



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

**ΜΕΛΕΤΗ ΟΠΤΙΚΩΝ ΙΔΙΟΤΗΤΩΝ ΕΤΕΡΟΒΑΡΩΝ ΦΥΛΛΩΝ
ΔΙΚΟΤΥΛΩΝ ΚΑΙ ΜΟΝΟΚΟΤΥΛΩΝ ΦΥΤΙΚΩΝ ΕΙΔΩΝ
ΥΠΟ ΣΥΝΘΗΚΕΣ ΠΛΑΓΙΟΥ ΦΩΤΙΣΜΟΥ**

ΑΝΤΩΝΙΑ ΠΑΠΑΝΑΣΤΑΣΙΟΥ

ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

ΑΘΗΝΑ 2013

ΓΕΩΠΟΝΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΚΗΣ ΒΙΟΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΑΣ ΦΥΤΩΝ

**ΜΕΛΕΤΗ ΟΠΤΙΚΩΝ ΙΔΙΟΤΗΤΩΝ ΕΤΕΡΟΒΑΡΩΝ ΦΥΛΛΩΝ
ΔΙΚΟΤΥΛΩΝ ΚΑΙ ΜΟΝΟΚΟΤΥΛΩΝ ΦΥΤΙΚΩΝ ΕΙΔΩΝ
ΥΠΟ ΣΥΝΘΗΚΕΣ ΠΛΑΓΙΟΥ ΦΩΤΙΣΜΟΥ**

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

ΑΘΗΝΑ 2013

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

ΤΡΙΜΕΛΗΣ ΕΞΕΤΑΣΤΙΚΗ ΕΠΙΤΡΟΠΗ

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

Περιεχόμενα

Πρόλογος	7
Εισαγωγή	9
1.1 Μορφολογία και ανατομία των φύλλων.....	9
1.2 Φωτοσυνθετική λειτουργία των φύλλων	13
1.2.1 Δομή και οργάνωση χλωροπλαστών	14
1.2.2 Φωτοσυλλογή και φωτεινές αντιδράσεις.....	16
1.2.3 Σκοτεινές αντιδράσεις	18
1.3 Περιβαλλοντικοί παράγοντες που επηρεάζουν την φωτοσύνθεση	19
1.4 Οπτικές ιδιότητες των φύλλων.....	24
1.4.1 Οπτικές ιδιότητες των φύλλων που συμβάλλουν στην προστασία τους από το φως.....	25
1.4.2 Οπτικές ιδιότητες των φύλλων που συμβάλλουν στην φωτοσυλλογή.....	25
1.4.2.1 Ομοβαρή και ετεροβαρή φύλλα	26
1.4.3 Ιδιαίτερες συνθήκες φωτισμού.....	27
1.4.3.1 Φωτοσύνθεση υπό έντονες διακυμάνσεις του φωτεινού περιβάλλοντος.....	27
1.4.3.2 Φωτοσύνθεση υπό πλάγιο και διάχυτο φωτισμό.....	28
Σκοπός της Εργασίας.....	31
Υλικά και Μέθοδοι	33
2.1 Φυτικό υλικό.....	33
2.2 Οπτική μικροσκοπία, ψηφιακή επεξεργασία εικόνων και ποσοτικοποίηση διερχόμενου φωτισμού....	33
2.3 Λήψη και επεξεργασία φασμάτων ανάκλασης υπό γωνία.....	35
Αποτελέσματα	37
3.1 Μελέτη οπτικών ιδιοτήτων φύλλων μέσω μικροσκοπίας.....	37
3.2 Φάσματα ανάκλασης των φύλλων υπό διαφορετική αξονική γωνία	49
Συζήτηση	53
Βιβλιογραφία	55

Πρόλογος

Η πτυχιακή εργασία εκπονήθηκε στο Εργαστήριο Φυσιολογίας και Μορφολογίας Φυτών υπό την επίβλεψη του Λέκτορα κ. Γεωργίου Λιακόπουλου. Θα ήθελα λοιπόν να του εκφράσω ένα μεγάλο ευχαριστώ για την ανάθεση, επίβλεψη και διόρθωση της πτυχιακής μου εργασίας, καθώς και για την αμέριστη βοήθεια και την φιλική του στάση.

Ευχαριστώ τον Καθηγητή κ. Γεώργιο Καραμπουρνιώτη και τον Αναπληρωτή Καθηγητή κ. Γεώργιο Αϊβαλάκη για την συμμετοχή τους στην τριμελή επιτροπή και την διόρθωση της πτυχιακής μου εργασίας.

Θα ήθελα επίσης να ευχαριστήσω ιδιαίτερος το μέλος Ε.Ε.ΔΙΠ του εργαστηρίου Δημοσθένη Νικολόπουλο για την καθοριστική του συμβολή, απεριόριστη βοήθεια και την φιλική του διάθεση, καθώς και όλα τα μέλη του εργαστηρίου για τη βοήθεια τους και το ευχάριστο κλίμα που ο καθένας από την πλευρά του καλλιέργησε.

Κλείνοντας θέλω να εκφράσω ένα μεγάλο ευχαριστώ στο πανεπιστήμιο Πατρών για την πολύτιμη συνεργασία και βοήθεια τους καθώς και στην οικογένεια μου για την αστείρευτη αγάπη και οικονομική υποστήριξη που μου παρείχαν.

Εισαγωγή

1.1 Μορφολογία και ανατομία των φύλλων

Το φύλλο είναι το όργανο του φυτού το οποίο κατεξοχήν είναι επιφορτισμένο με τη λειτουργία της φωτοσύνθεσης. Προκειμένου η απορρόφηση της ηλιακής ακτινοβολίας και επομένως η φωτοσυνθετική ταχύτητα να είναι μέγιστη, το φύλλο διαθέτει μεγάλη επιφάνεια η οποία εκτίθεται στο ηλιακό φως (Μπουράνης 2007). Παράλληλα με τη φωτοσυνθετική απορρόφηση του CO₂, μέσω των στομάτων εξέρχονται υδρατμοί προς την ατμόσφαιρα, μια διαδικασία που ονομάζεται διαπνοή. Τα φύλλα σχηματίζονται από το κορυφαίο μερίστωμα των βλαστοφόρων οφθαλμών. Η μορφολογία τους καθορίζεται από γενετικούς παράγοντες καθώς και από το περιβάλλον διαβίωσης του φυτού, ανάλογα με το είδος των προσαρμοστικών μηχανισμών και το εύρος του εγκλιματισμού κάθε φυτικού είδους με σκοπό αφενός τη μεγιστοποίηση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας και αφετέρου την ελαχιστοποίηση των διαπνευστικών απωλειών νερού.

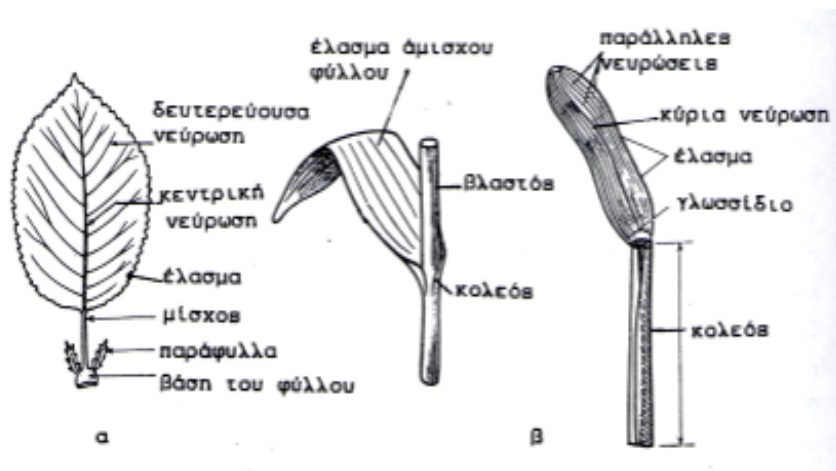
Τόσο από μορφολογικής όσο και από ανατομικής πλευράς, τα φύλλα είναι τα όργανα με τις περισσότερες παραλλαγές. Ένα τυπικό φύλλο αποτελείται από τρία μέρη: τη βάση, τον μίσχο και το έλασμα.

- Η βάση είναι το τμήμα εκείνο με το οποίο συνδέεται με το βλαστό. Όταν τα φύλλα διαθέτουν ιδιαίτερα ανεπτυγμένη βάση είναι δυνατόν να διακρίνονται και παράφυλλα ως ιδιαίτερες κατασκευές.
- Ο μίσχος είναι ένα λεπτό στέλεχος, που συνδέει τη βάση με το έλασμα. Στα μονοκοτυλήδωνα ο μίσχος λείπει, ενώ η βάση διαπλατύνεται και σχηματίζει τον κολεό.
- Το έλασμα, που αποτελεί το κύριο μέρος του φύλλου, είναι μια λεπτή και διαπλατυσμένη επιφάνεια μέσω της οποίας δεσμεύεται η ενέργεια της ηλιακής ακτινοβολίας και πραγματοποιείται η ανταλλαγή αερίων. Μπορεί να συνδέεται απευθείας με τον βλαστό (άμισχα φύλλα) ή μέσω ενός μεγάλου ή μικρού μίσχου.

Τα ιδιαίτερα χαρακτηριστικά των μερών του φύλλου διαμορφώνουν όχι μόνο τη μορφή αλλά σε μεγάλο βαθμό καθορίζουν και τα λειτουργικά χαρακτηριστικά του φύλλου όπως την κλίση ως προς το φως και τους κλυδωνισμούς λόγω του ανέμου.

Το έλασμα διατρέχεται από το αγγειακό σύστημα με την κεντρική και τις πλάγιες νευρώσεις (ηθμαγγειώδεις δεσμίδες ή νεύρα) που προέρχονται από την κεντρική νεύρωση του μίσχου, ο οποίος μοιάζει σαν να προεκτείνεται μέσα στην μάζα του ελάσματος. Η διάταξη των νευρώσεων διαφέρει στα μονοκοτυλήδωνα και στα δικοτυλήδωνα φυτικά είδη. Η νεύρωση μπορεί να συγκροτείται από μια κύρια ηθμαγγειώδη δεσμίδα και μικρότερες πλάγιες διακλαδώσεις μεγαλύτερης τάξης. Ο τύπος αυτός της νεύρωσης ονομάζεται δικτυωτή και συναντάται στα δικοτυλήδωνα είδη. Στα μονοκοτυλήδωνα φυτά, τα νεύρα είναι συνήθως ίδιες

τάξης, παράλληλα μεταξύ τους και ως προς την κεντρική ηθμαγγειώδη δεσμίδα. Αυτή η διάταξη των νεύρων ονομάζεται παράλληλη (Δροσόπουλος 1992).



Εικόνα 1. Η μορφολογία ενός τυπικού φύλλου (α) δικότυλου και (β) μονοκότυλου φυτικού είδους.

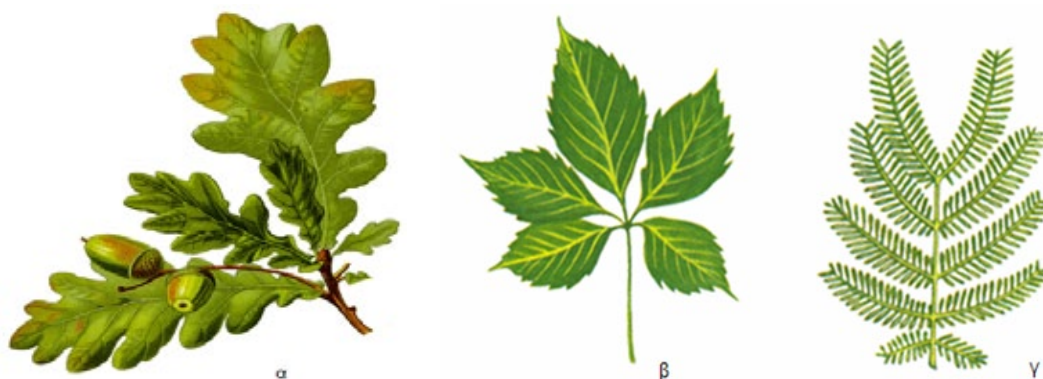
Υπάρχουν τρεις τρόποι διαμόρφωσης του ελάσματος:

α) τα απλά φύλλα, στα οποία υπάρχει ένα ενιαίο έλασμα και μπορεί να έχει διαφορετικά σχήματα και καταλήξεις άκρων, είτε χωρίς εγκολπώσεις είτε με, οι οποίες, όμως, δεν φτάνουν μέχρι την κεντρική νεύρωση,

β) τα σύνθετα φύλλα όπου το έλασμα εμφανίζει βαθιές εγκολπώσεις που φτάνουν μέχρι την κύρια νεύρωση, και διαχωρίζεται σε πολλά φυλλάρια. Τα φυλλάρια αυτά μοιάζουν με απλά φύλλα, και

γ) τα παρασύνθετα φύλλα με εγκολπώσεις οι οποίες φθάνουν μέχρι την κύρια νεύρωση καθώς και στις διακλαδώσεις της. Τα επιμέρους φυλλάρια κατακερματίζονται σε μικρότερο αριθμό φυλλιδίων (Δροσόπουλος 1992).

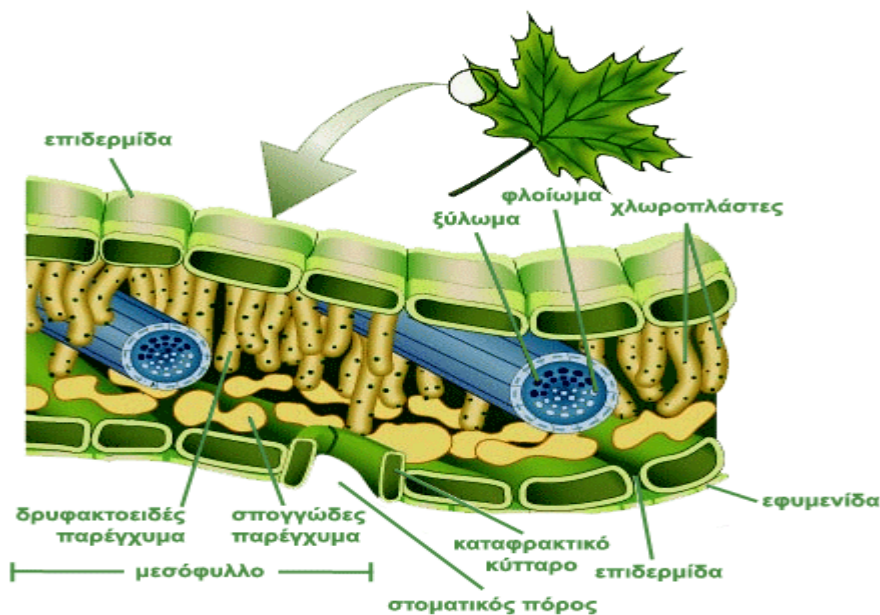
Η πλευρά του φύλλου η οποία στρέφεται προς τον βλαστό λέγεται ανώτερη ή προσαξονική πλευρά, ενώ η αντίθετή της κατώτερη, αποαξονική πλευρά ή ράχη του φύλλου (Αϊβαλάκης κ.α. 2005).



Εικόνα 2. (α) απλά φύλλα, (β) σύνθετα φύλλα και (γ) παρασύνθετα φύλλα.

Εισαγωγή

Ένα τυπικό φύλλο αποτελείται από εξειδικευμένους ιστούς, με αυστηρά καθορισμένους ρόλους, που ανήκουν σε τρεις κατηγορίες: επιδερμικοί ιστοί, φωτοσυνθετικά παρεγχύματα και αγωγοί ιστοί. Τα επιδερμικά κύτταρα διατάσσονται κατά τέτοιο τρόπο ώστε να εφάπτονται χωρίς μεσοκυττάρους χώρους και καλύπτονται εξωτερικά από την εφυμενίδα, μια στρώση υδρόφοβων υλικών από εκκρίσεις των κυττάρων της επιδερμίδας προς την εξωτερική πλευρά των εξωτερικών επικλινών κυτταρικών τοιχωμάτων με σκοπό την ελαχιστοποίηση των απωλειών νερού και προστασία από την είσοδο παθογόνων μικροοργανισμών. Στην επιδερμίδα διακρίνονται: κοινά επιδερμικά κύτταρα, καταφρακτικά (τα οποία ανά δύο συνιστούν ένα στόμα), και μερικές φορές και παρακαταφρακτικά, κύτταρα φελλού ή άλλα ειδικού ρόλου κύτταρα όπως τα κύτταρα συστροφής. Τα στόματα απαντώνται συνηθέστερα στην κάτω επιφάνεια των φύλλων (υποστοματικά φύλλα), ή και στις δύο πλευρές των φύλλων (αμφιστοματικά φύλλα). Τα καταφρακτικά κύτταρα εμφανίζονται σε ζεύγη και λόγω του ιδιαίτερου σχήματός τους, στο κέντρο διαμορφώνεται ένα άνοιγμα προς το εσωτερικό του φύλλου το οποίο μέσω ελεγχόμενων από το φυτό ή παθητικών κινήσεων σπαραγγής-πλασμόλυσης, αυξομειώνεται. Με αυτόν τον τρόπο επιτυγχάνεται ελεγχόμενη απώλεια νερού καθώς και ανταλλαγή αερίων O_2 και CO_2 . Σε πολλά φύλλα υπάρχουν και επιδερμικά εξαρτήματα όπως τρίχες, αδένες κ.λπ. στη μία ή και στις δύο επιφάνειες για την προστασία του φυτού από βιολογικούς ή αβιολογικούς παράγοντες καταπόνησης (Αϊβαλάκης κ.α. 2005, Δροσόπουλος 1992, Τσέκου και Ηλία 2007).



Εικόνα 3. Σχηματική αναπαράσταση της δομής ενός τυπικού φύλλου.

Μεταξύ της άνω και της κάτω επιδερμίδας βρίσκεται η περιοχή του μεσοφύλλου η οποία αποτελείται από το φωτοσυνθετικό παρέγχυμα. Στα περισσότερα φυτικά είδη, ειδικότερα στα δικότυλα, το φωτοσυνθετικό παρέγχυμα διαφοροποιείται σε δρυφρακτοειδές (πασσαλώδες) παρέγχυμα και σπογγώδες παρέγχυμα. Το δρυφρακτοειδές παρέγχυμα αποτελείται από

επιμήκη κυλινδρικά κύτταρα τα οποία διατάσσονται κάθετα στην επιφάνεια του ελάσματος και σε μία έως τρεις σειρές ανάλογα με το φυτικό είδος, με μικρούς μεσοκυττάριους χώρους και μεγάλο αριθμό χλωροπλαστών ανά κύτταρο. Βρίσκεται κοντά στην πάνω επιδερμίδα και, λόγω των χαρακτηριστικών του και της πρόσβασης στο άπλετο ηλιακό φως, φέρνει σε πέρας τον κύριο όγκο του φωτοσυνθετικού έργου. Το σπογγώδες παρέγχυμα αποτελείται από ακανόνιστου σχήματος, σφαιρικά έως ωειδή, συνήθως έλλοβα κύτταρα με μικρό αριθμό χλωροπλαστών ανά κύτταρο, τα οποία είναι διατεταγμένα κατά τέτοιον τρόπο ώστε να διαμορφώνονται μεταξύ τους μεγάλοι μεσοκυττάριοι χώροι. Οι μεγάλοι μεσοκυττάριοι χώροι στο σπογγώδες παρέγχυμα διευκολύνουν την κίνηση των αερίων προς το πασσαλώδες παρέγχυμα ώστε το τελευταίο να τροφοδοτείται επαρκώς με CO₂, το υπόστρωμα της φωτοσυνθετικής αφομοίωσης. Σε ορισμένα φυτά δρυφρακτοειδές παρέγχυμα συναντάται και στις δύο πλευρές του φύλλου, και τυπικά σπογγώδες παρέγχυμα ενδιάμεσα, ενώ σε άλλα δεν γίνεται διάκριση του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος μεταξύ των δύο πλευρών του φύλλου (Αϊβαλάκης κ.α. 2005, Δροσόπουλος 1992, Τσέκου και Ηλία 2007).

Οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες, ή νεύρα, διατρέχουν το μεσόφυλλο και συμμετέχουν στο σύστημα μεταφοράς ουσιών από τις ρίζες προς στο υπέργειο μέρος και τελικά προς τα φύλλα και από τα φύλλα προς τα υπόλοιπα μέρη του φυτού. Αποτελούνται από ξύλωμα (αγγεία του ξύλου και τραχεΐδες) και φλοιώμα (στοιχεία του ηθμού). Το ξύλωμα βρίσκεται, συνήθως, στην πάνω, ενώ το φλοιώμα στην κάτω πλευρά. Οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες περιβάλλονται από συμπαγείς διατάξεις παρεγχυματικών, κολληγυματικών ή σκληρεγυματικών κυττάρων (περιδεσμικός κολεός). Μέσω του ξυλώματος πραγματοποιείται η μεταφορά νερού και θρεπτικών στοιχείων, τα οποία απορροφώνται από το ριζικό σύστημα, προς το υπέργειο μέρος, ενώ μέσω του φλοιώματος πραγματοποιείται η κίνηση των φωτοσυνθετικών προϊόντων από τα φύλλα, που αποτελούν τα σημεία παραγωγής, προς τα σημεία μεταβολικής κατανάλωσης (π.χ. αναπτυσσόμενους ιστούς) ή αποθήκευσης (π.χ. σπέρματα). Τα στοιχεία μεταφοράς περιβάλλονται από μια ομάδα συνήθως παρεγχυματικών κυττάρων ή σκληρεγυματικών ινών οι οποίες είναι κυκλικά διατεταγμένες γύρω από τη δεσμίδα σχηματίζοντας μια δομή που ονομάζεται δεσμικός κολεός. Οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες προστατεύονται από σκληρεγυματικές ίνες του λεγόμενου δεσμικού κολεού. Οι σκληρεγυματικές ίνες προσφέρουν μηχανική στήριξη και προστασία έναντι προσβολών παθογόνων και εντόμων (Αϊβαλάκης κ.α. 2005, Δροσόπουλος 1992, Τσέκου και Ηλία 2007 κ.α.). Ο δεσμικός κολεός συχνά προεκτείνεται προς τη μια ή και τις δύο επιδερμίδες σχηματίζοντας εγκάρσια φράγματα. Με τον τρόπο αυτό, το φωτοσυνθετικό παρέγχυμα διαχωρίζεται εγκάρσια σε φωτοσυνθετικά διαμερίσματα. Η κατασκευή αυτή των φύλλων χαρακτηρίζεται ως ετεροβαρής σε αντίθεση με τα ομοβαρή φύλλα όπου το φωτοσυνθετικό παρέγχυμα καλύπτει ομοιογενώς την επιφάνεια του φύλλου χωρίς να χωρίζεται εγκάρσια. Στα ετεροβαρή φύλλα, το ίχνος των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών φαίνεται καθαρά εάν το έλασμα εξεταστεί έναντι μιας πηγής φωτός ως ένα δίκτυο νευρώσεων στα δικότυλα και ως

Εισαγωγή

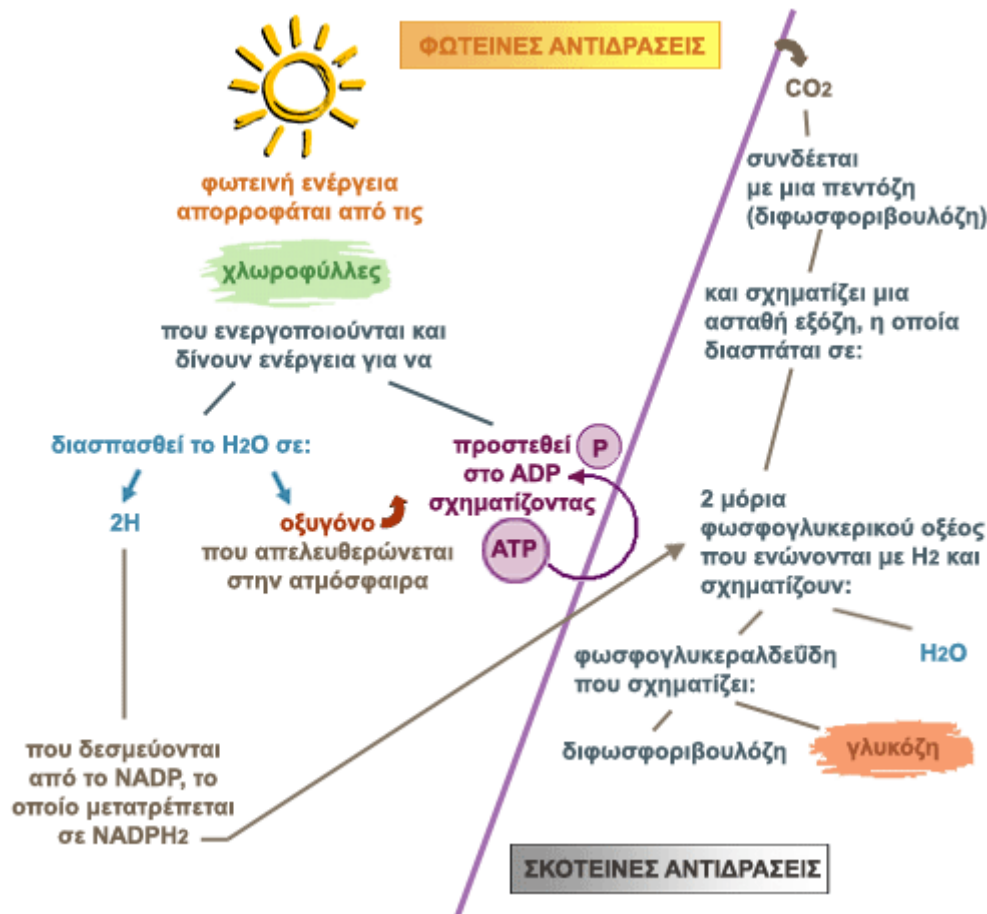
ένα σύνολο από παράλληλες νευρώσεις στα μονοκότυλα φυτικά είδη. Η επιφάνεια που καλύπτουν οι προεκτάσεις των δεσμικών κολεών είναι συχνά σημαντικό ποσοστό της συνολικής επιφάνειας του ελάσματος.

1.2 Φωτοσυνθετική λειτουργία των φύλλων

Από την ηλιακή ενέργεια που φτάνει στη γη και εκπέμπεται υπό μορφή ακτινοβολίας, ένα πολύ μικρό μέρος χρησιμοποιείται από τους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς. Η φωτεινή ενέργεια που παγιδεύεται μετατρέπεται σε χημική και αποθηκεύεται σε οργανικά μόρια, τα οποία παράγουν οι οργανισμοί αυτοί μέσα από τη διαδικασία της φωτοσύνθεσης.

Η φωτοσύνθεση αποτελεί ίσως την πιο σημαντική μεταβολική πορεία από όσες γίνονται στη βιόσφαιρα. Η δέσμευση της φωτεινής ενέργειας κατά τη φωτοσύνθεση γίνεται από τη χλωροφύλλη και τις άλλες φωτοσυνθετικές χρωστικές. Με τη βοήθειά τους οι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί συνθέτουν υδατάνθρακες (γλυκόζη), χρησιμοποιώντας απλές ανόργανες ενώσεις και συγκεκριμένα το διοξείδιο του άνθρακα και το νερό.

Η φωτοσύνθεση περιλαμβάνει δύο ομάδες αντιδράσεων. Τις αντιδράσεις που εξαρτώνται από το φως (φωτεινή φάση) και τις αντιδράσεις που είναι ανεξάρτητες από την ύπαρξη φωτός (σκοτεινή φάση). Κατά τις αντιδράσεις της φωτεινής φάσης, που γίνονται στις μεμβράνες των χλωροπλαστών, η φωτεινή ενέργεια χρησιμοποιείται για τη σύνθεση μορίων ATP και την παραγωγή πρωτονίων και ηλεκτρονίων από τη διάσπαση (φωτόλυση) του νερού ($H^+ + e^-$). Τα τελευταία καταλήγουν στην παραγωγή ανηγμένων παραγώγων ($NADPH_2$). Κατά τις αντιδράσεις της σκοτεινής φάσης, που γίνονται στο στρώμα των χλωροπλαστών, τα μόρια ATP και $NADPH_2$ που παρήχθησαν κατά τη φωτεινή φάση χρησιμοποιούνται για τη μετατροπή του διοξειδίου του άνθρακα σε υδατάνθρακες (Μπουράνης 2007 κ.α.).



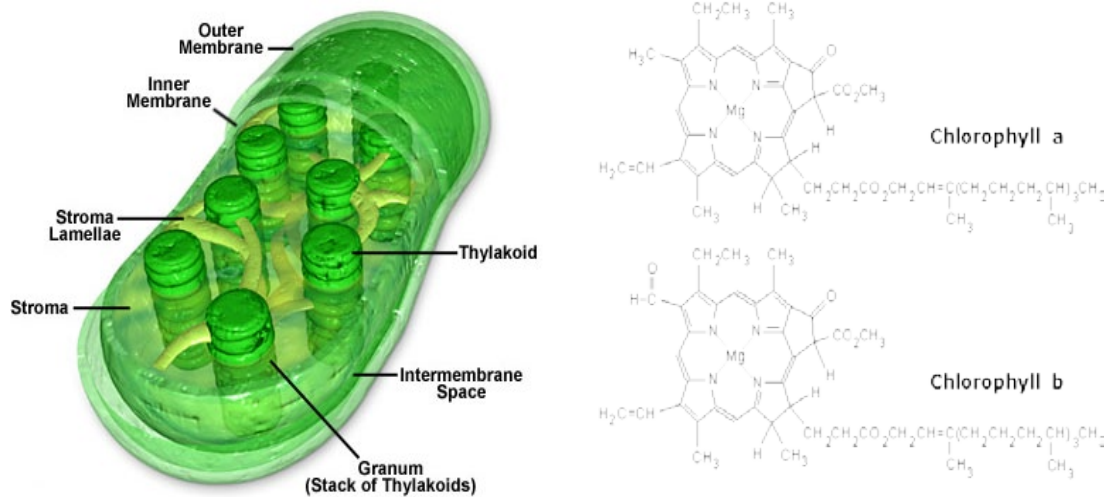
Εικόνα 4. Φωτοσυνθετική λειτουργία των φύλλων

1.2.1 Δομή και οργάνωση χλωροπλάστων

Χλωροπλάστες είναι τα εξειδικευμένα κυτταρικά οργάνια στα οποία επιτελείται η λειτουργία της φωτοσύνθεσης. Οι χλωροπλάστες έχουν συνήθως φακοειδές σχήμα, αποτελούνται από δύο διλιπιδιακές πλασματικές μεμβράνες οι οποίες σχηματίζουν τον φάκελο. Εντός του φακέλου υπάρχει ένα τρίτο μεμβρανικό σύστημα, το σύστημα των θυλακοειδών και ο χώρος που δεν καταλαμβάνεται από τις μεμβράνες των θυλακοειδών και ονομάζεται στρώμα. Οι μεμβράνες του φακέλου ελέγχουν την είσοδο και έξοδο των υλικών. Στο στρώμα στο οποίο απαντάται η θεμελιώδης ουσία, ένα ημίρυστο υδατικό διάλυμα, όπου βρίσκονται τα ένζυμα που είναι απαραίτητα για την πραγματοποίηση των σκοτεινών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης καθώς και την έκφραση των χλωροπλαστικών γονιδίων.

Οι χλωροπλάστες έχουν μήκος περίπου 4-6 μm και πλάτος περίπου 3-4 μm . Ο αριθμός των χλωροπλάστων που συναντώνται σε ένα κύτταρο ποικίλει σημαντικά. Για παράδειγμα κύτταρα από το μεσόφυλλο περιέχουν 50 περίπου χλωροπλάστες ενώ τα στοματικά κύτταρα λιγότερους από 10.

Εισαγωγή



Εικόνα 5. Δομή χλωροπλάστη (αριστερά) και συντακτικός τύπος μορίων χλωροφύλλης a και b (δεξιά)

Επί των μεμβρανών των θυλακοειδών εδράζουν τα πρωτεϊνικά σύμπλοκα των φωτεινών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης, κυρίως μεταφοράς ηλεκτρονίων, μαζί με τα μόρια των χρωστικών (χλωροφύλλες και καροτενοειδή) οι οποίες είναι υπεύθυνες για την συλλογή της ακτινοβολίας. Τα θυλακοειδή ομαδοποιούνται ανά περιοχές σχηματίζοντας τα grana. Τα θυλακοειδή των grana είναι επίπεδοι στρογγυλεμένοι σχηματισμοί και ο αριθμός τους σε ένα granum κυμαίνεται από 2 έως 100, ενώ ένας χλωροπλάστης μπορεί να περιέχει 40-60 grana. Τα θυλακοειδή οργανώνονται σε περιοχές χαμηλής πυκνότητας (θυλακοειδή του στρώματος) και περιοχές υψηλής πυκνότητας (θυλακοειδή των grana). Η κοιλότητα η οποία σχηματίζεται στο εσωτερικό κάθε θυλακοειδούς ονομάζεται μικροκοιλότητα ή μικροχώρος (Τσέκου και Ηλία 2007, Ridge 2005).

Στις μεμβράνες των θυλακοειδών εντοπίζονται τα πρωτεϊνικά σύμπλοκα των φωτεινών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης, κυρίως μεταφοράς ηλεκτρονίων, μαζί με τα μόρια των χρωστικών οι οποίες είναι υπεύθυνες για την απορρόφηση και την αξιοποίηση της ενέργειας της φωτεινής ακτινοβολίας. Στα σύμπλοκα αυτά συμμετέχουν φωτοσυνθετικές χρωστικές και συγκεκριμένα οι χλωροφύλλες a και b και τα καροτενοειδή (Δροσόπουλος 1992). Τα πρωτεϊνικά σύμπλοκα όπου πραγματοποιούνται οι φωτοχημικές αντιδράσεις της φωτεινής φάσης είναι οργανωμένα σε λειτουργικά σύνολα που ονομάζονται φωτοσυστήματα, τα οποία διακρίνονται στο φωτοσύστημα I (PSI), στο φωτοσύστημα II (PSII), αλλά και το ενδιάμεσο πρωτεϊνικό σύμπλοκο του κυτοχρώματος b_6f , το οποίο παρεμβάλλεται στη ροή ηλεκτρονίων μεταξύ του PSII και PSI, και το σύμπλοκο της συνθάσης του ATP (Mustardy and Garab 2003).

Οι χλωροφύλλες είναι υπεύθυνες για τον χαρακτηριστικό πράσινο χρωματισμό των χλωροπλάστων και συνεπώς και των φωτοσυνθετικών ιστών, ενώ τα καροτενοειδή παρουσιάζουν κίτρινο–πορτοκαλί έως ερυθρό χρωματισμό. Το μόριο της χλωροφύλλης αποτελείται από τέσσερις πυρολικούς δακτυλίους οι οποίοι συνδέονται μεταξύ τους με δεσμούς άνθρακα–άνθρακα σχηματίζοντας έναν πορφυρινικό δακτύλιο. Ο πορφυρινικός δακτύλιος αποτελεί τη χρωμοφόρο ομάδα του μορίου, πρόκειται δηλαδή για το τμήμα του

μορίου που είναι υπεύθυνο για την απορρόφηση των φωτονίων. Μεταξύ των πυρολικών δακτυλίων III και IV σχηματίζεται ένας πέμπτος δακτύλιος κυκλοπεντανόνης. Τα άτομα αζώτου των πυρολικών δακτυλίων συγκρατούν στο κέντρο του πορφυρινικού δακτυλίου ένα άτομο μαγνησίου. Με την απόσπαση του ατόμου του μαγνησίου από τον πορφυρινικό δακτύλιο προκύπτει το μόριο της φαιοφυτίνης. Ο πυρολικός δακτύλιος IV συνδέεται με ένα μόριο με λιπόφιλο χαρακτήρα, τη φυτόλη, η οποία αποτελεί την πλάγια αλυσίδα του μορίου της χλωροφύλλης. Στους χλωροπλάστες των ανώτερων φυτών απαντώνται δύο είδη χλωροφυλλών, η χλωροφύλλη a (Chla) και η χλωροφύλλη b (Chlb), οι οποίες διαφέρουν μεταξύ τους ως προς τον υποκατάστατη του πυρολικού δακτυλίου II. Τα φάσματα απορρόφησης των χλωροφυλλών παρουσιάζουν μέγιστα στην μπλε και κόκκινη περιοχή του ορατού φάσματος. Τα μόρια των καρροτενοειδών αποτελούνται από μια ευθύγραμμη αλυσίδα 40 ατόμων άνθρακα στην οποία εναλλάσσονται απλοί και διπλοί δεσμοί. Η ομάδα των καρροτενοειδών περιλαμβάνει λιπόφιλα μόρια χρωστικών, τα οποία είναι ευρέως καταναμεμένα σε όλους τους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς. Συμπεριφέρονται ως φωτοσυλλεκτικά μόρια και συμβάλλουν στην προστασία της φωτοσυλλεκτικής συσκευής από ακτινοβολίες πολύ υψηλών εντάσεων. Η ομάδα των καρροτενοειδών αποτελείται από τα καρροτένια, μόρια με τυπική δομή υδρογονάνθρακα, και τις ξανθοφύλλες, δηλαδή τα οξυγονωμένα παράγωγα των καρροτενίων. Χαρακτηριστικοί εκπρόσωποι της ομάδας των καρροτενοειδών είναι το α- και β-καρροτένιο, ενώ των ξανθοφυλλών η λουτεΐνη, η βιολαξανθίνη και η ζεαξανθίνη (Μπουράνης 2007, Αϊβαλάκης κ.α. 2005).

1.2.2 Φωτοσυλλογή και φωτεινές αντιδράσεις

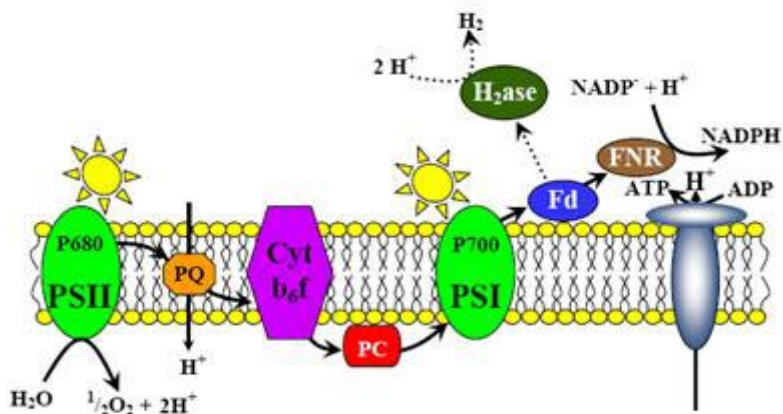
Για την πραγματοποίηση των φωτεινών αντιδράσεων λειτουργούν και συνεργάζονται μεταξύ τους δύο φωτοσυστήματα, το φωτοσύστημα II (PSII) και το φωτοσύστημα I (PSI). Κάθε φωτοσύστημα διαθέτει ένα φωτοχημικό κέντρο στο οποίο συμβαίνει ο διαχωρισμός φορτίου και περιλαμβάνει ένα μόριο χλωροφύλλης a. Το PSI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

Όταν ένα φωτόνιο απορροφάται από το φωτοσυλλεκτικό μηχανισμό του PSII, το μόριο Chla του φωτοχημικού κέντρου διεγείρεται με αποτέλεσμα ένα ηλεκτρόνιο να μεταφέρεται στον πρωτογενή αποδέκτη ηλεκτρονίων, την φαιοφυτίνη. Ειδικότερα, το PSII στην διεγερμένη του μορφή είναι ισχυρά αναγωγικό και αποδίδει ένα ηλεκτρόνιο προς την φωτοχημική ροή ηλεκτρονίων. Η αντικατάσταση του ηλεκτρονίου αυτού από τον άμεσο

Εισαγωγή

ηλεκτρονιοδότη του PSII, την πρωτεΐνη D1 προκαλεί σταδιακά την μετάβαση του συμπλόκου φωτόλυσης του νερού σε αυξανόμενα οξειδωτικές καταστάσεις. Η κατάληξη αυτής της σειράς αντιδράσεων είναι η φωτόλυση δύο μορίων νερού και η επανάληψη της διαδικασίας. Η οξείδωση του νερού παράγει πρωτόνια (H^+), ηλεκτρόνια (e^-) και μοριακό οξυγόνο. Το σύμπλοκο φωτόλυσης του νερού είναι ένα πρωτεϊνικό σύμπλοκο ισχυρά συνδεδεμένο με το PSII. Τα e^- που προκύπτουν από τη φωτόλυση του νερού επαναφέρουν το σύμπλοκο φωτόλυσης του νερού στην αρχική του κατάσταση. Τα e^- που προέρχονται από την οξείδωση του PSII μεταφέρονται διαμέσου μιας αλυσίδας μεταφοράς e^- με σημαντικότερο φορέα το σύμπλοκο των κυτοχρωμάτων b_6f , στο PSI. Ταυτόχρονα η απορρόφηση ενός φωτονίου από τον φωτοσυλλεκτικό μηχανισμό του PSI προκαλεί διέγερση, αντίστοιχη με του PSII, σε ένα μόριο Chl a του φωτοχημικού του κέντρου. Μέρος των e^- που προέρχονται από την οξείδωση του PSI μεταφέρονται μέσω ενός δέκτη e^- στην φερεδοξίνη η οποία ανάγεται. Στη συνέχεια η ανηγμένη φερεδοξίνη οξειδώνεται με τη βοήθεια της ρεδοκτάσης του $NADP^+$ και ανάγει το $NADP^+$ σε $NADPH$. Τα υπόλοιπα e^- μεταφέρονται μέσω φορέων και πάλι στο PSI, το οποίο προσλαμβάνοντας και τα e^- που προέρχονται από το PSII, επανέρχεται στην αρχική του κατάσταση. Η ροή ηλεκτρονίων μεταξύ των δύο φωτοσυστημάτων έχει ως τελικό αποτέλεσμα τη μεταφορά ηλεκτρονίων από το νερό στο $NADP^+$, παράγοντας ταυτόχρονα μια διαβάθμιση ηλεκτροχημικού δυναμικού μεταξύ των δύο πλευρών της μεμβράνης των θυλακοειδών λόγω της μεταφοράς πρωτονίων προς τον μικροχώρο. Η διαβάθμιση αυτή αποτελεί την κινητήριο δύναμη για τη σύνθεση ATP. Η σύνθεση του ATP πραγματοποιείται μέσω του διαμεμβρανικού συμπλόκου της συνθάσης του ATP, που εντοπίζεται στην μεμβράνη των θυλακοειδών. Η αντίστροφη αυτή αυθόρμητη ροή H^+ , από τον μικροχώρο προς το στρώμα, διαμέσου του συμπλόκου τείνει να εξισορροπήσει τη διαφορά pH, ενώ παρέχει την απαραίτητη ενέργεια για την φωσφορυλίωση του ADP σε ATP. Κατά συνέπεια, η ροή e^- από τα φωτοσυστήματα δημιουργεί τις προϋποθέσεις και για την σύνθεση του ATP. Η μετατροπή αυτή της φωτεινής ενέργειας σε χημική ονομάζεται φωτοφωσφορυλίωση. Η γραμμική ροή e^- από το PSII προς το PSI ονομάζεται μη κυκλική μεταφορά e^- ή μη κυκλική φωτοφωσφορυλίωση και έχει ως τελικό αποτέλεσμα την παραγωγή $NADPH$ και ATP, ενώ η κυκλική μεταφορά των e^- γύρω από το PSI ονομάζεται κυκλική φωτοφωσφορυλίωση και έχει ως αποτέλεσμα την παραγωγή ATP. Θα πρέπει να σημειωθεί ότι προκειμένου να παραχθεί ένα μόριο $NADPH$ απαιτείται η απορρόφηση 4 φωτονίων (δύο από κάθε φωτοσύστημα).

Η ενέργεια που παράγεται κατά τη διάρκεια των φωτεινών αντιδράσεων υπό μορφή ATP και $NADPH$ χρησιμοποιείται για να καλύψει τις ενεργειακές ανάγκες των φυτικών κυττάρων (Αϊβαλάκης κ.α. 2005).



Εικόνα 6. Φωτοσυνθετική αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων κατά την διάρκεια φωτεινής αντίδρασης

1.2.3 Σκοτεινές αντιδράσεις

Τα πλούσια σε ενέργεια προϊόντα των φωτεινών αντιδράσεων, ATP και NADPH, μπορούν να χρησιμοποιηθούν σε πολυάριθμες βιοχημικές αντιδράσεις σύνθεσης και μεταφοράς, η προώθηση των οποίων απαιτεί την κατανάλωση ενέργειας.

Ένα σημαντικό μέρος της ενέργειας των ATP και NADPH καταναλώνεται για τη δέσμευση του CO₂ της ατμόσφαιρας και την αναγωγή του σε υδατάνθρακες (φωτοσυνθετική αφομοίωση του CO₂) και περαιτέρω για τη δημιουργία του ανθρακικού σκελετού των δομικών μορίων των φυτικών οργανισμών, δηλαδή την παραγωγή βιομάζας (Αϊβαλάκης κ.α. 2005). Έως σήμερα είναι γνωστές τρεις κύριες βιοχημικές παραλλαγές του φωτοσυνθετικού μεταβολισμού του άνθρακα:

α. Η C₃ φωτοσύνθεση της οποίας η ονομασία υποδηλώνει ότι το πρώτο προϊόν της δέσμευσης του CO₂ είναι μία ένωση με τρία άτομα άνθρακα (το 3-φωσφογλυκερινικό οξύ, 3PGA).

β. Η C₄ φωτοσύνθεση στην οποία το πρώτο προϊόν της δέσμευσης του CO₂ είναι μία ένωση με τέσσερα άτομα άνθρακα (το οξαλοξικό οξύ), και

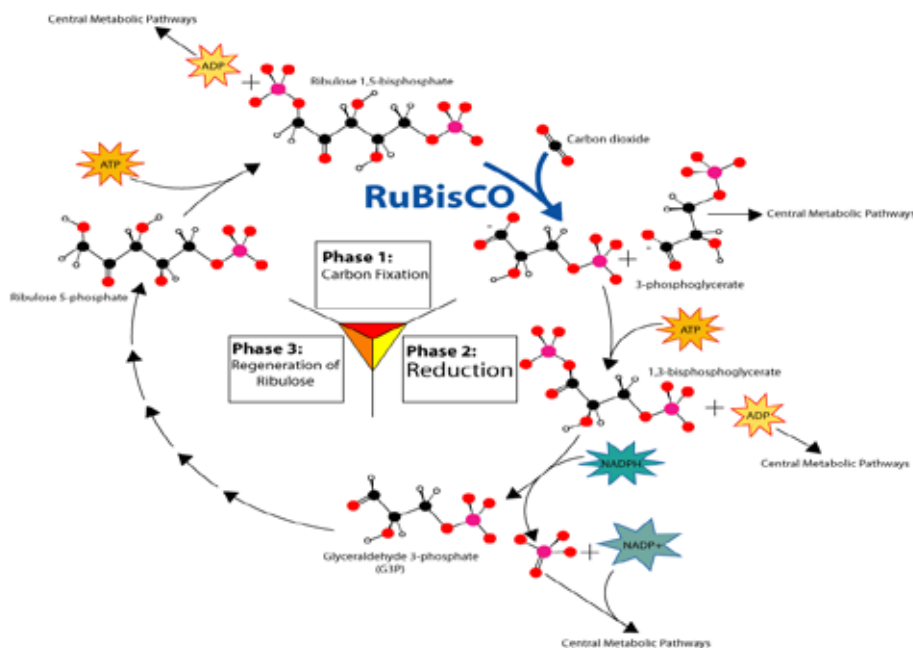
γ. Ο μεταβολισμός οξέων τύπου Crassulaceae (CAM) η ονομασία του οποίου οφείλεται στο γεγονός ότι ο τρόπος αυτός δέσμευσης παρατηρήθηκε αρχικά σε παχύφυτα, μέλη της οικογένειας Crassulaceae (Αϊβαλάκης κ.α. 2005).

Στη C₃ φωτοσυνθετική οδό το CO₂ δεσμεύεται και στη συνέχεια ανάγεται σε υδατάνθρακες μέσω μιας κυκλικής διαδικασίας, η οποία ονομάζεται αναγωγικός κύκλος των φωσφοπεντοζών (RPPC) ή κύκλος του Calvin. Το CO₂ μετατρέπεται σε φωσφορυλιωμένα (ενεργοποιημένα) σάκχαρα ενώ ταυτόχρονα ο δέκτης του CO₂ (η 1,5-διφωσφορική ριβουλόζη, μια πεντόζη) αναγεννάται. Ο κύκλος αυτός λειτουργεί σε όλους τους φωτοσυνθετικούς ευκαρυωτικούς οργανισμούς καθώς και σε ορισμένους προκαρυωτικούς. Η όλη πορεία περιλαμβάνει επί μέρους αντιδράσεις οι οποίες καταλύονται από υδατοδιαλυτά ένζυμα που εντοπίζονται στο στρώμα των χλωροπλαστών (Αϊβαλάκης κ.α. 2005). Ο κύκλος Calvin δεν περιλαμβάνει φωτοχημικές αντιδράσεις, ωστόσο η λειτουργία του εξαρτάται άμεσα

Εισαγωγή

από τον εφοδιασμό σε ATP και NADPH (τα προϊόντα των φωτεινών αντιδράσεων) καθώς και σε CO₂. Ο κύκλος περιλαμβάνει τρία επιμέρους στάδια: καρβοξυλίωση, αναγωγή και αναγέννηση του δέκτη.

Στο αρχικό και καθοριστικό στάδιο του κύκλου, το CO₂ ενσωματώνεται με τη μορφή μιας καρβοξυλομάδας στο μόριο-δέκτη, την 1,5-διφωσφορική ριβουλόζη και παράγονται, ως το πρώτο προϊόν, δύο μόρια 3-φωσφογλυκερικού οξέος. Την αντίδραση καταλύει το ένζυμο καρβοξυλάση-οξυγενάση της 1,5-διφωσφορικής ριβουλόζης (RuBisCO). Στο δεύτερο στάδιο το 3PGA ανάγεται προς φωσφορικές τριόζες (3-φωσφορική γλυκεριναλδεύδη ή φωσφορική διϋδροξυακετόνη) με κατανάλωση ATP και NADPH. Με την ολοκλήρωση του σταδίου αυτού το CO₂ έχει πλέον αναχθεί στο επίπεδο του υδατάνθρακα με κέρδος μια υδατανθρακική μονάδα, ενώ για κάθε έξι περιστροφές του κύκλου, το καθαρό προϊόν είναι ένα μόριο εξόζης. Στο τρίτο στάδιο επιτελούνται μια σειρά από αντιδράσεις, οι οποίες είναι απαραίτητες για την αναγέννηση του μορίου-δέκτη. Στο στάδιο αυτό καταναλώνεται ενέργεια με τη μορφή ATP. Με τη συμπλήρωση και του τρίτου σταδίου ο κύκλος Calvin έχει ολοκληρωθεί και η 1,5-διφωσφορική ριβουλόζη είναι διαθέσιμη εκ νέου ως υπόστρωμα της RuBisCO (Taiz and Zeiger 1998).



Εικόνα 7. Σκοτεινή φάση φωτοσύνθεσης

1.3 Περιβαλλοντικοί παράγοντες που επηρεάζουν την φωτοσύνθεση

Υπάρχει μια πληθώρα περιβαλλοντικών παραγόντων οι οποίοι επηρεάζουν την φωτοσύνθεση:

Το διοξείδιο του άνθρακα: Η απόδοση της φωτοσύνθεσης εξαρτάται από τη συγκέντρωση του διοξειδίου του άνθρακα. Αυτό είναι φυσικό, αφού το διοξείδιο του άνθρακα συμμετέχει στις αντιδράσεις της σκοτεινής φάσης. Σε υψηλές εντάσεις φωτός και σταθερή

θερμοκρασία η απόδοση της φωτοσύνθεσης αυξάνεται με την αύξηση της συγκέντρωσης του διοξειδίου του άνθρακα του αέρα. Αυτό γίνεται μέχρι ενός σημείου και στη συνέχεια παραμένει σταθερή. Διακυμάνσεις στη συγκέντρωση του CO₂ επηρεάζουν τη φωτοσυνθετική απόδοση των φυτών: όσο μεγαλύτερη είναι η συγκέντρωση του CO₂ στην ατμόσφαιρα, τόσο πιο έντονη είναι η φωτοσυνθετική απόδοση των φυτών για μια συγκεκριμένη ένταση φωτισμού. Ωστόσο πολύ υψηλές συγκεντρώσεις CO₂ προκαλούν το κλείσιμο των στομάτων και κατά συνέπεια εμποδίζουν την πρόσληψή του από τα φυτά. Από την άλλη πλευρά όταν η συγκέντρωση του CO₂ πάρει χαμηλές τιμές, τότε το καθαρό ισοζύγιο στις ανταλλαγές O₂ ή CO₂ μηδενίζεται, δηλ. η φωτοσυνθετική δραστηριότητα αντισταθμίζεται από την αναπνευστική δραστηριότητα και τη δραστηριότητα της φωτοαναπνοής.

Η συγκέντρωση του CO₂ στην ατμόσφαιρα είναι συνήθως σταθερή και δεν υπερβαίνει το 0,037%. Ωστόσο, εδάφη πλούσια σε οργανικές ουσίες εμπλουτίζουν τα κατώτερα στρώματα του αέρα με CO₂ που προέρχεται από την αποικοδόμηση των ουσιών αυτών.

Η θερμοκρασία: Η θερμοκρασία αποτελεί έναν από τους περιβαλλοντικούς παράγοντες όπου παρατηρούνται μεγάλες διακυμάνσεις. Ως αποτέλεσμα, επηρεάζεται έντονα όχι μόνο η ανάπτυξη των φυτών αλλά και η επιβίωση τους. Σε συνδυασμό με τις βροχοπτώσεις οι διακυμάνσεις της θερμοκρασίας επιδρούν έντονα στην παραγωγικότητα των φυτών.

Στα C3 φυτά οι επιδράσεις είναι μεγαλύτερες, σε σύγκριση με τα C4, λόγω περιορισμού της φωτοσύνθεσης και των απωλειών άνθρακα. Η ταχύτητα της φωτοσύνθεσης επηρεάζεται από τη θερμοκρασία καθώς επιδρά στη δράση των ενζύμων και στην ταχύτητα των ενζυμικών αντιδράσεων. Σε υψηλή και σταθερή ένταση φωτός, με την αύξηση της θερμοκρασίας, αυξάνεται έως ένα όριο, ανάλογα με το φυτικό είδος και το είδος του εγκλιματισμού του, και η απόδοση της φωτοσύνθεσης. Όταν η θερμοκρασία ξεπεράσει το όριο αυτό, τα ένζυμα και οι πλασματικές μεμβράνες καταστρέφονται και η απόδοση της φωτοσύνθεσης μειώνεται. Επίσης το παραπάνω φαινόμενο αποδίδεται στις βλάβες που προκαλούν συνολικά στα κύτταρα οι υψηλές θερμοκρασίες καθώς και στη θερμοευαισθησία των στομάτων, που σε ακραίες θερμοκρασίες κλείνουν περιορίζοντας τη φωτοσυνθετική απόδοση. Αν έχουμε συνδυασμό χαμηλών θερμοκρασιών και υψηλής έντασης φωτός τότε προκαλείται φωτοαναστολή ή και μη αντιστρεπτή φωτοοξειδωση στην φωτοσυνθετική συσκευή.

Για τα περισσότερα φυτά η άριστη θερμοκρασία για τη φωτοσύνθεση είναι γύρω στους 30°C. Ωστόσο υπάρχουν φυτά, όπως αυτά των ψυχρών περιοχών, που φωτοσυνθέτουν σε πολύ χαμηλότερες θερμοκρασίες και αντίστοιχα τα φυτά των θερμών περιοχών που φωτοσυνθέτουν σε πολύ υψηλότερες θερμοκρασίες.

Το οξυγόνο: Σε όλα τα είδη τα οποία δεν έχουν μηχανισμό αύξησης της συγκέντρωσης του CO₂, τα επίπεδα του οξυγόνου επηρεάζουν τη φωτοσύνθεση μέσω της δράσης τους στη δραστηριότητα της οξυγονάσης της RubisCO, δηλαδή της φωτοαναπνοής ή κύκλου C2. Έτσι, όσο αυξάνεται το ποσοστό του οξυγόνου στον αέρα τόσο η τιμή της καθαρής φωτοσύνθεσης μειώνεται. Αυτό λειτουργεί ως μειονέκτημα για τα C3 φυτά και ως πλεονέκτημα για τα C4 στα

Εισαγωγή

οποία η συσσώρευση CO₂ έχει ως αποτέλεσμα την καταστολή της φωτοαναπνοής. Τα C3 φυτά ευδοκιμούν σε πιο ψυχρά κλίματα και σκιερές περιοχές όπου επικρατούν τα φωτοσυνθετικά, ενώ τα C4 σε θερμά, ευήλια και συνήθως περισσότερο ξηρά ενδιαπήματα.

Το νερό: Είναι δύσκολο να εκτιμήσουμε τις επιπτώσεις από την έλλειψη του νερού στις διάφορες κυτταρικές λειτουργίες ενός φυτού. Σε ότι αφορά στη φωτοσύνθεση, η ελάττωση της απόδοσης που παρατηρείται σε συνθήκες ξηρασίας οφείλεται κυρίως στο κλείσιμο των στομάτων ώστε να περιοριστεί η απώλεια νερού μέσω της διαπνοής. Τα φυτά λειτουργούν με τέτοιο τρόπο ώστε να εξασφαλίζουν την μέγιστη αφομοίωση CO₂ με τις μικρότερες κατά το δυνατόν απώλειες νερού.

Θρεπτικά στοιχεία: Η έλλειψη των βασικών θρεπτικών στοιχείων των φυτών παρεμποδίζει το μηχανισμό της φωτοσύνθεσης. Μειωμένη διαθεσιμότητα αζώτου και μαγνησίου δυσχεραίνει το σχηματισμό της χλωροφύλλης καθώς τα παραπάνω αποτελούν δομικά συστατικά της. Παράλληλα το άζωτο συμμετέχει στη σύνθεση των πρωτεϊνών και επηρεάζει το μέγεθος των φύλλων και τη λειτουργία των στομάτων ενώ ο σίδηρος, αν και δεν αποτελεί δομικό στοιχείο της χλωροφύλλης, συμβάλλει στο σχηματισμό της και συνεπώς η έλλειψή του επηρεάζει έμμεσα τη φωτοσυνθετική δραστηριότητα του φυτού. Ανεπαρκείς, τέλος, ποσότητες φωσφόρου διαταράσσουν το σύστημα μεταφοράς ενέργειας (ADP, ATP) παρεμποδίζοντας το μηχανισμό της φωτοσύνθεσης (Baltzer –Thomas 2005).

Ένταση φωτεινής ακτινοβολίας: Η ένταση (ως πυκνότητα φωτονιακής ροής), εκφράζει την ποσότητα της ακτινοβολίας, δηλαδή τον αριθμό των φωτονίων που προσπίπτει σε μία επιφάνεια στη μονάδα του χρόνου. Εναλλακτικά μετράται σε μονάδες ενέργειας ανά μονάδα επιφάνειας και ανά μονάδα χρόνου ή σε μονάδες ισχύος ανά μονάδα επιφάνειας.

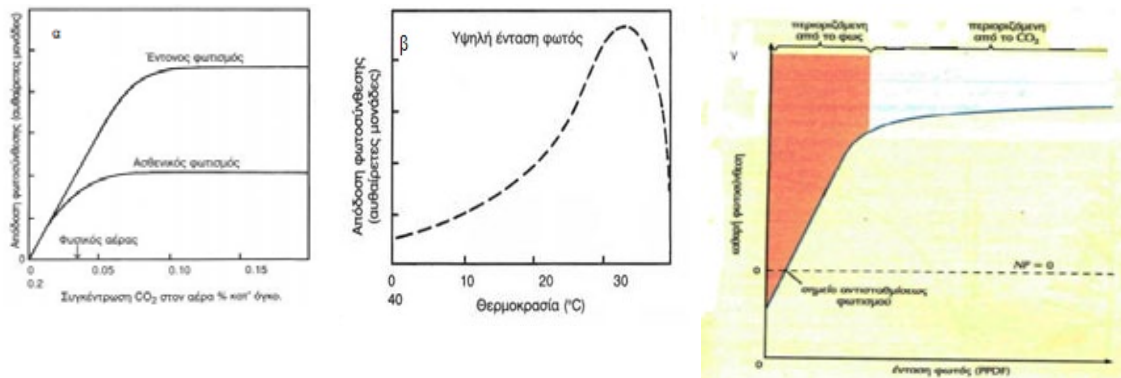
Σε θερμοκρασία 20°C και κανονική συγκέντρωση διοξειδίου του άνθρακα στην ατμόσφαιρα, η απόδοση της φωτοσύνθεσης αυξάνεται με την αύξηση της έντασης του φωτός. Αυτό γίνεται μέχρι ενός ορισμένου σημείου. Στη συνέχεια η απόδοση της φωτοσύνθεσης παραμένει σχετικά σταθερή.

Όταν η συνολική φωτοσύνθεση ισούται με την αναπνοή τότε η καθαρή φωτοσύνθεση ισούται με το μηδέν δηλαδή το φυτό βρίσκεται στο σημείο αντισταθμίσεως. Το φως μαζί με την συγκέντρωση του διοξειδίου του άνθρακα μπορεί να περιορίσουν την καθαρή φωτοσύνθεση. Όταν αυξάνει η ένταση του φωτός για συγκεκριμένη τιμή διοξειδίου μεταβάλλεται η καθαρή φωτοσύνθεση. Πιο συγκεκριμένα:

- Όταν η ένταση του φωτός είναι χαμηλή, η καθαρή φωτοσύνθεση αυξάνεται γραμμικά με την ένταση, δηλαδή περιορίζεται από το φως.
- Ύστερα από κάποια ένταση φωτός η απόκριση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας φτάνει σε κορεσμό καθώς κάποιος άλλος παράγοντας (συνηθέστερα το διοξείδιο του άνθρακα), καθίσταται περιοριστικός παράγοντας. Έτσι η φωτοσύνθεση χαρακτηρίζεται ως φωτοκορεσμένη ή περιοριζόμενη λόγω του διοξειδίου του άνθρακα.

- Σε συγκεκριμένη χαμηλή ένταση φωτός η καθαρή φωτοσύνθεση ισούται με μηδέν, δηλαδή η πρόσληψη διοξειδίου του άνθρακα ισούται με την έκλυση του. Η ένταση αυτή καθορίζει το σημείο αντισταθμίσεως του φωτισμού.
- Κάτω από το σημείο αντισταθμίσεως υπάρχει καθαρή έκλυση CO_2 , δηλαδή η αναπνοή είναι μεγαλύτερη από την ολική φωτοσύνθεση, με αποτέλεσμα η ταχύτητα της έκλυσης CO_2 στο σκοτάδι να αποτελεί την ταχύτητα της "σκοτεινής"-μιτοχονδριακής αναπνοής.

Όσον αφορά τα σκιοφύτα και τα ηλιόφυτα, το σημείο αντισταθμίσεως για τα πρώτα είναι χαμηλότερο. Τα φυτά σκιάς λόγω των βιοχημικών και ανατομικών τους χαρακτηριστικών έχουν την ικανότητα να απορροφούν και να εκμεταλλεύονται το φως με καλύτερη απόδοση σε σύγκριση με τα φυτά φωτός. Επίσης, παρουσιάζουν χαμηλή ταχύτητα αναπνοής, με αποτέλεσμα να είναι πιο αποδοτικά σε χαμηλές εντάσεις. Το αντίθετο όμως συμβαίνει στις υψηλές εντάσεις. Έτσι είναι πιο ευάλωτα στην φωτοαναστολή και για αυτό τα φυτά φωτός υπερσχύουν σε υψηλές εντάσεις φωτισμού (Τσέκου και Ηλία 2007, Ridge 2005).



Εικόνα 8. Διαγράμματα μεταβολής της φωτοσύνθεσης με (α) τη συγκέντρωση του διοξειδίου του άνθρακα, (β) τη θερμοκρασία και (γ) την φωτεινή ακτινοβολία

Φασματική σύσταση της ακτινοβολίας: Η ηλιακή ακτινοβολία αποτελεί πηγή ζωής στον πλανήτη μας. Παρέχει τη δυνατότητα για φωτοσύνθεση στους αυτότροφους οργανισμούς ενώ παράλληλα δημιουργεί το κατάλληλο θερμικό περιβάλλον για τη διατήρηση των βιολογικών διεργασιών και συμβάλλει αποφασιστικά στην κυκλοφορία του νερού τόσο στην επιφάνεια της γης όσο και μεταξύ γης και ατμοσφαιράς. Γενικά, μπορεί να λεχθεί ότι η ακτινοβολία είναι η πηγή ενέργειας που ορίζει την κατανομή της θερμότητας, του νερού και των οργανικών ουσιών στην επιφάνεια της γης. Χωρίς το φωτισμό δεν νοείται ομαλή εξέλιξη της ζωής των φυτών. Τα φυτά χρησιμοποιούν το φως, μέσω της φωτοσύνθεσης, για να εξασφαλίσουν την ανάπτυξη και την επιβίωση τους στο περιβάλλον.

Η χλωροφύλλη, που αποτελεί την κύρια χρωστική της φωτοσύνθεσης, απορροφά κυρίως φως στην ιώδη-κυανή (400-500nm) και ερυθρή (650-700 nm) φασματική περιοχή του ορατού φωτός. Καθώς η κίτρινη-πράσινη φασματική περιοχή δεν απορροφάται από τις χλωροφύλλες και τα καροτενοειδή, τα φύλλα ανακλούν, σκεδάζουν και είναι φωτοπερατά στα

Εισαγωγή

φωτόνια αυτής της περιοχής με αποτέλεσμα τα φωτοσυνθετικά όργανα των φυτών να είναι πράσινα.

Τα χαρακτηριστικά του φωτός που ενδιαφέρουν τη φυσιολογία φυτών είναι το φάσμα της ακτινοβολίας (δηλαδή η φασματική σύσταση), η ένταση και η διάρκεια του φωτός. Η φασματική σύσταση (ποιότητα του φωτός), εκφράζει τη σχετική κατανομή των φωτονίων στις διάφορες φασματικές περιοχές. Συνήθως εκφράζεται με τη βοήθεια φάσματος (δηλ. γραφικής παράστασης της κατανομής των φωτονίων στα διάφορα μήκη κύματος). Εκτός από την ορατή περιοχή, ιδιαίτερη σημασία έχει για τα φυτά η φασματική περιοχή του υπεριώδους και αυτή του υπέρυθρου κυρίως λόγω του θερμικού της αποτελέσματος.

Η φασματική κατανομή της ηλιακής ακτινοβολίας είναι ενδεικτική της σημασίας της για τις βιολογικές διεργασίες. Το μεγαλύτερο ποσοστό της ενέργειας της ηλιακής ακτινοβολίας βρίσκεται στη φασματική περιοχή της ορατής ακτινοβολίας, η οποία είναι επίσης η φασματική περιοχή της φωτοσυνθετικά ενεργού ακτινοβολίας, μεταξύ 400 και 700 nm.

Η ποιότητα της φωτεινής ακτινοβολίας καθορίζεται από τις επιμέρους φασματικές περιοχές από τις οποίες απαρτίζεται. Η παράμετρος αυτή μεταβάλλεται έντονα τόσο χωροταξικά όσο και χρονικά (ιδιαίτερα κατά τη διάρκεια της αυγής και του δειλινού). Επιπλέον, η ποιότητα της ακτινοβολίας που δέχονται τα φύλλα εξαρτάται από το εάν αυτά είναι εκτεθειμένα στο άπλετο φως ή βρίσκονται υπό σκιά. Φύλλα τα οποία βρίσκονται στο εσωτερικό της κόμης ενός δέντρου ή φύλλα φυτών τα οποία αναπτύσσονται στον υποόροφο, δέχονται ακτινοβολία εμπλουτισμένη σε μήκη κύματος τα οποία δεν είναι αποδοτικά για τη φωτοσύνθεση (πράσινο και υπέρυθρο) και εξαντλημένη από μήκη κύματος της κυανής και ερυθρής περιοχής καθώς φωτόνια των περιοχών αυτών έχουν απορροφηθεί από τα υπερκείμενα φύλλα.

Τα φυτά καταπονούνται τόσο από χαμηλές όσο και υψηλές εντάσεις ορατής ακτινοβολίας. Οι χαμηλές προκαλούν καταπόνηση λόγω προφανούς ανεπάρκειας της ενέργειας για την επιτέλεση της φωτοσύνθεσης και την εξασφάλιση ενεργειακής επάρκειας για την συντήρηση, αύξηση και άμυνα των φυτών. Αντίθετα οι υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας προκαλούν καταπόνηση λόγω υπερσυσσώρευσης ενέργειας στα φωτοσυστήματα αναφορικά με την ικανότητα φωτοχημικής απόσβεσης της ενέργειας και χρήσης των ανηγμένων παραγώγων στον κύκλο Calvin-Benson. Επιπλέον, οι υψηλές εντάσεις υπεριώδους ακτινοβολίας (UV) προκαλούν καταπόνηση λόγω προσβολής ευαίσθητων μορίων-στόχων όπως είναι τα λιπίδια των μεμβρανών, οι πρωτεΐνες, τα φωτοσυστήματα και τα νουκλεϊκά οξέα.

Σε μορφολογικό-ανατομικό επίπεδο ορισμένα χαρακτηριστικά δίδουν την ικανότητα αποφυγής της έκθεσης της φωτοσυνθετικής συσκευής σε υπερβολικές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας. Στα χαρακτηριστικά αυτά περιλαμβάνονται κατάλληλες κινήσεις ή κυλινδρισμός των φύλλων και μετακινήσεις των χλωροπλαστών στα κύτταρα. Η ύπαρξη πυκνού τριχώματος, πεπαχυμένων κυτταρικών τοιχωμάτων επιδερμικών και υποδερμικών κυττάρων

και κατάλληλων χρωστικών, όπως οι ανθοκυανίνες, συμβάλλουν στην αποφυγή της έκθεσης των υποκείμενων φωτοσυνθετικών ιστών σε υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας (Gould et al. 2002, Steyn et al. 2002).

Σε βιοχημικό επίπεδο, η περίσσεια ενέργειας διοχετεύεται σε οδούς εναλλακτικές της φωτοσυνθετικής. Η διαχείριση της πλεονάζουσας ενέργειας μπορεί να γίνει είτε στο στάδιο της φωτοσυλλογής (μη φωτοχημική, μη φωτοσυνθετική απόσβεση) είτε στο στάδιο της φωτοσυνθετικής ροής ηλεκτρονίων μεταξύ των δύο φωτοσυστημάτων (φωτοχημική, μη φωτοσυνθετική απόσβεση). Στο στάδιο της φωτοσυλλογής λειτουργεί η φωτοχημική απόσβεση μέσω της διηγευμένης χλωροφύλλης σε κατάσταση τριπλότητας, ο κύκλος των ξανθοφυλλών και η μεσοπρόθεσμη απόσβεση. Στο στάδιο της φωτοσυνθετικής ροής ηλεκτρονίων λειτουργεί η φωτοαναπνοή, η χλωροπλαστική αναπνοή και η αντίδραση Mehler (Αϊβαλάκης κ.α. 2005).

1.4 Οπτικές ιδιότητες των φύλλων

Τα φύλλα είναι κατασκευασμένα με τέτοιο τρόπο ώστε τα φυτά να μπορούν να ανταπεξέλθουν σε ένα μεγάλο εύρος φωτεινών καθεστώτων χρησιμοποιώντας τη διαθέσιμη ηλιακή ακτινοβολία με τον καλύτερο δυνατό τρόπο, προκειμένου να καλύπτονται οι ενεργειακές ανάγκες του φυτού.

Το φως που εισέρχεται στο μεσόφυλλο διαθέτει ποσοτικά και ποιοτικά χαρακτηριστικά τα οποία διαμορφώνονται αφενός από τη φωτεινή πηγή αλλά και αφετέρου τροποποιούνται από τα υπερκείμενα ή γειτονικά φυτά καθώς και από τις οπτικές ιδιότητες των ίδιων των ιστών του φύλλου. Η συμβολή των οπτικών ιδιοτήτων των φύλλων εξαρτάται και με τη σειρά της καθορίζει τα γεωμετρικά χαρακτηριστικά των φωτεινών ακτίνων. Για παράδειγμα, το προσπίπτον φως μπορεί να είναι είτε ευθυγραμμισμένο, όπως το φως από την άμεση ηλιακή ακτινοβολία, είτε διάχυτο, όπως το φως που σκεδάζεται από τα σύννεφα ή από άλλα φυτά. Επιπλέον, το φωτεινό μικροπεριβάλλον στο μεσόφυλλο μπορεί να είναι λιγότερο ή περισσότερο ομοιόμορφο ανάλογα με τις οπτικές ιδιότητες του φύλλου (όπως περισσότερο σκληρόγχυμα, αερέγχυμα ή παχιά κυτταρικά τοιχώματα). Το φωτεινό καθεστώς στο εσωτερικό των φύλλων καθορίζεται εν μέρει και από τις οπτικές ιδιότητες της φυλλικής επιφάνειας όπως αυτές διαμορφώνονται από την ύπαρξη κηρών, τριχώματος και χρωστικών των επιδερμικών κυττάρων (Vogelmann, 1993).

Από την προσπίπτουσα φωτοσυνθετικά ενεργό ακτινοβολία που φτάνει στα φύλλα, ένα ποσοστό που προσεγγίζει το 85% απορροφάται, ενώ η υπόλοιπη αντανακλάται ή σκεδάζεται. Στην ανάκλαση συμβάλλει τόσο η επιδερμίδα και το ενδιάμεσο στρώμα αέρα (κατοπτρική ανάκλαση) όσο και το μεσόφυλλο μέσω ανάκλασης από κύτταρα τα οποία βρίσκονται στα εσωτερικά στρώματα (διάχυτη ανάκλαση). Η δέσμη της κατοπτρικής ανάκλασης έχει συνήθως την ίδια φασματική κατανομή με το προσπίπτον φως και συχνά πολώνεται ενώ αντίθετα το φως της διάχυτης ανάκλασης δεν πολώνεται και η φασματική του κατανομή επηρεάζεται από τα χαρακτηριστικά απορρόφησης των χρωστικών του φύλλου (Vogelmann 1993).

Εισαγωγή

1.4.1 Οπτικές ιδιότητες των φύλλων που συμβάλλουν στην προστασία τους από το φως

Τα φυτά αναπτύσσονται υπό συγκεκριμένο φωτεινό καθεστώς τα χαρακτηριστικά του οποίου (περιοχή εντάσεων, χρονική κατανομή, ευθύγραμμη και διάχυτη ακτινοβολία, φασματική σύσταση, κ.λ.π.) επηρεάζουν τα μορφολογικά, ανατομικά, βιοχημικά και φυσιολογικά χαρακτηριστικά τους. Στην περίπτωση που ένα ή περισσότερα από τα χαρακτηριστικά αυτά είναι εκτός του εύρους εγκλιματισμού τους, τα φυτά αδυνατούν να επιβιώσουν. Στην αντίθετη περίπτωση, τα φυτά καταφέρνουν να επιβιώσουν στο περιβάλλον τους μέσω εγκλιματισμού ή / και μέσω γενετικών χαρακτηριστικών. Τόσο οι χαμηλές όσο και οι υψηλές εντάσεις φωτισμού μπορεί να αποτελέσουν παράγοντες καταπόνησης για τα φυτά. Συγκεκριμένα, για την προστασία τους από τις υψηλές εντάσεις ορατής ακτινοβολίας έχουν αναπτύξει μια σειρά από μηχανισμούς για τον αποκλεισμό της πλεονάζουσας φωτοσυνθετικά ενεργού και υπεριώδους ακτινοβολίας. Η παρουσία τριχών, κηρών, παχιών κυτταρικών τοιχωμάτων καθώς και άλλων κατασκευών προσφέρουν προστασία από την αφυδάτωση μέσω της μείωσης του ποσού της ακτινοβολίας που απορροφάται και της επακόλουθης αύξησης της θερμοκρασίας του ελάσματος. Επιπρόσθετα, για την προστασία των φυτών από την υπεριώδη ακτινοβολία υπάρχουν κυρίως επιδερμικοί προστατευτικοί ιστοί. Τα φλαβονοειδή των χυμοτοπιών λειτουργούν ως επιλεκτικό φίλτρο αφού απορροφούν την επιβλαβή υπεριώδη και όχι την χρήσιμη ορατή ακτινοβολία (Καραμπουρνιώτης 2003). Η ύπαρξη ανθοκυανινών συμμετέχει στην προστασία από την υπεριώδη αλλά κυρίως από τα υπερβολικά ποσά ορατής ακτινοβολίας καθώς επηρεάζουν την ποσότητα και την ποιότητα του φωτός που φθάνει στους χλωροπλάστες (Steyn et al. 2002).

1.4.2 Οπτικές ιδιότητες των φύλλων που συμβάλλουν στην φωτοσυλλογή

Τα φύλλα έχουν αναπτύξει μια σειρά μηχανισμών για την αποτελεσματικότερη είσοδο και την πιο ομοιόμορφη κατανομή της ηλιακής ακτινοβολίας εντός του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος. Έχει βρεθεί ότι η φωτοσύνθεση μεγιστοποιείται όταν η μέση αποδοτικότητα της χρήσης του φωτός από τα φύλλα καθώς και η ένταση της φωτονιακής ροής ηλεκτρονίων μεγιστοποιείται (Possada et al. 2011). Συνεπώς, σε συνθήκες χαμηλής έντασης της ακτινοβολίας, το φωτοσυνθετικό έργο σε επίπεδο κόμης αναμένεται να περιορίζεται σημαντικά χωρίς τη συμβολή των παραπάνω μηχανισμών εγκλιματισμού.

Τα χαρακτηριστικά τα οποία συμβάλλουν στην καλύτερη αξιοποίηση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας είναι η οριζόντια διεύθετηση των φύλλων, η μεγάλη επιφάνεια ως προς τον όγκο και συνεπώς το μικρό πάχος, ο σαφής διαχωρισμός του μεσοφύλλου σε δρυφακτοειδές και σπογγώδες παρέγχυμα, τα ιδιαίτερα οπτικά χαρακτηριστικά των επιδερμικών κυττάρων, η περιορισμένη εναπόθεση λιγνίνης στα κυτταρικά τοιχώματα και η διχρωμία των φύλλων που οφείλεται στην ύπαρξη αερεγχύματος στον αποαξονικό επιδερμικό ιστό το οποίο αυξάνει την εσωτερική ανάκλαση του φωτός προς την πλευρά του μεσοφύλλου, αυξάνει την

φωτοσυλλογή και μειώνει την φωτοπερατότητα του ελάσματος. Ο προσανατολισμός των φύλλων επιδρά στην ποσότητα του φωτός που απορροφάται τροποποιώντας την απορροφητικότητα καθώς μεταβάλλει την ανακλαστικότητα της κόμης και την συνολική επιφάνεια απορρόφησης (Murchie-Chen et al. 1999, Καραμπουρνιώτης 2003).

Σε ορισμένα σκιδόφυτα, τα κύτταρα της προσαξονικής επιδερμίδας λόγω σχήματος έχουν την ικανότητα να συμπεριφέρονται ως κυρτοί φακοί και να μπορούν να εστιάσουν την φωτεινή ακτινοβολία σε τέτοιο βαθμό ώστε το ποσό της ενέργειας ακτινοβολίας που φτάνει στους χλωροπλάστες να είναι υψηλότερο από αυτό του περιβάλλοντος, με αποτέλεσμα να εισχωρεί πιο βαθιά στο μεσόφυλλο και να επιτυγχάνει υψηλότερες φωτοσυνθετικές ταχύτητες. Επίσης, λόγω της διχρωμίας η οποία έχει ως συνέπεια την αυξημένη ανακλαστικότητα της εσωτερικής επιφάνειας της κάτω επιδερμίδας και του μεγάλου αριθμού μεσοκυττάρων χώρων, η ακτινοβολία εγκλωβίζεται στο φωτοσυνθετικό παρέγχυμα, υφίσταται πολλαπλές διαδρομές στο εσωτερικό του φύλλου και αυξάνεται έτσι η πιθανότητα απορρόφησης ανά φωτόνιο .

Ο αριθμός και η θέση των χλωροπλαστών ανά κύτταρο, η συγκέντρωση της χλωροφύλλης και η κατανομή των χλωροπλαστών μέσα στους ιστούς συμβάλλουν στον έλεγχο της κατανομής του φωτός στο μεσόφυλλο. Επίσης, η ύπαρξη μιας στρώσης κυττάρων δρυφρακτοειδούς παρεγχύματος επιτρέπει την καλύτερη διείσδυση της ακτινοβολίας στο σπογγώδες παρέγχυμα (Sack 2006, Vogelmann et al. 1996, Καραμπουρνιώτης 2003).

1.4.2.1 Ομοβαρή και ετεροβαρή φύλλα

Παρότι όλα τα φύλλα των ανώτερων φυτών εκτελούν την ίδια ζωτική λειτουργία, τη φωτοσύνθεση, τα ανατομικά βιοχημικά και φυσιολογικά χαρακτηριστικά τους μπορεί να διαφέρουν έντονα ανάλογα με το περιβάλλον στο οποίο έχουν προσαρμοστεί προκειμένου να γίνεται όσο το δυνατόν "οικονομικότερη" διαχείριση των φυσικών πόρων από τα φυτά.

Ένα τέτοιο παράδειγμα είναι η διαφορά των ομοβαρών από τα ετεροβαρή φύλλα. Στα ετεροβαρή φύλλα οι κολεοί των ηθμαγγειωδών δεσμιδών δημιουργούν προεκτάσεις (BSEs – Bundle Sheath Extensions), συνήθως με κύτταρα σκληρεγχύματος ή κολεγχύματος, οι οποίες εφάπτονται των δύο επιδερμίδων του ελάσματος. Ουσιαστικά τα BSEs έχουν περιγραφεί ως πλάκες συμπαγούς ιστού οι οποίες εκτείνονται από τα μικρά νεύρα ως την ανώτερη και την κατώτερη επιδερμίδα. Λόγω της έλλειψης ενδοκυττάρων δομών και χλωροπλαστών καθίστανται περισσότερο διαφανείς από το υπόλοιπο φύλλο το οποίο καταλαμβάνεται από φωτοσυνθετικό παρέγχυμα (McClendon 1992). Έτσι, λόγω των εγκάρσιων αυτών φραγμάτων, δημιουργούνται φωτοσυνθετικά διαμερίσματα στο φύλλο και διαφανείς περιοχές με τη μορφή πλέγματος από τις οποίες απουσιάζουν οι φωτοσυνθετικές χρωστικές. Επομένως τα ετεροβαρή φύλλα εμφανίζουν ένα δίκτυο διαφανών νευρώσεων, το οποίο καλύπτει ένα μεγάλο μέρος τα επιφάνειας του ελάσματος. Αντίθετα στα ομοβαρή παρατηρείται έλλειψη του δικτύου.

Εισαγωγή

Η ύπαρξη των συμπαγών αυτών εγκάρσιων φραγμάτων επηρεάζει τη διάχυση του CO₂, την λειτουργία της φωτοσύνθεσης και το άνοιγμα των στομάτων. Τα εγκάρσια φράγματα των προεκτάσεων των ηθμαγγειωδών δεσμίδων δημιουργούν στεγανά διαμερίσματα (γνωστά ως 'areoles' ή 'BSE compartments' – Terashima 1992, Vogelmann 1989) τα οποία περικλείουν τα φωτοσυνθετικά κύτταρα. Επίσης, οι σχηματισμοί αυτοί τόσο με τον προσανατολισμό όσο και με την ανατομική τους κατασκευή, λειτουργούν ως "διαφανή παράθυρα", και έτσι η ακτινοβολία μεταφέρεται βαθύτερα στα κύτταρα του μεσοφύλλου, με αποτέλεσμα την αύξηση της φωτοσυνθετικής απόδοσης, ιδιαίτερα στα φύλλα μεγάλου πάχους τα οποία αντιμετωπίζουν καθεστώς φωτοπενίας στα εσωτερικά στρώματα των φωτοσυνθετικών κυττάρων. Η κατασκευή αυτή προσφέρει πλεονεκτήματα σε ξηροθερμικά περιβάλλοντα καθώς επιτρέπει την οικονομία νερού (τα παχιά φύλλα έχουν μειωμένο λόγο επιφάνειας προς όγκο με αποτέλεσμα μειωμένες απώλειες νερού) με ταυτόχρονη διατήρηση μιας ανεκτής φωτοσυνθετικής ταχύτητας. Στα φύλλα σκιάς η έκταση των BSEs είναι σαφώς μικρότερη σε σύγκριση με τα φύλλα φωτός (Nikolopoulos et al. 2002).

1.4.3 Ιδιαίτερες συνθήκες φωτισμού

1.4.3.1 Φωτοσύνθεση υπό έντονες διακυμάνσεις του φωτεινού περιβάλλοντος

Μέσα σε μία φυτεία δεν δέχονται όλα τα φύλλα της κόμης τα ίδια ποσά ηλιακής ακτινοβολίας καθώς κάποια μπορεί να βρίσκονται σε υποόροφο, στο εσωτερικό της κόμης ή λόγω της θέσης και του προσανατολισμού τους ενδέχεται να φωτίζονται περισσότερο από άλλα συνεχώς ή κατά διαστήματα. Έτσι, σε διαφορετικά σημεία της ίδιας κόμης επικρατούν διαφορετικές εντάσεις φωτισμού, με αποτέλεσμα, τα φύλλα να πρέπει να προσαρμόζονται άμεσα ακόμη και σε στιγμιαίες αλλαγές του φωτεινού καθεστώτος. Τα φύλλα τα οποία βρίσκονται στην οροφή της κόμης ενός δέντρου έχουν συνήθως μικρότερο μέγεθος και μεγαλύτερη κλίση προκειμένου να επιτευχθεί μεγαλύτερη διείσδυση φωτός στο εσωτερικό της κόμης (Ishida et al. 1998).

Λόγω νεφών, σκίασης και σε συνδυασμό με την κίνηση της γης και του υπερκείμενου φυλλώματος λόγω του ανέμου δημιουργούνται ηλιοκηλίδες κατά την διάρκεια των οποίων, και με την συμμετοχή των περιβαλλοντικών συνθηκών, η ένταση της φωτεινής ακτινοβολίας που προσπίπτει σε ένα φύλλο μπορεί να μεταβληθεί δραματικά. Για ορισμένα φύλλα ή φυτά οι ηλιοκηλίδες μπορούν να αποτελέσουν ίσως την μοναδική πηγή φωτός ικανού να προκαλέσει θετικές φωτοσυνθετικές ταχύτητες. Η ύπαρξή τους είναι σημαντική για τα φυτά, καθώς μελέτες έχουν δείξει, ότι σε αίθριες ημέρες το 20-80% της δέσμευσης της ακτινοβολίας από τα φυτά του υποορόφου οφείλεται στις κηλίδες φωτός. Ανάλογο ποσοστό της ημερήσιας ανταλλαγής CO₂ από τα φύλλα των φυτών αυτών μπορεί να αποδοθεί στην ύπαρξη των κηλίδων. Όμως αν ένα φύλλο σπανίως φωτιζόμενο βρεθεί ξαφνικά σε περιβάλλον υψηλών εντάσεων ενδέχεται να αυξηθεί η πιθανότητα για φωτοαναστολή. Κηλίδες φωτός μεγάλης

έντασης προκαλούν αύξηση της θερμοκρασίας του φύλλου με αποτέλεσμα ακόμη και την νέκρωσή του. (Pearcy 1990, Barradas et al. 1998, Leaky-Press et al. 2002)

1.4.3.2 Φωτοσύνθεση υπό πλάγιο και διάχυτο φωτισμό

Μέσα σε μια φυτεία ο προσανατολισμός και η θέση των φύλλων της κόμης διαφοροποιούνται. Η θέση των φύλλων καθορίζεται από τη γωνία του μίσχου (ή του κολεού) ως προς τον βλαστό, τη γωνία του ελάσματος ως προς το οριζόντιο επίπεδο και την ιδιαίτερη γεωμετρία του ελάσματος. Η χωροταξική διευθέτηση των φύλλων έχει ως αποτέλεσμα να δέχονται κατά περίπτωση διαφορετική ένταση ακτινοβολίας. Επίσης, αυτό ενδέχεται να αλλάζει βραχυπρόθεσμα ή μεσοπρόθεσμα και λόγω του ανέμου ή της κίνησης της γης. Κατά αναλογία, η γωνία πρόσπτωσης του φωτός διαφέρει από φύλλο σε φύλλο με αποτέλεσμα να επηρεάζεται η φωτοσυνθετική τους ταχύτητα. Έτσι, η πλειοψηφία των φύλλων δέχεται μέσα στα χρονικά όρια της φωτοπεριόδου περισσότερο πλάγιο παρά κάθετο φωτισμό. Εξαιτίας αυτού του φαινομένου, κάθε φύλλο αναμένεται να φωτοσυνθέσει κατά ένα ποσοστό λιγότερο συγκριτικά με το θεωρητικά αναμενόμενο (Yates 1981).

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

Υπάρχουν ορισμένα σημαντικά πλεονεκτήματα τα οποία σχετίζονται με τον προσανατολισμό των φύλλων σε γωνίες μικρότερες από αυτή των 90° ως προς την κατεύθυνση των ηλιακών ακτίνων. Μειώνεται η υπερβολική "υποκλοπή" φωτός από τα φύλλα των εξωτερικών στοιβάδων της κόμης με αποτέλεσμα να σημειώνεται σημαντική διείσδυση φωτός στο εσωτερικό της κόμης. Μειώνεται η θερμοκρασία των φύλλων και προστατεύεται η φωτοσυνθετική συσκευή από την υπερβολική έκθεση στο φως το οποίο έχει ως αποτέλεσμα να ελαχιστοποιείται το μέγεθος της δεξαμενής των καρτενοειδών του κύκλου των ξανθοφυλλών με συνέπεια να μειώνεται το κόστος για την βιοσύνθεσή τους ενώ ταυτόχρονα η φωτοσύνθεση λειτουργεί σε επίπεδα φωτοκορεσμού και έτσι η παραγωγικότητα δεν υφίσταται απώλειες (Liu-Xu et al. 2003). Το τελευταίο συμβαίνει επειδή η φωτοσυνθετική ταχύτητα μεγιστοποιείται σε εντάσεις πολύ χαμηλότερες από αυτή του πλήρους ηλιακού φωτός.

Εισαγωγή

Αναφορικά με τον διάχυτο φωτισμό, τόσο ο υποόροφος όσο και η συνολική παραγωγικότητα του δάσους στηρίζονται σε αυτόν για την αύξηση του φωτοσυνθετικού έργου (Brodersen and Vogelmann, 2007). Όταν το φως πέσει στην επιφάνεια του φύλλου, ένα μέρος του ανακλάται, ενώ το υπόλοιπο εισέρχεται εντός, διασπείρεται και απορροφάται με διαφορετικούς τρόπους ανάλογα με την δομή του φύλλου, καθώς τα επιδερμικά, τα πασσαλώδη και τα σπογγώδη κύτταρα δεν έχουν ισότροπες οπτικές ιδιότητες. Τέτοια οπτικά φαινόμενα είναι ιδιαίτερα έντονα στα επιδερμικά (τα οποία λειτουργούν ως "παράθυρο" προκειμένου το φως να φτάσει στο μεσόφυλλο όπου και απορροφάται) και τα κύτταρα του σκληρεγχύματος (τα οποία δεν έχουν χλωροφύλλη-Takahashi-Mineyuchi κ.α.1994).

Η απορρόφηση κάθετου φωτός από τα φύλλα, έχει βρεθεί, ότι είναι ελαφρώς υψηλότερη ή και ίση με αυτή του διάχυτου φωτός σε όλο το φάσμα των φυτών, στα ενεργά μήκη κύματος φωτός (400-700 nm), είτε τα φυτά έχουν κύτταρα που χρησιμεύουν ως κυρτοί φακοί είτε όχι. Τα φυτά τα οποία διαθέτουν κύτταρα αυτού του τύπου, απορροφούν μικρότερες ποσότητες διάχυτου φωτός. Επιπρόσθετα, το επίπεδο παραγωγής, το οποίο προκύπτει από τον διάχυτο φωτισμό, είναι υψηλότερο από αυτό του κάθετου καθώς κατανέμεται πιο ομοιόμορφα μέσα στην κόμη του δέντρου (Brodersen-Vogelmann 2007).

Σκοπός της Εργασίας

Από το σύνολο της ηλιακής ακτινοβολίας που εισέρχεται στη γη ένα μέρος της χρησιμοποιείται από τους φυτικούς οργανισμούς για την πραγματοποίηση, ίσως της σημαντικότερης από όλες τις λειτουργίες τους, της φωτοσύνθεσης. Όμως τόσο η ποιότητα όσο και η ποσότητα του φωτός που φτάνει και αξιοποιείται από κάθε φύλλο είναι διαφορετική, καθώς επηρεάζεται από μια σειρά παραγόντων όπως η θέση του φύλλου στην κόμη. Έτσι, όταν ένα φύλλο βρίσκεται στο εσωτερικό της κόμης ή σιάζεται από υπερκείμενα στρώματα φυλλώματος τότε δέχεται μικρότερα ποσά ακτινοβολίας από το αν βρισκόταν σε κάποια αμιγώς προσήλια θέση. Επιπρόσθετα, η κλίση του μίσχου και του ελάσματος του φύλλου, ή η περιοδική κίνηση της γης γύρω από τον άξονά της (ημερήσιες αλλαγές) και από τον ήλιο (εποχικές αλλαγές) επιδρούν στην γωνία πρόσπτωσης του φωτός στο έλασμα του φύλλου. Από τα παραπάνω, εξάγεται το συμπέρασμα ότι τα φύλλα, στην πλειοψηφία τους, δέχονται την ηλιακή ακτινοβολία υπό γωνία διαφορετική αυτής των 90° . Αυτό έχει σαν συνέπεια τη μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας τόσο σε επίπεδο φύλλου όσο και κόμης.

Ένας ακόμη σημαντικός παράγοντας ο οποίος επηρεάζει την φωτοσύνθεση είναι τα μορφολογικά και ανατομικά χαρακτηριστικά των φύλλων καθώς αυτά σχετίζονται με τις οπτικές ιδιότητες τόσο της επιφάνειας (από την οποία εισέρχεται το φως) όσο και του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος (μέσω του οποίου το φως διαδίδεται προς το σύνολο των φωτοσυνθετικών κυττάρων). Ένα κρίσιμο ανατομικό χαρακτηριστικό των φύλλων είναι η ετεροβαρής κατασκευή. Προηγούμενες εργασίες έχουν δείξει τον οπτικό ρόλο των σκληρεγχυματικών δομών των ετεροβαρών φύλλων σχετικά με τη διάδοση του φωτός στα εσωτερικά στρώματα του χλωρεγχύματος τα οποία, ιδιαίτερα σε φύλλα με μεγάλο πάχος, βρίσκονται σε καθεστώς φωτοπενίας. Επίσης, νεότερες εργασίες έχουν συσχετίσει την έκταση του σκληρεγχύματος με το πάχος του ελάσματος καθώς και με τη φωτοσυνθετική απόδοση ανά μονάδα φωτοσυνθετικού παρεγχύματος.

Στην συγκεκριμένη εργασία μελετήθηκαν οι οπτικές ιδιότητες μονοκότυλων και δικότυλων, ομοβαρών και ετεροβαρών φυτικών ειδών υπό συνθήκες πλάγιου φωτισμού με σκοπό την εξέταση της υπόθεσης σύμφωνα με την οποία οι οπτικά ενεργές δομές των ετεροβαρών φύλλων συμβάλλουν στην εκμετάλλευση του φωτισμού όταν αυτός προσπίπτει υπό γωνία διαφορετική των 90° . Τα μονοκότυλα φυτικά είδη εξετάστηκαν διότι παρουσιάζουν συγκεκριμένη, παράλληλη διευθέτηση των ηθμαγγειωδών δεσμίδων και συνεπώς και των προεκτάσεών τους. Έτσι, μπορεί να συγκριθούν μεταξύ τους διαφορετικές γεωμετρικές διευθετήσεις μεταξύ της διεύθυνσης διάδοσης των ακτινών και των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών με σκοπό τη διερεύνηση του πιθανού οπτικού τους ρόλου κάτω από τις συνθήκες αυτές.

Υλικά και Μέθοδοι

2.1 Φυτικό υλικό

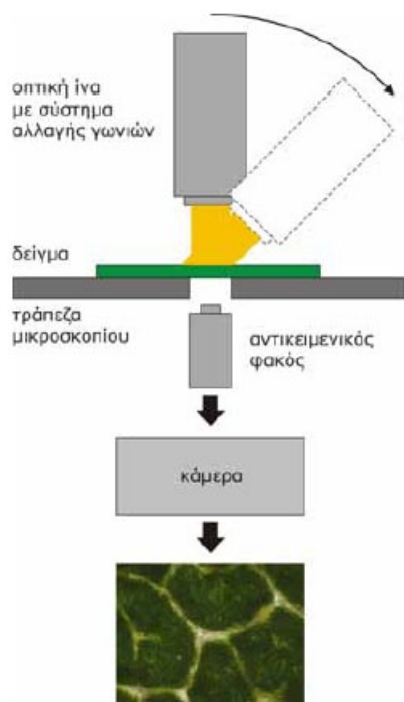
Ως φυτικό υλικό επιλέχθηκαν μονοκοτυλήδωνα και δικοτυλήδωνα φυτικά είδη σε γλάστρες με ομοβαρή ή ετεροβαρή φύλλα. Συγκεκριμένα ως ομοβαρή επιλέχθηκαν τα είδη *Ficus benjamin* και *Ligustrum japonicum* (δικότυλα) και ως ετεροβαρή τα είδη *Phoenix dactylifera*, *Gynerium* sp. και *Beaucarnea recurvata* (μονοκότυλα) και *Quercus coccifera*, *Nerium oleander* και *Ceratonía siliqua* (δικότυλα).

2.2 Οπτική μικροσκοπία, ψηφιακή επεξεργασία εικόνων και ποσοτικοποίηση διερχόμενου φωτισμού

Το πείραμα της συγκεκριμένης πτυχιακής εργασίας σχετίζεται με την ανάπτυξη και δοκιμή πειραματικής διάταξης μέτρησης της χωροταξικής κατανομής της έντασης της διερχόμενης φωτεινής ακτινοβολίας από συγκεκριμένο δείγμα σε μικροσκοπικό επίπεδο όταν αυτό φωτίζεται υπό διάφορες γωνίες πρόσπτωσης. Η διάταξη που χρησιμοποιήθηκε περιλαμβάνει μία οπτική ίνα με σύστημα αλλαγής γωνιών πρόσπτωσης (Hansatech Instruments, King's Lynn, UK), ένα ανάστροφο μικροσκόπιο (Axiovert, Carl Zeiss, Jena, Germany) και ψηφιακή φωτογραφική μηχανή (DSC-S75, Sony Corporation, Japan). Η βαθμονόμηση της φωτογραφικής μηχανής ως προς την ένταση της διερχόμενης ακτινοβολίας πραγματοποιήθηκε μέσω φίλτρων ουδέτερης πυκνότητας (A5 Neutral Density Filters, Hansatech Instruments, King's Lynn, UK) σε δύο φασματικές περιοχές, αυτή του λευκού φωτός και αυτή του εμπλουτισμένου σε πράσινο φως (με τη χρήση έγχρωμου φίλτρου, Green Filter, A004 FIL.A, Cokin Cromofilters S.A., Paris, France). Στα πειράματα χρησιμοποιήθηκε ο αντικειμενικός φακός 10×. Μέσω της βαθμονόμησης διαπιστώθηκε η ύπαρξη γραμμικής περιοχής απόκρισης για την εξασφάλιση αξιόπιστων ποσοτικών δεδομένων της καταγραφόμενης ακτινοβολίας. Για τη ρύθμιση της έντασης της ακτινοβολίας η οποία εξέρχεται της οπτικής ίνας χρησιμοποιήθηκε αισθητήρας PAR (Li 188B, Li-COR, Lincoln, NE, USA) ο οποίος παρεμβλήθηκε στο οπτικό μονοπάτι μεταξύ της ίνας και του αντικειμενικού φακού (για τη μέτρηση της προσπίπτουσας φωτοσυνθετικά ενεργού ακτινοβολίας) ή μεταξύ του των φίλτρων και του αντικειμενικού φακού (για την μέτρηση της έντασης της διερχόμενης φωτοσυνθετικά ενεργού ακτινοβολίας).

Οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν υπό κάθετο (90°) και πλάγιο φωτισμό (45°) και υπό τρεις διαφορετικές γωνίες της διεύθυνσης διάδοσης της ακτινοβολίας ως προς τον άξονα του φύλλου (κεντρική νεύρωση ή παράλληλες νευρώσεις για τα είδη *Ficus benjamin*, *Ligustrum japonicum*, *Phoenix dactylifera*, *Gynerium* sp., *Beaucarnea recurvata*, *Quercus coccifera*, *Nerium oleander* και *Ceratonía siliqua*) ή ως προς τις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες δεύτερης τάξης (για το είδος *Nerium oleander*). Οι τρεις αυτές γωνίες αναφέρονται στη συνέχεια του κειμένου

Υλικά και Μέθοδοι



Εικόνα 9. Πειραματική διάταξη για τη λήψη μικροφωτογραφιών με διερχόμενο φως. Η διάταξη αποτελείται από σύστημα φωτισμού με δυνατότητα αλλαγής γωνίας πρόσπτωσης. Το δείγμα τοποθετείται στην τράπεζα ανάστροφου μικροσκοπίου ενώ ο κατάλληλος αντικειμενικός φακός καταγράφει την εικόνα μέσω του φωτός το οποίο διέρχεται από την προσαξονική προς την αποαξονική επιφάνεια του φύλλου. Η εικόνα καταγράφεται μέσω ψηφιακής φωτογραφικής μηχανής.

ως αξονικές γωνίες. Ο φωτισμός εφαρμόστηκε αρχικά κάθετα (90°) και αμέσως μετά υπό γωνία 45° για κάθε δείγμα κατά τέτοιο τρόπο ώστε ο φωτισμός του δείγματος υπό γωνία 45° να γίνεται από τη δεξιά πλευρά της διάταξης. Οι φωτογραφίες λήφθηκαν από την αντίθετη επιφάνεια.

Οι φωτογραφίες υπέστησαν ψηφιακή επεξεργασία (Image Pro Plus v. 5.1, Media Cybernetics, Silver Spring, MD) η οποία αφορούσε στην μετατροπή της εικόνας σε κατάσταση παλέτας 256 αποχρώσεων του γκρι, απομάκρυνση ψηφιακού θορύβου μέσω μετασχηματισμού Fourier και βελτίωση της ψηφιακής πληροφορίας με φίλτρο median 5×5 εικονοστοιχεία (10 περάσματα). Ακολούθως, από κάθε ζεύγος φωτογραφιών, οι οποίες αντιστοιχούσαν στις γωνίες πρόσπτωσης 90° και 45° για το ίδιο δείγμα και την ίδια αξονική γωνία, υπολογίστηκε το ηηλίκιο $45^\circ/90^\circ$. Η εικόνα που προέκυψε πολλαπλασιάστηκε με το 100 ώστε να ληφθεί η εικόνα-λόγος (%) της έντασης της διερχόμενης ακτινοβολίας υπό γωνία 45° ως προς τη γωνία των 90° . Η απεικόνιση των αρχικών αλλά και της τελικής εικόνας υποβοηθήθηκε με αντιστοίχιση ψευδοχρωματικών κλιμάκων έντασης ακτινοβολίας (στις αρχικές εικόνες) ή των τιμών του λόγου $45^\circ/90^\circ$ (στην τελική εικόνα).

2.3 Λήψη και επεξεργασία φασμάτων ανάκλασης υπό γωνία

Για την φασματική ανάκλαση χρησιμοποιήθηκε ένα φασματοραδιόμετρο (Unispec, PP systems, Haverhill, MA, USA) το οποίο ήταν εφοδιασμένο με σταθεροποιημένη, εσωτερικά, πηγή αλογόνου, δισχιδής οπτική ίνα (η κλίση της οποίας ως προς το φύλλο ήταν 60°), ένα εξάρτημα για την συγκράτηση των φύλλων κατά την μέτρηση και ένα πρότυπο spectralon ($R > 0.97$). Για κάθε δείγμα και κάθε αξονική γωνία ελήφθησαν 5 επαναλήψεις στη φασματική περιοχή από 400 έως 700 nm.

Αποτελέσματα

Αποτελέσματα

3.1 Μελέτη οπτικών ιδιοτήτων φύλλων μέσω μικροσκοπίας

Στην ενότητα αυτή παρουσιάζονται αποτελέσματα από τη μελέτη των οπτικών ιδιοτήτων των φύλλων. Συγκεκριμένα, μελετήθηκε η περατότητα του φωτός διαμέσου του μεσοφύλλου υπό κάθετο (90°) και πλάγιο (45°) φωτισμό από την προσαξονική επιφάνεια. Η καταγραφή του φωτισμού που διέρχεται του ελάσματος πραγματοποιήθηκε μέσω ανάστροφου μικροσκοπίου και ψηφιακών μικροφωτογραφιών. Στις επόμενες εικόνες παρουσιάζεται η χωροταξική κατανομή των απόλυτων τιμών της έντασης της διερχόμενης ακτινοβολίας για κάθε γωνία πρόσπτωσης της ακτινοβολίας ως προς το έλασμα (90° και 45°) καθώς και ο λόγος της έντασης της διερχόμενης ακτινοβολίας μεταξύ των δύο γωνιών για κάθε αξονική γωνία (90°, 45° και 0°).

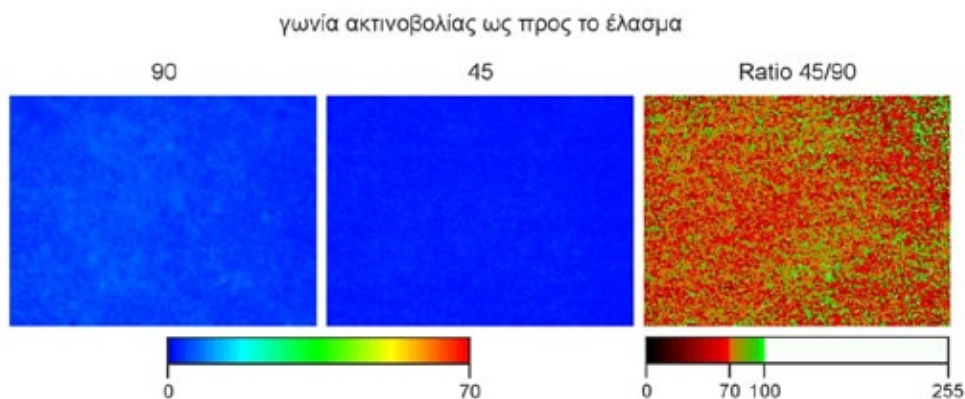
Η αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός έχει άμεση και προβλέψιμη επίδραση στην πυκνότητα των φωτονίων που προσπίπτουν στην μονάδα επιφάνειας του φύλλου. Η σχέση της φωτονιακής ροής (I_{ϕ}) υπό οποιαδήποτε γωνία πρόσπτωσης ως προς το επίπεδο (ϕ) σε σχέση με την κάθετη πρόσπτωση (έντασης I_{90}) δίνεται από τον κανόνα του ημιτόνου του Lambert (Jones 1992):

$$I_{\phi} = I_{90} \cdot \eta\mu\phi$$

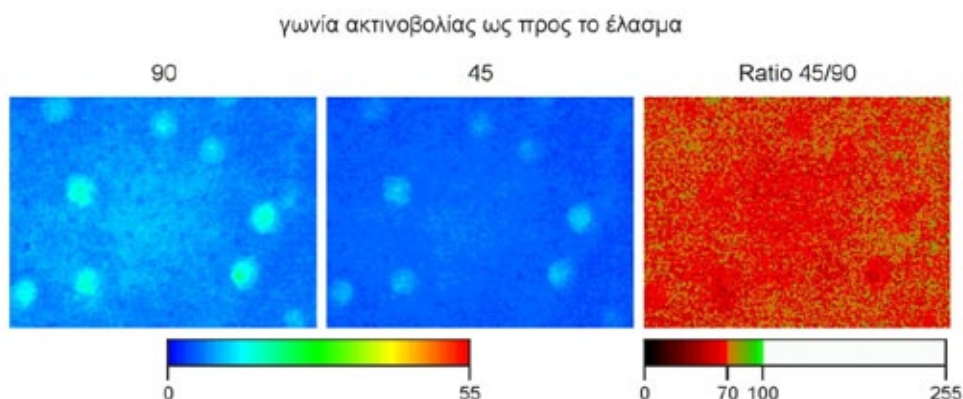
Με βάση τα παραπάνω, η ένταση της ακτινοβολίας που προσπίπτει σε οποιοδήποτε φύλλο όταν αυτό βρίσκεται σε διαφορετική γωνία των 90° σε σχέση με τη διεύθυνση του φωτός μπορεί να υπολογιστεί με ακρίβεια. Αναλύοντας τις φωτογραφίες των φυτικών ειδών παρατηρούμε τις διαφορές των εντάσεων διέλευσης του φωτός στο φωτοσυνθετικό παρέγχυμα, ξεχωριστά για το μεσόφυλλο και τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών. Επιπλέον, λόγω της δυνατότητας υπολογισμού της έντασης της ακτινοβολίας που προσπίπτει στην φυλλική επιφάνεια (σύμφωνα με την παραπάνω εξίσωση), είναι εύκολη η σύγκριση της έντασης που αναμένεται θεωρητικά ως προς αυτή που καταγράφεται πειραματικά. Η σύγκριση αυτή παρέχει πληροφορίες για την επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός στην φωτοσυνθετική καθώς και την επίδραση της ιδιαίτερης ανατομίας κάθε φυτικού είδους στην παραπάνω σχέση (εικόνες 17-24). Ως υλικό προς εξέταση χρησιμοποιήθηκαν οκτώ φυτικά είδη εκ των οποίων τα δύο ανήκουν στην κατηγορία ομοβαρή δικότυλα (εικόνες 9 και 10), τα τρία είναι ετεροβαρή δικότυλα (εικόνες 11-13) και τα εναπομείναντα τρία ετεροβαρή μονοκότυλα (εικόνες 14-16). Οι ψηφιακές φωτογραφίες αναλύθηκαν περαιτέρω για την εξαγωγή ποσοτικών δεδομένων (εικόνες 17-24). Όπως φαίνεται στις εικόνες 9-16, η ένταση του διερχόμενου φωτός από το μεσόφυλλο καταγράφεται με τη βοήθεια της πειραματικής διάταξης με την χρήση ψευδοχρωματικής κλίμακας οι τιμές της οποίας αντιστοιχούν σε ένταση φωτεινότητας των εικονοστοιχείων. Οι απόλυτες τιμές περατότητας για κάθε φυτικό είδος εξαρτώνται από το πάχος του φύλλου, τη συγκέντρωση φωτοσυνθετικών χρωστικών, κ.λπ. Επιπλέον, σε κάθε φυτικό είδος, εντοπίζονται περιοχές με μεγαλύτερη και μικρότερη

Αποτελέσματα

περατότητα ανάλογα με την ανατομία του εκάστοτε φυτικού είδους. Ιδιαίτερα στα ετεροβαρή φύλλα (εικόνες 11-16) διακρίνονται ως φωτεινά μονοπάτια οι περιοχές οι οποίες αντιστοιχούν στις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών. Η αυξημένη περατότητα των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών σε σχέση με το μεσόφυλλο οφείλεται κυρίως στην απουσία χρωστικών.



Εικόνα 9. Αριστερά: ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης ως προς το έλασμα (90° και 45°) φύλλων του φυτού *Ligustrum japonicum*. Δεξιά: ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών του λόγου $45^\circ/90^\circ$ των αριστερών εικόνων.

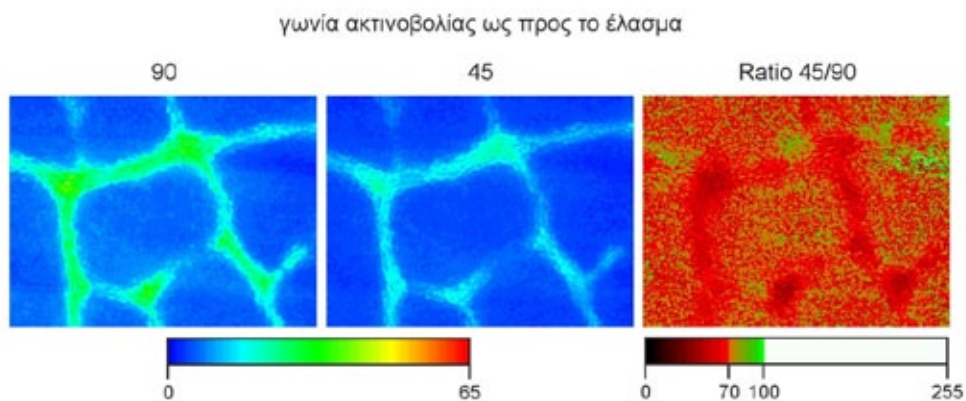


Εικόνα 10. Αριστερά: ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης ως προς το έλασμα (90° και 45°) φύλλων του φυτού *Ficus benjamin*. Δεξιά: ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών του λόγου $45^\circ/90^\circ$ των αριστερών εικόνων.

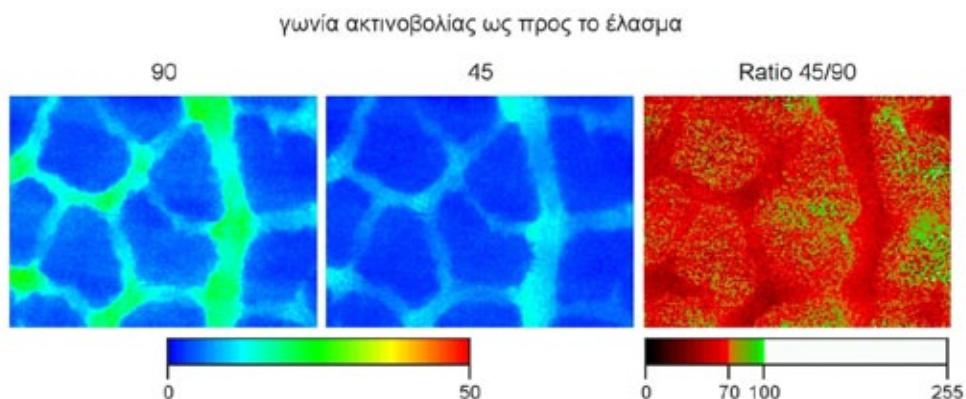
Στις εικόνες 9 και 10, παρουσιάζονται οι ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας για τις δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης ως προς το έλασμα (90° και 45°) και ο ψευδοχρωματικός χάρτης κατανομής των τιμών του λόγου $45^\circ/90^\circ$ για τα φυτά *Ligustrum japonicum* και *Ficus benjamin*. Ειδικότερα στην εικόνα 10, παρατηρούνται τα φωτεινά ίχνη των λιθοκύστεων οι οποίοι εντοπίζονται στο μεσόφυλλο του είδους *Ficus benjamin*. Όπως αναμενόταν, η αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός από τις 90° στις 45° έχει ως συνέπεια τη μείωση της έντασης της ακτινοβολίας η οποία διέρχεται

Αποτελέσματα

του ελάσματος. Η μείωση της ακτινοβολίας λόγω αλλαγής της γωνίας πρόσπτωσης είναι σε μεγάλο μέρος ιστροπική ως προς την ιστολογική οργάνωση του φύλλου, δηλ. δεν παρατηρούνται διαφορετικές περιοχές με μικρότερο ή μεγαλύτερο ποσοστό μείωσης (εικόνες 9 και 10, δεξιά σέλη). Κατά το μεγαλύτερο ποσοστό, η μείωση της ακτινοβολίας είναι ως ποσοστό μικρότερη του θεωρητικά αναμενόμενου (δηλ. μικρότερη του 70%, κόκκινα εικονοστοιχεία) γεγονός το οποίο υποδηλώνει τη μείωση του ποσοστού περατότητας του φύλλου υπό συνθήκες πλάγιου φωτισμού. Ειδικότερα στο είδος *Ficus benjamina* της εικόνας 10, παρατηρείται ένας ελάσμων οπτικός ρόλος των λιθοκύστεων και συγκεκριμένα μείωση του ποσοστού περατότητας εκεί ακριβώς όπου εντοπίζονται οι λιθοκύστες (εικόνα 10, δεξιά σέλος). Ενδεχομένως αυτό το αποτέλεσμα οφείλεται στο γεγονός ότι τα κυτταρικά τοιχώματα της λιθοκύστης ή/και ο ίδιος ο κυστόλιθος σκεδάζουν το φως υπό γωνία σε μεγαλύτερο βαθμό από ότι στο κάθετα προσπίπτον φως.

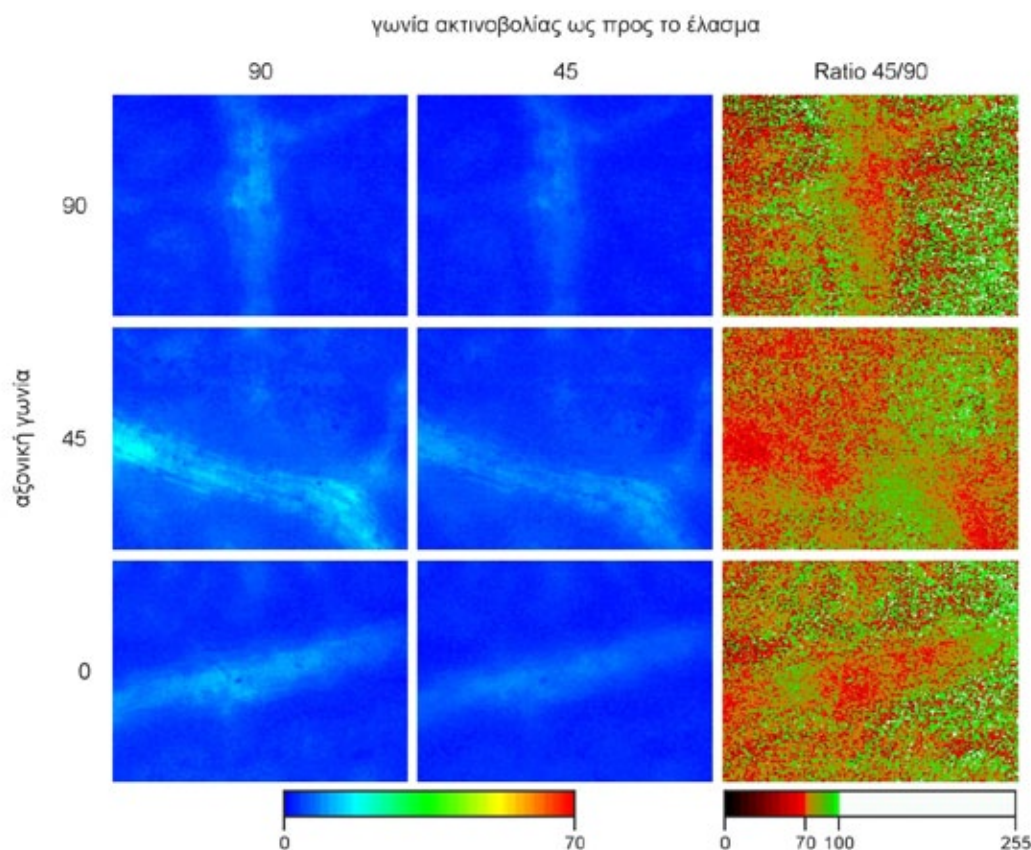


Εικόνα 11. Αριστερά: ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης ως προς το έλασμα (90° και 45°) φύλλων του φυτού *Ceratonia siliqua*. Δεξιά: ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών του λόγου 45°/90° των αριστερών εικόνων.



Εικόνα 12. Αριστερά: ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης ως προς το έλασμα (90° και 45°) φύλλων του φυτού *Quercus coccifera*. Δεξιά: ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών του λόγου 45°/90° των αριστερών εικόνων.

Αποτελέσματα



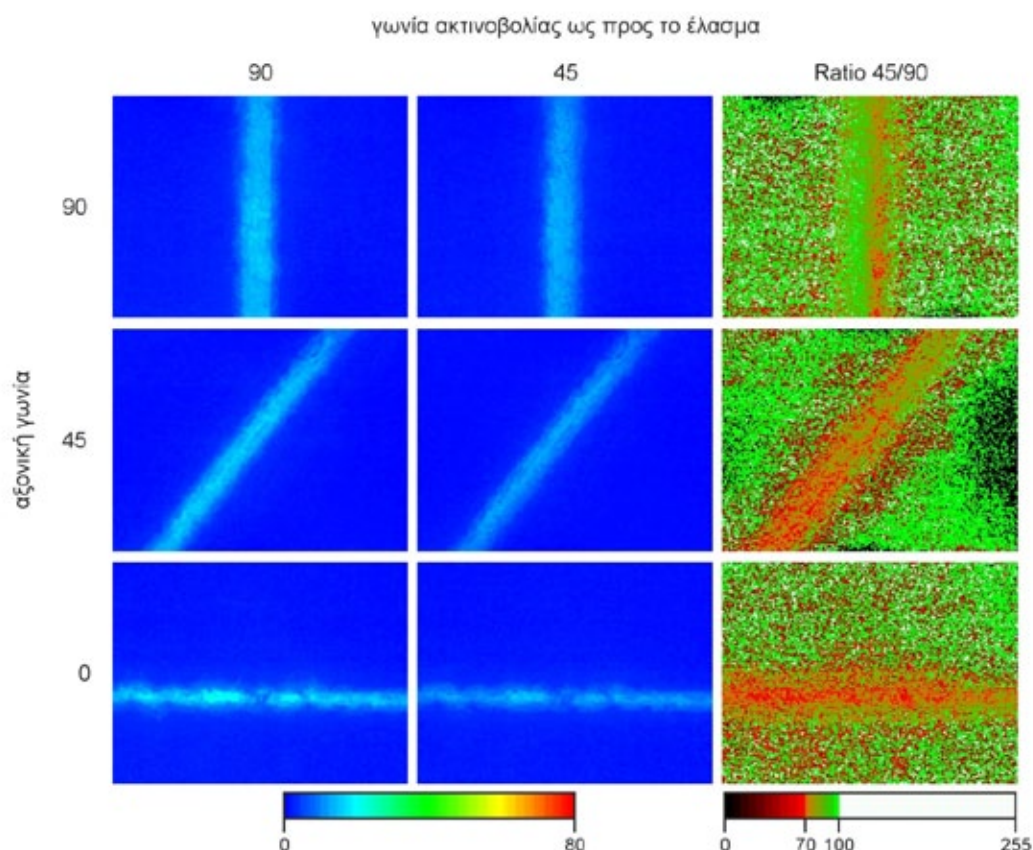
Εικόνα 13. Αριστερά: ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης ως προς το έλασμα (90° και 45°) και τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες (90°, 45° και 0°) φύλλων του φυτού *Nerium oleander*. Οι αξονικές γωνίες ορίζονται ως προς τις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες δεύτερης τάξης (διακρίνονται στις εικόνες). Δεξιά: ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών του λόγου 45°/90° των αριστερών εικόνων για τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες (90°, 45° και 0°).

Στις εικόνες 11 και 12, παρουσιάζονται οι ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας για τις δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης ως προς το έλασμα (90° και 45°) και οι ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών του λόγου 45°/90° για τα φυτά *Ceratonia siliqua* και

Quercus coccifera. Στην εικόνα 13 παρουσιάζονται οι ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης ως προς το έλασμα (90° και 45°) και τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες (90°, 45° και 0°) καθώς και οι ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών του λόγου 45°/90° των αριστερών εικόνων για τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες (90°, 45° και 0°) φύλλων του φυτού *Nerium oleander*. Το τελευταίο αυτό είδος είναι ετεροβαρές δικότυλο αλλά αντίθετα με τα φύλλα των επίσης ετεροβαρών δικότυλων ειδών *Ceratonia siliqua* και *Quercus coccifera*, χαρακτηρίζεται από παράλληλη διεύθυνση των ηθμαγγειωδών δεσμιδών δεύτερης τάξης. Για το λόγο αυτό, πραγματοποιήθηκε μελέτη των οπτικών ιδιοτήτων των φύλλων σε τρεις διαφορετικές αξονικές

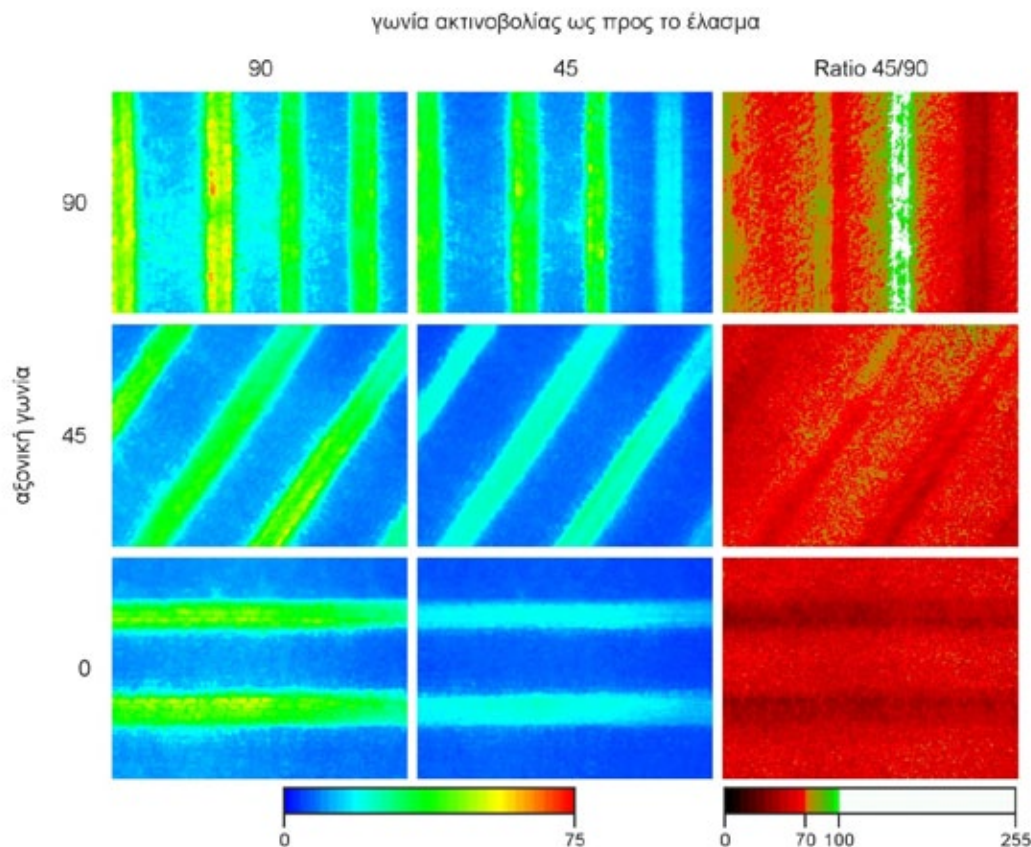
Αποτελέσματα

γωνίες της διεύθυνσης διάδοσης του φωτός ως προς τη διεύθυνση των προεκτάσεων των δεσμιδών δεύτερης τάξης. Όπως αναμενόταν, σε κάθε περίπτωση, η αλλαγή της γωνίας στις 45° έχει ως αποτέλεσμα τη μείωση της έντασης της ακτινοβολίας η οποία διέρχεται του ελάσματος. Και στις τρεις εικόνες στο αριστερό σκέλος διακρίνονται οι προεκτάσεις των δεσμικών κολεών ως πιο φωτεινά σημεία ενώ το μεσόφυλλο εμφανίζεται με χρώματα τα οποία αντιστοιχούν στις μικρότερες τιμές της κλίμακας. Στο δεξί σκέλος παρατηρούμε ότι το μεγαλύτερο μέρος των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών καλύπτεται από χρώματα της κόκκινης περιοχής της κλίμακας τα οποία αντιστοιχούν σε εντάσεις φωτός μικρότερες από τις θεωρητικά αναμενόμενες λόγω αλλαγής της γωνίας από 90° σε 45° ενώ αντίστοιχα το μεσόφυλλο έχει και περιοχές οι οποίες αντιστοιχούν σε τιμές μεγαλύτερες από τις θεωρητικά αναμενόμενες λόγω αλλαγής της γωνίας πρόσπτωσης. Το γεγονός αυτό υποδηλώνει πως οι προεκτάσεις των δεσμικών κολεών αφήνουν αναλογικά λιγότερο φως να διέλθει του



Εικόνα 14. Αριστερά: ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης ως προς το έλασμα (90° και 45°) και τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες (90° , 45° και 0°) φύλλων του φυτού *Phoenix dactylifera*. Οι αξονικές γωνίες ορίζονται ως προς τις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες δεύτερης τάξης (διακρίνονται στις εικόνες). Δεξιά: ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών του λόγου $45^\circ/90^\circ$ των αριστερών εικόνων για τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες (90° , 45° και 0°).

Αποτελέσματα

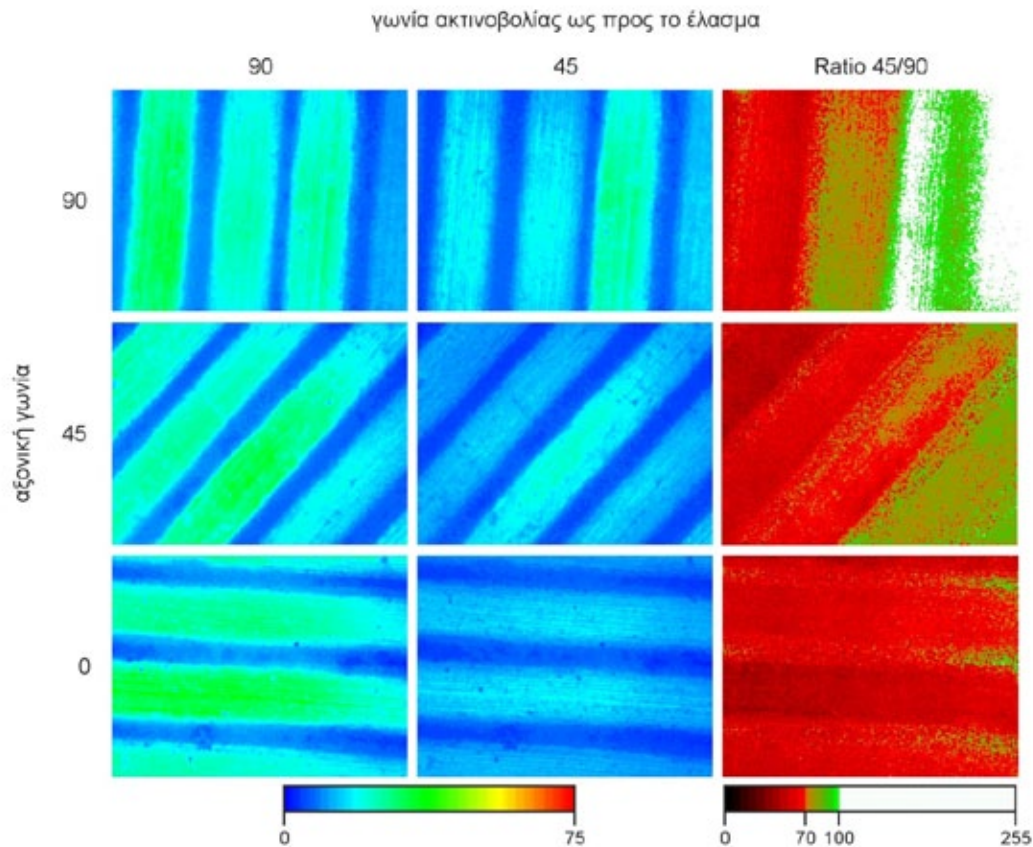


Εικόνα 15. Αριστερά: ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης ως προς το έλασμα (90° και 45°) και τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες (90°, 45° και 0°) φύλλων του φυτού *Beaucarnea recurvata*. Οι αξονικές γωνίες ορίζονται ως προς τις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες δεύτερης τάξης (διακρίνονται στις εικόνες). Δεξιά: ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών του λόγου 45°/90° των αριστερών εικόνων για τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες (90°, 45° και 0°).

ελάσματος όταν το προσπίπτον φως είναι πλάγιο ενώ αντίστοιχα ορισμένες περιοχές του μεσοφύλλου είναι αναλογικά περισσότερο εμπλουτισμένες σε φως όταν το φως είναι πλάγιο. Είναι επίσης αξιοσημείωτο πως οι περιοχές του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος που είναι περισσότερο εμπλουτισμένες σε φως βρίσκονται πλησίον των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών (εικόνες 11-13 αλλά και 14-16). Κατά τη μελέτη φύλλων του είδους *Nerium oleander* δεν παρατηρήθηκαν διαφορές μεταξύ των τριών αξονικών γωνιών.

Στις εικόνες 14, 15 και 16 παρουσιάζονται οι ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης ως προς το έλασμα (90° και 45°) καθώς και οι ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών του λόγου 45°/90° των αριστερών εικόνων για τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες (90°, 45° και 0°) φύλλων των φυτών *Phoenix dactylifera*, *Beaucarnea recurvata* και *Gynerium* sp. αντίστοιχα.

Αποτελέσματα

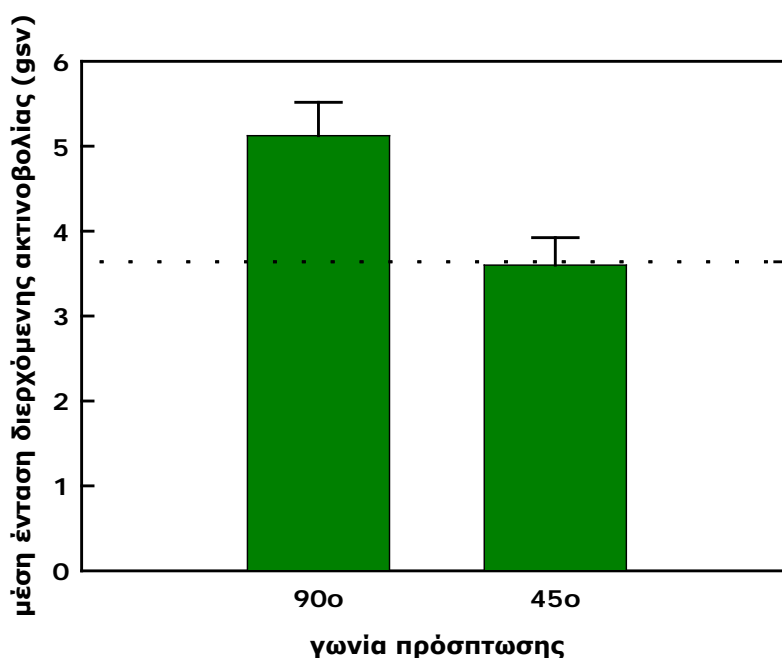


Εικόνα 16. Αριστερά: ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης ως προς το έλασμα (90° και 45°) και τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες (90°, 45° και 0°) φύλλων του φυτού *Gynerium* sp. Οι αξονικές γωνίες ορίζονται ως προς τις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες δεύτερης τάξης (διακρίνονται στις εικόνες). Δεξιά: ψευδοχρωματικοί χάρτες κατανομής τιμών του λόγου 45°/90° των αριστερών εικόνων για τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες (90°, 45° και 0°).

Όπως αναμενόταν, η αλλαγή της γωνίας στις 45° έχει ως συνέπεια τη μείωση της έντασης της ακτινοβολίας η οποία διέρχεται του ελάσματος. Και στις τρεις εικόνες διακρίνονται οι προεκτάσεις των δεσμικών κολεών ως πιο φωτεινές περιοχές συγκριτικά με το μεσόφυλλο. Στα ετεροβαρή μονοκότυλα φυτικά είδη, η μείωση της ακτινοβολίας λόγω αλλαγής της γωνίας πρόσπτωσης είναι, όπως και στα ετεροβαρή δικότυλα, σε μεγάλο μέρος ανισοτροπική ως προς την ιστολογική οργάνωση του φύλλου, δηλ. διακρίνονται διαφορετικές περιοχές με μικρότερο ή μεγαλύτερο ποσοστό μείωσης της έντασης της διερχόμενης ακτινοβολίας (εικόνες 14-16, δεξιά σκέλη). Στο δεξί σκέλος κάθε εικόνας φαίνεται πως το ποσοστό ακτινοβολίας που διέρχεται του μεσοφύλλου είναι μεγαλύτερο από το θεωρητικά αναμενόμενο ποσοστό λόγω αλλαγής της γωνίας γεγονός το οποίο υποδηλώνει εμπλουτισμό του φωτεινού μικροπεριβάλλοντος στην περιοχή των φωτοσυνθετικών κυττάρων ενώ αντίστοιχα το ποσοστό ακτινοβολίας που διέρχεται των προεκτάσεων των δεσμίδων είναι μικρότερο από το θεωρητικά αναμενόμενο ποσοστό λόγω αλλαγής της γωνίας.

Αποτελέσματα

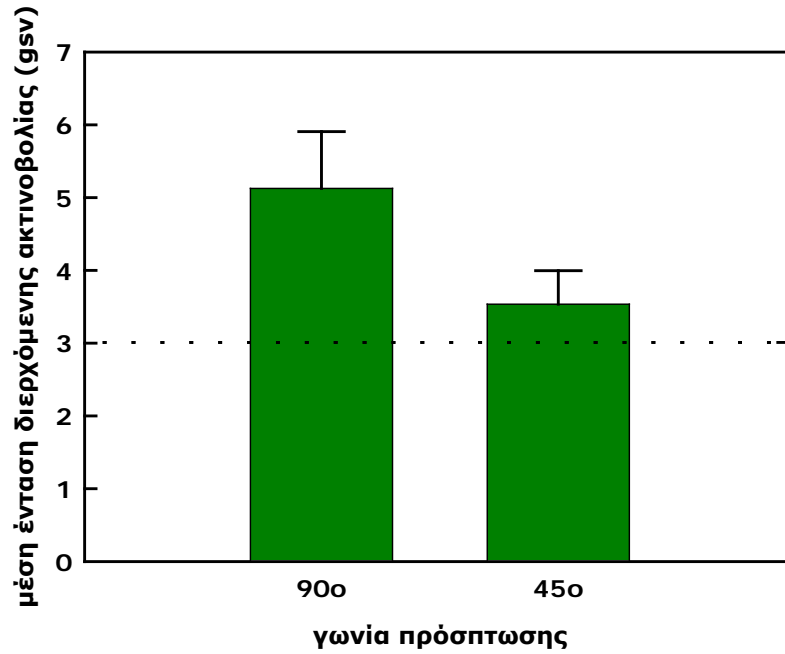
Στα μονοκότυλα φυτικά είδη όπου η διάταξη των ηθμαγγειωδών δεσμίδων είναι παράλληλη, δίδεται η δυνατότητα συγκεκριμένης γεωμετρικής διευθέτησης της διεύθυνσης διάδοσης του φωτός ως προς τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών. Δοκιμάστηκαν τρεις διαφορετικές γωνίες (αξονικές γωνίες) της διεύθυνσης διάδοσης του φωτός ως προς τις προεκτάσεις των δεσμίδων στα μονοκότυλα είδη (90° , 45° και 0° , εικόνες 14-16). Από τα αποτελέσματα φαίνεται πως η αξονική γωνία έχει σημαντική επίδραση ως προς την ένταση του διερχόμενου φωτός από το έλασμα παρόλο που η γωνία της προσπίπτουσας ακτινοβολίας ως προς το έλασμα παραμένει σταθερή (45°) και στις τρεις αξονικές γωνίες. Τουλάχιστον στα δύο από τα τρία μονοκότυλα φυτικά είδη (*Beaucarnea recurvata* και *Gynerium* sp.), η μείωση της αξονικής γωνίας είχε ως αποτέλεσμα τη μείωση της έντασης του διερχόμενου φωτός από τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών (εικόνες 14-16).



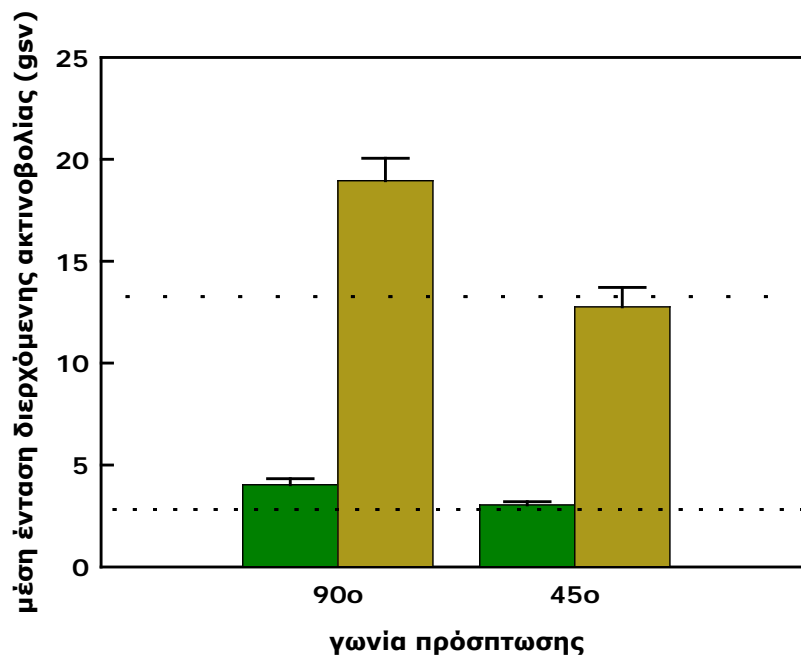
Εικόνα 17. Τιμές μέσης έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας από το μεσόφυλλο για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης (90° και 45°) ως προς το έλασμα των φύλλων του φυτού *Ligustrum japonicum*.

Στις εικόνες 17 και 18, παρουσιάζονται οι μέσες τιμές έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης ως προς το έλασμα (90° και 45°) φύλλων των ειδών *Ligustrum japonicum* και *Ficus benjamin*. Τα δυο αυτά ομοβαρή δικότυλα φυτικά είδη παρουσιάζουν την ίδια σχεδόν εικόνα καθώς η ένταση της διερχόμενης από το μεσόφυλλο ακτινοβολίας στις 45° είναι μικρότερη κατά ποσοστό σχεδόν ίσο με το θεωρητικά αναμενόμενο σε σύγκριση με τις 90° .

Αποτελέσματα

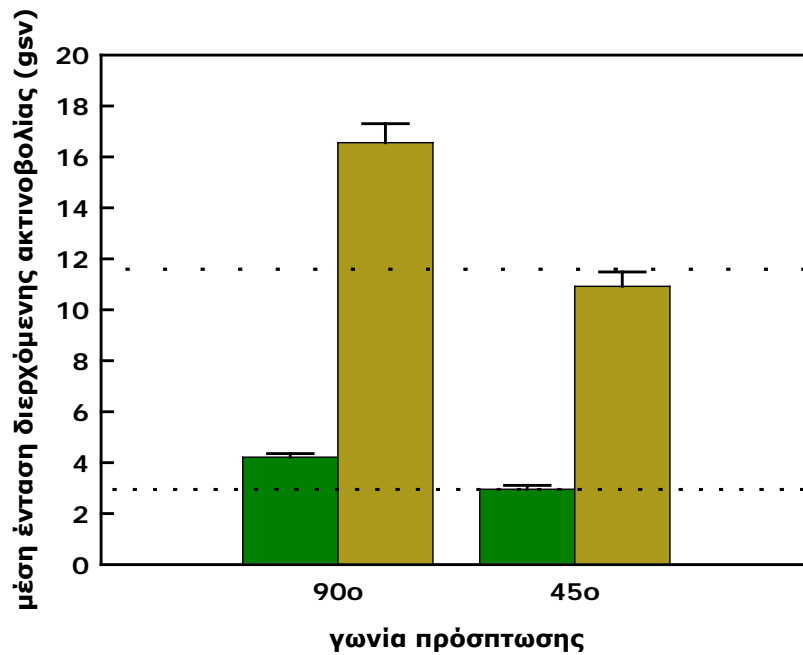


Εικόνα 18. Τιμές μέσης έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας από το μεσόφυλλο για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης (90° και 45°) ως προς το έλασμα των φύλλων του φυτού *Ficus benjamin*.

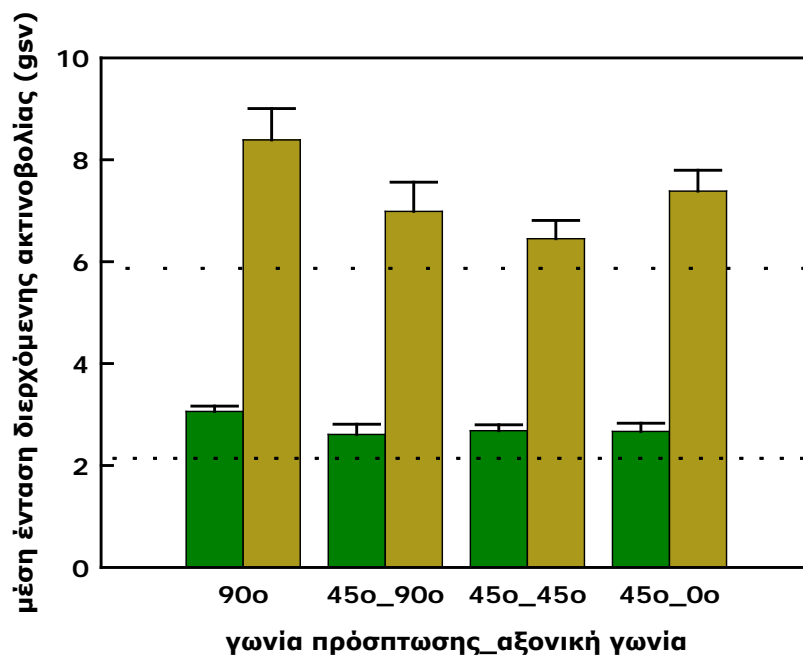


Εικόνα 19. Τιμές μέσης έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας από το μεσόφυλλο (πράσινο) και τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών (κίτρινο) για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης (90° και 45°) ως προς το έλασμα των φύλλων του φυτού *Ceratonia siliqua*.

Αποτελέσματα



Εικόνα 20. Τιμές μέσης έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας από το μεσόφυλλο (πράσινο) και τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών (κίτρινο) για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης (90° και 45°) ως προς το έλασμα των φύλλων του φυτού *Quercus coccifera*.

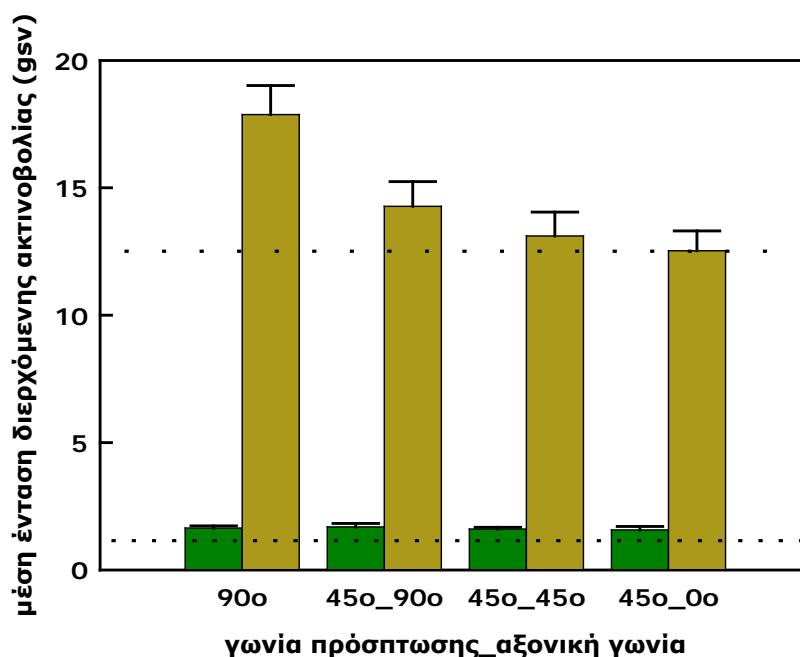


Εικόνα 21. Τιμές μέσης έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας από το μεσόφυλλο (πράσινο) και τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών (κίτρινο) για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης (90° και 45°) ως προς το έλασμα και τρεις αξονικές γωνίες (90°, 45° και 0°) των φύλλων του φυτού *Nerium oleander*.

Αποτελέσματα

Στις εικόνες 19 και 20 παρουσιάζονται οι μέσες τιμές έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης ως προς το έλασμα (90° και 45°) φύλλων των ειδών *Ceratonia siliqua* και *Quercus coccifera*. Παρατηρείται πως η μείωση της έντασης της διερχόμενης ακτινοβολίας από το μεσόφυλλο είναι σχεδόν ίση με τη θεωρητικά αναμενόμενη μείωση λόγω αλλαγής της γωνίας πρόσπτωσης. Και στα δύο φυτικά είδη, η μείωση της έντασης της ακτινοβολίας που διέρχεται από τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών είναι ελαφρώς μεγαλύτερη από τη θεωρητικά αναμενόμενη τιμή σε αναλογία με τα αποτελέσματα των εικόνων 11 και 12.

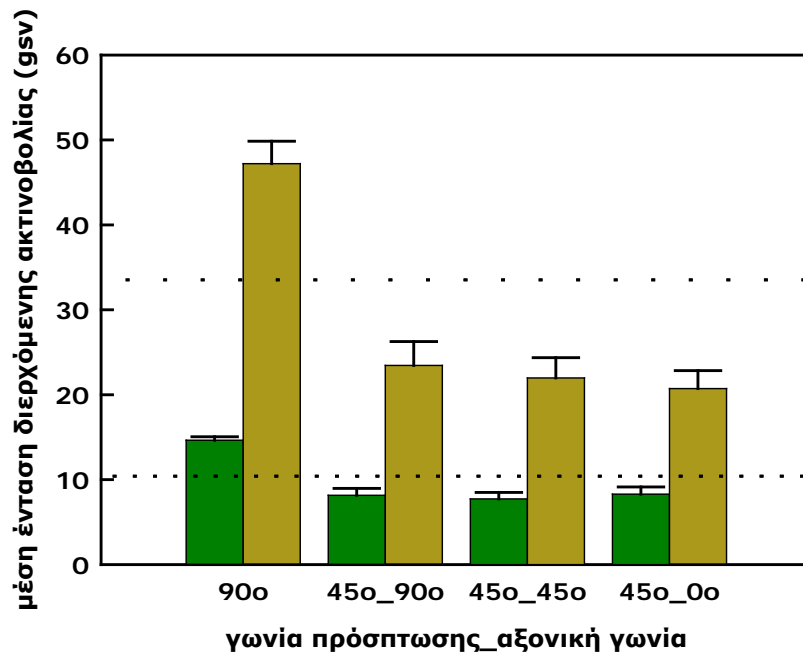
Στην εικόνα 21 παρουσιάζονται οι μέσες τιμές έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης ως προς το έλασμα και τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες (90° , 45° και 0°) φύλλων του φυτού *Nerium oleander*. Παρατηρείται πως η αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης της ακτινοβολίας από 90° σε 45° προκάλεσε μείωση της διερχόμενης ακτινοβολίας κατά αναλογία μικρότερη από τη θεωρητικά αναμενόμενη τιμή (σε αντίθεση με τα προηγούμενα δύο ετεροβαρή δικότυλα είδη). Μεταξύ των τριών αξονικών γωνιών δεν παρατηρήθηκαν σημαντικές διαφορές (κατά αναλογία με τα αποτελέσματα της εικόνας 13).



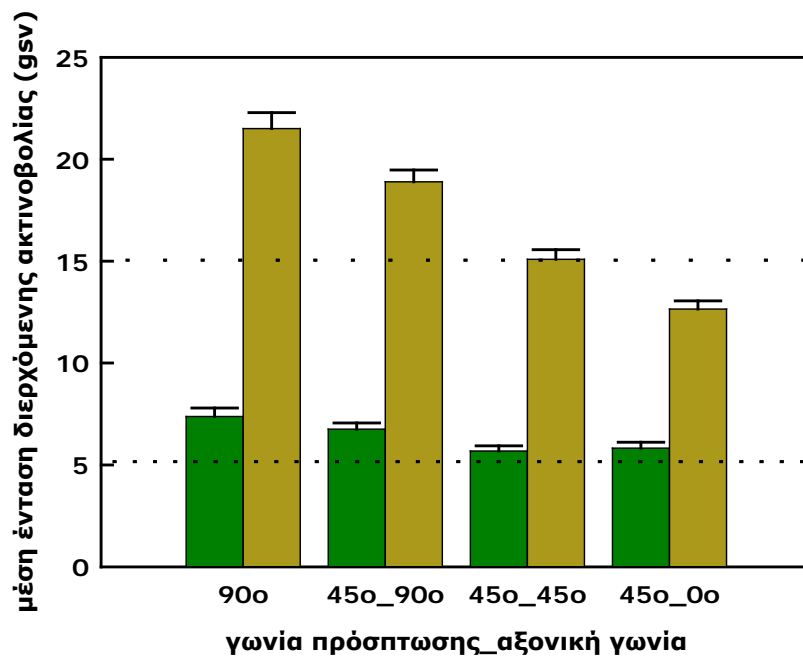
Εικόνα 22. Τιμές μέσης έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας από το μεσόφυλλο (πράσινο) και τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών (κίτρινο) για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης (90° και 45°) ως προς το έλασμα και τρεις αξονικές γωνίες (90° , 45° και 0°) των φύλλων του φυτού *Phoenix dactylifera*.

Στις εικόνες 22, 23 και 24 παρουσιάζονται οι μέσες τιμές έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης ως προς το έλασμα και τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες (90° , 45° και 0°) φύλλων των φυτών *Phoenix dactylifera*, *Beaucarnea recurvata* και *Gynerium* sp.. Και στα τρία αυτά ετεροβαρή μονοκότυλα φυτικά

Αποτελέσματα



Εικόνα 23. Τιμές μέσης έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας από το μεσόφυλλο (πράσινο) και τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών (κίτρινο) για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης (90° και 45°) ως προς το έλασμα και τρεις αξονικές γωνίες (90°, 45° και 0°) των φύλλων του φυτού *Beaucarnea recurvata*.



Εικόνα 24. Τιμές μέσης έντασης διερχόμενης ακτινοβολίας από το μεσόφυλλο (πράσινο) και τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών (κίτρινο) για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης (90° και 45°) ως προς το έλασμα και τρεις αξονικές γωνίες (90°, 45° και 0°) των φύλλων του φυτού *Gynierium* sp.

Αποτελέσματα

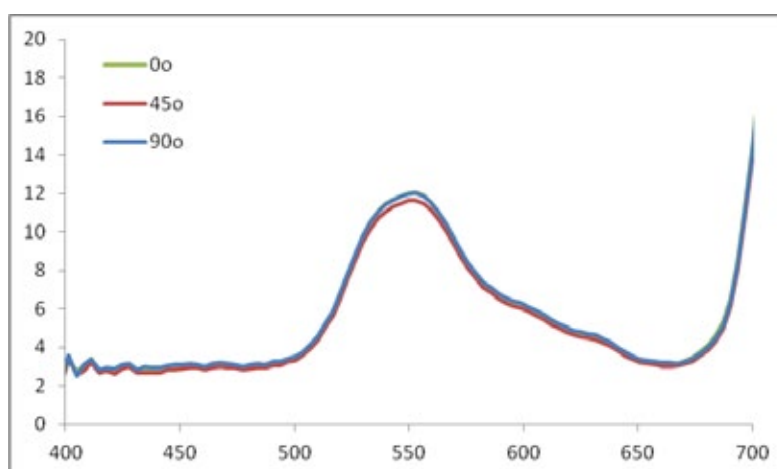
είδη το ποσοστό διερχόμενης ακτινοβολίας από τις δεσμίδες είναι αρκετά υψηλότερο σε σύγκριση με το μεσόφυλλο όπως αναμένεται. Στην περίπτωση των φύλλων του είδους *Phoenix dactylifera* (εικόνα 22), η τιμή της έντασης της διερχόμενης ακτινοβολίας είναι σχεδόν σε κάθε περίπτωση υψηλότερη της θεωρητικά αναμενόμενης εκτός από την περίπτωση των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών για την αξονική γωνία 0° (45°_0°). Στο μεσόφυλλο οι τιμές της έντασης είναι σχεδόν ίδιες σε όλες τις περιπτώσεις. Στις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες, οι τιμές της έντασης της διερχόμενης ακτινοβολίας μειώνονται σταθερά καθώς η αξονική γωνία μειώνεται από τις 90° στις 0° παρουσιάζοντας ανισότροπη συμπεριφορά των δομών αυτών ανάλογα με την αξονική γωνία. Ανάλογη συμπεριφορά των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών παρατηρείται και στα φύλλα των δύο άλλων φυτικών ειδών (*Beaucarnea recurvata* και *Gynerium* sp., εικόνες 23 και 24).

3.2 Φάσματα ανάκλασης των φύλλων υπό διαφορετική αξονική γωνία

Τα παρακάτω διαγράμματα προέκυψαν από την χρήση κατάλληλης διάταξης με οπτική ίνα (η κλίση της οποίας ως προς την επιφάνεια του ελάσματος ήταν 60°) προκειμένου να μελετηθεί η ανακλαστικότητα της επιφάνειας του φύλλου των φυτικών ειδών *Ficus benjamin*, *Ceratonia siliqua*, *Nerium oleander*, *Beaucarnea recurvata* και *Gynerium* sp. υπό διαφορετικές αξονικές γωνίες (εικόνες 25-29). Ας σημειωθεί ότι η πειραματική αυτή διάταξη δεν επέτρεψε την λήψη φασμάτων ανάκλασης υπό γωνία 90° ως προς το έλασμα.

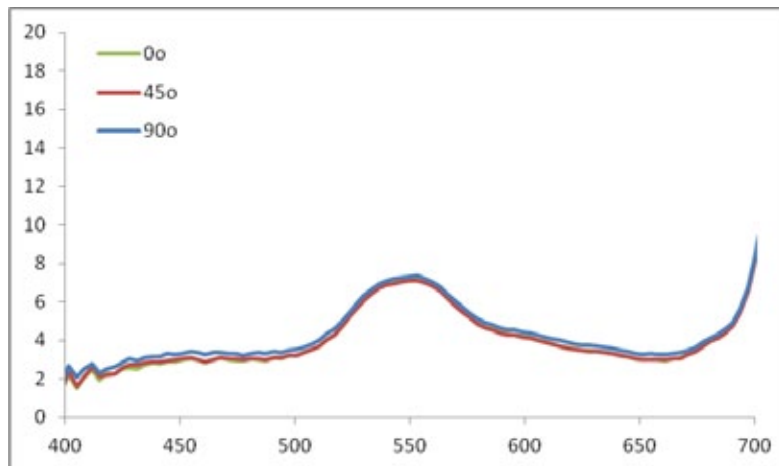
Σύμφωνα με τα αποτελέσματα, η ανακλαστικότητα των φύλλων των ειδών *Ficus benjamin* (ομοβαρές), *Ceratonia siliqua* και *Nerium oleander* (ετεροβαρή) παρουσιάστηκε παρόμοια και για τις τρεις αξονικές γωνίες και σε όλο το μήκος της φασματικής περιοχής που μελετήθηκε υποδηλώνοντας ιστροπική συμπεριφορά των φύλλων.

Αντίθετα με τα προηγούμενα τρία είδη, τα φύλλα των ειδών *Beaucarnea recurvata* και *Gynerium* sp. παρουσίασαν διαφορετική συμπεριφορά ανάλογα με τη διεύθυνση των δεσμίδων σε σχέση με τη διεύθυνση πρόσπτωσης του φωτός (εικόνες 28 και 29). Είναι

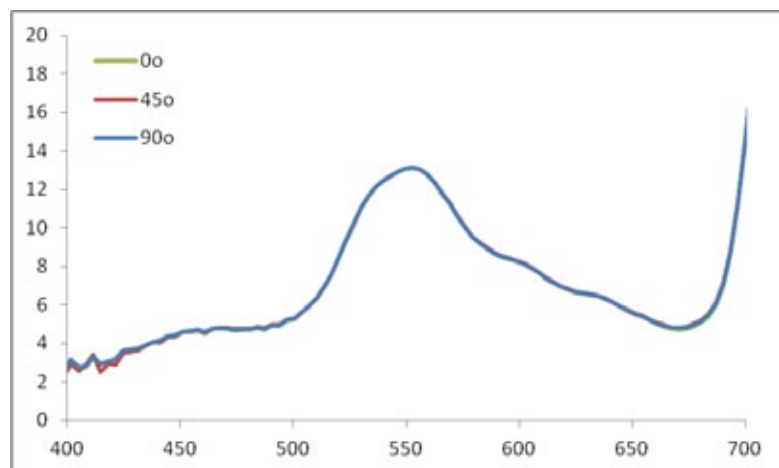


Εικόνα 25. Φάσμα ανάκλασης για τα φύλλα του φυτού *Ficus benjamin*.

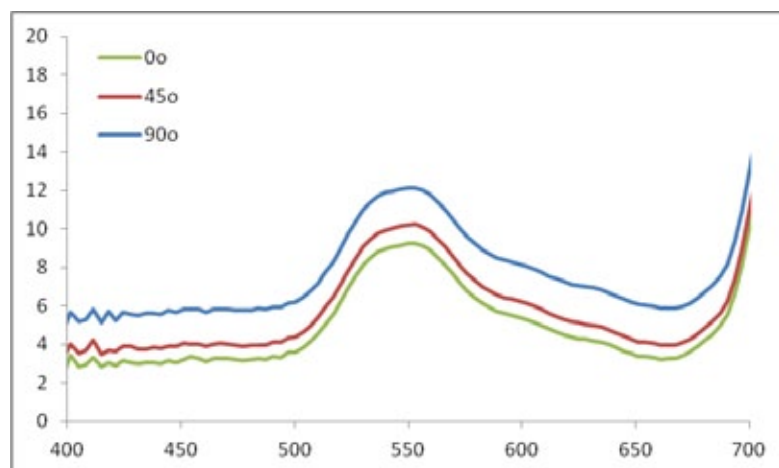
Αποτελέσματα



Εικόνα 26. Φάσμα ανάκλασης για τα φύλλα του φυτού *Ceratonia siliqua*.

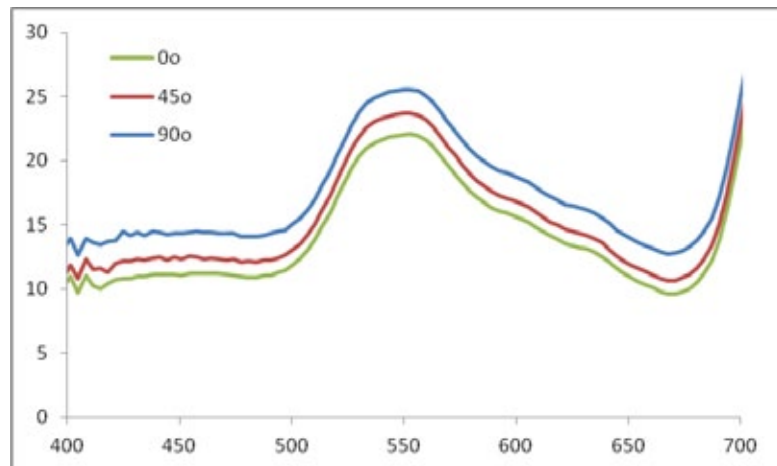


Εικόνα 27. Φάσμα ανάκλασης για τα φύλλα του φυτού *Nerium oleander*.



Εικόνα 28. Φάσμα ανάκλασης για τα φύλλα του φυτού *Beaucarnea recurvata*.

Αποτελέσματα



Εικόνα 29. Φάσμα ανάκλασης για τα φύλλα του φυτού *Gynerium* sp.

αξιοσημείωτο πως η μείωση της αξονικής γωνίας έχει ως αποτέλεσμα τη σημαντική μείωση της ανακλαστικότητας (παρόλο που η γωνία πρόσπτωσης ως προς το έλασμα δεν αλλάζει (60°)). Το γεγονός αυτό υποδηλώνει πως περισσότερο φως περνάει στο εσωτερικό του φύλλου όταν η αξονική γωνία είναι 0° . Εάν αυτό το αποτέλεσμα συνδυαστεί με τη μειωμένη περατότητα των φύλλων των ειδών αυτών επίσης υπό μικρή αξονική γωνία (εικόνες 15, 16, 23 και 24), συμπεραίνεται πως η απορροφητικότητα των φύλλων των δύο αυτών ειδών αυξάνεται σημαντικά σε συνθήκες πλάγιου φωτισμού όταν η αξονική γωνία μειώνεται από τις 90° στις 0° .

Συζήτηση

Συζήτηση

Στα ετεροβαρή φύλλα διακρίνουμε την ύπαρξη ειδικών δομών των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών οι οποίες ξεκινούν από τις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες και προβάλλουν συνήθως και προς τις δύο επιφάνειες του ελάσματος. Στα ομοβαρή αντιθέτως παρατηρείται έλλειψη του παραπάνω δικτύου. Οι προεκτάσεις των δεσμικών κολεών λόγω έλλειψης ενδοκυττάρων δομών και χλωροπλαστών καθίστανται περισσότερο διαφανείς από το υπόλοιπο φύλλο το οποίο καταλαμβάνεται από φωτοσυνθετικό παρέγχυμα (McClendon 1992). Έτσι, δημιουργούνται φωτοσυνθετικά διαμερίσματα στο φύλλο και διαφανείς περιοχές από τις οποίες απουσιάζουν οι φωτοσυνθετικές χρωστικές. Λειτουργούν, δηλαδή, ως "διαφανή παράθυρα" με αποτέλεσμα τα ποσά ακτινοβολίας τα οποία εισέρχονται στο φύλλο να διεισδύουν βαθύτερα στο μεσόφυλλο. Σε προηγούμενες εργασίες έχει διατυπωθεί ότι η ύπαρξη των συγκεκριμένων δομών βοηθά στην αποτελεσματικότερη διάδοση του φωτισμού λόγω των επανειλημμένων σκεδάσεων των φωτονίων. Με αυτόν τον τρόπο, αυξάνεται η φωτοσυνθετική απόδοση, ιδιαίτερα στα φύλλα μεγάλου πάχους, καθώς συμβάλλουν στην αντιμετώπιση της φωτοπενίας που επικρατεί στα εσωτερικά κύτταρα του παρεγχύματος (Nikolopoulos et al. 2002).

Στην συγκεκριμένη εργασία μελετήθηκαν οι οπτικές ιδιότητες μονοκότυλων και δικότυλων, ομοβαρών και ετεροβαρών φυτικών ειδών υπό συνθήκες πλάγιου φωτισμού προκειμένου να διαπιστωθεί αν οι προεκτάσεις των δεσμικών κολεών των ετεροβαρών φύλλων συμβάλλουν στην καλύτερη αξιοποίηση του φωτός για τη φωτοσυνθετική λειτουργία των φυτών. Η επιλογή μονοκότυλων φυτικών ειδών έγκειται στο γεγονός ότι παρουσιάζουν παράλληλη διεύθυνση των δεσμιδίων τους, με αποτέλεσμα να μπορούν να συγκριθούν μεταξύ τους οι διαφορετικές γεωμετρικές διευθετήσεις της διεύθυνσης διάδοσης των ακτινών και των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών προκειμένου να ερευνηθεί ο πιθανός οπτικός τους ρόλος. Τα αποτελέσματα που προέκυψαν από τη μελέτη των φύλλων αυτών συγκρίθηκαν με ανάλογα αποτελέσματα από τη μελέτη δικότυλων ετεροβαρών αλλά και ομοβαρών φύλλων.

Σύμφωνα με τα αποτελέσματα, στα ετεροβαρή φύλλα η ένταση της ακτινοβολίας η οποία εξέρχεται από τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών είναι σημαντικά μειωμένη κατά αναλογία σε σύγκριση με αυτή του μεσοφύλλου όταν το φως προσπίπτει υπό γωνία στο έλασμα. Το αποτέλεσμα αυτό υποδηλώνει πως οι προεκτάσεις των δεσμικών κολεών αφήνουν αναλογικά λιγότερο φως να εξέλθει με συνέπεια την αύξηση της απορροφητικότητας του φύλλου και τον εμπλουτισμό του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος. Από την παρατήρηση των ληφθέντων επεξεργασμένων φωτογραφιών προκύπτει το συμπέρασμα ότι τα ετεροβαρή φύλλα επωφελούνται από αυτές τις δομές καθώς τα φωτοσυνθετικά κύτταρα τα οποία γειτνιάζουν με τις προεκτάσεις είναι εμπλουτισμένα σε φως σε εντάσεις πολύ μεγαλύτερες από τις θεωρητικά αναμενόμενες. Το αποτέλεσμα αυτό ήταν ιδιαίτερα εμφανές σε φύλλα των φυτών *Ceratonia siliqua*, *Quercus coccifera*, *Nerium oleander* και *Phoenix dactylifera*. Η αλλαγή της αξονικής

γωνίας κατά τη μελέτη των οπτικών ιδιοτήτων των φύλλων των μονοκότυλων φυτικών ειδών έδειξε πως όταν το φως προσπίπτει υπό μικρή γωνία (45° ή 0°) ως προς τη διεύθυνση των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών, η περατότητα του φύλλου μειώνεται. Το αποτέλεσμα αυτό σε συνδυασμό με το γεγονός ότι υπό τέτοιες γωνίες μειώνεται επίσης και η ανακλαστικότητα του ελάσματος, υποδηλώνει σαφώς πως αυξάνεται η απορροφητικότητα του φύλλου προφανώς προς όφελος της φωτοσυνθετικής ταχύτητας. Ο οπτικός αυτός ρόλος των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών δεν μπορεί να γίνει εμφανής στα φύλλα των δικότυλων φυτικών ειδών καθώς στα τελευταία η διευθέτηση των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών είναι τυχαία. Ωστόσο, ανάλογο οπτικό ρόλο φαίνεται πως έχουν και οι προεκτάσεις των δεσμικών κολεών στα δικότυλα φυτικά είδη αν και η εκμετάλλευση του πλάγιου φωτισμού σε αυτά αναμένεται να είναι ομοιόμορφη και ανεξάρτητη της αξονικής γωνίας. Αντίθετα, στα φύλλα των μονοκότυλων ειδών, η εκμετάλλευση του πλάγιου φωτισμού είναι διαφορετική ανάλογα της αξονικής γωνίας, και έτσι, αναμένεται να σημειώνεται σημαντικά διαφορετική φωτοσυνθετική ταχύτητα ανάλογα με την αξονική γωνία του πλάγιου φωτισμού.

Ο ρόλος της αξονικής γωνίας στη φωτοπερατότητα του ελάσματος δεν είναι εύκολο να εξηγηθεί λόγω της πολυπλοκότητας της κατασκευής των ετεροβαρών φύλλων. Φαίνεται ωστόσο πιθανόν πως η μικρή αξονική γωνία επιτρέπει την καλύτερη παγίδευση των φωτονίων, κατά τα πρότυπα λειτουργίας των οπτικών ινών (δηλ. της αρχής της γωνίας εισόδου), και την αποτελεσματική τους μεταφορά κατά πλάτος παρά κατά ύψος από την προσαξονική προς της αποαξονική φυλλική επιφάνεια.

Βιβλιογραφία

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

Βιβλιογραφία

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

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