότερα στην αποαξονική επιφάνεια. Κάθε σειρά δεσμίδων διαθέτει κολεό με προεκτάσεις έως την προσκείμενη επιδερμίδα. Στο συγκεκριμένο φυτικό είδος οι προεκτάσεις των δεσμικών κολεών δεν επεκτείνονται προς το εσωτερικό του φύλλου, ούτε συναντούν τις προεκτάσεις των κολεών της αντίστοιχης ηθμαγγειώδους δεσμίδας της δεύτερης σειράς. Ενδιάμεσα των προεκτάσεων αυτών κατανέμεται το φωτοσυνθετικό παρέγχυμα του οποίου η πυκνότητα χλωροπλάστων είναι μέγιστη στα επιφανειακά κύτταρα. Στο μέσον περίπου του μεσόφυλλου υπάρχει παρέγχυμα με ελάχιστους χλωροπλάστες.

Το έλασμα των φύλλων του είδους *Gynerium* sp. μακροσκοπικά εμφανίζεται επιπεδο. Ωστόσο, η εξέταση της εγκάρσιας τομής του ελάσματος (εικόνα 21h) αποκαλύπτει πως η προσαξονική επιφάνεια είναι κυματοειδής με κατά εναλλαγή προεξοχές και εγκολπώσεις ενώ η αποαξονική επιφάνεια διαθέτει παρόμοια μορφολογία με ιδιαίτερα βαθιές εγκολπώσεις στις οποίες εντοπίζονται στόματα και τρίχες. Το σχήμα των κυττάρων της αποαξονικής επιφάνειας είναι ακανόνιστο ενώ ορισμένα κύτταρα έχουν κωνικό σχήμα. Οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες βρίσκονται πιο κοντά στην αποαξονική πλευρά και οι δεσμικοί κολεοί αποτελούνται από σκληρεγχυματικά και παρεγχυματικά κύτταρα και επεκτείνονται και προς τις δύο επιφάνειες. Οι προεκτάσεις των κολεών των δεσμίδων προς την προσαξονική επιφάνεια είναι ιδιαίτερα εκτεταμένες με ελάχιστο ποσοστό της επιφάνειας να καταλαμβάνεται από φωτοσυνθετικά κύτταρα σε σχέση με το ποσοστό της επιφάνειας που καλύπτεται από φωτοσυνθετικό ιστό στην αποαξονική πλευρά. Η κατασκευή αυτή προφανώς συμβάλει στον εμπλουτισμό των κατώτερων στρωμάτων του μεσόφυλλου με φωτεινή ακτινοβολία. Τα κατώτερα στρώματα του μεσόφυλλου, το οποίο κατανέμεται εκατέρωθεν της κάθε ηθμαγγειώδους δεσμίδας, είναι περισσότερο εμπλουτισμένα σε χλωροπλάστες σε σχέση με τα ανώτερα.

Τέλος, συγκρίνοντας τα φυτικά είδη της εικόνας μεταξύ τους ως προς την ομοβαρή ή ετεροβαρή κατασκευή, θα μπορούσε να ειπωθεί πως από τα πέντε ομοβαρή είδη, το *Toulbaghia violacea* είναι το περισσότερο ομοβαρές, ενώ από τα ετεροβαρή, το *Gynerium* sp. είναι το περισσότερο ετεροβαρές.



Εικόνα 21: Εγκάρσιες τομές των φύλλων των οκτώ ειδών που εξετάστηκαν. α. *Ficus benjamin*, β) *Ceratonia siliqua*, γ) *Toulbaghia violacea*, δ) *Narcissus sp.*, ε) *Anigozanthus sp.*, ς) *Agapanthus africanus*, ζ) *Beaucarnea recurvata* και η) *Gynerium sp.* Κλίμακα: 200 μm.

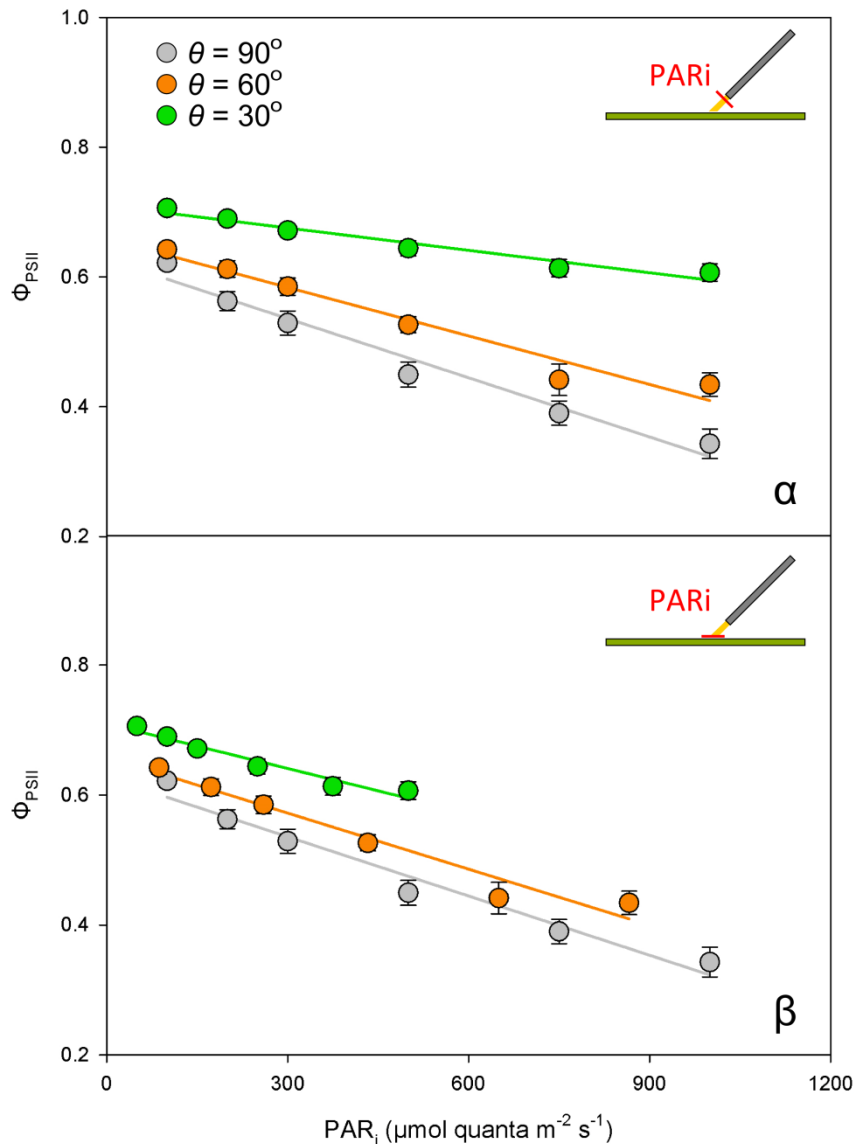
II. Διακυμάνσεις Φ_{PSII} με την αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης της ακτινοβολίας και την αλλαγή της αξονικής γωνίας

Στις παρακάτω εικόνες (εικόνες 22-29), παρουσιάζεται η επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης (θ) της ακτινοβολίας εξόδου (από την οπτική ίνα) και της αξονικής γωνίας (φ , στην περίπτωση των μονοκότυλων φυτικών ειδών) στις τιμές της παραμέτρου Φ_{PSII} (διαγράμματα (α)) ή της ακτινοβολίας ανά μονάδα επιφάνειας φύλλου, βάσει του κανόνα του ημιτόνου, στις τιμές της ίδιας παραμέτρου (διαγράμματα (β)).

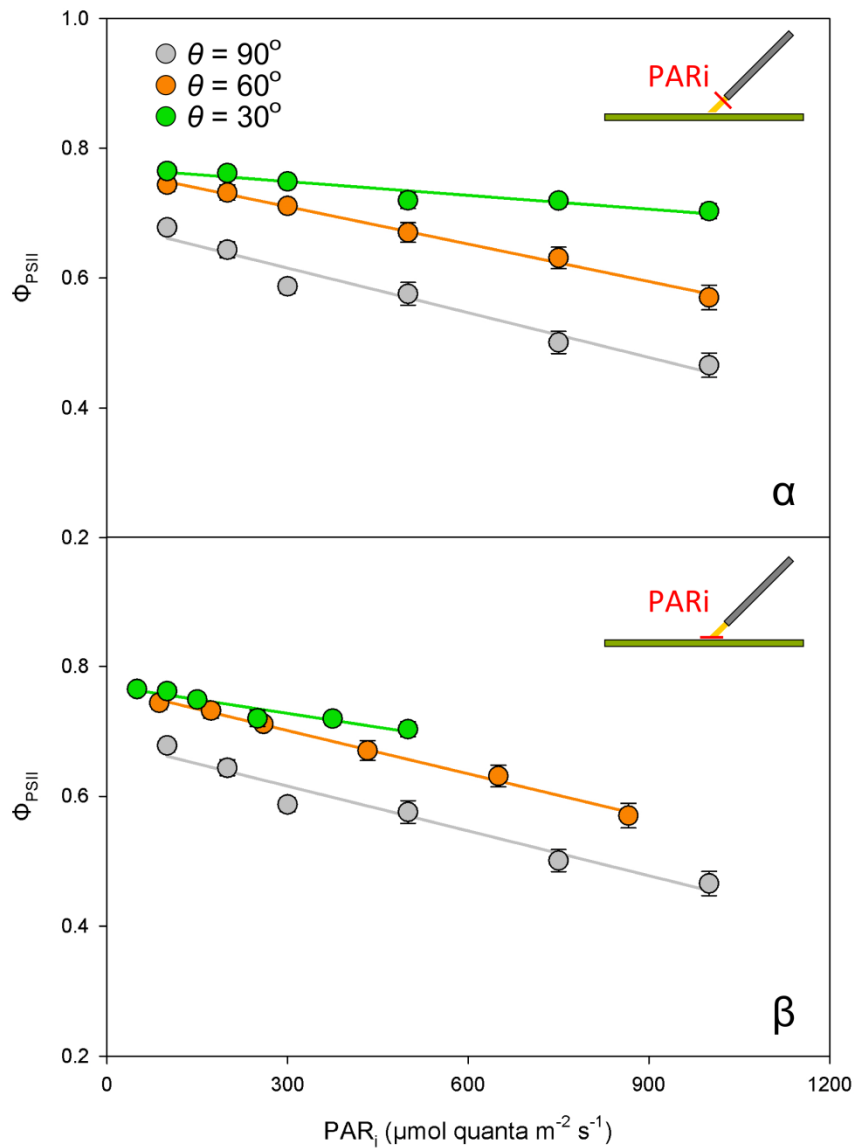
Σε κάθε μία από τις τρεις γωνίες πρόσπτωσης της ακτινοβολίας (90° , 60° και 30°) η μείωση της Φ_{PSII} είναι σαφής και αναμενόμενη καθώς η ένταση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας αυξάνεται (π.χ. για τη γωνία των 90° από 100 σε 1000 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$, εικόνες 22-29). Περαιτέρω, όπως φαίνεται στα διαγράμματα (α) των εικόνων 22-24 και 28-29, οι τρεις καμπύλες απόκρισης που αντιστοιχούν στις τρεις γωνίες (90° , 60° και 30°) αποκλίνουν καθώς η προσπίπτουσα σε κάθε ονομαστική τιμή έντασης ακτινοβολίας (ένταση ακτινοβολίας εξόδου) μειώνεται σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου. Έτσι, η κλίση των αρνητικών γραμμικών συσχετίσεων των γωνιών 60° και 30° είναι πιο μικρή σε σχέση με την κλίση της ευθείας των 90° (εικόνες 22-24α και 28-29α).

Λαμβάνοντας υπόψη τον κανόνα του ημιτόνου και διορθώνοντας τις τιμές της έντασης σε κάθε καμπύλη απόκρισης ώστε αυτές να ανταποκρίνονται στις τιμές των εντάσεων της προσπίπτουσας ακτινοβολίας για κάθε πλάγια γωνία (διαγράμματα (β) των εικόνων 22-24 και 28-29), προκύπτει μια πιο ρεαλιστική απεικόνιση των καμπυλών απόκρισης. Εάν δεν υπάρχει διαφορική συμπεριφορά των φύλλων, δηλ. εάν τα φύλλα συμπεριφέρονται οπτικώς ως απλές επιφάνειες φωτοσυλλογής χωρίς αλλαγή στους συντελεστές απορροφητικότητας και ανάκλασης/σκέδασης με την αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης, αναμένεται η σύμπτωση των τριών καμπυλών απόκρισης. Στην πραγματικότητα, λόγω του γεγονότος ότι οι οπτικές ιδιότητες των φύλλων εξαρτώνται από τη γωνία πρόσπτωσης του φωτός, παρατηρείται απόκλιση μεταξύ των τριών καμπυλών απόκρισης ανάλογα με το φυτικό είδος. Επίσης, μπορεί να παρατηρείται απόκλιση για κάθε μια από τις τρεις καμπύλες απόκρισης κάθε αξονικής γωνίας (0° , 45° και

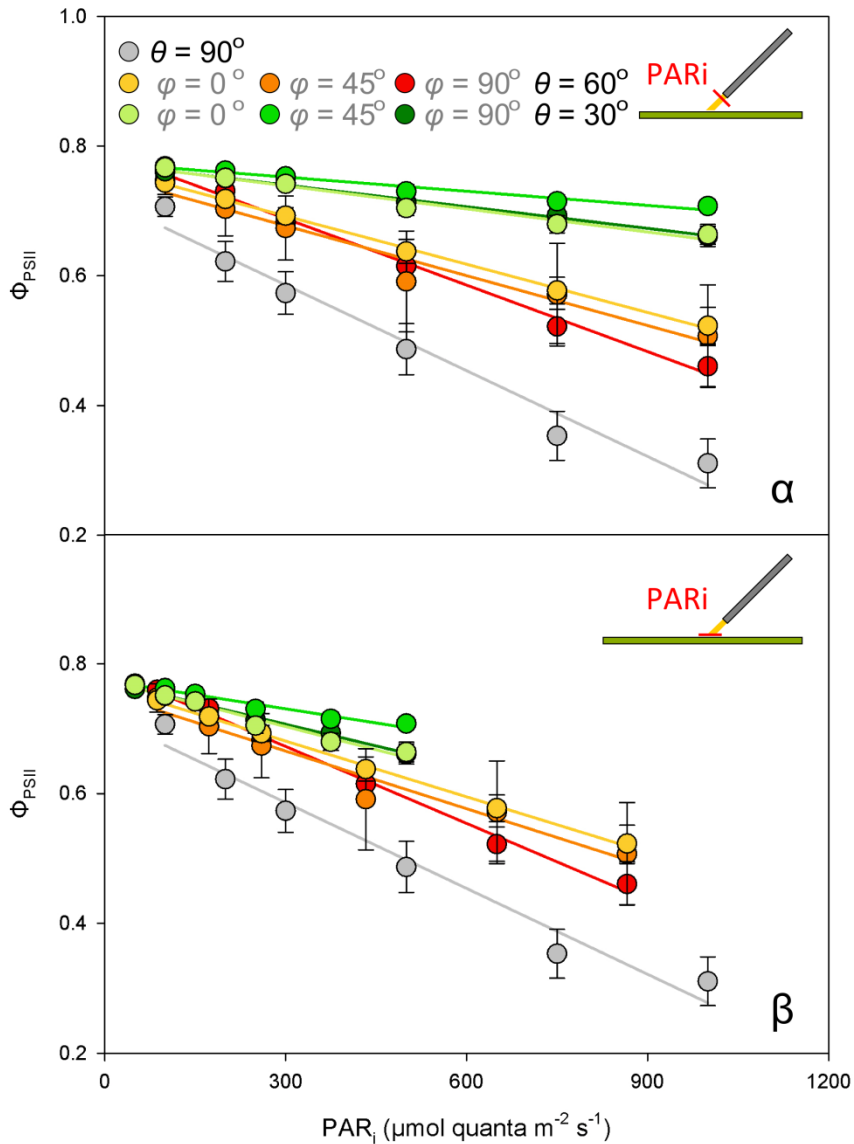
90 °) για δεδομένη γωνία πρόσπτωσης (για τα μονοκότυλα φυτικά είδη, εικόνες 24, 28 και 29, διαγράμματα (β)). Για τα φυτικά είδη όπου πραγματοποιήθηκαν μετρήσεις μόνο σε μια τιμή έντασης (1000 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$, για τη γωνία πρόσπτωσης των 90° και αντίστοιχα 866 και 500 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$, για τις γωνίες 60 και 30°), παρατηρούνται διαφορές μεταξύ των μεμονωμένων τιμών της Φ_{PSII} , εικόνες 25-27, διαγράμματα (β).



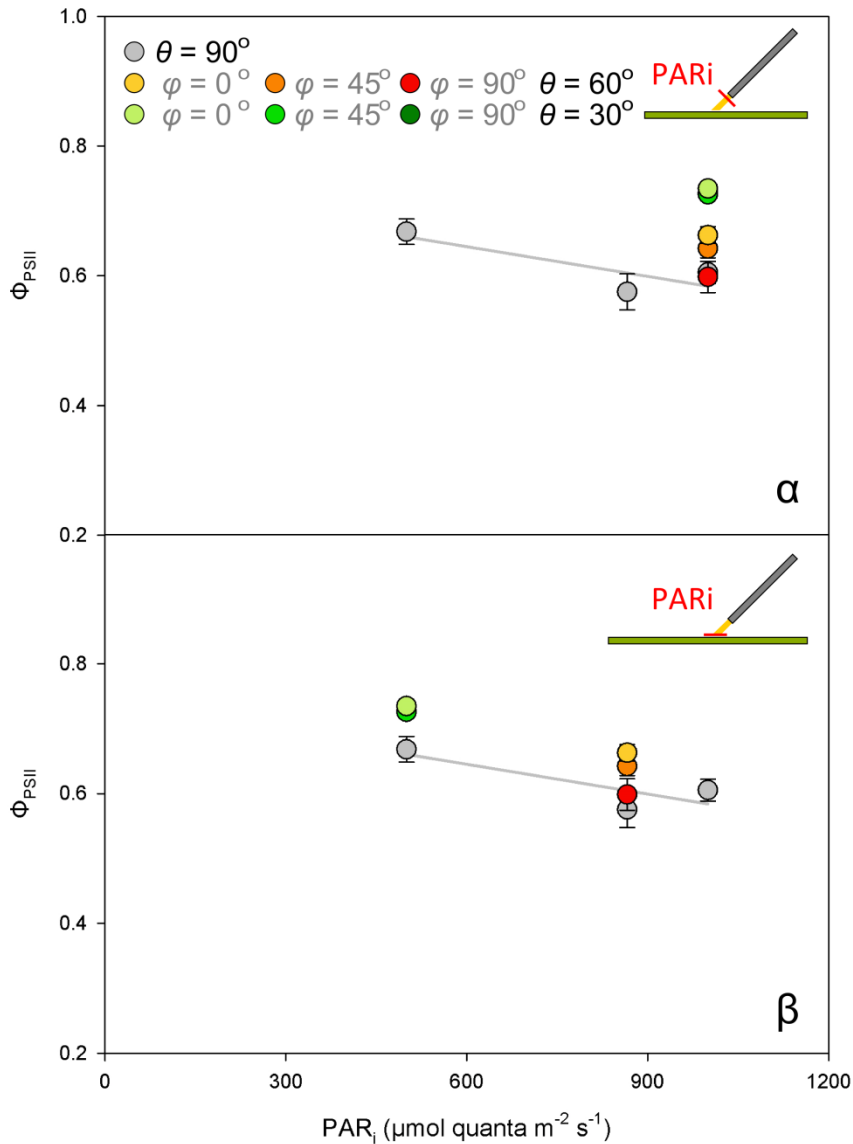
Εικόνα 22: Επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης (θ) στην απόκριση της παραμέτρου (Φ_{PSII}) από την ένταση της ακτινοβολίας εξόδου από την οπτική ίνα (α) ή της ακτινοβολίας ανά μονάδα επιφάνειας βάσει του κανόνα του ημιτόνου (β) σε φύλλα του φυτού *Ficus benjamina* (δικότυλο ομοβαρές). Οι τιμές είναι μέσοι όροι δέκα επαναλήψεων \pm τυπικό σφάλμα του μέσου. Οι ευθείες είναι γραμμικές συσχετίσεις για κάθε γωνία.



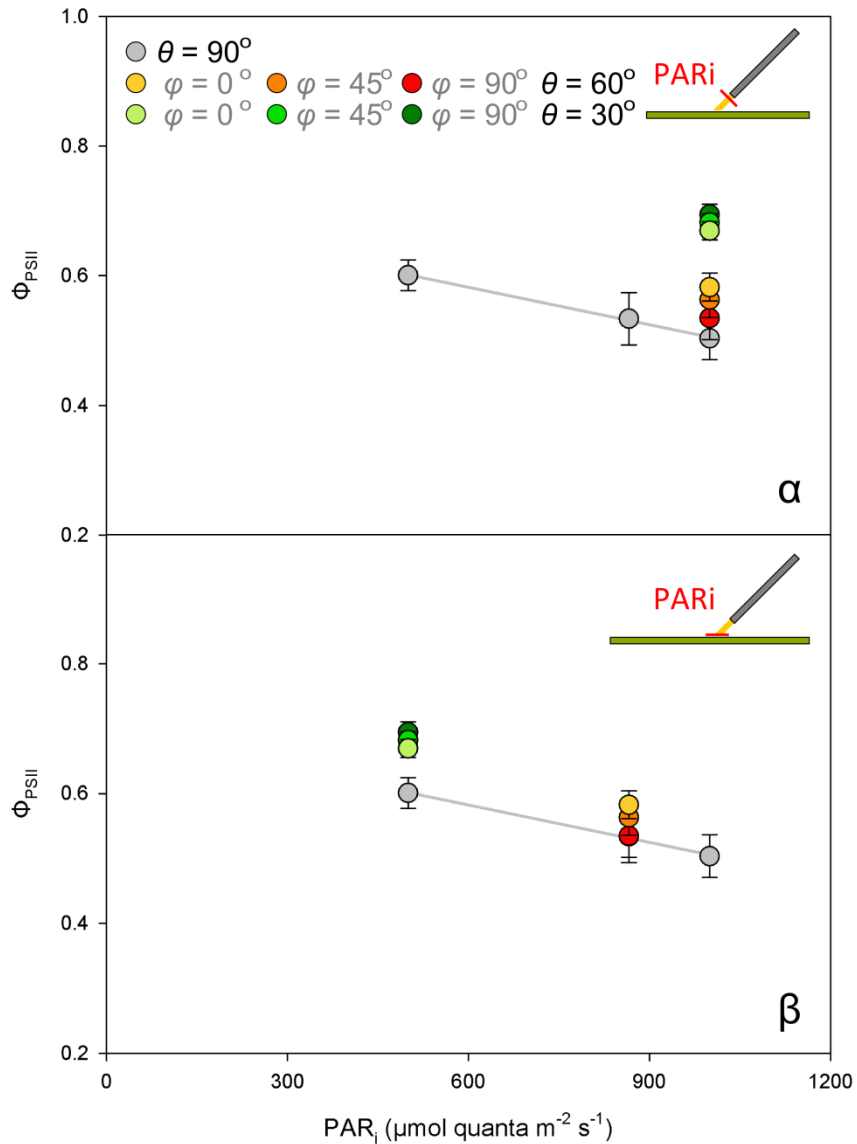
Εικόνα 23: Επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης (θ) στην απόκριση της παραμέτρου (Φ_{PSII}) από την ένταση της ακτινοβολίας εξόδου από την οπτική ίνα (α) ή της ακτινοβολίας ανά μονάδα επιφάνειας βάσει του κανόνα του ημιτόνου (β) σε φύλλα του φυτού *Ceratonia siliqua* (δικότυλο ετεροβαρές). Οι τιμές είναι μέσοι όροι δέκα επαναλήψεων \pm τυπικό σφάλμα του μέσου. Οι ευθείες είναι γραμμικές συσχετίσεις για κάθε γωνία.



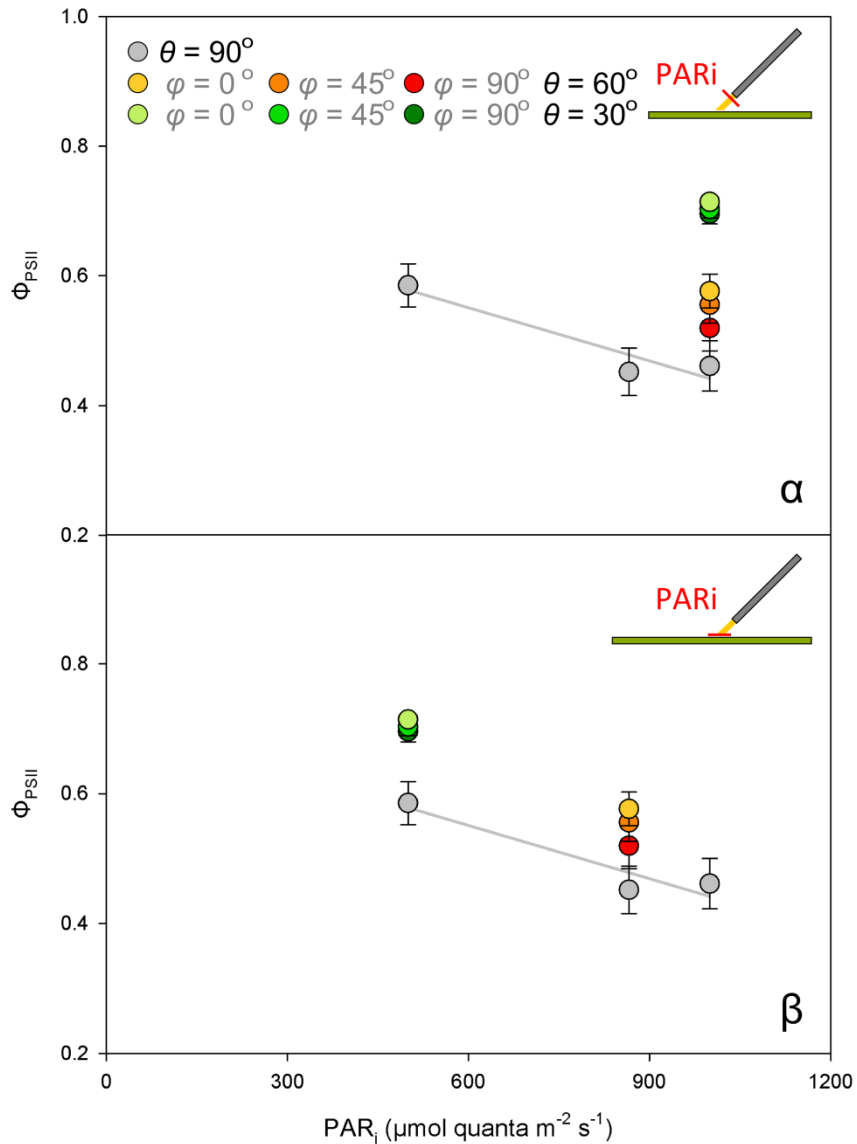
Εικόνα 24: Επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης (θ) και της αξονικής γωνίας (φ) στην απόκριση της παραμέτρου (Φ_{PSII}) από την ένταση της ακτινοβολίας εξόδου από την οπτική ίνα (α) ή της ακτινοβολίας ανά μονάδα επιφάνειας βάσει του κανόνα του ημιτόνου (β) σε φύλλα του φυτού *Toulbaghia violacea* (μονοκότυλο ομοβαρές). Οι τιμές είναι μέσοι όροι δέκα επαναλήψεων \pm τυπικό σφάλμα του μέσου. Οι ευθείες είναι γραμμικές συσχετίσεις για κάθε συνδυασμό γωνιών.



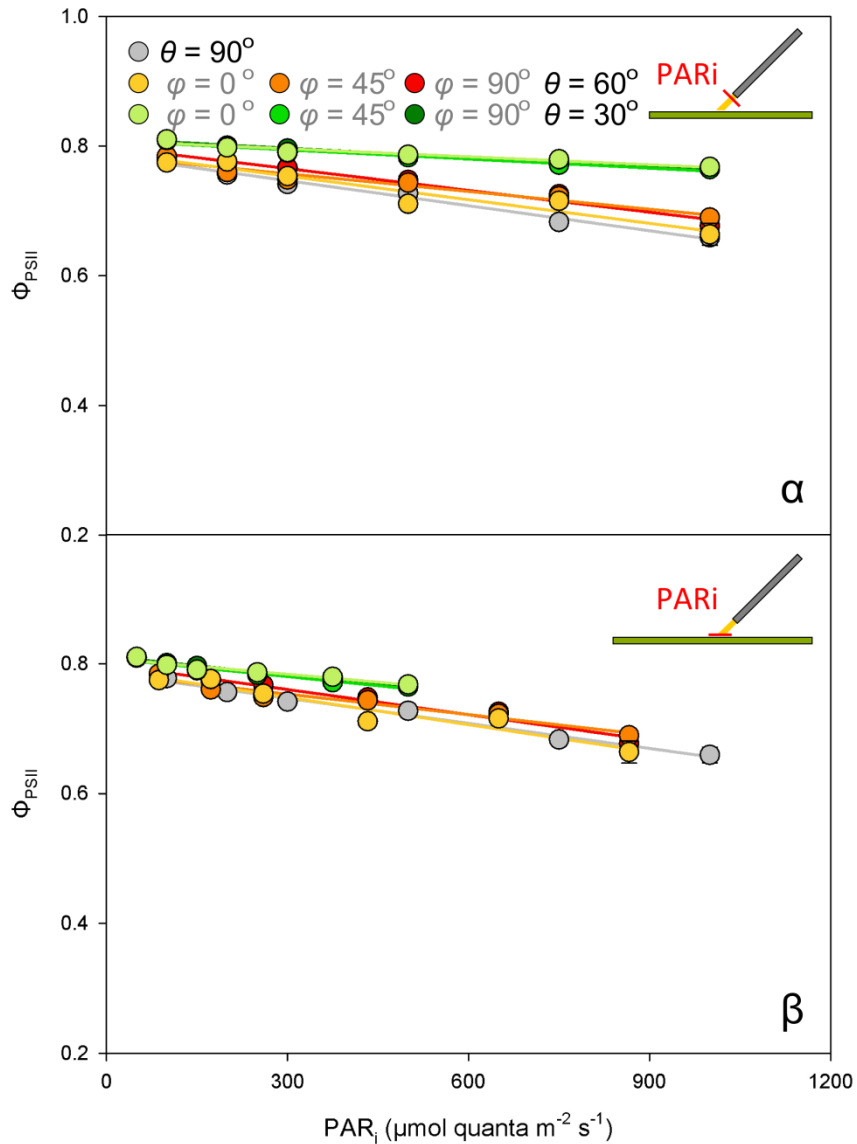
Εικόνα 25: Επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης (θ) και της αξονικής γωνίας (φ) στην απόκριση της παραμέτρου (Φ_{PSII}) από την ένταση της ακτινοβολίας εξόδου από την οπτική ίνα (α) ή της ακτινοβολίας ανά μονάδα επιφάνειας βάσει του κανόνα του ημιτόνου (β) σε φύλλα του φυτού *Narcissus sp.* (μονοκότυλο ομοβαρές). Οι τιμές είναι μέσοι όροι έξι επαναλήψεων \pm τυπικό σφάλμα του μέσου. Οι ευθείες είναι γραμμικές συσχετίσεις για κάθε συνδυασμό γωνιών.



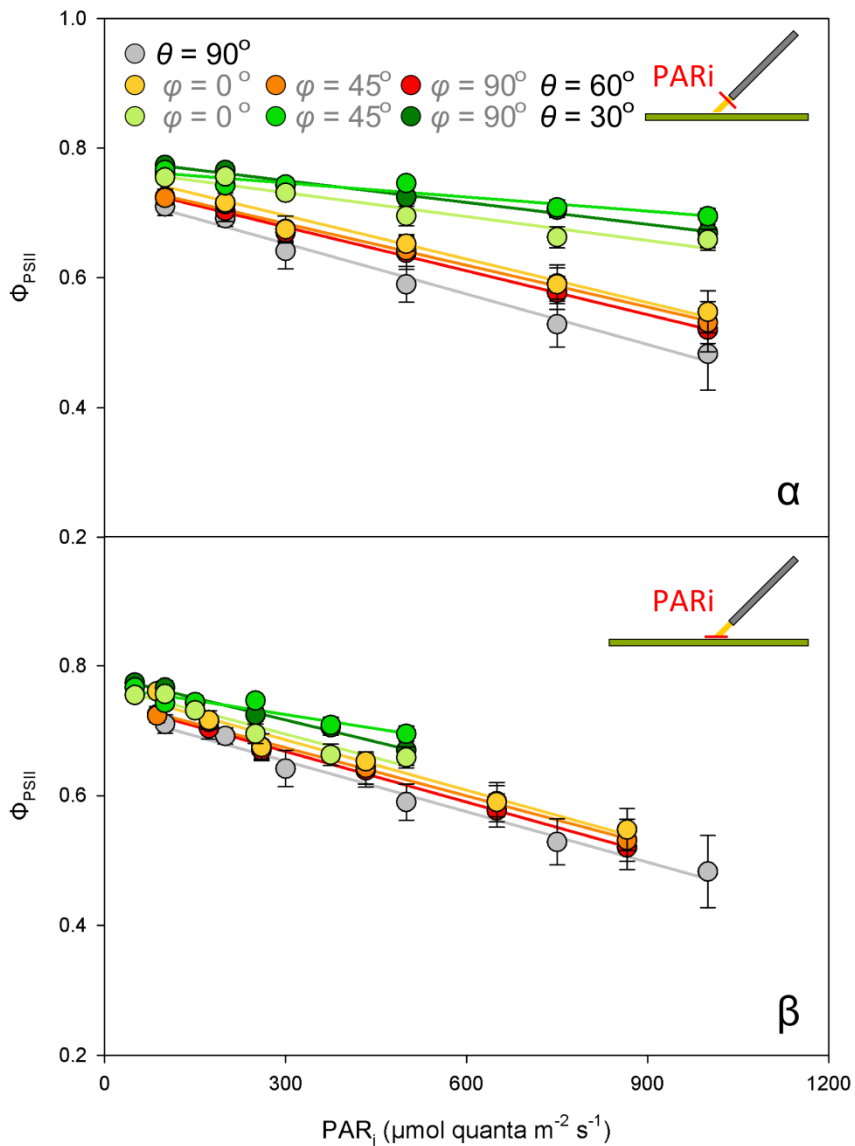
Εικόνα 26: Επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης (θ) και της αξονικής γωνίας (φ) στην απόκριση της παραμέτρου (Φ_{PSII}) από την ένταση της ακτινοβολίας εξόδου από την οπτική ίνα (α) ή της ακτινοβολίας ανά μονάδα επιφάνειας βάσει του κανόνα του ημιτόνου (β) σε φύλλα του φυτού *Anigozanthus* sp. (μονοκότυλο ομοβαρές). Οι τιμές είναι μέσοι όροι έξι επαναλήψεων \pm τυπικό σφάλμα του μέσου. Οι ευθείες είναι γραμμικές συσχετίσεις για κάθε συνδυασμό γωνιών.



Εικόνα 27: Επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης (θ) και της αξονικής γωνίας (φ) στην απόκριση της παραμέτρου (Φ_{PSII}) από την ένταση της ακτινοβολίας εξόδου από την οπτική ίνα (α) ή της ακτινοβολίας ανά μονάδα επιφάνειας βάσει του κανόνα του ημιτόνου (β) σε φύλλα του φυτού *Agapanthus africanus* (μονοκότυλο ομοβαρές). Οι τιμές είναι μέσοι όροι έξι επαναλήψεων \pm τυπικό σφάλμα του μέσου. Οι ευθείες είναι γραμμικές συσχετίσεις για κάθε συνδυασμό γωνιών.



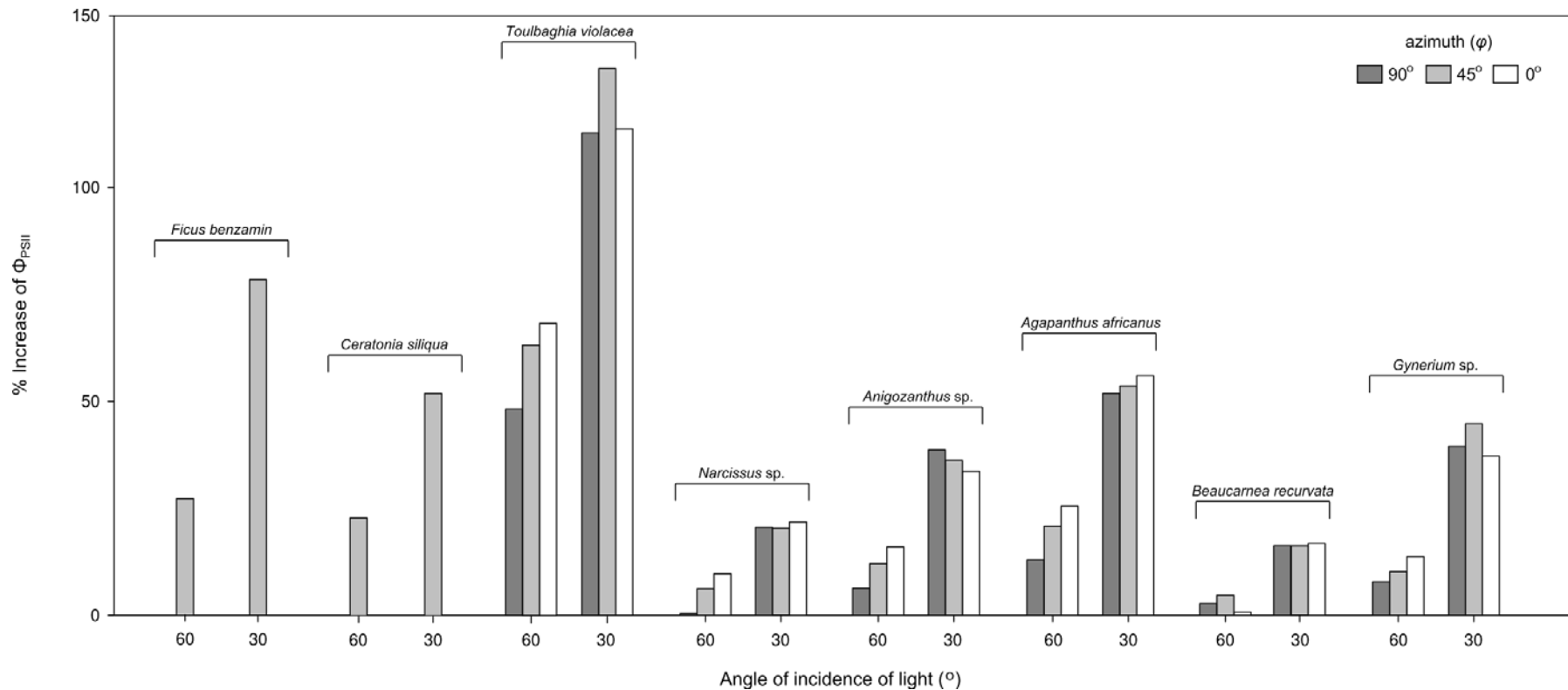
Εικόνα 28: Επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης (θ) και της αξονικής γωνίας (φ) στην απόκριση της παραμέτρου (Φ_{PSII}) από την ένταση της ακτινοβολίας εξόδου από την οπτική ίνα (α) ή της ακτινοβολίας ανά μονάδα επιφάνειας βάσει του κανόνα του ημιτόνου (β) σε φύλλα του φυτού *Beaucarnea recurvata* (μονοκότυλο ετεροβαρές). Οι τιμές είναι μέσοι όροι έντεκα επαναλήψεων \pm τυπικό σφάλμα του μέσου. Οι ευθείες είναι γραμμικές συσχετίσεις για κάθε συνδυασμό γωνιών.



Εικόνα 29: Επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης (θ) και της αξονικής γωνίας (φ) στην απόκριση της παραμέτρου (Φ_{PSII}) από την ένταση της ακτινοβολίας εξόδου από την οπτική ίνα (α) ή της ακτινοβολίας ανά μονάδα επιφάνειας βάσει του κανόνα του ημιτόνου (β) σε φύλλα του φυτού *Gyneryum sp.* (μονοκότυλο ετεροβαρές). Οι τιμές είναι μέσοι όροι δέκα επαναλήψεων \pm τυπικό σφάλμα του μέσου. Οι ευθείες είναι γραμμικές συσχετίσεις για κάθε συνδυασμό γωνιών.

III. Αύξηση της Φ_{PSII} στον πλάγιο φωτισμό σε σχέση με τον κάθετο

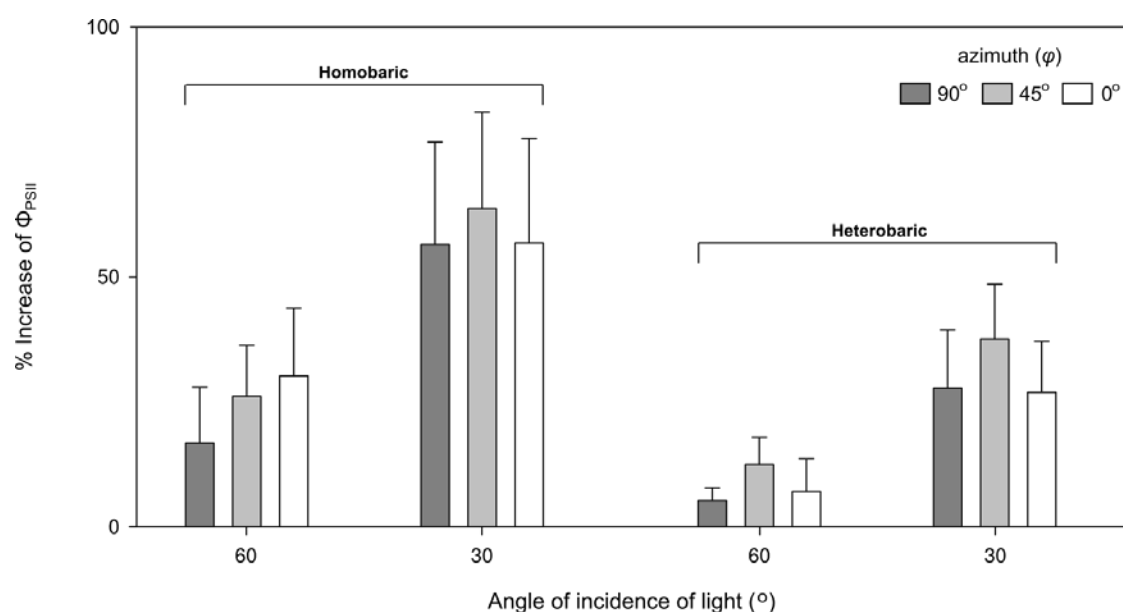
Στην εικόνα 30 παρουσιάζεται η συγκριτική ανάλυση των καμπυλών εξάρτησης των τιμών της παραμέτρου Φ_{PSII} από την ένταση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας για κάθε γωνία πρόσπτωσης και κάθε αξονική γωνία. Συγκεκριμένα παρουσιάζεται η εκατοστιαία αύξηση των τιμών της παραμέτρου Φ_{PSII} για κάθε είδος ως αποτέλεσμα της αλλαγής κάθε γωνίας για ένταση ακτινοβολίας εξόδου ίση με $1000 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Η απόλυτα υψηλότερη εκατοστιαία αύξηση σημειώθηκε για το είδος *Toulbaghia violacea* (ομοβαρές μονοκότυλο) και ακολούθησαν κατά σειρά τα δύο δικότυλα είδη (*Ficus benjamin* (ομοβαρές) και *Ceratonia siliqua* (ετεροβαρές)) και το ομοβαρές μονοκότυλο *Agapanthus africanus*. Από την άλλη μεριά, τις χαμηλότερες τιμές εκατοστιαίας αύξησης της παραμέτρου Φ_{PSII} έδειξαν κατά σειρά τα είδη *Beaucarnea recurvata* (ετεροβαρές μονοκότυλο), *Narcissus* sp. (ομοβαρές μονοκότυλο), *Gynerium* sp. (ετεροβαρές μονοκότυλο) και *Anigozanthus* sp. (ομοβαρές μονοκότυλο). Μεταξύ των γωνιών πρόσπτωσης της ακτινοβολίας, η αύξηση είναι πάντα μεγαλύτερη για τη γωνία των 30° συγκριτικά με τη γωνία των 60° γεγονός αναμενόμενο καθώς η μικρότερη γωνία έχει ως αποτέλεσμα την κατά μεγαλύτερο ποσοστό μείωση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας. Μεταξύ των αξονικών γωνιών (για την περίπτωση μονοκότυλων φυτικών ειδών), στις περισσότερες περιπτώσεις παρατηρείται μεγαλύτερη αύξηση της Φ_{PSII} για την αξονική γωνία των 0° και ακολούθως για την αξονική γωνία των 45° γεγονός που υποδηλώνει πως το φως που φθάνει στα κατώτερα στρώματα του μεσόφυλλου στις αντίστοιχες αξονικές γωνίες είναι λιγότερο συγκριτικά με το φως που φθάνει στα ίδια σημεία όταν η αξονική γωνία είναι ίση με 90° .



Εικόνα 30: Ποσοστιαία αύξηση των τιμών της παραμέτρου Φ_{PSII} στον πλάγιο φωτισμό, σε σχέση με αυτές στις 90° γωνία πρόσπτωσης (θ) για κάθε φυτικό είδος που μελετήθηκε. Στον οριζόντιο άξονα αναφέρεται η γωνία πρόσπτωσης του φωτός (θ). Το χρώμα των ράβδων αντιστοιχεί στην αξονική γωνία (φ). Για τα δικότυλα φυτικά είδη (*Ficus benjamin* και *Ceratonia siliqua*) έγιναν μετρήσεις μόνο υπό αξονική γωνία 45° και για το λόγο αυτό απουσιάζουν οι αντίστοιχες ράβδοι για τις αξονικές γωνίες (φ) των 0° και 90°.

III.1 Αύξηση της φωτοχημικής απόδοσης στον πλάγιο φωτισμό σε σχέση με τον κάθετο - Σύγκριση μεταξύ ομοβαρών και ετεροβαρών υπό μελέτη φυτικών ειδών

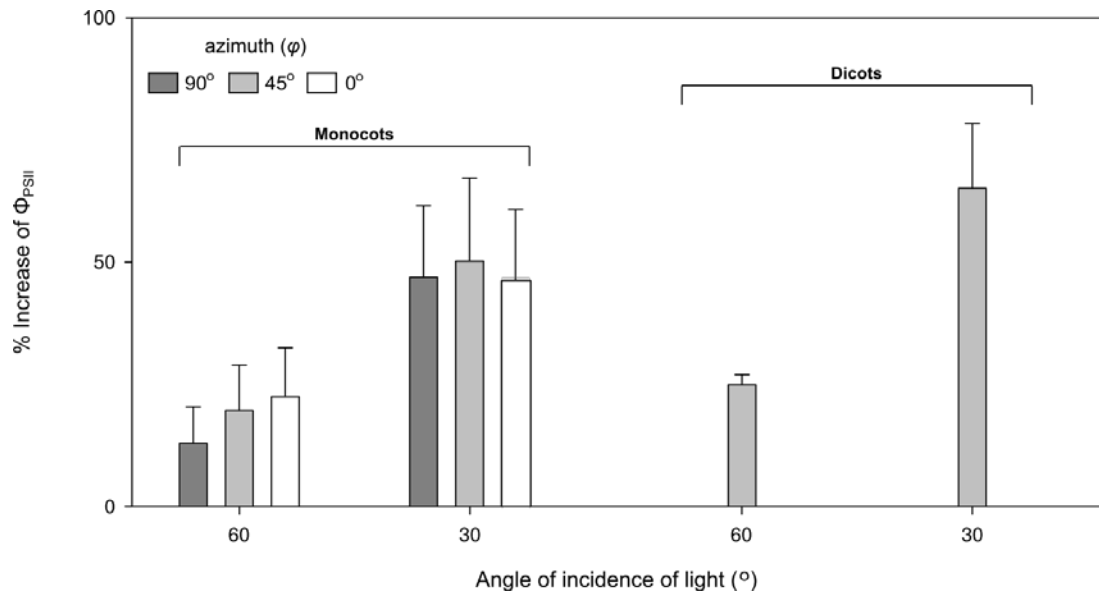
Η σύγκριση όσον αφορά στην αύξηση των τιμών της Φ_{PSII} με την αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης από 90 σε 60 και 30° μεταξύ φύλλων διαφορετικής κατασκευής (ομοβαρών και ετεροβαρών) παρουσιάζεται στην εικόνα 31. Σύμφωνα με τα αποτελέσματα, στα ομοβαρή φύλλα, η αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης φαίνεται να έχει ως αποτέλεσμα τη διαμόρφωση φωτεινού μικροπεριβάλλοντος μικρότερης έντασης στα κατώτερα στρώματα του μεσόφυλλου συγκριτικά με τα ετεροβαρή. Αυτό υποδηλώνει πως η είσοδος και διείσδυση της ακτινοβολίας στο μεσόφυλλο των ετεροβαρών φύλλων είναι ευχερέστερη υπό πλάγια γωνία πρόσπτωσης συγκριτικά με αυτή των ομοβαρών φύλλων.



Εικόνα 31: Σύγκριση της ποσοστιαίας αύξησης των τιμών της παραμέτρου Φ_{PSII} στον πλάγιο φωτισμό, σε σχέση με αυτές στις 90° γωνία πρόσπτωσης (θ) μεταξύ ομοβαρών και ετεροβαρών υπό μελέτη φυτικών ειδών. Στον οριζόντιο άξονα αναφέρεται η γωνία πρόσπτωσης του φωτός (θ). Το χρώμα των ράβδων αντιστοιχεί στην αξονική γωνία (φ).

III.2 Αύξηση της φωτοχημικής απόδοσης στον πλάγιο φωτισμό σε σχέση με τον κάθετο - Σύγκριση μεταξύ των μονοκότυλων και δικότυλων υπό μελέτη φυτικών ειδών

Αντίστοιχη σύγκριση της εκατοστιαίας αύξησης των τιμών της Φ_{PSII} με την αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης από 90 σε 60 και 30° μεταξύ μονοκότυλων και δικότυλων φυτικών ειδών δείχνει υπεροχή των μονοκότυλων όσον αφορά στην είσοδο και διείσδυση της ακτινοβολίας στο μεσόφυλλο σε σχέση με τα δικότυλα. Ειδικά στα μονοκότυλα, η αλλαγή της αξονικής γωνίας όταν το φως προσπίπτει υπό γωνία 60° στο έλασμα δείχνει ότι ο παράλληλος προσανατολισμός μεταξύ φύλλου και διεύθυνσης διάδοσης της ακτινοβολίας (αξονική γωνία 0°) συνεπάγεται μικρότερη ένταση ακτινοβολίας στα σημεία μέτρησης σε σχέση με τη γωνία 45 και 90° (εικόνα 32). Το γεγονός αυτό υποδηλώνει πως στον παράλληλο προσανατολισμό η απορροφητικότητα της ακτινοβολίας από το έλασμα ή/και η διεισδυτικότητα της ακτινοβολίας διαμέσω του μεσόφυλλου είναι μικρότερη σε σύγκριση με τις μη-παράλληλες αξονικές γωνίες.



Εικόνα 32: Σύγκριση της ποσοστιαίας αύξησης των τιμών της παραμέτρου Φ_{PSII} στον πλάγιο φωτισμό, σε σχέση με αυτές στις 90° γωνία πρόσπτωσης (θ) μεταξύ των μονοκότυλων και δικότυλων υπό μελέτη φυτικών ειδών. Στον οριζόντιο άξονα αναφέρεται η γωνία πρόσπτωσης του φωτός (θ). Το χρώμα των ράβδων αντιστοιχεί στην αξονική γωνία (φ). Για τα δικότυλα φυτικά είδη (*Ficus benjamin* και *Ceratonia siliqua*) έγιναν μετρήσεις μόνο υπό αξονική γωνία 45° και για το λόγο αυτό απουσιάζουν οι αντίστοιχες ράβδοι για τις αξονικές γωνίες (φ) των 0° και 90° .

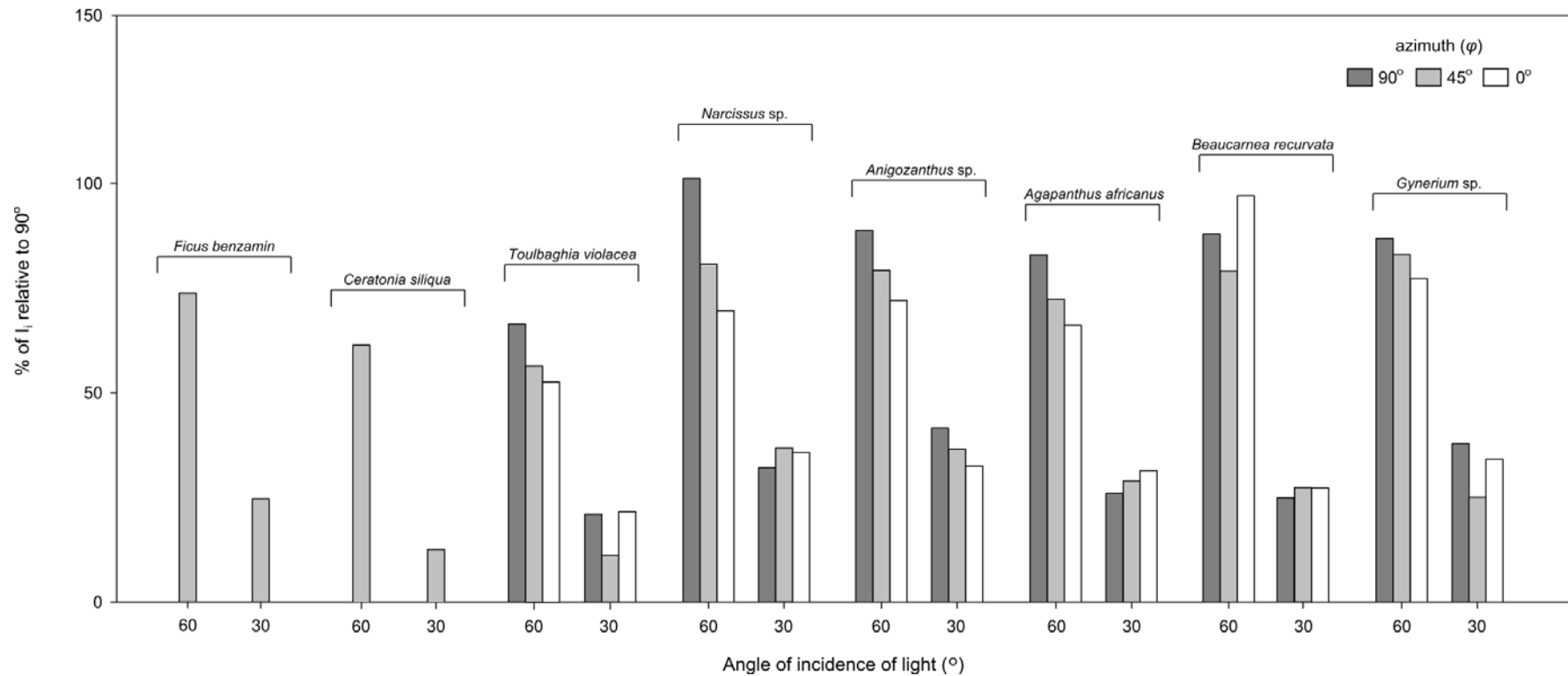
IV. Μείωση της έντασης του εσωτερικού φωτισμού (ένταση φωτός που φτάνει στο κατώτερο φωτοσυνθετικό παρέγχυμα, I_i) στον πλάγιο φωτισμό σε σχέση με τον κάθετο

Με τη χρήση των τιμών της Φ_{PSII} και των αντίστοιχων εντάσεων προσπίπτοντος φωτός, καθίσταται δυνατός ο υπολογισμός της σχετικής έντασης του φωτός που επικρατεί στο σπογγώδες παρέγχυμα και συγκεκριμένα στα σημεία τα οποία είναι υπεύθυνα για την εκπομπή του φθορισμού (εσωτερική ένταση φωτός, I_i). Οι τιμές της I_i είναι σχετικές καθώς δεν έχει υπολογιστεί η απόλυτη τιμή της έντασης της φωτοσυνθετικά ενεργού ακτινοβολίας που επικρατεί στα συγκεκριμένα σημεία του μεσόφυλλου. Παρά το γεγονός ότι η σχετικότητα του υπολογιζόμενου μεγέθους δεν επιτρέπει άμεσες συγκρίσεις μεταξύ διαφορετικών φυτικών ειδών, οι μεταβολές του I_i λόγω αλλαγών της γωνίας πρόσπτωσης ή και της αξονικής γωνίας (για τα μονοκότυλα φυτικά είδη) επιτρέπει τη διεξαγωγή χρήσιμων αναλύσεων των πρωτογενών

δεδομένων (εικόνες 33-35).

Για τα φυτικά είδη που μελετήθηκαν, η ένταση του εσωτερικού φωτισμού στις 60° γωνία πρόσπτωσης προσεγγίζει σε ποικίλο βαθμό την ένταση του εσωτερικού φωτισμού υπό γωνία πρόσπτωσης 90° (εικόνα 33). Συγκριτικά με αυτή στις 30° γωνία πρόσπτωσης του φωτός (εικόνα 33). Συγκεκριμένα, στα μονοκότυλα είδη *Narcissus* sp. (ομοβαρές), *Beaucarnea recurvata* (ετεροβαρές), *Gynerium* sp. (ετεροβαρές), *Anigozanthus* sp. (ομοβαρές) και *Agapanthus africanus* (ομοβαρές) η ένταση του εσωτερικού φωτισμού υπό γωνία πρόσπτωσης 60° κυμαίνεται με την παραπάνω σειρά από 100-75% της αντίστοιχης έντασης στον κάθετο φωτισμό. Είναι αξιοσημείωτο πως στο παραπάνω εύρος περιλαμβάνεται η θεωρητικά αναμενόμενη τιμή του 87% με βάση τον κανόνα του ημιτόνου. Επίσης, για το δικότυλο ομοβαρές είδος *Ficus benjamin*, το αντίστοιχο ποσοστό είναι περίπου 72% ενώ μειώνεται στο 60% περίπου για το δικότυλο ετεροβαρές είδος *Ceratonia siliqua* και περίπου στο ίδιο ποσοστό για το μονοκότυλο ομοβαρές *Toulbaghia violacea* (εικόνα 33). Όσον αφορά στο φωτισμό υπό γωνία 30°, σε όλα τα είδη που εξετάστηκαν, η ένταση του εσωτερικού φωτισμού είναι κατά πολύ χαμηλότερη του θεωρητικά αναμενόμενου ποσοστού του 50% με βάση τον κανόνα του ημιτόνου. Πιο κοντά στο θεωρητικό αυτό όριο είναι τα μονοκότυλα είδη και ειδικότερα τα είδη *Anigozanthus* sp. (ομοβαρές), *Gynerium* sp. (ετεροβαρές), *Narcissus* sp. (ομοβαρές), *Agapanthus africanus* (ομοβαρές) και *Beaucarnea recurvata* (ετεροβαρές) ενώ τα δικότυλα είδη *Ficus benjamin* (ομοβαρές) και *Ceratonia siliqua* (ετεροβαρές) βρίσκονται αρκετά πιο κάτω με ποσοστά 25 και 10% περίπου (εικόνα 33).

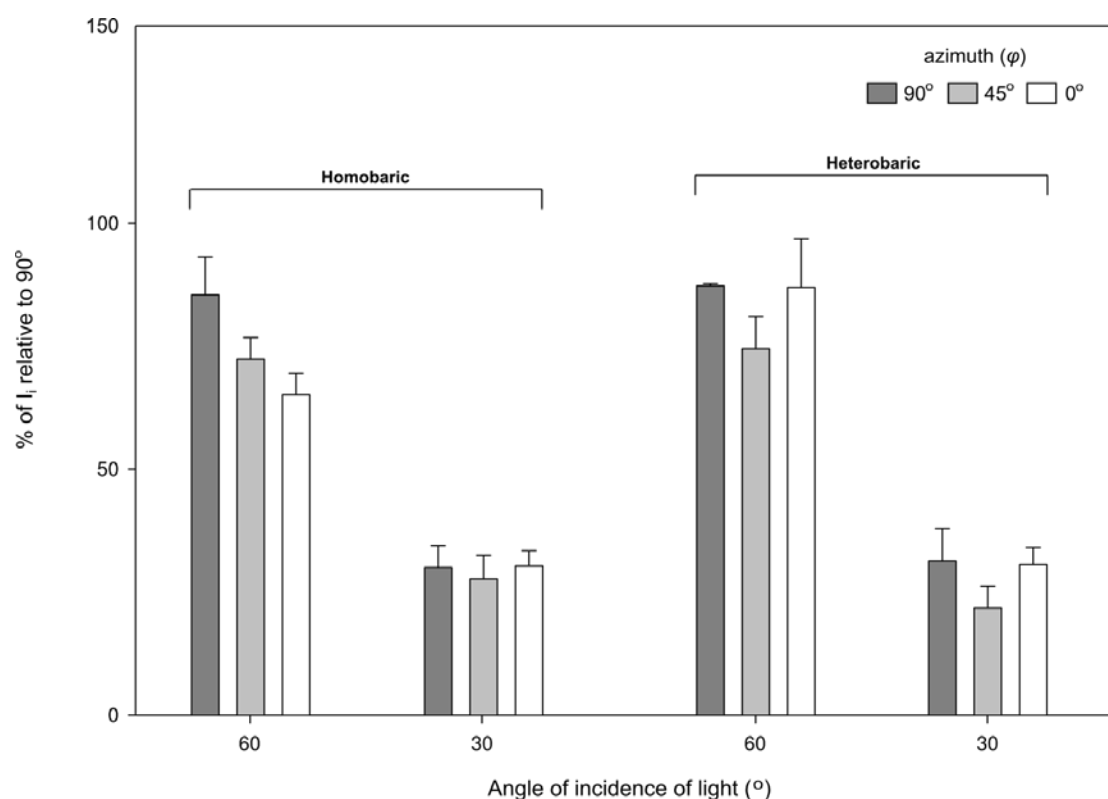
Η μελέτη της επίδρασης της αξονικής γωνίας στο εκατοστιαίο ποσοστό της έντασης του εσωτερικού φωτισμού υπό πλάγιο φως σε σχέση με τον κάθετο φωτισμό δείχνει ότι σε γωνία πρόσπτωσης 60° κατά κανόνα η παράλληλη αξονική γωνία έχει ως αποτέλεσμα χαμηλότερα ποσοστά στα ομοβαρή είδη (*Narcissus* sp., *Agapanthus africanus*, *Toulbaghia violacea*, και *Anigozanthus* sp.) αλλά όχι στα ετεροβαρή τα οποία φαίνεται να μην επηρεάζονται από την αλλαγή της αξονικής γωνίας (*Beaucarnea recurvata* και *Gynerium* sp.). Υπό γωνία πρόσπτωσης 30° τα αποτελέσματα είναι συγκεχυμένα και δεν μπορεί να διαφανεί κάποια τάση (εικόνα 33).



Εικόνα 33: Επί τοις εκατό ένταση του εσωτερικού φωτισμού (αυτός που φτάνει στο κατώτερο φωτοσυνθετικό παρέγχυμα, I_i) κατά τον πλάγιο φωτισμό, σε σχέση με αυτήν κατά τον κάθετο φωτισμό. Για τα δικότυλα φυτικά είδη (*Ficus benjamin* και *Ceratonia siliqua*) έγιναν μετρήσεις μόνο υπό αξονική γωνία 45° και για το λόγο αυτό απουσιάζουν οι αντίστοιχες ράβδοι για τις αξονικές γωνίες (φ) των 0° και 90° .

IV.1 Μείωση της έντασης του εσωτερικού φωτισμού (ένταση φωτός που φτάνει στο κατώτερο φωτοσυνθετικό παρέγχυμα, I_i) στον πλάγιο φωτισμό σε σχέση με τον κάθετο – Σύγκριση μεταξύ ομοβαρών και ετεροβαρών υπό μελέτη φυτικών ειδών

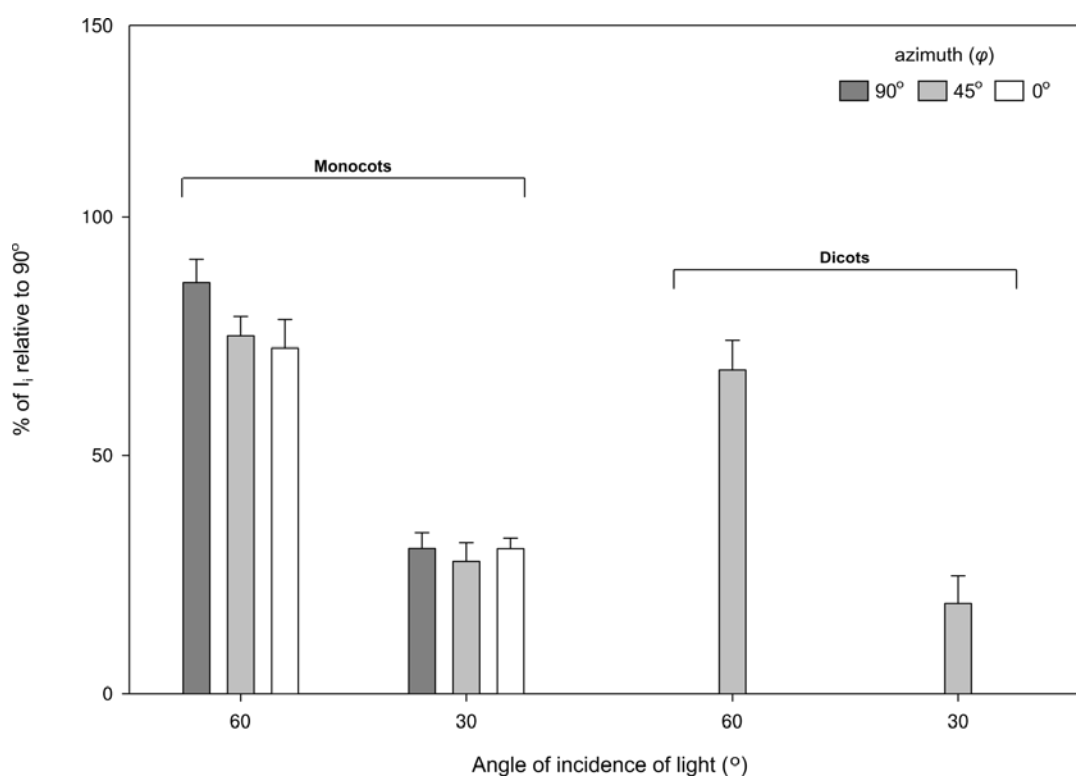
Η συγκριτική μελέτη ομοβαρών και ετεροβαρών φύλλων δεν αποκαλύπτει σημαντικές διαφορές μεταξύ των δύο τύπων ανατομικής κατασκευής όσον αφορά στην ικανότητα διοχέτευσης φωτός στα εσωτερικά στρώματα του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος όταν η γωνία πρόσπτωσης είναι μικρή (εικόνα 34). Ωστόσο, παρατηρείται πως η ένταση του εσωτερικού φωτισμού στα ομοβαρή φύλλα υπό γωνία πρόσπτωσης 60°, αλλάζει σημαντικά όταν αλλάζει η αξονική γωνία. Συγκεκριμένα, η ένταση του εσωτερικού φωτισμού μειώνεται από το 85% στο 65% περίπου όταν το φύλλο είναι παράλληλο στη διεύθυνση διάδοσης του φωτός. Αντίθετα, στα ετεροβαρή φύλλα η αξονική γωνία δεν φαίνεται να επιδρά με συγκεκριμένο τρόπο στην ένταση του εσωτερικού φωτισμού (εικόνα 34).



Εικόνα 34: Σύγκριση της επί τοις εκατό έντασης του εσωτερικού φωτισμού (στο κατώτερο φωτοσυνθετικό παρέγχυμα) στον πλάγιο φωτισμό, σε σχέση με τον κάθετο, μεταξύ ομοβαρών και ετεροβαρών υπό μελέτη φυτικών ειδών.

IV.2 Μείωση της έντασης του εσωτερικού φωτισμού (ένταση φωτός που φτάνει στο κατώτερο φωτοσυνθετικό παρέγχυμα, I_i) στον πλάγιο φωτισμό σε σχέση με τον κάθετο – Σύγκριση μεταξύ μονοκότυλων και δικότυλων υπό μελέτη φυτικών ειδών

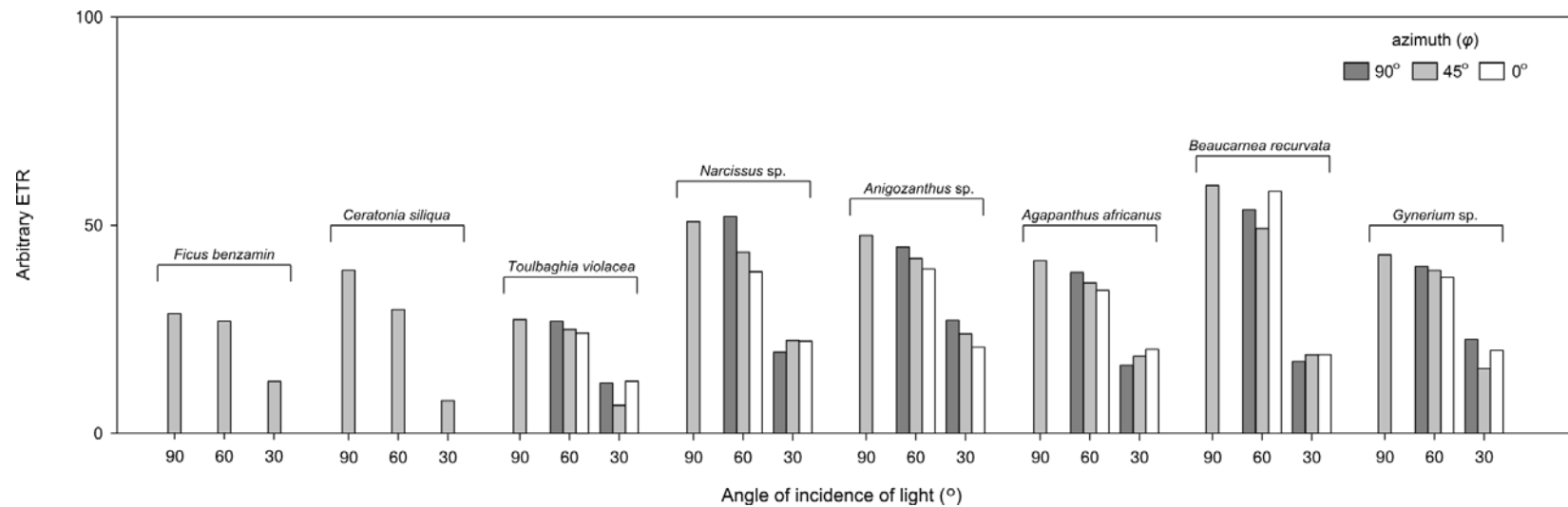
Σε σύγκριση με τα δικότυλα φυτικά είδη που εξετάστηκαν στην παρούσα εργασία, τα μονοκότυλα δίνουν υψηλότερες εκατοστιαίες τιμές της έντασης εσωτερικού φωτισμού όταν η γωνία πρόσπτωσης αλλάζει από τις 90 στις 60 ή και στις 30° (εικόνα 35). Η διαφορά αυτή, συγκεκριμένα στις 60°, είναι μεγαλύτερη όταν η αξονική γωνία είναι ίση με 90° δεδομένου ότι η γεωμετρική διευθέτηση του φύλλου ως προς το φως επηρεάζει την ένταση του εσωτερικού φωτισμού (εικόνα 35). Σε γωνία πρόσπτωσης ίση με 30° δεν παρατηρείται επίδραση της αξονικής γωνίας.



Εικόνα 35: Σύγκριση της επί τοις εκατό έντασης του εσωτερικού φωτισμού (στο κατώτερο φωτοσυνθετικό παρέγχυμα) στον πλάγιο φωτισμό, σε σχέση με τον κάθετο, μεταξύ ομοβαρών και ετεροβαρών υπό μελέτη φυτικών ειδών. Για τα δικότυλα φυτικά είδη (*Ficus benjamina* και *Ceratonia siliqua*) έγιναν μετρήσεις μόνο υπό αξονική γωνία 45° και για το λόγο αυτό απουσιάζουν οι αντίστοιχες ράβδοι για τις αξονικές γωνίες (φ) των 0° και 90°.

V. Διακυμάνσεις Arbitrary ETR (σχετικού ρυθμού ροής ηλεκτρονίων) στο κατώτερο φωτοσυνθετικό παρέγχυμα στον πλάγιο φωτισμό σε σχέση με τον κάθετο

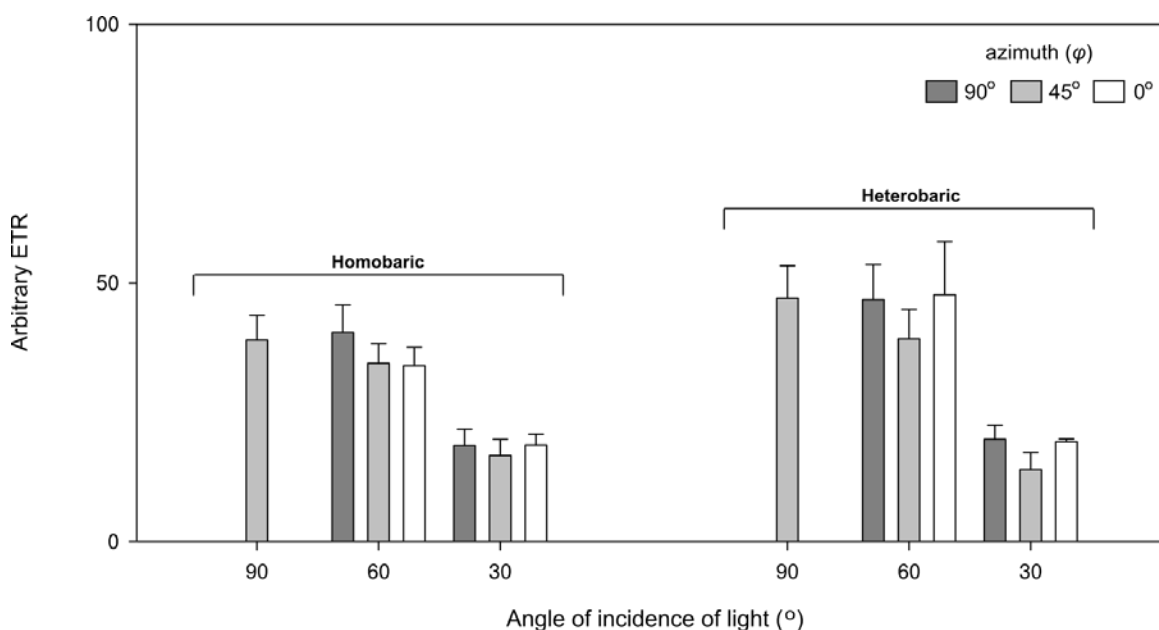
Με τη χρήση των τιμών της Φ_{PSII} και των αντίστοιχων τιμών εντάσεων του εσωτερικού φωτισμού καθίσταται δυνατός ο υπολογισμός του σχετικού ρυθμού ροής ηλεκτρονίων για τα σημεία τα οποία είναι υπεύθυνα για την εκπομπή του φθορισμού (Arbitrary ETR). Όμοια με τις τιμές της παραμέτρου I_i , οι τιμές του Arbitrary ETR είναι επίσης σχετικές καθώς δεν έχει υπολογιστεί η απόλυτη τιμή της έντασης της φωτοσυνθετικά ενεργού ακτινοβολίας που επικρατεί στα συγκεκριμένα σημεία του μεσόφυλλου. Σε όλα τα φυτικά είδη που μελετήθηκαν, οι τιμές της παραμέτρου Arbitrary ETR είναι υψηλότερες κατά τον κάθετο φωτισμό σε σχέση με τον πλάγιο (εικόνα 36). Ωστόσο, σε όλα τα είδη (εκτός του *Ceratonia siliqua*), οι τιμές του Arbitrary ETR για γωνία πρόσπτωσης ίση με 60° είναι πολύ κοντά στις αντίστοιχες τιμές για γωνία πρόσπτωσης ίση με 90° (εικόνα 36). Το παραπάνω ισχύει ιδιαίτερα για την αξονική γωνία των 90° καθώς η αλλαγή της αξονικής γωνίας προκαλεί μείωση του Arbitrary ETR. Το φαινόμενο αυτό είναι εντονότερο για το είδος *Narcissus sp.* ενώ δεν παρατηρείται καθόλου στα δύο ετεροβαρή είδη. Υπό γωνία πρόσπτωσης 30° οι τιμές της Arbitrary ETR έχουν μειωθεί περίπου στο 50% (όπως αναμενόταν) (εικόνα 36).



Εικόνα 36: Μεταβολή του ρυθμού ροής ηλεκτρονίων (ETR) από τον κάθετο στον πλάγιο φωτισμό για όλα τα είδη που μελετήθηκαν. Για τα δικότυλα φυτικά είδη (*Ficus benjamin* και *Ceratonia siliqua*) έγιναν μετρήσεις μόνο υπό αξονική γωνία 45° και για το λόγο αυτό απουσιάζουν οι αντίστοιχες ράβδοι για τις αξονικές γωνίες (φ) των 0° και 90°. Κατά τον κάθετο φωτισμό εφαρμόστηκε μόνο η αξονική γωνία των 45° και για το λόγο αυτόν, απουσιάζουν από το διάγραμμα οι ράβδοι των υπόλοιπων δύο αξονικών γωνιών.

V.1 Διακυμάνσεις Arbitrary ETR (σχετικού ρυθμού ροής ηλεκτρονίων) στο κατώτερο φωτοσυνθετικό παρέγχυμα στον πλάγιο φωτισμό σε σχέση με τον κάθετο – Σύγκριση μεταξύ ομοβαρών και ετεροβαρών υπό μελέτη φυτικών ειδών

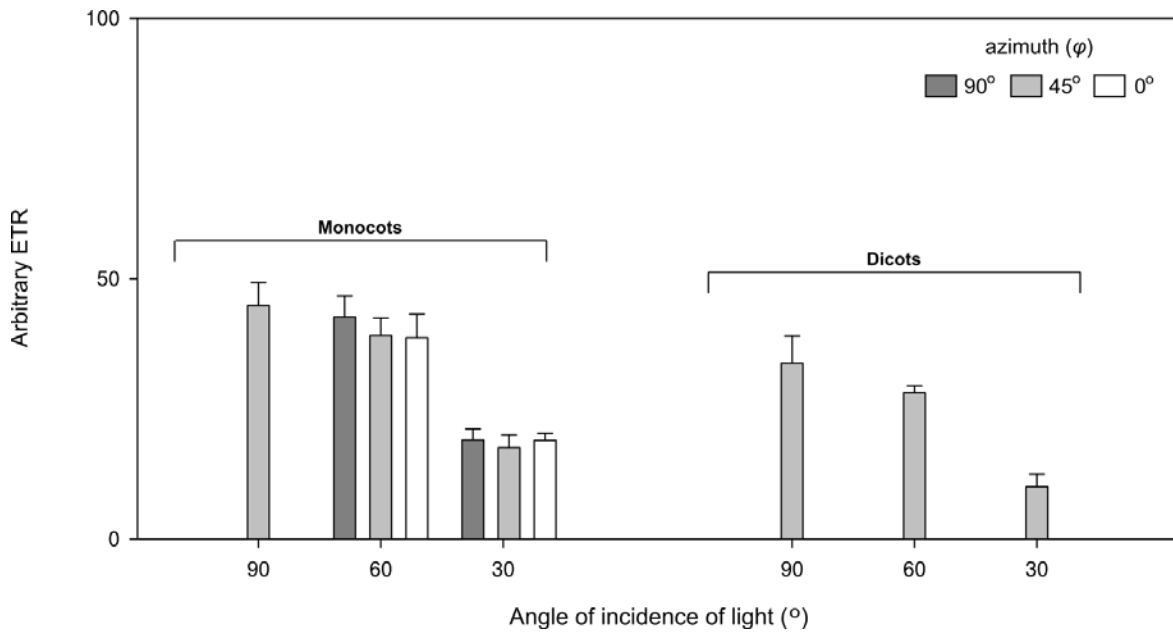
Στην εικόνα 37 παρουσιάζεται η συγκριτική μελέτη μεταξύ ομοβαρών και ετεροβαρών φύλλων για τις διακυμάνσεις του σχετικού ρυθμού ροής ηλεκτρονίων στα σημεία του μεσόφυλλου από τα οποία προέρχεται ο φθορισμός της χλωροφύλλης λόγω αλλαγής της γωνίας πρόσπτωσης ή και της αξονικής γωνίας. Τα ετεροβαρή φύλλα δίνουν σε κάθε περίπτωση υψηλότερες τιμές της παραμέτρου συγκριτικά με τα ομοβαρή φύλλα. Η αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός προκαλεί παρόμοιες σχετικές μεταβολές στο ρυθμό ροής ηλεκτρονίων μεταξύ ομοβαρών και ετεροβαρών φύλλων. Επιπλέον, η αλλαγή της αξονικής γωνίας δεν δίνει επίσης αξιοσημείωτες διαφορές.



Εικόνα 37: Σύγκριση της μεταβολής του ρυθμού ροής ηλεκτρονίων (ETR) από τον κάθετο στον πλάγιο φωτισμό μεταξύ ομοβαρών και ετεροβαρών φυτικών ειδών. Κατά τον κάθετο φωτισμό εφαρμόστηκε μόνο η αξονική γωνία των 45° και για το λόγο αυτόν, απουσιάζουν από το διάγραμμα οι ράβδοι των υπόλοιπων δύο αξονικών γωνιών.

V.2 Διακυμάνσεις Arbitrary ETR (σχετικού ρυθμού ροής ηλεκτρονίων) στο κατώτερο φωτοσυνθετικό παρέγχυμα στον πλάγιο φωτισμό σε σχέση με τον κάθετο – Σύγκριση μεταξύ μονοκότυλων και δικότυλων υπό μελέτη φυτικών ειδών

Όπως φαίνεται στην εικόνα 38, στα κατώτερα στρώματα του μεσόφυλλου των μονοκότυλων φυτικών ειδών καταγράφονται υψηλότερες τιμές της παραμέτρου Arbitrary ETR σε σύγκριση με τα φύλλα των δικότυλων φυτικών ειδών ανεξαρτήτως της γωνίας πρόσπτωσης. Με την αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης από 90 σε 60° σημειώνεται μείωση του Arbitrary ETR τόσο στα μονοκότυλα όσο και στα δικότυλα φυτικά είδη αλλά κατά μικρότερο ποσοστό στα μονοκότυλα από ότι στα δικότυλα. Επιπλέον, στα μονοκότυλα φυτικά είδη και σε αξονική γωνία ίση με 90°, η μείωση του Arbitrary ETR λόγω αλλαγής της γωνίας πρόσπτωσης στις 60° είναι ιδιαίτερα μικρή με αποτέλεσμα οι τιμές του Arbitrary ETR να παραμένουν σχετικά παρόμοιες με αυτές στον κάθετο φωτισμό. Επιπλέον, για γωνία πρόσπτωσης 30°, η περαιτέρω μείωση του Arbitrary ETR στα μονοκότυλα είναι περίπου 50% σε σχέση με τις 60° ενώ η αντίστοιχη μείωση στα δικότυλα είναι περίπου 65% (εικόνα 38).



Εικόνα 38: Σύγκριση της μεταβολής του ρυθμού ροής ηλεκτρονίων (ETR) από τον κάθετο στον πλάγιο φωτισμό μεταξύ μονοκότυλων και δικότυλων φυτικών ειδών. Κατά τον κάθετο φωτισμό εφαρμόστηκε μόνο η αξονική γωνία των 45° και για το λόγο αυτόν, απουσιάζουν από το διάγραμμα οι ράβδοι των υπόλοιπων δύο αξονικών γωνιών. Για τα δικότυλα φυτικά είδη (*Ficus benjamin* και *Ceratonia siliqua*) έγιναν μετρήσεις μόνο υπό αξονική γωνία 45° και για το λόγο αυτό απουσιάζουν οι αντίστοιχες ράβδοι για τις αξονικές γωνίες (φ) των 0° και 90°.

Συζήτηση

I. Σημασία της εργασίας

Στην παρούσα μελέτη, εξετάστηκε η επίδραση του πλάγιου φωτισμού στις οπτικές ιδιότητες των φύλλων μέσω φθορισμομετρίας χλωροφύλλης. Στα πειράματα λήφθηκε υπόψη η ιδιαίτερη ανατομία των φύλλων των υπό μελέτη ειδών και συγκεκριμένα η ύπαρξη ή όχι ετεροβαρούς κατασκευής και η κατηγορία κάθε φυτικού είδους (μονοκότυλο ή δικότυλο). Στα πειράματα της παρούσας εργασίας συμμετείχαν δύο δικότυλα και έξι μονοκότυλα φυτικά είδη, ή αλλιώς, τρία είδη με ετεροβαρή και πέντε είδη με ομοβαρή φύλλα.

Η παρουσία των BSEs διακρίνει τα ετεροβαρή φύλλα από τα ομοβαρή. Στα πρώτα, τα κύτταρα του δεσμικού κολεού που περικλείουν τις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες, προεκτείνονται προς τις δύο επιφάνειες του φύλλου (εικόνα 3). Στις επιφάνειες του ελάσματος φαίνονται σαν ένα δίκτυο από φωτεινές διαφανείς περιοχές σε σκούρο πράσινο φόντο, καθώς στερούνται χρωστικών. Τα BSEs δημιουργούν εγκάρσια χωρίσματα δημιουργώντας φωτοσυνθετικά διαμερίσματα στο μεσόφυλλο, μέσα στα οποία περικλείονται τα φωτοσυνθετικά κύτταρα.

Η ετεροβαρής κατασκευή έχει παρατηρηθεί κυρίως σε φύλλα με μεγάλο πάχος που διαβιούν σε ξηρικά περιβάλλοντα. Στις συνθήκες αυτές, φύλλα με μικρή επιφάνεια και μεγάλο πάχος ευνοούνται λόγω μείωσης των απωλειών νερού. Χωρίς όμως καμία άλλη ανατομική τροποποίηση, δε θα ήταν δυνατός ο επαρκής φωτισμός των κατώτερων στρωμάτων του μεσόφυλλου (Vogelmann, 1993). Σε προηγούμενες εργασίες έχει διαπιστωθεί η ενίσχυση της φωτοσύνθεσης στα κύτταρα που γειτνιάζουν με τα BSEs, καθώς αυτά παρέχουν φωτοσυνθετικώς ενεργή ακτινοβολία (PAR, 400-700 nm) στα στρώματα του μεσόφυλλου που απέχουν από τις επιφάνειες, σε φύλλα με μεγάλο πάχος, προσφέροντας προσαρμοστικό πλεονέκτημα σε συνθήκες έλλειψης νερού (Karabourniotis et al., 2000). Το εμβαδόν, ο όγκος και η πυκνότητα των BSEs των ετεροβαρών φύλλων επηρεάζουν θετικά σε κάποιο βαθμό, τη φωτοσυνθετική ικανότητα και η οπτική τους ιδιότητα είναι εμφανέστερη σε φύλλα μεγάλου πάχους (Nikolopoulos et al., 2002).

Στην παρούσα μελέτη εξετάστηκαν ομοβαρή και ετεροβαρή είδη μονοκότυλων και δικότυλων φυτών ως προς την ικανότητά τους να μεταφέρουν την προσπίπτουσα ακτινοβολία στα κατώτερα στρώματα του μεσόφυλλου κατά τον πλάγιο, σε σχέση με τον κάθετο φωτισμό, για τη λειτουργία της φωτοσύνθεσης. Τα μονοκότυλα φυτικά είδη χαρακτηρίζονται από την παράλληλη διευθέτηση των ηθμαγγειωδών δεσμίδων, σε αντίθεση με την ακανόνιστη των δικότυλων. Για αυτό το λόγο, στα φύλλα των μονοκότυλων φυτικών ειδών μελετήθηκε επιπλέον ο πιθανός ρόλος της γωνίας που σχηματίζει ο άξονας του φύλλου ως προς τη διεύθυνση διάδοσης της ακτινοβολίας στην αξιοποίηση του φωτός από τα κατώτερα τμήματα του μεσόφυλλου (αξονική γωνία). Στα δικότυλα φυτικά είδη δεν αναμένεται να υπάρχει συσχέτιση μεταξύ της αξονικής γωνίας και της φωτοσυνθετικής απόδοσης, δεδομένης της ακανόνιστης διευθέτησης των ηθμαγγειωδών δεσμίδων. Η μελέτη της επίδρασης της αξονικής γωνίας είναι πιθανό να οδηγήσει σε συμπεράσματα όσον αφορά στον οπτικό ρόλο των BSEs δεδομένου ότι σε ορισμένες γεωμετρικές διευθετήσεις ο οπτικός ρόλος των δομών αυτών ενδέχεται να συμβάλλει περισσότερο στη διείσδυση της ακτινοβολίας από ότι σε άλλες.

II. Η μεθοδολογική προσέγγιση της εργασίας

Η μεθοδολογική καινοτομία της παρούσας εργασίας συνίσταται στη χρήση της τεχνικής της φθορισμομετρίας χλωροφύλλης για την εκτίμηση του φωτεινού μικροπεριβάλλοντος στα κατώτερα στρώματα του μεσόφυλλου και της επίδρασης σε αυτό των αλλαγών στη γεωμετρία της προσπίπτουσας ακτινοβολίας. Η χρήση αυτή της τεχνικής της φθορισμομετρίας χλωροφύλλης είναι υλοποιήσιμη λόγω ενός βασικού χαρακτηριστικού της: ο φθορισμός που εκπέμπεται και άρα συλλέγεται και μετράται από το φθορισμόμετρο είναι επιφανειακός. Το ακριβές βάθος από το οποίο μπορεί να προέλθει είναι δύσκολο να εκτιμηθεί και επιπλέον δεν είναι σταθερό από είδος σε είδος καθώς εξαρτάται από μια σειρά από χαρακτηριστικά όπως η πυκνότητα των φωτοσυνθετικών κυττάρων και χλωροπλαστών, η συγκέντρωση των χλωροφυλλών κ.ά. Ωστόσο, για δεδομένο είδος φυτού θα πρέπει να

αναμένεται πως είναι σταθερός καθώς τα χαρακτηριστικά της ακτινοβολίας διέγερσης παραμένουν σταθερά σε όλη την έκταση των πειραμάτων. Η επιφανειακή προέλευση του φθορισμού της χλωροφύλλης συνήθως υπονοεί ότι η μέτρηση πραγματοποιείται στους επιφανειακούς χλωροπλάστες του πασσαλώδους παρεγχύματος ενώ το ακτινικό φως προσπίπτει από την ίδια πλευρά του φύλλου δηλαδή την προσαξονική (ανώτερη). Η τεχνική επιτρέπει επίσης τη λήψη μέτρησης από την αποαξονική πλευρά του φύλλου όπου το ακτινικό φως προσπίπτει επίσης από την ίδια πλευρά (την αποαξονική). Στην περίπτωση αυτή, η μέτρηση προέρχεται από τους χλωροπλάστες του σπογγώδους παρεγχύματος (για τα ετερόπλευρα φύλλα), του κατώτερου ομοιογενούς παρεγχύματος (για τα ομοιογενή) ή του κατώτερου πασσαλώδους παρεγχύματος (για τα αμφίπλευρα φύλλα). Στην παρούσα εργασία, οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν από την αποαξονική πλευρά του φύλλου με τη διαφορά ότι το ακτινικό φως προσέπιπτε από την αντίθετη πλευρά του φύλλου (την προσαξονική). Συνεπώς, οι χλωροπλάστες από τους οποίους προέρχεται η μέτρηση δέχονται φως (ασφαλώς απεμπλουτισμένο από φωτόνια της ερυθρής και κυανής περιοχής του φάσματος) το οποίο διεισδύει από την αντίθετη πλευρά του φύλλου και διέρχεται σχεδόν του συνόλου του μεσόφυλλου. Ακριβώς αυτό το χαρακτηριστικό αξιοποιείται από την παρούσα εργασία καθώς η διέλευση του φωτός (και συνεπώς οι φωτοσυνθετικές παράμετροι των μετρούμενων σημείων του μεσόφυλλου) εξαρτώνται από το σύνολο των οπτικών ιδιοτήτων του φύλλου και όχι μόνο από την επιφανειακή απορροφητικότητα.

Η μετρήσιμη παράμετρος στα πειράματα αυτά είναι η λειτουργική φωτοχημική απόδοση του PSII (Φ_{PSII}) και βεβαίως η ένταση της φωτοσυνθετικά ενεργού ακτινοβολίας η οποία προσπίπτει στο έλασμα κάθε φορά (PAR_i). Η σχέση που συνδέει αυτές τις δύο παραμέτρους είναι γνωστή και αναφέρεται ως καμπύλη απόκρισης της Φ_{PSII} από την ένταση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας ή απλούστερα καμπύλη φωτός της Φ_{PSII} και με πρώτη ματιά μοιάζει με το θετικό σκέλος μιας φθίνουσας εκθετικής καμπύλης. Μια ιδιαιτερότητα της καμπύλης αυτής είναι ότι για μικρές τιμές έντασης φωτός εμφανίζει γραμμικό φθίνον σκέλος. Έτσι, για τις τιμές έντασης που

επικρατούν στα κατώτερα στρώματα του μεσόφυλλου όταν το φύλλο φωτίζεται από την προσαξονική επιφάνεια, η σχέση μεταξύ της εσωτερικής έντασης και της Φ_{PSII} είναι αυτή της αρνητικής γραμμικής συσχέτισης (εικόνες 22-29). Από την αρνητική αυτή συσχέτιση μπορεί αντίστροφα να υπολογιστεί σε σχετικές τιμές η ένταση του φωτεινού μικροπεριβάλλοντος μιας και είναι γνωστή η τιμή της Φ_{PSII} . Με τον τρόπο αυτό προκύπτει η ένταση του εσωτερικού φωτισμού (I_i). Τέλος, με το γινόμενο των τιμών I_i και Φ_{PSII} μπορεί να προκύψει μια αυθαίρετου μέτρου παράμετρος ρυθμού φωτοχημικής ροής ηλεκτρονίων (Arbitrary ETR). Αυτή η τελευταία παράμετρος δίνει ένα μέτρο του φωτοσυνθετικού έργου στα κατώτερα στρώματα του μεσόφυλλου δεδομένου ότι στα σημεία αυτά δεν υφίσταται περίπτωση φωτοκορεσμού της φωτοσυνθετικής συσκευής υπό τις συνθήκες του πειράματος.

Οι τιμές της I_i είναι σχετικές καθώς δεν έχει υπολογιστεί η απόλυτη τιμή της έντασης της φωτοσυνθετικά ενεργού ακτινοβολίας που επικρατεί στα συγκεκριμένα σημεία του μεσόφυλλου. Για τον ίδιο λόγο, οι τιμές της παραμέτρου Arbitrary ETR είναι επίσης σχετικές. Ο υπολογισμός της απόλυτης τιμής της έντασης του εσωτερικού φωτισμού θα απαιτούσε τη χρήση ακτινικού φωτός ανάλογης φασματικής σύστασης με αυτή του φωτός που επικρατεί στο μεσόφυλλο όταν αυτό φωτίζεται με λευκό φως από την προσαξονική επιφάνεια (δηλ. πράσινου). Ακολούθως, θα απαιτούσε την καταγραφή της καμπύλης φωτός της Φ_{PSII} με το ακτινικό φως (το οποίο θα πρέπει να καλύπτει το εύρος των εντάσεων που αναμένεται να επικρατούν στο συγκεκριμένο σημείο του μεσόφυλλου) να προσπίπτει στην ίδια πλευρά του φύλλου από την οποία καταγράφεται ο φθορισμός και συγκεκριμένα την αποσαξονική επιφάνεια (Ψαρούδη, 2008).

III. Επίδραση της γεωμετρίας του προσπίπτοντος φωτός και ο ρόλος των ανατομικών ιδιοτήτων των φύλλων κάθε φυτικού είδους

Σύμφωνα με τα αποτελέσματα, η αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός από τις 90 στις 60° (και επίσης στις 30°) προκάλεσε αισθητή μείωση της έντασης του εσωτερικού φωτισμού (I_i) σε όλα τα φυτικά είδη που

εξετάστηκαν (εικόνα 33). Το γεγονός αυτό είναι αναμενόμενο καθώς μειώνεται η πυκνότητα της φωτονιακής ροής ανά μονάδα επιφάνειας φύλλου όταν μειώνεται η γωνία πρόσπτωσης. Θεωρητικά, η μείωση αυτή είναι ίση με 13% για τις 60° σε σχέση με τον κάθετο φωτισμό. Συνεπώς η αναμενόμενη ένταση I_i στις 60° είναι 87%. Στο ποσοστό αυτό κινήθηκαν οι πειραματικές τιμές για τα περισσότερα φυτικά είδη, όλα μονοκότυλα, είτε ομοβαρή είτε ετεροβαρή (βλ. επίσης εικόνα 35). Από τα μονοκότυλα, μικρότερες τιμές σημειώθηκαν μόνο για το είδος *Toulbaghia violacea* (μονοκότυλο ομοβαρές). Από την άλλη μεριά, ιδιαίτερα χαμηλές τιμές σημειώθηκαν για τα δύο δικότυλα φυτικά είδη, τα *Ficus benjamin* (ομοβαρές) και *Ceratonia siliqua* (ετεροβαρές), στα επίπεδα του 75 και 65% περίπου σε σχέση με τις τιμές της I_i στις 90° (εικόνα 33). Οι πιθανοί λόγοι για τις χαμηλότερες τιμές των φύλλων των δύο δικότυλων φυτικών ειδών αλλά και του μονοκότυλου *Toulbaghia violacea* είναι πολλοί. Καταρχάς, τα φύλλα των δύο δικότυλων είναι ιδιαίτερα στιλπνά στην επιφάνειά τους με αποτέλεσμα να αναμένεται αύξηση της ανακλαστικότητάς τους όταν ο φωτισμός είναι πλάγιος (Yates, 1981). Επίσης, και τα δύο είδη εμφανίζουν ανατομικές ιδιομορφίες οι οποίες μπορεί να τροποποιούν τις οπτικές τους ιδιότητες σε μεγαλύτερο βαθμό και με απρόβλεπτο τρόπο σε σχέση με φύλλα τυπικής ανατομίας. Τα φύλλα του *Ficus benjamin* διαθέτουν πολύστρωμη επιδερμίδα με ευμεγέθη κύτταρα και λιθοκύστες (εικόνα 21) που ενδεχομένως προκαλούν αυξημένη σκέδαση στο εισερχόμενο φως ειδικά όταν αυτό προσπίπτει υπό γωνία. Παρόμοια, το είδος *Ceratonia siliqua* διαθέτει εξαιρετικά επιμήκη επιδερμικά κύτταρα (εικόνα 21), χαρακτηριστικό το οποίο μπορεί να ευθύνεται για τη σημαντική μείωση της φωτοπερατότητας στις πλάγιες γωνίες πρόσπτωσης. Το μονοκότυλο είδος *Toulbaghia violacea* διαθέτει ιδιαίτερα εκτεταμένο υδατέγχυμα περίπου στο ήμισι του βάθους του μεσόφυλλου (εικόνα 21) το οποίο ενδέχεται να λειτουργεί ως ανακλαστική επιφάνεια ιδιαίτερα για φωτόνια τα οποία κινούνται υπό γωνία μικρότερη των 90°. Από την άλλη μεριά, τα είδη των οποίων τα φύλλα έδωσαν υψηλότερες τιμές έντασης του εσωτερικού φωτισμού διαθέτουν περισσότερο ομοιογενές μεσόφυλλο ή είναι έντονα ετεροβαρή (εικόνα 21) και ενδέχεται οι ιστοί τους να άγουν το πλάγιο φως με

μεγαλύτερη αποτελεσματικότητα. Επίσης, τα φύλλα τους διαθέτουν λιγότερο στιλπνή επιφάνεια ή αυτή χαρακτηρίζεται από εγκολπώσεις ή είναι κυματοειδής με αποτέλεσμα η διείσδυση της ακτινοβολίας υπό γωνία να είναι ευχερέστερη.

Στα μονοκότυλα φυτικά είδη παρατηρήθηκε επίδραση της αξονικής γωνίας στη διάδοση του πλάγιου φωτός στα κατώτερα στρώματα του μεσόφυλλου. Συγκεκριμένα, στις περισσότερες περιπτώσεις, η αξονική γωνία των 90° είχε ως αποτέλεσμα την αύξηση της έντασης του φωτός στα κατώτερα στρώματα του μεσόφυλλου για την ίδια γωνία πρόσπτωσης, ιδιαίτερα όταν αυτή ήταν 60 παρά 30° (εικόνα 33, βλ. επίσης εικόνα 34). Το αποτέλεσμα αυτό χρήζει περαιτέρω διερεύνησης καθώς παρατηρήθηκε τόσο σε ομοβαρή όσο και σε ετεροβαρή φύλλα. Στα τελευταία ωστόσο ήταν λιγότερο έντονο (εικόνα 34), γεγονός το οποίο μπορεί να οφείλεται στη μεγαλύτερη ομοιογενοποίηση του φωτεινού μικροπεριβάλλοντος στο εσωτερικό του μεσόφυλλου στα φύλλα αυτής της ανατομικής κατασκευής.

Η εξέταση της παραμέτρου του Arbitrary ETR έδειξε ότι, στην πλειοψηφία τους, τα μονοκότυλα είδη σημειώνουν υψηλότερες τιμές συγκριτικά με τα δικότυλα (εικόνες 36 και 38). Η αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης από τις 90 στις 60° στις περισσότερες περιπτώσεις δεν έδειξε να επηρεάζει παρά σε αμελητέο ποσοστό τις τιμές της παραμέτρου γεγονός το οποίο συμφωνεί με προηγούμενα αποτελέσματα της ερευνητικής ομάδας όπου η φωτοσυνθετική ταχύτητα υπό πλάγιο φωτισμό βρίσκεται πολύ κοντά στη φωτοσυνθετική ταχύτητα υπό κάθετο φως ίδιας έντασης (Ψαρούδη, 2008, Λιάτη, 2013). Αντίθετα, τα αποτελέσματα αυτά δε συμφωνούν με τα ευρήματα του Yates (1981) ο οποίος συμπέρανε ότι το πλάγιο φως μειώνει τη φωτοσυνθετική ταχύτητα περισσότερο από ότι αναμένεται βάσει του κανόνα του ημιτόνου ο οποίος υπολογίζει τη μείωση της πυκνότητας φωτονιακής ροής υπό πλάγιο φωτισμό. Στα μονοκότυλα φυτικά είδη, σημειώθηκε αμελητέα επίδραση της αξονικής γωνίας υπό πλάγιο φωτισμό στην παράμετρο Arbitrary ETR (εικόνα 38). Μικρή επίδραση της αξονικής γωνίας σημειώθηκε στα ομοβαρή (μονοκότυλα) έναντι των ετεροβαρών (μονοκότυλων) (εικόνα 37), αποτέλεσμα το οποίο είναι παρόμοιο, και πιθανά παρόμοιας αιτιολογίας, με

αυτό που λήφθηκε με εξέταση της παραμέτρου I_i .

Συμπερασματικά, η ανατομική κατασκευή των φύλλων των μονοκότυλων φυτικών ειδών που εξετάστηκαν στην παρούσα εργασία έδειξαν να πλεονεκτούν στην αξιοποίηση του πλάγιου φωτισμού όσον αφορά στη λειτουργία της φωτοσύνθεσης στα κατώτερα στρώματα του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος. Από την άλλη μεριά, δεν σημειώθηκαν ιδιαίτερες διαφορές μεταξύ ομοβαρών και ετεροβαρών φύλλων. Ενδέχεται η αξονική συμμετρία των φύλλων των μονοκότυλων φυτικών ειδών και ορισμένες άλλες ανατομικές ιδιαιτερότητες κάθε φυτικού είδους να συμβάλλουν περισσότερο στη διείσδυση και κατανομή του φωτός στα κατώτερα στρώματα του μεσόφυλλου από ότι η ετεροβαρής κατασκευή. Η οριστικοποίηση των συμπερασμάτων αυτών απαιτεί την εξέταση ακόμα περισσότερων φυτικών ειδών επιλέγοντας ωστόσο είδη με περισσότερο τυπική ανατομία χωρίς ιδιαιτερότητες και λαμβάνοντας υπόψη και άλλες ανατομικές παραμέτρους όπως η μικρομορφολογία της επιφάνειας, το είδος της ετεροβαρούς κατασκευής και το πάχος του ελάσματος.

Βιβλιογραφικές αναφορές

- Agati G., Brunetti C., Ferdinando M., Ferrini F., Pollastri S. and Tattini M. 2013. Functional roles of flavonoids in photoprotection: New evidence, lessons from the past. *Plant Physiol. and Biochem.* 72: 35–45.
- Allen J. F. and Forsberg J. 2001. Molecular recognition in thylakoid structure and function. *Trends Plant Sci.* 6: 317-326.
- Berry J. A. and Downton J. S. 1982. Environmental regulation of photosynthesis. In *Photosynthesis: Development, Carbon Metabolism and Plant Productivity*, Vol. II. Govindjee, ed. Academic Press. New York. 263-343 pp.
- Bertamini M., Nedunchezian N., 2002. Leaf pigments, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase nitrate reductase and photosynthetic efficiency of grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Pinot noir) grown under different light conditions. *Vitis.* 41: 169-175.
- Bjorkman O. 1981. Responses to different quantum flux densities. In *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series*, Vol. 12A, ed. O. L. Large, P. S. Nobel, C. B. Osmond, H. Ziegler, pp. 57-107. Berlin/Heidelberg/New York: Springer-Verlag.
- Boardman N. K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plant. *Annu. Rev. Plant Physio.* 28: 355-77.
- Brugnoli E., Cona A., and Lauteri M. 1994. Xanthophyll cycle components and capacity for non-radiative energy dissipation in sun and shade leaves of *Ligustrum ovalifolium* exposed to conditions limiting photosynthesis. *Photosynth. Research* 41: 451-463.
- Chazdon R.L., Pearcy R.W., Lee D.W. and Fetcher N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Eds. S.S. Mulkey, R.L. Chazdon and A.P. Smith. Chapman & Hall, New York, pp 5-55.
- Demmig-Adams B. 1990. Carotenoids and photoprotection in plants: A role

- for the xanthophyll zeaxanthin. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1020: 1-24.
- Ehleringer J. R. and Forseth I. 1980. Solar tracking by plants. *Science* 210: 1094-1098.
- Esau K. 1977. *Anatomy of Seed Plants*. John Wiley & Sons, New York.
- Fahn A. 1990. *Plant Anatomy*. Pergamon Press, Oxford.
- Finazzi G. 2005. The central role of the green alga *Chlamydomonas reinhardtii* in revealing the mechanism of state transitions. *J. Exp. Bot.* 56: 383-388.
- Givnish T.J. 1987. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytol.* 106: 131–160.
- Haldrup A., Jensen P. E., Lunde C. and Scheller H. V. 2001. Balance of power: A view of the mechanism of photosynthetic state transitions. *Trends Plant Sci.* 6: 301-305.
- Hutt M.T. and Luttge U. 2002. Nonlinear dynamics as a tool for modeling in plant physiology. *Plant Biol.* 4:281–297
- Jones, H.G. 1992. *Plants and Microclimate*, Cambridge University Press, New York, pp. 428.
- Karabourniotis G., Bornman J.F. and Nikolopoulos D. 2000. A possible optical role of the bundle sheath extensions of some heterobaric leaves. *Plant Cell Environ.* 23: 423–430.
- Kirschbaum M. U. F. and Pearcy R. W. 1988. Gas exchange analyses of the fast phase of photosynthetic induction in *Alocasia macrorrhiza*. *Plant Physiol.* 87: 818-821.
- Koller D. 2000. Plants in search of sunlight. *Adv. Bot. Res.* 33: 35-131.
- Ku S. B. and Edwards G. E. 1978. Oxygen inhibition of photosynthesis. III. Temperature dependence of quantum yield and its relation to O₂/CO₂ solubility ratio. *Planta* 140: 1-6.

- Liakoura V., Fotelli N. M., Rennenberg H. and Karabourniotis G. 2009. Should structure – function relations be considered separately for homobaric vs. heterobaric leaves? *Am. J. Bot.* 96(3): 612–619.
- Likaopoulos G., Nikolopoulos D., Klouvatou A., Vekkos K. A., Manetas Y. and Karabourniotis G. 2006. The Photoprotective Role of Epidermal Anthocyanins and Surface Pubescence in Young Leaves of Grapevine (*Vitis vinifera*). *Ann. Bot.* 98: 257–265.
- Liu L. X., Xu S. M. and Woo C. K. 2003. Influence of leaf angle on photosynthesis and the xanthophyll cycle in the tropical tree species *Acacia crassicarpa*. *Tree Physiol.* 23: 1255–1261.
- Long S. P., Humphries S. and Falkowski P. G. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 45: 633-662.
- Manetas, Y. 2006. Why some leaves are anthocyanic and why most anthocyanic leaves are red? *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 201: 163-177.
- Maroco J. P., Ku M. S. B., Lea P. J., Dever L. V. Leegood R. C. Furbank R. T. and Edwards G. E. 1998. Oxygen requirement and inhibition of C4 photosynthesis: An analysis of C4 plants deficient in the C3 and C4 cycles. *Plant Physiol.* 116: 823-832.
- Maxwell K. and Johnson G. N. 2000. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Jour. Exp. Bot.* 51: 659-668.
- McClendon J.H. 1992. Photographic survey of the occurrence of bundle-sheath extensions in deciduous dicots. *Plant Physiol.* 99: 1677–1679.
- Melis A. 1999. Photosystem II damage and repair cycle in chloroplasts: What molecules the rate of photodamage in vivo? *Trends Plant Sci.* 4: 130-135.
- Neff M. M., Fankhauser C. and Chory J. 2000. Light: An indicator of time and place. *Genes Dev.* 14: 257-271.

- Neill S.O. and Gould K.S. 1999. Optical properties of leaves in relation to anthocyanin concentration and distribution. *Canadian Journal of Botany* 77: 1777–1782.
- Nikolopoulos D., Liakopoulos G., Drossopoulos I., Karabourniotis G. 2002. The relationship between anatomy and photosynthetic performance of heterobaric leaves. *Plant Physiol.* 129: 235-243.
- Niyogi K. K. 2000. Safety valves for photosynthesis. *Cur. Opin. Plant Biol.* 3: 455–460.
- Okamura M. Y., Paddock M. L., Graige M. S. and Feher G. 2000. Proton and electron transfer in bacterial reaction centers. *Biochim. Biophys. Acta* 1458: 148–163.
- Pearcy W. R. 1990. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 41: 421-53.
- Pieruschka R., Schurr U., Jensen M., Wolff WF. and Jahnke S. 2006. Lateral diffusion of CO₂ from shaded to illuminated leaf parts affects photosynthesis inside homobaric leaves. *New Phytol.* 56: 857-864.
- Porcar – Castell A., Back J., Juurola E. and Hari P. 2006. Dynamics of the energy flow through photosystem II under changing light conditions: a model approach. *Fun. Plant Biol.* 33: 229-239.
- Sabbah S. and Shashar N. 2006. Underwater light polarization and radiance fluctuations induced by surface waves. *Appl. Opt.* 45: 4726–4739.
- Sims D.A. and Pearcy R.W. 1993. Sunfleck frequency and duration affects growth-rate of the understorey plant, *Alocasia-Macrorrhiza*. *Funct. Ecol.* 7: 683–689.
- 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.
- Taiz L. and Zeiger E. 2012. Φυσιολογία φυτών, 5^η αμερικάνικη, 1^η ελληνική έκδοση. Αθήνα: Εκδόσεις Utopia.

- Takahashi S., Milward S.E., Yamori W., Evans J.R., Hillier W. and Badger M.R. 2010. The solar action spectrum of photosystem II damage. *Plant Physiol.* 153: 988-993.
- Terashima I. 1992. Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. *Photosynth. Res.* 31: 195–212.
- Terashima I., Fujita T., Inoue T., Chow W.S. and Oguchi R. 2009. Green light drives leaf photosynthesis more efficiently than red light in strong white light: revisiting the enigmatic question of why leaves are green. *Plant Cell Physiol.* 50: 684-697.
- Vogelmann C.T. 1993. Plant tissue optics. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 44: 231–51.
- Vogelmann C.T., Bomman J. F. and Yates D. J. 1996. Focusing of light by leaf epidermal cells. *Physiol. Plant.* 98: 43-56.
- Vogelmann T.C. 1989. Penetration of light into plants. *Photochem. Photobiol.* 50: 895–902.
- Wolosiuk R. A., Ballicore M. A. and Hagelin K. 1993. The reductive pentose phosphate cycle for photosynthetic carbon dioxide assimilation: Enzyme modulation. *FASEB J.* 7: 622-637.
- Wylie R.B. 1952. The bundle sheath extension in leaves of dicotyledons. *Am. J. Bot.* 39: 645–651.
- Αϊβαλάκης Γ., Καραμπουρνιώτης Γ. και Φασσέας Κ. 2005. Γενική Βοτανική. Αθήνα: Εκδόσεις Έμβρυο.
- Καραμπουρνιώτης Γ., Λιακόπουλος Γ. και Νικολόπουλος Δ. 2012. Φυσιολογία καταπονήσεων των φυτών. Αθήνα: Εκδόσεις Έμβρυο.
- Κοντογιώργου Αικ. 2012. Ανατομικές και φυσιολογικές διαφορές μεταξύ φύλλων διαφορετικής ηλικίας της χαρουπιιάς (*Ceratonia siliqua*). Μεταπτυχιακή Ερευνητική Εργασία. Εργαστήριο Ηλεκτρονικής Μικροσκοπίας, Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών.
- Λιάτη Μ. 2013. Επίδραση του πλάγιου φωτισμού στη φωτοσυνθετική ταχύτητα

ετεροβαρών φύλλων δικότυλων και μονοκότυλων φυτικών ειδών. Πτυχιακή Μελέτη. Τμήμα Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας, Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών.

Μανέτας Ι. 2005. Φυσιολογία φυτών. Αθήνα: Εκδόσεις Ιών.

Μπουράνης Δ., 2007. Φυσιολογία φυτών. Αθήνα: Εκδόσεις Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών.

Τσέκου Ι.Β., Ηλία Η.Φ., 2007. Μορφολογία και ανατομία φυτών. Αθήνα: Εκδοτικός Οίκος Αδελφών Κυριακίδη.

Ψαρούδη Β. 2008. Οπτικές ιδιότητες και φωτοσυνθετική απόδοση ομοβαρών και ετεροβαρών φύλλων: η επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης της φωτοσυνθετικά ενεργού ακτινοβολίας. Εργασία στα πλαίσια του Προγράμματος Μεταπτυχιακών Σπουδών του Τμήματος Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας, Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών.