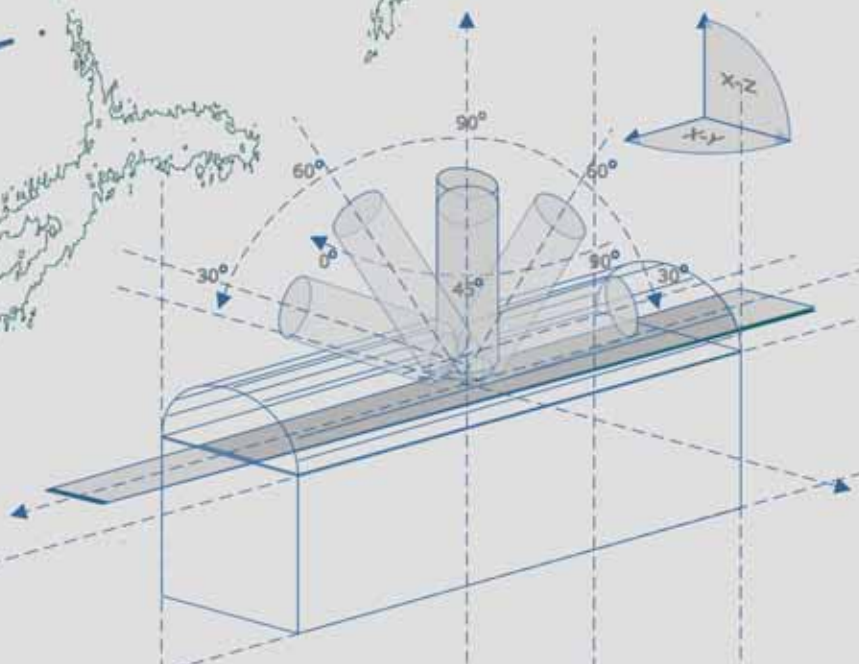


**ΓΕΩΠΟΝΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ  
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΚΗΣ ΒΙΟΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ  
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΑΣ ΦΥΤΩΝ**

**ΟΠΤΙΚΕΣ ΙΔΙΟΤΗΤΕΣ ΚΑΙ ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΤΙΚΗ ΑΠΟΔΟΣΗ  
ΟΜΟΒΑΡΩΝ ΚΑΙ ΕΤΕΡΟΒΑΡΩΝ ΦΥΛΛΩΝ  
Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΗΣ ΓΩΝΙΑΣ ΠΡΟΣΠΤΩΣΗΣ  
ΤΗΣ ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΤΙΚΑ ΕΝΕΡΓΟΥ ΑΚΤΙΝΟΒΟΛΙΑΣ**



**ΒΑΡΒΑΡΑ ΨΑΡΟΥΔΗ**

**ΕΡΕΥΝΗΤΙΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ ΣΤΑ ΠΛΑΙΣΙΑ ΤΟΥ ΠΡΟΓΡΑΜΜΑΤΟΣ  
ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΗΣ ΕΞΕΙΔΙΚΕΥΣΗΣ ΤΟΥ ΤΜΗΜΑΤΟΣ ΓΕΩΠΟΝΙΚΗΣ ΒΙΟΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ  
ΤΟΥ ΓΕΩΠΟΝΙΚΟΥ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟΥ ΑΘΗΝΩΝ**

**ΑΘΗΝΑ 2008**



ΓΕΩΠΟΝΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ  
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΚΗΣ ΒΙΟΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ  
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΑΣ ΦΥΤΩΝ

Οπτικές ιδιότητες και φωτοσυνθετική απόδοση ομοβαρών και  
ετεροβαρών φύλλων: η επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης της  
φωτοσυνθετικά ενεργού ακτινοβολίας

ΒΑΡΒΑΡΑ ΨΑΡΟΥΔΗ

ΕΡΕΥΝΗΤΙΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ ΣΤΑ ΠΛΑΙΣΙΑ ΤΟΥ ΠΡΟΓΡΑΜΜΑΤΟΣ  
ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΗΣ ΕΞΕΙΔΙΚΕΥΣΗΣ  
ΤΟΥ ΤΜΗΜΑΤΟΣ ΓΕΩΠΟΝΙΚΗΣ ΒΙΟΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ  
ΤΟΥ ΓΕΩΠΟΝΙΚΟΥ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟΥ ΑΘΗΝΩΝ

ΑΘΗΝΑ 2008



Το θέμα της παρούσας μεταπτυχιακής μελέτης και η πενταμελής εξεταστική επιτροπή εγκρίθηκε με απόφαση της Γενικής Συνέλευσης Ειδικής Σύγκλησης του Τμήματος Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας (ΓΣΕΣ 13/18-5-2007).

#### **ΠΕΝΤΑΜΕΛΗΣ ΕΞΕΤΑΣΤΙΚΗ ΕΠΙΤΡΟΠΗ**

Γεώργιος Καραμπουρνιώτης, Αναπληρωτής Καθηγητής (Επιβλέπων)

Παναγιώτης Κατινάκης, Καθηγητής (Μέλος)

Δημήτριος Μπουράνης, Αναπληρωτής Καθηγητής (Μέλος)

Γεώργιος Αϊβαλάκης, Επίκουρος Καθηγητής (Μέλος)

Χριστίνα Κιτσάκη, Επίκουρη Καθηγήτρια (Μέλος)



# Περιεχόμενα

Περιεχόμενα .....	5
Πρόλογος .....	7
Εισαγωγή .....	9
I. Μορφολογία και Ανατομία των Φύλλων .....	9
II. Η φωτοσυνθετική λειτουργία των Φύλλων .....	11
II.1. Δομή και οργάνωση χλωροπλαστών .....	12
II.2. Φωτοσυλλογή και φωτεινές αντιδράσεις .....	14
II.3. Σκοτεινές αντιδράσεις .....	16
III. Περιβαλλοντικοί παράγοντες που επηρεάζουν τη φωτοσύνθεση .....	18
III.1. Συγκέντρωση διοξειδίου του άνθρακα .....	18
III.2. Θερμοκρασία .....	18
III.3. Η διαθεσιμότητα νερού στο περιβάλλον .....	19
III.4. Φωτεινή ακτινοβολία .....	19
IV. Οπτικές ιδιότητες των φύλλων .....	21
IV.1. Οπτικές ιδιότητες των φύλλων που συμβάλλουν στην προστασία τους από το φως .....	22
IV.2. Οπτικές ιδιότητες των φύλλων που συμβάλλουν στην φωτοσυλλογή .....	22
IV.3. Ιδιαίτερες συνθήκες φωτισμού .....	24
IV.3.1. Φωτοσύνθεση υπό έντονες διακυμάνσεις του φωτεινού περιβάλλοντος .....	24
IV.3.2. Φωτοσύνθεση υπό πλάγιο φωτισμό .....	25
Σκοπός της εργασίας .....	27
Υλικά και Μέθοδοι .....	29
I. Φυτικό υλικό .....	29
II. Μελέτη οπτικών ιδιοτήτων φύλλων μέσω μικροσκοπίας .....	29
III. Μελέτη οπτικών ιδιοτήτων φύλλων μέσω φθορισμομετρίας χλωροφύλλης <i>in vivo</i> .....	30
IV. Μελέτη της επίδρασης της γωνίας φωτισμού στο φωτοσυνθετικό ρυθμό .....	32
Αποτελέσματα .....	35
I. Μελέτη οπτικών ιδιοτήτων φύλλων μέσω μικροσκοπίας .....	35
II. Μελέτη οπτικών ιδιοτήτων φύλλων μέσω φθορισμομετρίας χλωροφύλλης <i>in vivo</i> .....	49
III. Μελέτη της επίδρασης της γωνίας φωτισμού στο φωτοσυνθετικό ρυθμό .....	54
Συζήτηση .....	59
Βιβλιογραφία .....	65





## Πρόλογος

Η μελέτη εκπονήθηκε στο Εργαστήριο Φυσιολογίας και Μορφολογίας Φυτών υπό την επίβλεψη του Αναπληρωτή Καθηγητή κ. Γεώργιου Καραμπουρνιώτη. Θα ήθελα λοιπόν να του εκφράσω ένα μεγάλο ευχαριστώ για την ανάθεση, επίβλεψη και την διόρθωση της μεταπτυχιακής μου μελέτης, καθώς και για την αμέριστη βοήθεια του και την φιλική του στάση.

Ευχαριστώ τον Καθηγητή κ. Παναγιώτη Κατινάκη, τον Αναπληρωτή Καθηγητή κ. Δημήτριο Μπουράνη, τον Επίκουρο Καθηγητή κ. Γεώργιο Αϊβαλάκη και την Επίκουρη Καθηγήτρια κ. Χριστίνα Κιτσάκη, για την συμμετοχή τους στην πενταμελή επιτροπή και την διόρθωση της μεταπτυχιακής μου μελέτης.

Θα ήθελα να ευχαριστήσω τον Διδάκτορα Γεώργιο Λιακόπουλο για την καθοριστική του συμβολή, απεριόριστη βοήθεια και την φιλική του διάθεση.

Θα ήθελα επίσης να ευχαριστήσω το μέλος Ε.Ε.ΔΙΠ του εργαστηρίου Δημοσθένη Νικολόπουλο για την βοήθεια του.

Ευχαριστώ την υποψήφια διδάκτορα Γεωργία Τοουλάκου, την υποψήφια διδάκτορα Σωτηρία Σταυριανάκου καθώς και όλα τα μέλη του εργαστηρίου για τη βοήθεια τους και για το ευχάριστο κλίμα που ο καθένας από την πλευρά του καλλιέργησε.

Κλείνοντας θέλω να εκφράσω ένα μεγάλο ευχαριστώ στην οικογένεια μου για την αστείρευτη αγάπη και οικονομική υποστήριξη που μου παρείχαν.

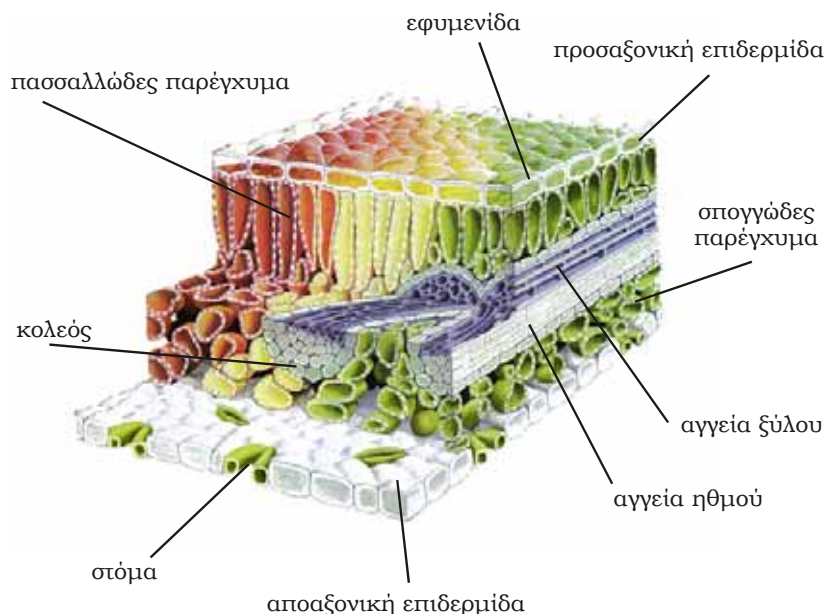


# Εισαγωγή

## I. Μορφολογία και Ανατομία των Φύλλων

Τα φύλλα προέρχονται από το κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού και αποτελούν τα εξειδικευμένα όργανα στα οποία διεξάγεται η φωτοσύνθεση. Για αυτό το λόγο τα φύλλα παρουσιάζουν υψηλότερο βαθμό παραλλακτικότητας όσον αφορά στην μορφολογία και την ανατομία τους σε σχέση με τα άλλα φυτικά όργανα. Η μορφή του φύλλου κάθε φυτικού είδους καθορίζεται γενετικά και είναι ένας από τους βασικούς συντελεστές της ικανότητας προσαρμογής του φυτικού οργανισμού σε ένα συγκεκριμένο περιβάλλον (Fahn 1990).

Ένα τυπικό φύλλο δικότυλου φυτού (εικόνα 1) αποτελείται από το έλασμα και το μίσχο. Στα δικτύονευρα φύλλα το έλασμα διελαύνεται από ένα πλέγμα διακλαδώσεων του αγγειακού συστήματος που περιλαμβάνει την κεντρική και τις πλάγιες ηθμαγγειώδεις δεσμίδες. Η περιοχή της σύνδεσης του φύλλου με το βλαστό ονομάζεται βάση του φύλλου. Στα μονοκότυλα φυτά ένα τυπικό φύλλο αποτελείται από το έλασμα ενώ στερείται μίσχου. Το έλασμα συνδέεται απευθείας με τον βλαστό ενώ στην περιοχή σύνδεσης αναπτύσσεται ένας κολεός ο οποίος περιβάλλει το βλαστό. Η διάταξη των νευρώσεων τους είναι παράλληλη και για αυτό τα φύλλα τους χαρακτηρίζονται ως παραλληλόνευρα (Αϊβαλάκης κ.α., 2005).



**Εικόνα 1.** Σχηματική αναπαράσταση της τρισδιάστατης δομής ενός τυπικού φύλλου δικότυλου φυτού  $C_3$ . Διακρίνονται οι κυριότεροι ιστοί.

## Εισαγωγή

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

Ένα τυπικό φύλλο αποτελείται από εξειδικευμένους ιστούς με αυστηρά καθορισμένους ρόλους και ανήκουν σε τρεις κατηγορίες: επιδερμικοί ιστοί, φωτοσυνθετικά παρεγχύματα και ηθμαγγειώδεις δεσμίδες. Η επιδερμίδα των φύλλων, και η αντίστοιχη επιφάνεια, η οποία στρέφεται προς το βλαστό (άνωτηρη επιδερμίδα) ονομάζεται προσαξονική ενώ η αντίθετη της (κατώτερη επιδερμίδα) ονομάζεται αποαξονική (Αϊβαλάκης κ.α., 2005). Εξωτερικά κάθε επιδερμίδα καλύπτεται από ένα υδρόφοβο ετερογενές υλικό το οποίο συνιστά την εφυμενίδα. Η επιδερμίδα συνήθως αποτελείται από μία στρώση κυττάρων το σχήμα και το μέγεθος των οποίων ποικίλλει σημαντικά μεταξύ των ειδών αλλά και μεταξύ περιοχών του ίδιου του φύλλου. Συνήθως στην επιδερμίδα διακρίνονται τυπικά επιδερμικά κύτταρα καθώς και ζεύγη εξειδικευμένων επιδερμικών κυττάρων, των καταφρακτικών κυττάρων, τα οποία συνιστούν τα στόματα. Τα καταφρακτικά κύτταρα έχουν συνήθως νεφροειδές σχήμα λόγω του οποίου στο κέντρο του κάθε ζεύγους διαμορφώνεται ένα άνοιγμα προς το εσωτερικό του φύλλου. Τα καταφρακτικά κύτταρα μέσω ελεγχόμενων κινήσεων σπαργής αυξομειώνουν το μέγεθος του ανοίγματος. Τα επιδερμικά κύτταρα εφάπτονται απόλυτα μεταξύ τους και σε συνδυασμό με την ύπαρξη της εφυμενίδας επιτυγχάνεται η συγκρότηση ενός ισχυρού μηχανικού φράγματος το οποίο αποτρέπει την είσοδο φυτοπαθογόνων οργανισμών καθώς και την απώλεια νερού. Η ελεγχόμενη απώλεια νερού καθώς και η ανταλλαγή των αερίων  $O_2$  και  $CO_2$  επιτυγχάνεται μέσω της λειτουργίας των στομάτων. Επίσης στην επιδερμίδα πολλών φυτικών ειδών απαντώνται προεκβολές με τεράστια ποικιλία μορφής. Οι προεκβολές αυτές ονομάζονται τρίχες και μπορούν να είναι μονοκύτταρες ή πολυκύτταρες (Esau, 1977; Fahh, 1990).

Τα φωτοσυνθετικά παρεγχύματα τα οποία παρεμβάλλονται μεταξύ των δύο επιδερμίδων συνιστούν το μεσόφυλλο. Συνήθως απαντώνται δύο ανατομικές παραλλαγές των φωτοσυνθετικών παρεγχυμάτων, το δρυφρακτοειδές με επιμήκη κατακόρυφου προσανατολισμού πυκνά διατεταγμένα κύτταρα και το σπογγώδες παρέγχυμα με σφαιρικά ή έλοβα ακανόνιστα, χαλαρά διατεταγμένα κύτταρα. Τα κύτταρα του δρυφρακτοειδούς παρεγχύματος διατάσσονται συνήθως σε μια ή περισσότερες επάλληλες στοιβάδες προς την πλευρά της προσαξονικής επιφάνειας. Τα κύτταρα του μεσοφύλλου διαθέτουν πολυάριθμους χλωροπλάστες και εκτεταμένους μεσοκυττάρους χώρους ώστε να διευκολύνεται η διάχυση των αερίων. Ανατομικά, η διάταξη των δύο παρεγχυμάτων παρουσιάζεται συνήθως είτε

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

Οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες εντοπίζονται στο μεσόφυλλο, διασχίζουν το έλασμα από το μίσχο έως τις άκρες των φύλλων και γίνονται αντιληπτές με τη μορφή νευρώσεων. Αποτελούν τις τελικές απολήξεις του συστήματος μεταφοράς ουσιών το οποίο ξεκινά από τη ρίζα και διασχίζει το υπέργειο μέρος του φυτού. Το αγωγό σύστημα των ηθμαγγειωδών δεσμίδων αποτελείται από δύο τύπους στοιχείων μεταφοράς, τα αγγεία του ξύλου και τα στοιχεία του ηθμού καθώς και από συνοδευτικά, συνήθως σθηρικτικά κύτταρα. Η μεταφορά νερού και ανόργανων θρεπτικών συστατικών επιτελείται μέσω των αγγείων του ξύλου τα οποία εντοπίζονται στην πλευρά της δεσμίδας που βρίσκεται προς την προσαξονική επιφάνεια του φύλλου, ενώ μέσω των στοιχείων του ηθμού, τα οποία εντοπίζονται στη πλευρά της δεσμίδας που βρίσκεται προς την αποαξονική επιφάνεια, πραγματοποιείται η διακίνηση των φωτοσυνθετικών προϊόντων από τα σημεία παραγωγής προς τα σημεία μεταβολικής κατανάλωσης ή αποθήκευσης. Οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες συνήθως προστατεύονται από σκληρεγχυματικές ίνες και περιβάλλονται από παρεγχυματικά κύτταρα του λεγόμενου δεσμικού κολεού. Οι σκληρεγχυματικές ίνες προσφέρουν μηχανική στήριξη και προστασία έναντι προσβολών παθογόνων και εντόμων. Η μηχανική θωράκιση φαίνεται ότι είναι επιβεβλημένη αν ληφθεί υπόψη ότι οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες είναι εξαιρετικά πλούσιες σε θρεπτικά συστατικά και επομένως αποτελούν στόχο για τους βιοτικούς εχθρούς. Τα κύτταρα του δεσμικού κολεού συμμετέχουν στην κίνηση των φωτοσυνθετικών προϊόντων προς τα στοιχεία του ηθμού καθώς και, σε ορισμένα φυτικά είδη, στην φωτοσυνθετική αφομοίωση του CO<sub>2</sub> (Αϊβαλάκης κ.α., 2005).

## II. Η φωτοσυνθετική Λειτουργία των Φύλλων

Η φωτοσύνθεση περιλαμβάνει μια πολύπλοκη αλληλουχία βιοχημικών αντιδράσεων οι οποίες καταλήγουν στη παραγωγή υδατανθράκων με πρώτη ύλη CO<sub>2</sub> και νερό (Δροσόπουλος, 1998). Για να είναι δυνατή η παραπάνω διαδικασία απαιτείται ενέργεια, η οποία στους αυτότροφους οργανισμούς, παρέχεται από την απορρόφηση φωτονίων (Hall and Rao, 1999). Ο κύριος όγκος της φωτοσυνθετικής λειτουργίας στα ανώτερα φυτά πραγματοποιείται στα φύλλα και σε κύτταρα τα

## **Εισαγωγή**

οποία διαθέτουν χλωροπλάστες, εξειδικευμένα προς το σκοπό αυτό κυτταρικά οργανίδια (Αϊβαλάκης κ.α., 2005).

Η φωτοσύνθεση μπορεί να διακριθεί σε δύο φάσεις. Στην πρώτη φάση διεξάγονται οι λεγόμενες φωτεινές αντιδράσεις για την διεξαγωγή των οποίων είναι απαραίτητη η παρουσία φωτός. Η ενέργεια της φωτεινής ακτινοβολίας μετατρέπεται σε χημική, υπό τη μορφή υψηλού ενεργειακού περιεχομένου σταθερών χημικών ενώσεων, του NADPH και του ATP. Στην φάση αυτή μόρια νερού φωτολύονται παράγοντας ηλεκτρόνια και πρωτόνια καθώς και μοριακό οξυγόνο, το παραπροϊόν της φωτοσύνθεσης. Η δεύτερη φάση περιλαμβάνει καθαρά βιοχημικές αντιδράσεις στις οποίες η ενέργεια που έχει ενσωματωθεί στα NADPH και ATP χρησιμοποιείται για τη βιοσύνθεση οργανικών ενώσεων. Επειδή οι αντιδράσεις αυτές δεν εξαρτώνται άμεσα από την ύπαρξη φωτισμού αναφέρονται ως σκοτεινές αντιδράσεις (Lawlor, 2001; Αϊβαλάκης, 2005).

### **II.1. Δομή και οργάνωση χλωροπλαστών**

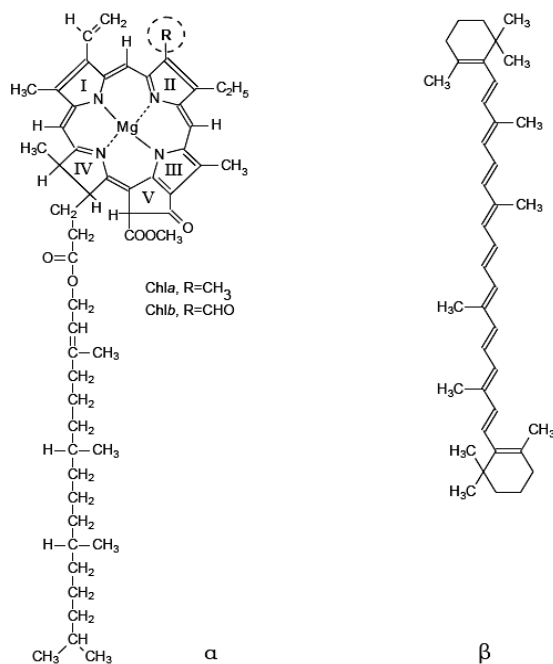
Τα φωτοσυνθετικά κύτταρα των ανώτερων φυτών περιέχουν μικροσκοπικά υποκυτταρικά οργανίδια με φακοειδή συνήθως μορφή, τους χλωροπλάστες. Στο κοινό οπτικό μικροσκόπιο οι χλωροπλάστες εμφανίζουν έντονο πράσινο χρώμα, λόγω της παρουσίας χλωροφύλλης. Η διάμετρός τους κυμαίνεται συνήθως μεταξύ 3 και 10 μm. Κάθε τυπικό φωτοσυνθετικό κύτταρο του μεσοφύλλου περιέχει συνήθως 20–60 χλωροπλάστες (Αϊβαλάκης κ.α., 2005). Οι χλωροπλάστες περιβάλλονται από μια εξωτερική και μια εσωτερική μεμβράνη. Η εσωτερική μεμβράνη φέρει ένα σύνολο συμπλόκων πρωτεϊνών με χρωστικές ουσίες καθώς και πρωτεΐνες, κυρίως μεταφοράς ηλεκτρονίων, μέσω των οποίων πραγματοποιούνται οι φωτεινές αντιδράσεις. Η εσωτερική μεμβράνη οριοθετεί έναν χώρο που αναφέρεται ως στρώμα, στον οποίο επιτελούνται οι σκοτεινές αντιδράσεις καθώς και η έκφραση των χλωροπλαστικών γονιδίων. Στο εσωτερικό του στρώματος βρίσκονται τα θυλακοειδή τα οποία προκύπτουν από αναδιπλώσεις της εσωτερικής μεμβράνης. Ο εσωτερικός χώρος όλων των θυλακοειδών φαίνεται να είναι ενιαίος και συνιστά τον θυλακοειδή χώρο. Τα θυλακοειδή οργάνωνται 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 (Hall and Rao, 1999).

Στις μεμβράνες των θυλακοειδών εντοπίζονται τα σύμπλοκα των χρωστικών οι οποίες είναι υπεύθυνες για την απορρόφηση και τη αξιοποίηση της ενέργειας της φωτεινής ακτινοβολίας. Στα σύμπλοκα αυτά συμμετέχουν φωτοσυνθετικές χρωστικές και συγκεκριμένα οι χλωροφύλλες a και b και τα καροτενοειδή

(Δροσόπουλος, 1998). Στις μεμβράνες των θυλακοειδών εντοπίζονται επίσης τα πρωτεϊνικά σύμπλοκα όπου πραγματοποιούνται οι φωτοχημικές αντιδράσεις της φωτεινής φάσης και ονομάζονται φωτοσυστήματα, τα οποία διακρίνονται στα φωτοσυστήματα II (PSII) και στα φωτοσυστήματα I (PSI), αλλά και το ενδιάμεσο πρωτεϊνικό σύμπλοκο του κυτοχρώματος  $b_6/f$ , 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 χλωροπλαστών και συνεπώς και των φωτοσυνθετικών ιστών, ενώ τα καροτενοειδή παρουσιάζουν κίτρινο–πορτοκαλί έως ερυθρό χρωματισμό. Το μόριο της χλωροφύλλης (εικόνα 2α) 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 λιπόφιλλο 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* (Chl*a*) και η χλωροφύλλη *b* (Chl*b*), οι οποίες διαφέρουν μεταξύ τους ως προς τον υποκατάστατη του πυρολικού δακτυλίου II. Τα φάσματα απορρόφησης των χλωροφυλλών παρουσιάζουν μέγιστα στην μπλε και κόκκινη περιοχή του ορατού φάσματος (Lawlor, 2001). Το μόριο των καροτενοειδών αποτελείται από μια ευθύγραμμη αλυσίδα 40 ατόμων άνθρακα στην οποία εναλλάσσονται απλοί και διπλοί δεσμοί (εικόνα 2β). Η ομάδα των καροτενοειδών περιλαμβάνει λιπόφιλα μόρια χρωστικών, τα οποία είναι ευρέως κατανεμημένα σε όλους τους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς. Συμπεριφέρονται ως φωτοσυλλεκτικά μόρια και επίσης προστατεύουν την φωτοσυλλεκτική συσκευή από την ακτινοβολία πολύ υψηλών εντάσεων (Siefermann-Harms, 1985; Bartley and Scolnik, 1995). Η ομάδα των καροτενοειδών αποτελείται από τα καροτένια, μόρια με τυπική δομή υδρογονάνθρακα, και τις ξανθοφύλλες, δηλαδή τα οξυγονωμένα παράγωγα των καροτενίων. Χαρακτηριστικοί εκπρόσωποι της ομάδας των καροτενοειδών είναι το  $\alpha$ - και  $\beta$ -καροτένιο, ενώ των ξανθοφυλλών η λουτεΐνη, η βιολαξανθίνη και η ζεαξανθίνη (Αϊβαλάκης κ.α., 2005).

## Εισαγωγή



**Εικόνα 2. α.** Συντακτικός τύπος των δύο παραλλαγών του μορίου της χλωροφύλλης των ανώτερων φυτών. **β.** Συντακτικός τύπος τυπικού καροτενοειδούς.

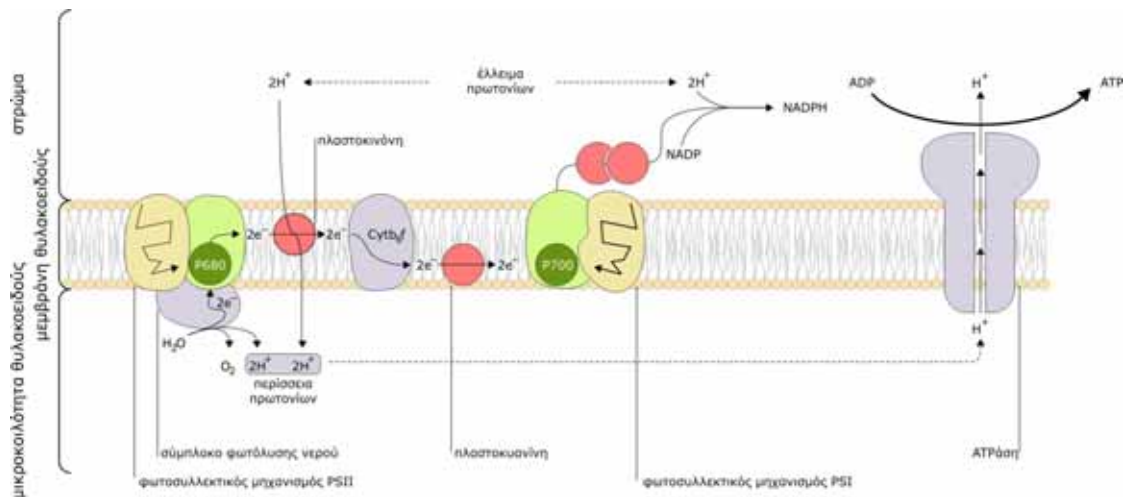
### II.2. Φωτοσυλλογή και φωτεινές αντιδράσεις

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

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 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 Ch1a



**Εικόνα 3.** Η διεύθετηση των κυριότερων πρωτεϊνικών συμπλόκων στη μεμβράνη των θυλακοειδών των grana και η ροή πρωτονίων και ηλεκτρονίων κατά τη λειτουργία των φωτεινών αντιδράσεων.

του φωτοχημικού του κέντρου. Μέρους των  $e^-$  που προέρχονται από την οξείδωση του PSI μεταφέρονται μέσω ενός δέκτη  $e^-$  στην φερεδοξίνη η οποία ανάγεται. Στην συνέχεια η ανηγμένη φερεδοξίνη οξειδώνεται με τη βοήθεια της ρεδοουκτάσης του  $NADP^+$  και ανάγει το  $NADP^+$  σε  $NADPH$ . Τα υπόλοιπα  $e^-$  μεταφέρονται μέσω φορέων και πάλι στο PSI το οποίο προσλαμβάνοντας και τα  $e^-$  που προέρχονται από το PSII επανέρχεται στην αρχική κατάσταση. Η ροή ηλεκτρονίων μεταξύ των δύο φωτοσυστημάτων έχει ως τελικό αποτέλεσμα τη μεταφορά ηλεκτρονίων από το νερό στο  $NADP^+$  παράγοντας ταυτόχρονα μια διαβάθμιση ηλεκτροχημικού δυναμικού μεταξύ των δύο πλευρών της μεμβράνης των θυλακοειδών λόγω της μεταφοράς πρωτονίων προς τον μικροχώρο. Η διαβάθμιση αυτή αποτελεί την κινητήριο δύναμη για τη σύνθεση ATP. Η σύνθεση του ATP πραγματοποιείται μέσω

## Εισαγωγή

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 ATP. Η μετατροπή αυτή της φωτεινής ενέργειας σε χημική ονομάζεται φωτοφωσφορυλίωση. Η γραμμική ροή  $e^-$  από το PSII προς το PSI ονομάζεται μη κυκλική μεταφορά  $e^-$  ή μη κυκλική φωτοφωσφορυλίωση και έχει ως τελικό αποτέλεσμα την παραγωγή NADPH και ATP ενώ η κυκλική μεταφορά των  $e^-$  γύρω από το PSI ονομάζεται κυκλική φωτοφωσφορυλίωση και έχει ως αποτέλεσμα μόνο την παραγωγή ATP. Θα πρέπει να σημειωθεί ότι προκειμένου να παραχθεί ένα μόριο NADPH απαιτείται η απορρόφηση 4 φωτονίων (δύο από κάθε φωτοσύστημα) (Αϊβαλάκις κ.α., 2005).

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

### II.3. Σκοτεινές αντιδράσεις

Τα πλούσια σε ενέργεια προϊόντα των φωτεινών αντιδράσεων, ATP και NADPH, μπορούν να χρησιμοποιηθούν σε πολυάριθμες βιοχημικές αντιδράσεις σύνθεσης και μεταφοράς, η προώθηση των οποίων απαιτεί την καταναλωση ενέργειας (εικόνα 4). Ένα σημαντικό μέρος της ενέργειας των ATP και NADPH καταναλώνεται για τη δέσμευση του  $CO_2$  της ατμόσφαιρας και την αναγωγή του σε υδατάνθρακες (φωτοσυνθετική αφομοίωση του  $CO_2$ ) και περαιτέρω για τη δημιουργία του ανθρακικού σκελετού των δομικών μορίων των φυτικών οργανισμών, δηλαδή την παραγωγή βιομάζας (Αϊβαλάκις κ.α., 2005). Έως σήμερα είναι γνωστές τρεις κύριες βιοχημικές παραλλαγές του φωτοσυνθετικού μεταβολισμού του άνθρακα (Hall and Rao, 1999).

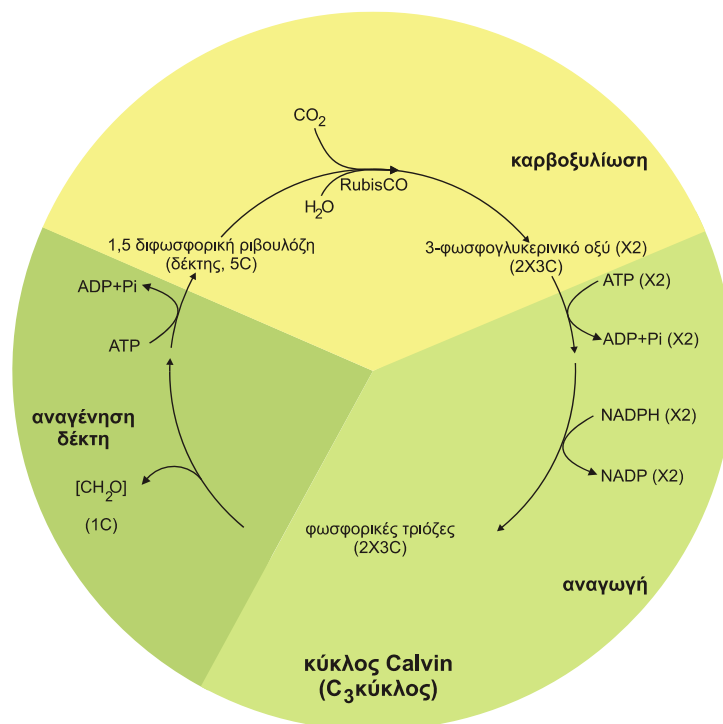
**α.** Η  $C_3$  φωτοσύνθεση της οποίας η ονομασία υποδηλώνει ότι το πρώτο προϊόν της δέσμευσης του  $CO_2$  είναι μία ένωση με τρία άτομα άνθρακα (το 3-φωσφογλυκερινικό οξύ, 3PGA).

**β.** Η  $C_4$  φωτοσύνθεση στην οποία το πρώτο προϊόν της δέσμευσης του  $CO_2$  είναι μία ένωση με τέσσερα άτομα άνθρακα (το οξαλοξικό οξύ), και

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

Στη  $C_3$  φωτοσυνθετική οδό το  $CO_2$  δεσμεύεται και στη συνέχεια ανάγεται σε υδατάνθρακες μέσω μιας κυκλικής διαδικασίας, η οποία ονομάζεται αναγωγικός

κύκλος των φωσφοπεντοζών (RPPC) ή κύκλος του Calvin (εικόνα 4). Το CO<sub>2</sub> μετατρέπεται σε φωσφορυλιωμένα (ενεργοποιημένα) σάκχαρα ενώ ταυτόχρονα ο δέκτης του CO<sub>2</sub> (η 1,5-διφωσφορική ριβουλόζη, μια πεντόζη) αναγεννιάται. Ο κύκλος αυτός λειτουργεί σε όλους τους φωτοσυνθετικούς ευκαρυωτικούς οργανισμούς καθώς και σε ορισμένους προκαρυωτικούς. Η όλη πορεία περιλαμβάνει επί μέρους αντιδράσεις οι οποίες καταλύονται από υδατοδιαλυτά ένζυμα που εντοπίζονται στο στρώμα των χλωροπλαστών (Αϊβαλάκης κ.α., 2005). Ο κύκλος Calvin δεν περιλαμβάνει φωτοχημικές αντιδράσεις, ωστόσο η λειτουργία του εξαρτάται άμεσα από τον εφοδιασμό σε ATP και NADPH (τα προϊόντα των φωτεινών αντιδράσεων) καθώς και σε CO<sub>2</sub>. Ο κύκλος περιλαμβάνει τρία επιμέρους στάδια: καρβοξυλίωση, αναγωγή και αναγέννηση του δέκτη (εικόνα 4).



**Εικόνα 4.** Ο κύκλος του Calvin συνίσταται από τρία στάδια με τελική κατάληξη την αφομοίωση και αναγωγή ενός μορίου CO<sub>2</sub> και την αναγέννηση του αρχικού υποστρώματος.

Στο αρχικό και καθοριστικό στάδιο του κύκλου το CO<sub>2</sub> ενσωματώνεται με τη μορφή μιας καρβοξυλομάδας στο μόριο-δέκτη, την 1,5-διφωσφορική ριβουλόζη και παράγονται, ως το πρώτο προϊόν, δύο μόρια 3-φωσφογλυκερινικού 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 γλυκεριναλδεϋδη ή φωσφορική διϋδρόξυακετόνη) με κατανάλωση ATP και NADPH. Με την ολοκλήρωση του σταδίου αυτού το CO<sub>2</sub> έχει πλέον αναχθεί στο επίπεδο του υδατάνθρακα με κέρδος μια υδατανθρακική μονάδα, ενώ για κάθε έξι περιστροφές του κύκλου το καθαρό προϊόν είναι ένα

## **Εισαγωγή**

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).

## **III. Περιβαλλοντικοί παράγοντες που επηρεάζουν τη φωτοσύνθεση**

### ***III.1. Συγκέντρωση διοξειδίου του άνθρακα***

Η περιεκτικότητα του ατμοσφαιρικού αέρα σε CO<sub>2</sub> ανέρχεται περίπου σε 360 ppm. Το CO<sub>2</sub> αποτελεί το υπόστρωμα των βιοχημικών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης και ως εκ τούτου η συγκέντρωσή του στο περιβάλλον των φυτών διαδραματίζει σημαντικό ρόλο (Αϊβαλάκης κ.α., 2005).

Έχει βρεθεί ότι όσο υψηλότερη είναι η περιεκτικότητα του αέρα σε CO<sub>2</sub>, τόσο πιο έντονη είναι η φωτοσυνθετική δραστηριότητα για μια συγκεκριμένη ένταση φωτισμού, ιδιαίτερα όταν η τελευταία είναι υψηλή (Αϊβαλάκης κ.α., 2005). Δεδομένης της χαμηλής συγκέντρωσης του CO<sub>2</sub> στην ατμόσφαιρα, σε συνθήκες υψηλής έντασης φωτισμού, το CO<sub>2</sub> αποτελεί τον περιοριστικό παράγοντα για τη φωτοσύνθεση κυρίως των C<sub>3</sub> φυτών. Σε υψηλές εντάσεις φωτισμού (στην περιοχή φωτοκορεσμού και υψηλότερες) η φωτοσυνθετική ταχύτητα αυξάνεται αυξανόμενης της συγκέντρωσης του CO<sub>2</sub> στο περιβάλλον του φύλλου έως ένα όριο στο οποίο επέρχεται εκ νέου κορεσμός. Στα περισσότερα C<sub>3</sub> φυτά ο κορεσμός της φωτοσυνθετικής συσκευής επέρχεται σε συγκεντρώσεις κατά πολύ υψηλότερες της ατμοσφαιρικής και εξαρτάται από την ένταση της φωτοαναπνοής. Από την άλλη πλευρά όταν η συγκέντρωση του CO<sub>2</sub> πάρει χαμηλές τιμές, τότε το καθαρό ισοζύγιο στις ανταλλαγές O<sub>2</sub> ή CO<sub>2</sub> μηδενίζεται, δηλ. η φωτοσυνθετική δραστηριότητα αντισταθμίζεται από την αναπνευστική δραστηριότητα και τη δραστηριότητα της φωτοαναπνοής. Στην κατάσταση αυτή έχει επιτευχθεί το σημείο αντιστάθμισης CO<sub>2</sub>. Το σημείο αντιστάθμισης CO<sub>2</sub> για τα περισσότερα C<sub>3</sub> φυτά κυμαίνεται μεταξύ 25 και 100 ppm CO<sub>2</sub>. Αντίθετα, για τα περισσότερα C<sub>4</sub> φυτά το σημείο αντιστάθμισης CO<sub>2</sub> παίρνει συνήθως πολύ χαμηλές έως μηδενικές τιμές. Το γεγονός οφείλεται στο ότι στα C<sub>4</sub> φυτά δεν παρατηρείται συνήθως φωτοαναπνευστική δραστηριότητα (Αϊβαλάκης κ.α., 2005; Μανέτας 2005).

### ***III.2. Θερμοκρασία***

Η φωτοσυνθετική δραστηριότητα ως βιοχημική διαδικασία, αυξάνεται αυξανόμενης της θερμοκρασίας έως μία βέλτιστη περιοχή θερμοκρασιών η οποία για τα περισσότερα είδη των εύκρατων κλιμάτων κυμαίνεται μεταξύ 25–35 °C. Αύξηση της θερμοκρασίας πέραν των ορίων αυτών έχει ως αποτέλεσμα την πτώση

της φωτοσυνθετικής ταχύτητας λόγω της αύξησης της αναπνοής και της φωτοαναπνοής, του κλεισίματος των στοματίων και της δυσλειτουργίας που παρατηρείται στα φωτοσυστήματα των θυλακοειδών των χλωροπλαστών. Η καμπύλη της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας συναρτήσει της θερμοκρασίας εμφανίζεται κωδωνοειδής. Είναι επίσης σημαντικό να αναφέρουμε ότι η βέλτιστη περιοχή θερμοκρασιών για ένα φυτικό είδος είναι αποτέλεσμα του εύρους των θερμοκρασιών στις οποίες έχει εγκλιματιστεί (Lawlor, 2001; Αιβαλάκης κ.α., 2005).

### **III.3. Η διαθεσιμότητα νερού στο περιβάλλον**

Υπό συνθήκες ανεπάρκειας νερού τα στομάτια κλείνουν προκειμένου να αποτρέψουν κρίσιμες απώλειες νερού, παρεμποδίζοντας έτσι την ανταλλαγή αερίων και την δέσμευση CO<sub>2</sub> από τα φωτοσυνθετικά κύτταρα. Παράλληλα, η επικράτηση χαμηλού δυναμικού νερού στον πρωτοπλάστη επηρεάζει την δομική και λειτουργική ακεραιότητα της φωτοσυνθετικής συσκευής. Τα C<sub>4</sub> φυτά, αλλά κυρίως τα CAM, παρουσιάζουν πλεονέκτημα έναντι των C<sub>3</sub> όσον αφορά τις υδατικές σχέσεις, λόγω των ιδιαίτερων ανατομικών και βιοχημικών χαρακτηριστικών τους (Lawlor, 2001; Αϊβαλάκης κ.α., 2005; Δροσόπουλος 1998).

### **III.4. Φωτεινή ακτινοβολία**

Η φωτοσυνθετική δραστηριότητα των φυτών επηρεάζεται τόσο από την ποσότητα όσο και από την ποιότητα της ακτινοβολίας που δέχονται. Η ποιότητα της φωτεινής ακτινοβολίας καθορίζεται από τις επιμέρους φασματικές περιοχές από τις οποίες απαρτίζεται, επομένως το μήκος κύματος των φωτονίων. Η παράμετρος αυτή μεταβάλλεται έντονα σε καθημερινή βάση, 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 που αναπτύσσονται στον υποόροφο, δέχονται ακτινοβολία εμπλουτισμένη σε μήκη κύματος τα οποία δεν είναι αποδοτικά για τη φωτοσύνθεση (πράσινο και υπέρυθρο) και φτωχότερη στη μπλε και κόκκινη περιοχή, περιοχές που απορροφώνται από τη χλωροφύλλη των υπερκείμενων φύλλων (Αϊβαλάκης κ.α., 2005).

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

Αυξανόμενης της έντασης της φωτεινής ακτινοβολίας η φωτοσυνθετική δραστηριότητα αυξάνει γραμμικά μέχρι μια ορισμένη τιμή, πέραν της οποίας

## Εισαγωγή

κάμπτεται τείνοντας σε μία μέγιστη τιμή. Ο περιοριστικός παράγοντας για περαιτέρω αύξηση του φωτοσυνθετικού ρυθμού είναι στην περίπτωση αυτή η συγκέντρωση του CO<sub>2</sub> αφού επέρχεται κορεσμός στην ταχύτητα καρβοξυλίωσης της RubisCO και αυξάνεται η φωτοαναπνοή. Στα C<sub>4</sub> φυτά η φωτοσυνθετική ταχύτητα αυξάνεται ακόμη και σε υψηλές εντάσεις φωτισμού λόγω της απουσίας φωτοαναπνευστικής δραστηριότητας και του αποτελεσματικού μηχανισμού δέσμευσης του CO<sub>2</sub> από την ατμόσφαιρα (Αϊβαλάκης κ.α., 2005; Μανέτας, 2005).

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

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

Σε βιοχημικό επίπεδο, η περίσσεια ενέργειας διοχετεύεται σε εναλλακτικές της φωτοσύνθεσης οδούς. 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 διηγερμένης 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 (Αϊβαλάκις κ.α., 2005).

### **IV. Οπτικές ιδιότητες των φύλλων**

Η φωτοσύνθεση και κατά συνέπεια η ανάπτυξη των φυτών εξαρτώνται από το φως. Τα φύλλα παρουσιάζουν υψηλή ειδικευση στην απορρόφηση της ενέργειας ακτινοβολίας (Terashima and Hikosaca, 1995). Η αρχιτεκτονική κατασκευή των φύλλων στοχεύει αφενός μεν στην όσο το δυνατόν αποτελεσματικότερη απορρόφηση φωτεινής ακτινοβολίας και αφετέρου στην ευχερέστερη διάχυση του διοξειδίου του άνθρακα προς τα φωτοσυνθετικά κύτταρα. Για το λόγο αυτό τα περισσότερα φύλλα είναι λεπτά ώστε όλα τα φωτοσυνθετικά κύτταρα να δέχονται ικανή ένταση φωτεινής ακτινοβολίας και να έχουν ευχερή πρόσβαση στο διοξείδιο του άνθρακα της ατμόσφαιρας (Αϊβαλάκις κ.α., 2005).

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

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

## **Εισαγωγή**

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

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

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

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

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



όπου η πιθανότητα φωτοπενίας, και συνεπώς η διαμόρφωση συνθηκών όπου ορισμένα κύτταρα φωτοσυνθέτουν σε ρυθμούς χαμηλότερους του φωτοκορεσμού, είναι υψηλή.

Τα επιδερμικά κύτταρα σε ορισμένες περιπτώσεις λειτουργούν ως κυρτοί φακοί και μπορούν να εστιάσουν την φωτεινή ακτινοβολία σε τέτοιο βαθμό ώστε το ποσό της ενέργειας ακτινοβολίας που φτάνει στους χλωροπλάστες να είναι υψηλότερο από αυτό του περιβάλλοντος (Brodersen and Vogelmann, 2007; Vogelmann et al., 1996). Τέτοια κύτταρα απαντώνται κυρίως σε φύλλα σκιφύτων όπως σε τροπικές πόες (Vogelmann, 1993). Υπό συνθήκες χαμηλού φωτισμού, η εστίαση προσφέρει πλεονέκτημα σε ορισμένους χλωροπλάστες του φύλλου. Το πλεονέκτημα αυτό μπορεί να ενισχυθεί από την κίνηση των χλωροπλάστων προς ή από τα σημεία εστίασης ώστε να αξιοποιήσουν κατάλληλα το φως που θα απορροφήσουν. Τέτοιου είδους κινήσεις χλωροπλάστων συμβαίνουν σε φυτά σκιάς όπως το *Oxalis oregano* (Brugnoli and Björkman, 1992). Επίσης, το πασσαλώδες παρέγχυμα φαίνεται ότι προκαλεί μικρότερη σκέδαση της φωτεινής ακτινοβολίας συγκριτικά με το σπογγώδες παρέγχυμα (Knapp et al., 1988). Σε μελέτες όπου εξετάστηκε η διείσδυση ευθυγραμμισμένης και διάχυτης φωτεινής ακτινοβολίας σε φύλλα με ή χωρίς πασσαλώδες παρέγχυμα βρέθηκε ότι το ευθυγραμμισμένο φως διεισδύει βαθύτερα στα φύλλα που διαθέτουν πασσαλώδη κύτταρα σε σχέση με αυτά που δεν διαθέτουν (Brodersen et al., 2008). Αντίθετα το πρότυπο διείσδυσης για το διάχυτο φως ήταν το ίδιο και για τα δύο είδη φύλλων. Η ιδιότητα αυτή είναι σημαντική για μεγάλα πάχους φύλλα που εκτίθενται σε άμεσο ηλιακό φως καθώς η ισχυρή διείσδυση του φωτός στα κατώτερα στρώματα συμβάλλει στην ομοιομορφία του φωτεινού μικροπεριβάλλοντος. Επίσης, σημαντική συμβολή στην διάδοση του φωτός στους εσωτερικούς ιστούς έχει και η διάθλαση και σκέδαση του φωτός στο μεσόφυλλο η οποία έχει ως αποτέλεσμα την τυχαιοποίηση της πορείας του. Το φαινόμενο αυτό είναι σημαντικό για τη μεγιστοποίηση της απορρόφησης της ακτινοβολίας, αφού λόγω των πολλαπλών σκεδάσεων αυξάνεται το μήκος της διαδρομής των φωτονίων μέσα στο φύλλο, και επομένως αυξάνεται η πιθανότητα απορρόφησης (Richter and Fukshansky, 1996).

Στα φύλλα πολυάριθμων φυτικών ειδών, κυρίως πολυετών ξηροφύτων και δένδρων, ο δεσμικός κολεός σχηματίζει προεκτάσεις που συγκροτούνται από κύτταρα παρεγχύματος, κολεγχύματος ή σκληρεγχύματος και οι οποίες εφάπτονται των δύο επιδερμίδων του φύλλου. Οι προεκτάσεις αυτές προσφέρουν μηχανική στήριξη, προμηθεύουν με νερό τα επιδερμικά κύτταρα αλλά επίσης, λόγω του γεγονότος ότι είναι άχρωμες και σχετικά διαφανείς, μεταφέρουν φωτεινή ακτινοβολία στα κατώτερα στρώματα του μεσοφύλλου (Karabourniotis et al., 2000; Nikolopoulos et al., 2002). Τα φύλλα που διαθέτουν τέτοιου είδους

## **Εισαγωγή**

προεκτάσεις ονομάζονται ετεροβαρή ενώ όσα δεν έχουν χαρακτηρίζονται ως ομοβαρή (Terashima, 1992; Karabourniotis and Bornman, 1999). Οι προεκτάσεις του δεσμικού κολεού οριοθετούν κάθετα διαμερίσματα από φωτοσυνθετικά κύτταρα. Σε μερικά φυτά ακόμα και οι πολύ μεγάλης τάξης δεσμίδες έχουν προεκτάσεις με αποτέλεσμα ο βαθμός ετεροβαρίας να είναι ιδιαίτερα υψηλός (Nikolopoulos et al., 2002).

Στα ετεροβαρή φύλλα παρατηρείται σημαντικός εμπλουτισμός με φως των κυττάρων του μεσοφύλλου οι οποίες βρίσκονται σε μεγάλη απόσταση από τις δύο επιφάνειες. Ο εμπλουτισμός αυτός είναι τόσο ποσοτικός, όσο και ποιοτικός, από την άποψη ότι η ακτινοβολία η οποία μεταφέρεται από τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών είναι εμπλουτισμένη σε φασματικές περιοχές αποδοτικότερες για την φωτοσύνθεση. Η κατανομή και η πυκνότητα των διαφανών περιοχών είναι σημαντική καθώς καθορίζει τη φωτοσυνθετική απόδοση των φύλλων (Nikolopoulos et al., 2002).

Τα φύλλα ορισμένων φυτών, ιδιαίτερα της οικογένειας Oleaceae, χαρακτηρίζονται από την ύπαρξη ιδιοβλαστικών λιγνινοποιημένων κυλινδρικών κυττάρων μεγάλου μήκους που ονομάζονται σκληρεΐδες. Οι σκληρεΐδες, εκτός από την μηχανική υποστήριξη του φύλλου, λειτουργούν ως οπτικές ίνες μεταφέροντας φως στα εσωτερικά στρώματα του χλωροφυλλούχου παρεγχύματος. Η λειτουργία των σκληρεΐδων ως αγωγών φωτός στηρίζεται αφενός στην ανατομία τους και αφετέρου στην ιδιαίτερη θέση τους μέσα στο φύλλο (Karabourniotis et al., 1994; Karabourniotis, 1998).

### **IV.3. Ιδιαίτερες συνθήκες φωτισμού**

#### **IV.3.1. Φωτοσύνθεση υπό έντονες διακυμάνσεις του φωτεινού περιβάλλοντος**

Ανάλογα με την θέση του ένα φυτό μπορεί να δέχεται άμεσο και σταθερής έντασης φως ή να σκιάζεται σε μικρό ή μεγάλο ποσοστό από υπερκείμενα φυτά. Αντίστοιχα, φύλλα που βρίσκονται σε επάκρια τμήματα της κόμης συνήθως δέχονται άμεσο πλήρους έντασης φως ενώ αυτά που βρίσκονται στο εσωτερικό της κόμης μπορεί να δέχονται έμμεσο φως χαμηλής έντασης. Ανάμεσα στις δύο αυτές καταστάσεις, τα φύλλα ενός φυτού στην πλειοψηφία τους υποβάλλονται σε ταχείες αλλαγές του φωτεινού καθεστώτος οι οποίες έχουν συνήθως την μορφή κηλίδων φωτός (Pearcy, 1990; Nedbal et al., 2007). Οι κηλίδες φωτός δημιουργούνται λόγω ασυνεχειών σε σημεία της φυτείας και μπορούν να είναι διαφόρων μεγεθών και διάρκειας. Συνήθως, κατά την εμφάνιση μιας κηλίδας φωτός η ροή φωτονίων μεταβάλλεται εξαιρετικά γρήγορα λόγω κίνησης των φύλλων (π.χ. από τον αέρα – windflecks-) ή εξαιρετικά αργά ως αποτέλεσμα της κίνησης του ήλιου (timeflecks)

(Hurt, 1988). Σε άλλες περιπτώσεις αλλαγές στην νέφωση προκαλούν αλλαγές στο PFD ενδιάμεσης χρονικής κλίμακας.

Οι κηλίδες φωτός αποτελούν σημαντική πηγή ενέργειας για φύλλα τα οποία βρίσκονται σε σκιά μέσα σε μια κόμη αλλά μπορούν επίσης να αντιπροσωπεύουν τη μόνη ουσιαστική πηγή ενέργειας για φυτά που βρίσκονται στον υποόροφο τροπικών και εύκρατων δασών όπου το ποσοστό της διάχυτης ακτινοβολίας είναι πολύ χαμηλό (Barradas et al., 1998). Το μέγεθος των κηλίδων φωτός καθώς και το μέγιστο της έντασης του φωτός εξαρτάται από την κατασκευή της φυτείας. Ωστόσο, η ροή φωτονίων στις κηλίδες φωτός που δημιουργούνται από μικρές ασυνέχειες του φυλλώματος είναι συχνά πολύ χαμηλότερη αυτής του πλήρους φωτός (Pearcy, 1990). Απευθείας μετρήσεις του φωτεινού περιβάλλοντος έδειξαν ότι σε αίθριες ημέρες το 20-80% της δέσμησης της ακτινοβολίας από τα φυτά του υποορόφου οφείλεται στις κηλίδες φωτός. Ανάλογο ποσοστό της ημερήσιας ανταλλαγής CO<sub>2</sub> από τα φύλλα των φυτών αυτών μπορεί να αποδοθεί στην ύπαρξη των κηλίδων (Pearcy, 1990). Ωστόσο, όταν ένα φύλλο βρίσκεται σε χαμηλό φωτισμό για μεγάλο χρονικό διάστημα η εμφάνιση μιας κηλίδας φωτός προκαλεί δυσανάλογα μικρή ταχύτητα φωτοσυνθετικής αφομοίωσης του CO<sub>2</sub>. Παρόλα αυτά, η πτώση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας μετά το πέρας της κηλίδας φωτός είναι χαμηλή με αποτέλεσμα ένα μεγάλο μέρος του CO<sub>2</sub> που αφομοιώνεται να εμφανίζεται μετά την διακοπή του φωτισμού (Pearcy, 1990).

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

### **IV.3.2. Φωτοσύνθεση υπό πλάγιο φωτισμό**

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

## Εισαγωγή

υπό πλάγιο φωτισμό είναι μάλλον ο κανόνας παρά η εξαίρεση για τα περισσότερα φύλλα.

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

Η γωνία του φύλλου παίζει σημαντικό ρόλο και στην αποφυγή των υψηλών εντάσεων ηλιακής ακτινοβολίας. Τα φύλλα με κατακόρυφη θέση λαμβάνουν μικρότερα ποσοστά ηλιακής ακτινοβολίας, υφίστανται μικρότερη συσσωρευμένη φωτοαναστολή, χαμηλότερες θερμοκρασίες ελάσματος και καλύτερη υδατική κατάσταση (De Lucia et al, 1991; Liu et al., 2003).

## Σκοπός της εργασίας

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



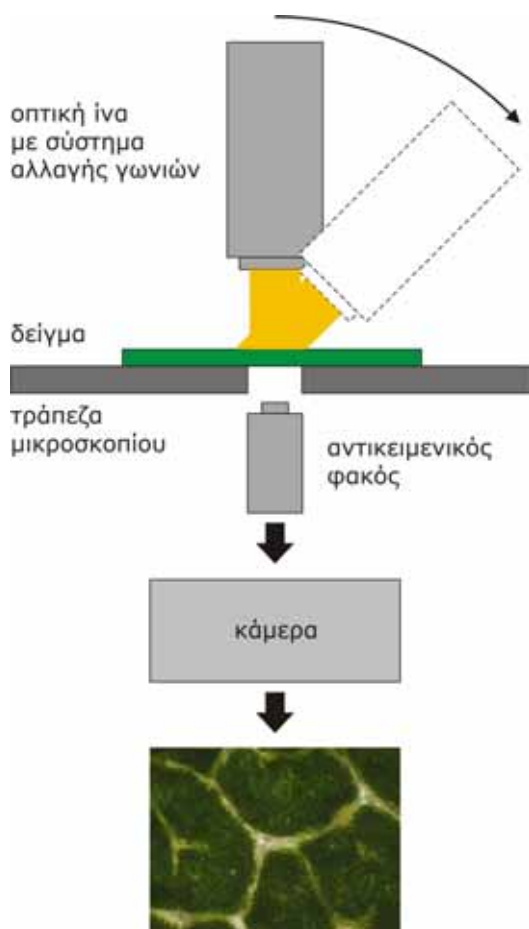
## Υλικά και Μέθοδοι

### I. Φυτικό υλικό

Ως φυτικό υλικό επιλέχθηκαν φυτά σε γλάστρες με ομοβαρή ή ετεροβαρή φύλλα. Συγκεκριμένα ως ομοβαρή επιλέχθηκαν τα είδη *Ficus benjamin*, *Dodonaea viscosa*, *Polygala myrtifolia*, *Ligustrum japonicum* και *Ilex aquifolium* και ως ετεροβαρή τα είδη *Quercus coccifera*, *Quercus macrocarpa*, *Arbutus unedo*, *Platanus orientalis*, *Laurus nobilis*, *Beaucarnea recurvata*, *Nerium oleander* και *Pittosporum tobira* (ετεροβαρές ενδιάμεσης κλίμακας).

### II. Μελέτη οπτικών ιδιοτήτων φύλλων μέσω μικροσκοπίας

Τα σχετικά πειράματα αφορούσαν στην μελέτη της διάδοσης του φωτός στο εσωτερικό των φύλλων και διεξήχθησαν με τη βοήθεια διάταξης η οποία περιελάμβανε ανάστροφο μικροσκόπιο, σύστημα φωτισμού και καταγραφής των μικροσκοπικών εικόνων. Ακολούθησε ανάλυση των εικόνων για την εύρεση των εντάσεων της ακτινοβολίας που διέρχεται από το έλασμα. Η πειραματική διάταξη φαίνεται σχηματικά στην εικόνα 5.



**Εικόνα 5.** Πειραματική διάταξη για τη λήψη μικροφωτογραφιών με διερχόμενο φως. Η διάταξη αποτελείται από σύστημα φωτισμού με δυνατότητα αλλαγής γωνίας πρόσπτωσης και έντασης του φωτός. 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.

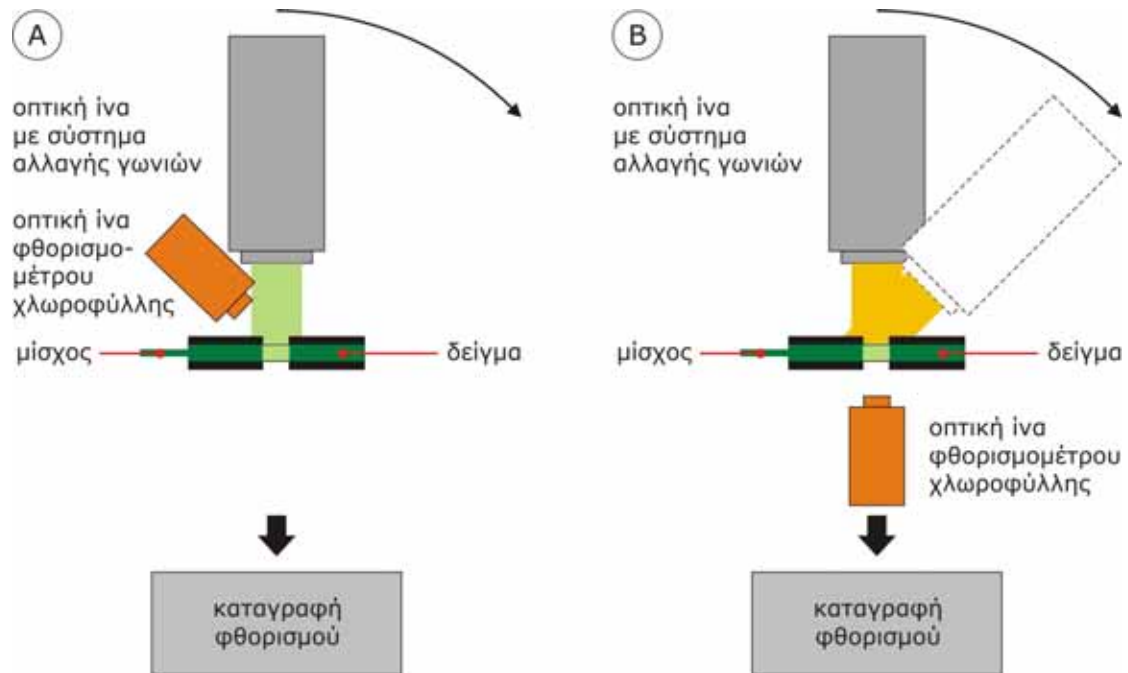
## Υλικά και Μέθοδοι

Τμήμα ελάσματος εισήχθη με κανονική διάταξη (με την προσαξονική επιφάνεια προς τα επάνω) σε ειδική μεταλλική υποδοχή επάνω στην τράπεζα του μικροσκοπίου (Axiovert, Carl Zeiss, Jena, Germany) και φωτίστηκε μέσω οπτικής ίνας (Intralux 6000, Volpi, Switzerland) με συγκεκριμένη ένταση λευκού φωτός. Ο φωτισμός εφαρμόστηκε κατακόρυφα ( $90^\circ$ ) και υπό γωνίες  $30^\circ$  και  $60^\circ$  και κατά τέτοιο τρόπο ώστε η κίνηση της ίνας να ακολουθεί την νοητή ευθεία από την αριστερή προς την δεξιά πλευρά αντί της ευθείας με διεύθυνση από την κορυφή προς τη βάση του ελάσματος. Μέσω του κατάλληλου κάθε φορά αντικειμενικού φακού του ανάστροφου μικροσκοπίου και ψηφιακής φωτογραφικής μηχανής (DSC-S75, Sony Corporation, Japan) καταγράφηκε η μικροσκοπική εικόνα η οποία στη συνέχεια επεξεργάστηκε. Πριν την επεξεργασία εφαρμόστηκε φίλτρο για την διόρθωση κάθε εικόνας λόγω ανομοιομορφίας του πεδίου φωτισμού το μικροσκοπίου. Για την δημιουργία του φίλτρου αυτού ελήφθησαν εικόνες χωρίς δείγμα. Η επεξεργασία αφορούσε στην μετατροπή της εικόνας σε κατάσταση παλέτας 256 αποχρώσεων του γκριζου και αντιστοίχιση της απόχρωσης των εικονοστοιχείων σε ένταση ακτινοβολίας. Η επεξεργασία υποβοηθήθηκε με κατασκευή ψευδοχρωματικών χαρτών εντάσεων ακτινοβολίας. Η αντιστοίχιση των αποχρώσεων των εικονοστοιχείων σε εντάσεις ακτινοβολίας πραγματοποιήθηκε μέσω καμπύλης αναφοράς (εικόνα 9) η οποία κατασκευάστηκε με τη χρήση διαφόρων εντάσεων πράσινου φωτός και την καταγραφή των αποχρώσεων των εικονοστοιχείων από τις μικροσκοπικές εικόνες μέσω της ψηφιακής φωτογραφικής μηχανής (χωρίς δείγμα). Το πράσινο φως επιλέχθηκε από την φωτεινή πηγή μέσω φίλτρου (Green Filter, A004 FIL.A, Cokin Cromofilters S.A., Paris, France) και οι διάφορες εντάσεις φωτισμού επιλέχθηκαν μέσω φίλτρων ουδέτερης πυκνότητας (A5 Neutral Density Filters, Hansatech Instruments, King's Lynn, UK) και μετρήθηκαν με ραδιόμετρο (Li 188B, Li-COR, Lincoln, NE, USA).

### III. Μελέτη οπτικών ιδιοτήτων φύλλων μέσω φθορισμομετρίας χλωροφύλλης *in vivo*

Τα σχετικά πειράματα αφορούσαν στην μελέτη της διάδοσης του φωτός στο εσωτερικό των φύλλων και διεξήχθησαν με τη βοήθεια διάταξης η οποία περιελάμβανε σύστημα φωτισμού και σύστημα καταγραφής του φθορισμού της χλωροφύλλης *in vivo* (εικόνα 6).





**Εικόνα 6.** Πειραματική διάταξη για την μέτρηση του φθορισμού χλωροφύλλης της αποαξονικής επιφάνειας. Η διάταξη αποτελείται από σύστημα φωτισμού με δυνατότητα αλλαγής γωνίας πρόσπτωσης, έντασης και φασματικής κατανομής του φωτός, σύστημα στήριξης του δείγματος και της οπτικής ίνας του φθορισμομέτρου χλωροφύλλης. Αρχικά (A) το δείγμα φωτίζεται από την αποαξονική επιφάνεια υπό γωνία 90° με πράσινο φως ενώ ο φθορισμός καταγράφεται από την ίδια επιφάνεια. Στη συνέχεια το δείγμα φωτίζεται από την προσαξονική επιφάνεια με λευκό φως υπό γωνίες 90 και 45° ενώ ο φθορισμός καταγράφεται επίσης από την αποαξονική επιφάνεια.

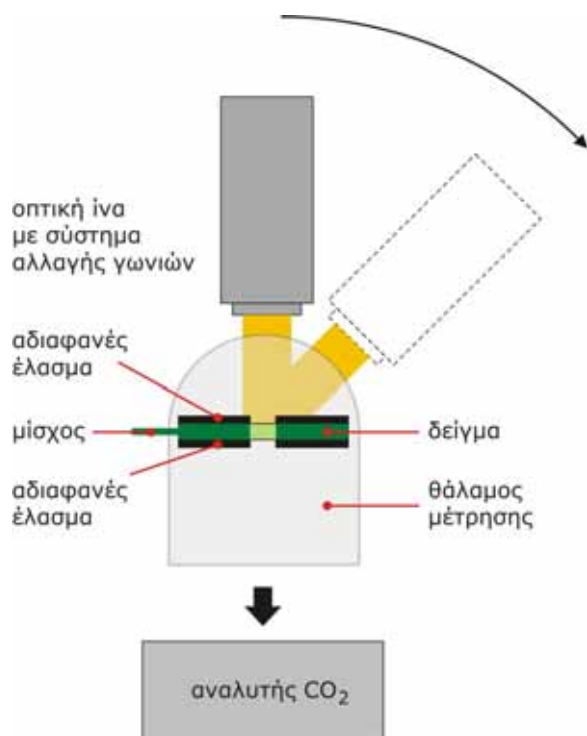
Αρχικά το δείγμα εισήχθη ανάποδα (με την αποαξονική επιφάνεια προς τα επάνω) σε ειδική υποδοχή η οποία άφηνε συγκεκριμένη επιφάνεια του ελάσματος εκτεθειμένη και εγκλιματίστηκε στο σκοτάδι για 30 λεπτά ώστε να καταγραφεί η θεμελιώδης φωτοχημική ικανότητα του φωτοσυστήματος II (PSII). Ακολούθως φωτίστηκε με λευκό φως μέτριας έντασης (περίπου  $500 \mu\text{mole quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) ώστε να επιτευχθεί επαγωγή της φωτοσύνθεσης. Η πορεία επαγωγής της φωτοσύνθεσης διήρκεσε από 10 έως 40 min ανάλογα με το δείγμα και διαπιστώθηκε μέσω σταθερής κατάστασης των παραμέτρων της φωτοχημικής (Yield) και της μη φωτοχημικής απόδοσης (NPQ) του PSII. Ακολούθως το δείγμα φωτίστηκε με πράσινο φως αυξανόμενης έντασης (εικόνα 6a) ώστε να καταγραφούν οι βασικές παράμετροι του φθορισμού και να κατασκευαστεί καμπύλη αναφοράς της απόκρισης της φωτοχημικής απόδοσης του PSII (Yield) με την ένταση της ακτινοβολίας. Για κάθε δείγμα κατασκευάστηκε ανάλογη καμπύλη αναφοράς. Ακολούθως το δείγμα αφέθηκε να ανακτήσει την μέγιστη τιμή της φωτοχημικής απόδοσης του PSII (Yield) υπό συνθήκες σκοταδιού (4-12 min) και τοποθετήθηκε στην ίδια θέση στην υποδοχή με κανονική διάταξη (με την

## Υλικά και Μέθοδοι

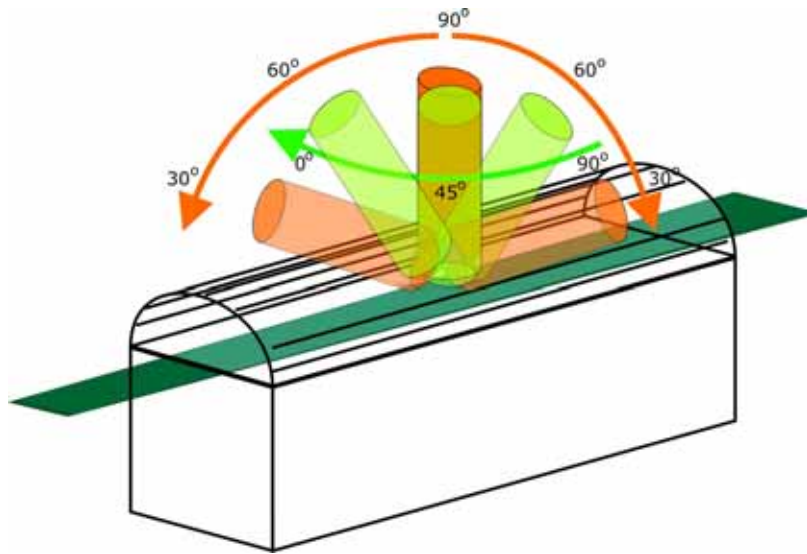
προσαξονική επιφάνεια προς τα επάνω) ενώ το οπτικό μέρος του φθορισμομέτρου τοποθετήθηκε ανάποδα (ώστε πάλι να βλέπει την αποσαξονική επιφάνεια, εικόνα 6β). Ακολούθως το δείγμα φωτίστηκε από την προσαξονική επιφάνεια με λευκό φως (κάθετα, γωνία  $90^\circ$ ) ώστε να καταγραφούν οι βασικές παράμετροι του φθορισμού και να κατασκευαστεί καμπύλη αναφοράς της απόκρισης της φωτοχημικής απόδοσης του PSII (Yield) με την ένταση της ακτινοβολίας (προσπίπτουσας επί της προσαξονικής επιφάνειας). Τέλος, από τις τιμές της φωτοχημικής απόδοσης του PSII (Yield) και με τη βοήθεια της καμπύλης αναφοράς εκτιμήθηκε η ένταση του (πράσινου) φωτός στο περιβάλλον των κυττάρων του σπογγώδους παρεγχύματος από το οποίο προερχόταν ο φθορισμός της χλωροφύλλης. Το πείραμα επαναλήφθηκε με την οπτική ίνα του φωτισμού υπό γωνία  $45^\circ$ , ξανά υπό γωνία  $45^\circ$  και τέλος πάλι υπό γωνία  $90^\circ$  ώστε να διαπιστωθεί η επαναληψιμότητα της μέτρησης.

## IV. Μελέτη της επίδρασης της γωνίας φωτισμού στο φωτοσυνθετικό ρυθμό

Στα πειράματα αυτά πραγματοποιήθηκαν μετρήσεις του φωτοσυνθετικού ρυθμού υπό διάφορες γωνίες προσπίπτοντος φωτός. Οι μετρήσεις διεξήχθησαν με τη βοήθεια διάταξης η οποία περιελάμβανε σύστημα φωτισμού και θάλαμο μέτρησης συνδεδεμένο με αναλυτή  $\text{CO}_2$  (εικόνα 7).



**Εικόνα 7.** Πειραματική διάταξη για την μέτρηση του φωτοσυνθετικού ρυθμού υπό διάφορες γωνίες πρόσπτωσης του φωτός. Η διάταξη αποτελείται από σύστημα φωτισμού με δυνατότητα αλλαγής γωνίας πρόσπτωσης και έντασης του φωτός και θάλαμο μέτρησης συνδεδεμένο με αναλυτή  $\text{CO}_2$ . Το κάλυμμα του θαλάμου μέτρησης είναι ημικυκλικό ώστε να αποφεύγεται η διαφορετικότητα του φωτός όταν αλλάζει η γωνία πρόσπτωσης του φωτός.



**Εικόνα 8.** Σχηματική αναπαράσταση των διαμορφώσεων της πειραματικής διάταξης μέσω αλλαγής στις γωνίες πρόσπτωσης του φωτός για την καταγραφή του φωτοσυνθετικού ρυθμού στα φύλλα του φυτού *Beauveria recurvata*. Με πορτοκαλί χρώμα παριστάνονται οι διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης του φωτός ως προς την επιφάνεια του φύλλου (90°, 60° και 30°) ενώ με πράσινο χρώμα οι διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης του φωτός ως προς τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών (90°: διεύθυνση φωτισμού κάθετα στις προεκτάσεις, 45° και 0°: παράλληλα με τις προεκτάσεις. Κατά τις μετρήσεις, εφαρμόστηκαν όλοι οι συνδυασμοί των γωνιών των δύο διαφορετικών διευθύνσεων (βλ. Αποτελέσματα, εικόνα 38).

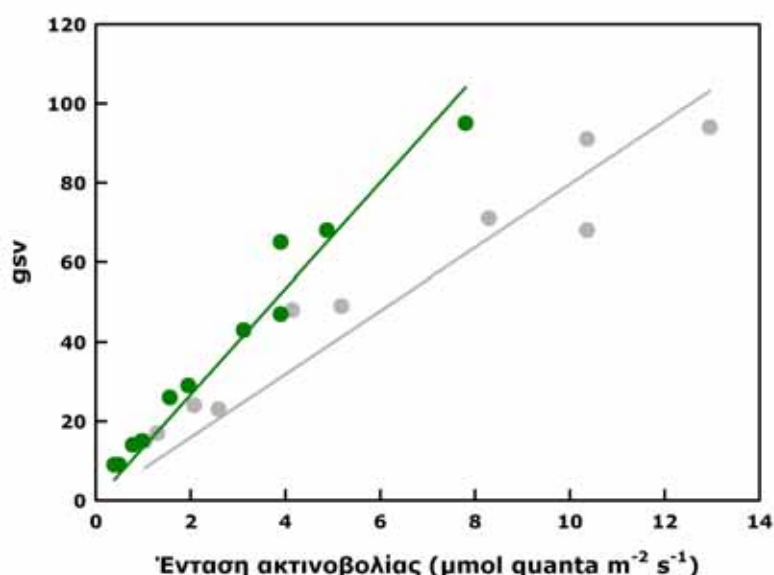
Το φύλλο εισήχθη στο θάλαμο μέτρησης σε ειδική υποδοχή η οποία άφηνε συγκεκριμένη επιφάνεια του ελάσματος εκτεθειμένη στο φως και μετρήθηκε ο φωτοσυνθετικός ρυθμός μέσω συνεχούς καταγραφής της συγκέντρωσης του CO<sub>2</sub>. Οι μετρήσεις του φωτοσυνθετικού ρυθμού πραγματοποιήθηκαν σε κανονική συγκέντρωση CO<sub>2</sub> (360 ppm) και υπό κάθετο (γωνία 90°) και πλάγιο φωτισμό (γωνίες 60° και 30°) ως προς την επιφάνεια του ελάσματος και στην περίπτωση του μονοκότυλου φυτού *Beauveria recurvata* και υπό διάφορες γωνίες ως προς τις προεκτάσεις του δεσμικού κολεού (90°: διεύθυνση φωτισμού κάθετα στις προεκτάσεις, 45° και 0°: παράλληλα με τις προεκτάσεις, βλ. εικόνα 38). Η ένταση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας ήταν 295 μmol quanta m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> μετρημένη στην επιφάνεια του φύλλου.



## Αποτελέσματα

### I. Μελέτη οπτικών ιδιοτήτων φύλλων μέσω μικροσκοπίας

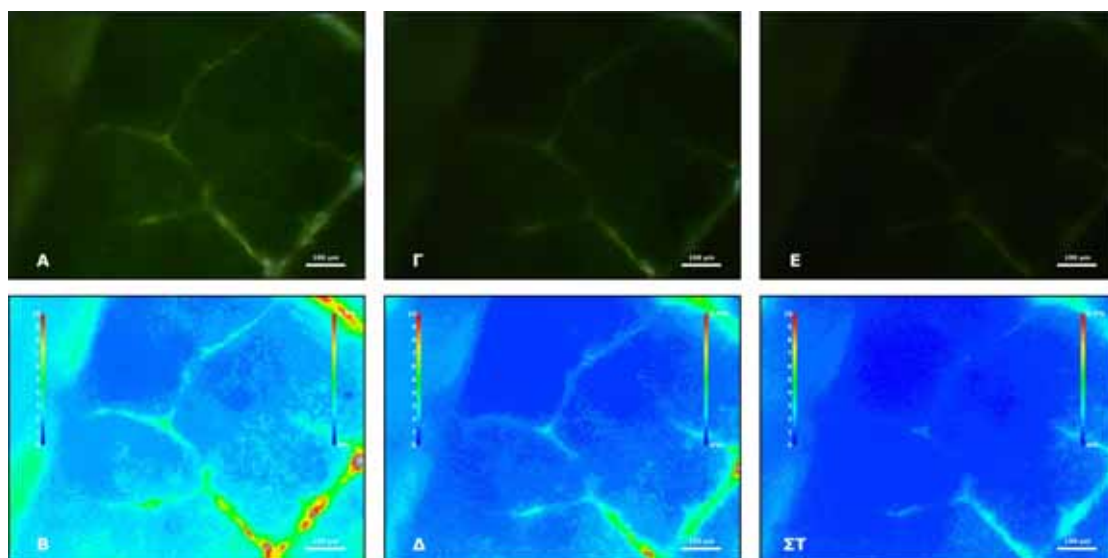
Στην ενότητα αυτή παρουσιάζονται μετρήσεις των οπτικών ιδιοτήτων των φύλλων. Συγκεκριμένα, μελετήθηκε η περατότητα του φωτός διαμέσου του μεσοφύλλου με κάθετο και πλάγιο φωτισμό από την προσαξονική επιφάνεια. Η καταγραφή του φωτισμού που διέρχεται του ελάσματος πραγματοποιήθηκε μέσω ανάστροφου μικροσκοπίου και ψηφιακών μικροφωτογραφιών. Για την αντιστοίχιση των εντάσεων της κλίμακας του γκρι των εικονοστοιχείων σε ένταση φωτοσυνθετικά ενεργού ακτινοβολίας, κατασκευάστηκε καμπύλη αναφοράς όπου γνωστές εντάσεις λευκού και πράσινου φωτός καταγράφηκαν σε μικροφωτογραφίες και αναλύθηκαν (εικόνα 9). Η χρήση του πράσινου φωτός έγινε λόγω σύμπτωσής του με την φασματική κατανομή της ακτινοβολίας που διέρχεται του ελάσματος λόγω της απορρόφησης των χλωροφυλλών. Παράλληλα, χρησιμοποιήθηκε και λευκό φως ως πείραμα αναφοράς. Σύμφωνα με τα αποτελέσματα, η καμπύλη αναφοράς του πράσινου φωτός είχε υψηλότερη ευαισθησία και υψηλότερο συντελεστή παλινδρόμησης συγκριτικά με την καμπύλη του λευκού φωτός και ήταν αυτή που χρησιμοποιήθηκε για τα πειράματα (βλ. παρακάτω).



**Εικόνα 9.** Καμπύλη αναφοράς μεταξύ της έντασης ακτινοβολίας ( $I$ ,  $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) λευκού (γκρι σημεία) ή πράσινου φωτός (πράσινα σημεία) και της απόχρωσης του γκρι των εικονοστοιχείων που καταγράφει η ψηφιακή φωτογραφική μηχανή (βλ. Υλικά και Μέθοδοι). Για το πράσινο φως η ευθεία έχει εξίσωση  $gsv = 13.3 \cdot I$ ,  $r^2 = 0.985$  και για το λευκό  $gsv = 7.96 \cdot I$ ,  $r^2 = 0.975$ .

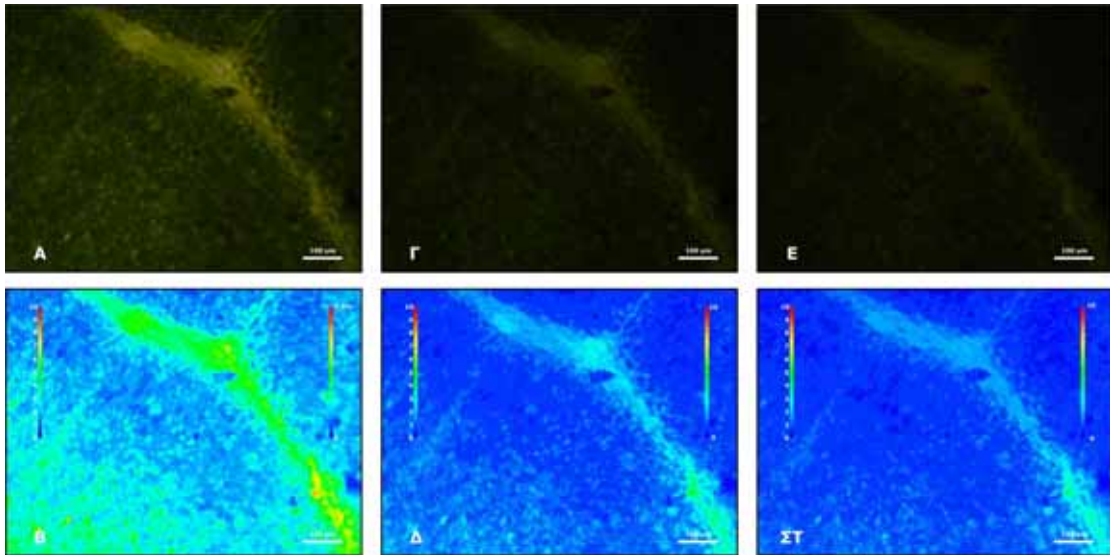
## Αποτελέσματα

Στα πειράματα αυτής της ενότητας χρησιμοποιήθηκαν έξι φυτικά είδη (τέσσερα ετεροβαρή και δύο ομοβαρή, εικόνες 10-15) ενώ στα τέσσερα από αυτά (δύο ετεροβαρή και δύο ομοβαρή, εικόνες 12-15) οι μικροφωτογραφίες αναλύθηκαν περαιτέρω για την εξαγωγή ποσοτικών δεδομένων (εικόνες 16-27). Όπως φαίνεται στις εικόνες 10-15, η διέλευση του φωτός από το μεσόφυλλο καταγράφεται με τη βοήθεια της πειραματικής διάταξης ως φως στην περιοχή του πράσινου. Στο έλασμα, μπορούν να εντοπιστούν περιοχές με μεγαλύτερη και μικρότερη περατότητα ανάλογα με την ανατομία κάθε φυτικού είδους. Ιδιαίτερα στα ετεροβαρή φύλλα (εικόνες 10, 11, 14 και 15), διακρίνονται ως φωτεινά μονοπάτια οι περιοχές που αντιστοιχούν στις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών. Η αυξημένη περατότητα των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών οφείλεται στην απουσία χρωστικών. Η αύξηση της περατότητας των δομών αυτών συγκριτικά με το μεσόφυλλο είναι της τάξης του 200-800% συγκριτικά με το μεσόφυλλο. Παρόλα αυτά, η απόλυτες τιμές περατότητας τόσο για το μεσόφυλλο όσο και για τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών είναι εξαιρετικά χαμηλές (της τάξης του 0,1-10% περίπου ανάλογα με το φυτικό είδος, με τυπικές τιμές περίπου 0,2-1,0%) ενώ στα ομοβαρή φύλλα οι περιοχές τιμών της περατότητας περιορίζονται περίπου στο 0,1-0,4% λόγω απουσίας των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών.

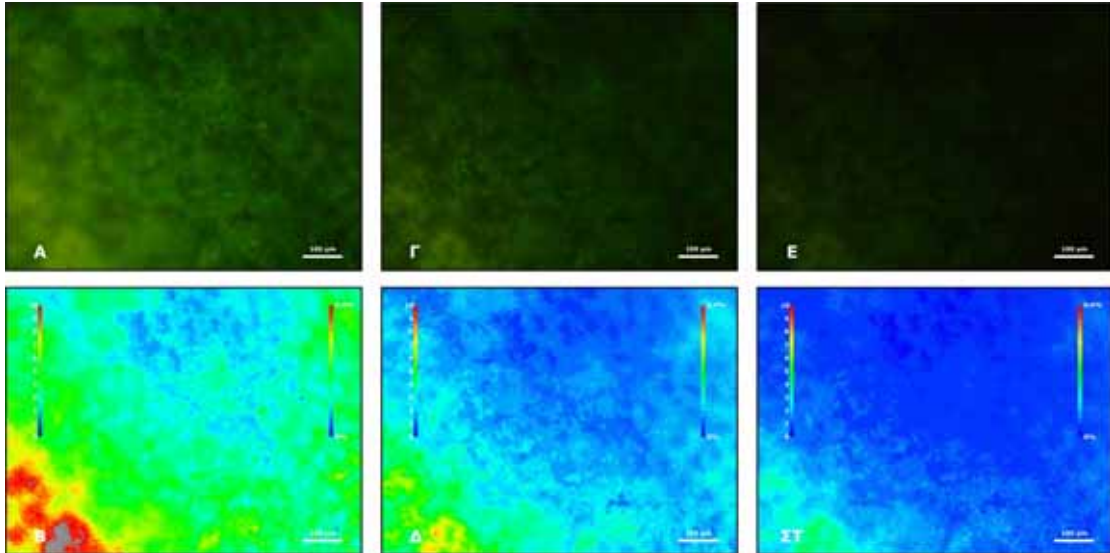


**Εικόνα 10.** Μικροφωτογραφίες (A, Γ, E) άθικτων ώριμων φύλλων του είδους *Quercus macrocarpa* με διερχόμενο φως σε ανάστροφο μικροσκόπιο. Για την λήψη των φωτογραφιών το φύλλο φωτίστηκε υπό διάφορες γωνίες (A: 90°, Γ: 60°, E: 30°) ως προς την προσαξονική επιφάνεια και καταγράφηκε η εικόνα από την αποαξονική επιφάνεια του φύλλου. B, Δ, ΣΤ: ψευδοχρωματικοί χάρτες της έντασης της ακτινοβολίας για κάθε μικροφωτογραφία. Κάθε χρωματική ένταση αντιστοιχεί σε μια ένταση φωτός ( $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) σύμφωνα με την αριστερή κλίμακα ή σε μια τιμή περατότητας (% της προσπίπτουσας έντασης) σύμφωνα με την δεξιά κλίμακα κάθε χάρτη.



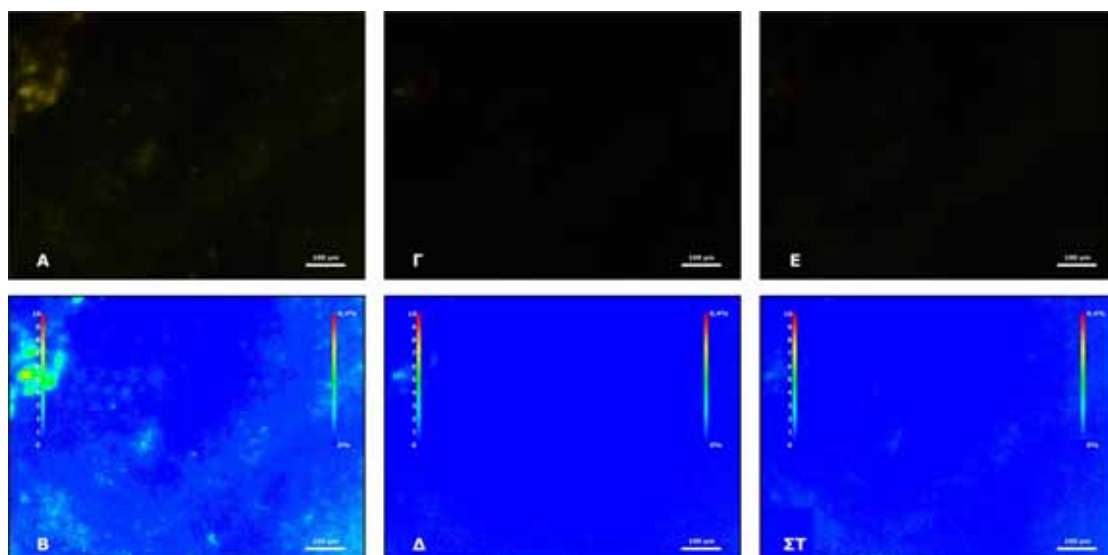


**Εικόνα 11.** Μικροφωτογραφίες (Α, Γ, Ε) άθικτων ώριμων φύλλων του είδους *Arbutus unedo* με διερχόμενο φως σε ανάστροφο μικροσκόπιο. Για την λήψη των φωτογραφιών το φύλλο φωτίστηκε υπό διάφορες γωνίες (Α: 90°, Γ: 60°, Ε: 30°) ως προς την προσαξονική επιφάνεια και καταγράφηκε η εικόνα από την αποαξονική επιφάνεια του φύλλου. Β, Δ, ΣΤ: ψευδοχρωματικοί χάρτες της έντασης της ακτινοβολίας για κάθε μικροφωτογραφία. Κάθε χρωματική ένταση αντιστοιχεί σε μια ένταση φωτός ( $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) σύμφωνα με την αριστερή κλίμακα ή σε μια τιμή περατότητας (% της προσπίπτουσας έντασης) σύμφωνα με την δεξιά κλίμακα κάθε χάρτη.

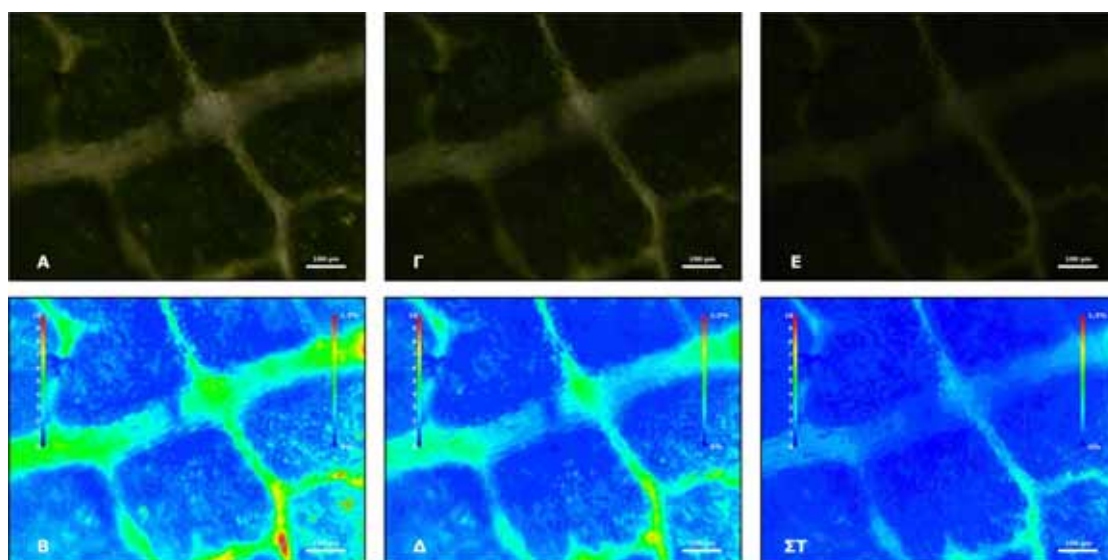


**Εικόνα 12.** Μικροφωτογραφίες (Α, Γ, Ε) άθικτων ώριμων φύλλων του είδους *Ilex aquifolium* με διερχόμενο φως σε ανάστροφο μικροσκόπιο. Για την λήψη των φωτογραφιών το φύλλο φωτίστηκε υπό διάφορες γωνίες (Α: 90°, Γ: 60°, Ε: 30°) ως προς την προσαξονική επιφάνεια και καταγράφηκε η εικόνα από την αποαξονική επιφάνεια του φύλλου. Β, Δ, ΣΤ: ψευδοχρωματικοί χάρτες της έντασης της ακτινοβολίας για κάθε μικροφωτογραφία. Κάθε χρωματική ένταση αντιστοιχεί σε μια ένταση φωτός ( $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) σύμφωνα με την αριστερή κλίμακα ή σε μια τιμή περατότητας (% της προσπίπτουσας έντασης) σύμφωνα με την δεξιά κλίμακα κάθε χάρτη.

## Αποτελέσματα

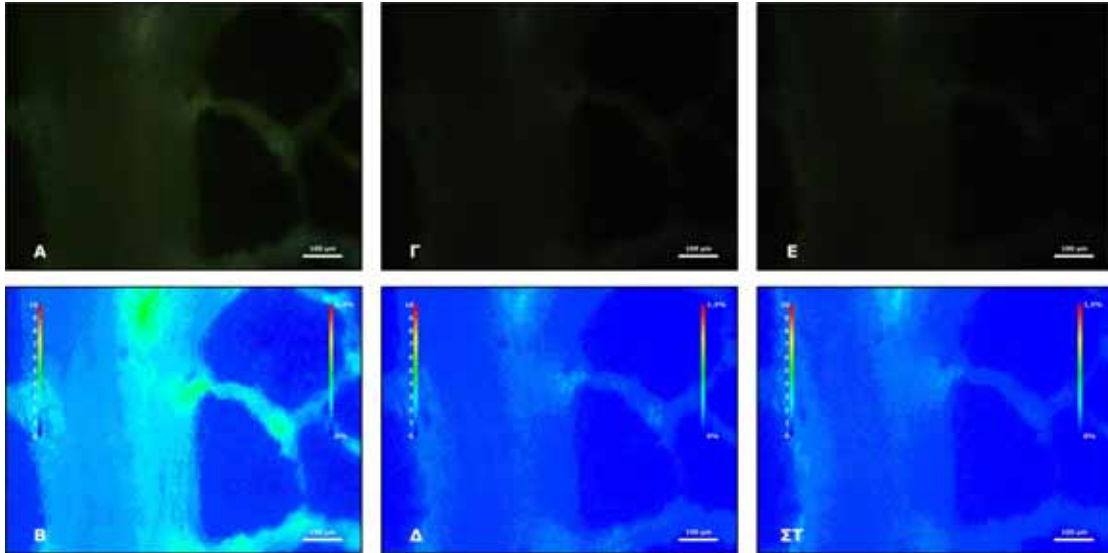


**Εικόνα 13.** Μικροφωτογραφίες (Α, Γ, Ε) άθικτων ώριμων φύλλων του είδους *Ligustrum jarroicense* με διερχόμενο φως σε ανάστροφο μικροσκόπιο. Για την λήψη των φωτογραφιών το φύλλο φωτίστηκε υπό διάφορες γωνίες (Α: 90°, Γ: 60°, Ε: 30°) ως προς την προσαξονική επιφάνεια και καταγράφηκε η εικόνα από την αποαξονική επιφάνεια του φύλλου. Β, Δ, ΣΤ: ψευδοχρωματικοί χάρτες της έντασης της ακτινοβολίας για κάθε μικροφωτογραφία. Κάθε χρωματική ένταση αντιστοιχεί σε μια ένταση φωτός ( $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) σύμφωνα με την αριστερή κλίμακα ή σε μια τιμή περατότητας (% της προσπίπτουσας έντασης) σύμφωνα με την δεξιά κλίμακα κάθε χάρτη.



**Εικόνα 14.** Μικροφωτογραφίες (Α, Γ, Ε) άθικτων ώριμων φύλλων του είδους *Platanus orientalis* με διερχόμενο φως σε ανάστροφο μικροσκόπιο. Για την λήψη των φωτογραφιών το φύλλο φωτίστηκε υπό διάφορες γωνίες (Α: 90°, Γ: 60°, Ε: 30°) ως προς την προσαξονική επιφάνεια και καταγράφηκε η εικόνα από την αποαξονική επιφάνεια του φύλλου. Β, Δ, ΣΤ: ψευδοχρωματικοί χάρτες της έντασης της ακτινοβολίας για κάθε μικροφωτογραφία. Κάθε χρωματική ένταση αντιστοιχεί σε μια ένταση φωτός ( $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) σύμφωνα με την αριστερή κλίμακα ή σε μια τιμή περατότητας (% της προσπίπτουσας έντασης) σύμφωνα με την δεξιά κλίμακα κάθε χάρτη.





**Εικόνα 15.** Μικροφωτογραφίες (A, Γ, E) άθικτων ώριμων φύλλων του είδους *Quercus coccifera* με διερχόμενο φως σε ανάστροφο μικροσκόπιο. Για την λήψη των φωτογραφιών το φύλλο φωτίστηκε υπό διάφορες γωνίες (A: 90°, Γ: 60°, E: 30°) ως προς την προσαξονική επιφάνεια και καταγράφηκε η εικόνα από την αποαξονική επιφάνεια του φύλλου. B, Δ, ΣΤ: ψευδοχρωματικοί χάρτες της έντασης της ακτινοβολίας για κάθε μικροφωτογραφία. Κάθε χρωματική ένταση αντιστοιχεί σε μια ένταση φωτός ( $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) σύμφωνα με την αριστερή κλίμακα ή σε μια τιμή περατότητας (% της προσπίπτουσας έντασης) σύμφωνα με την δεξιά κλίμακα κάθε χάρτη.

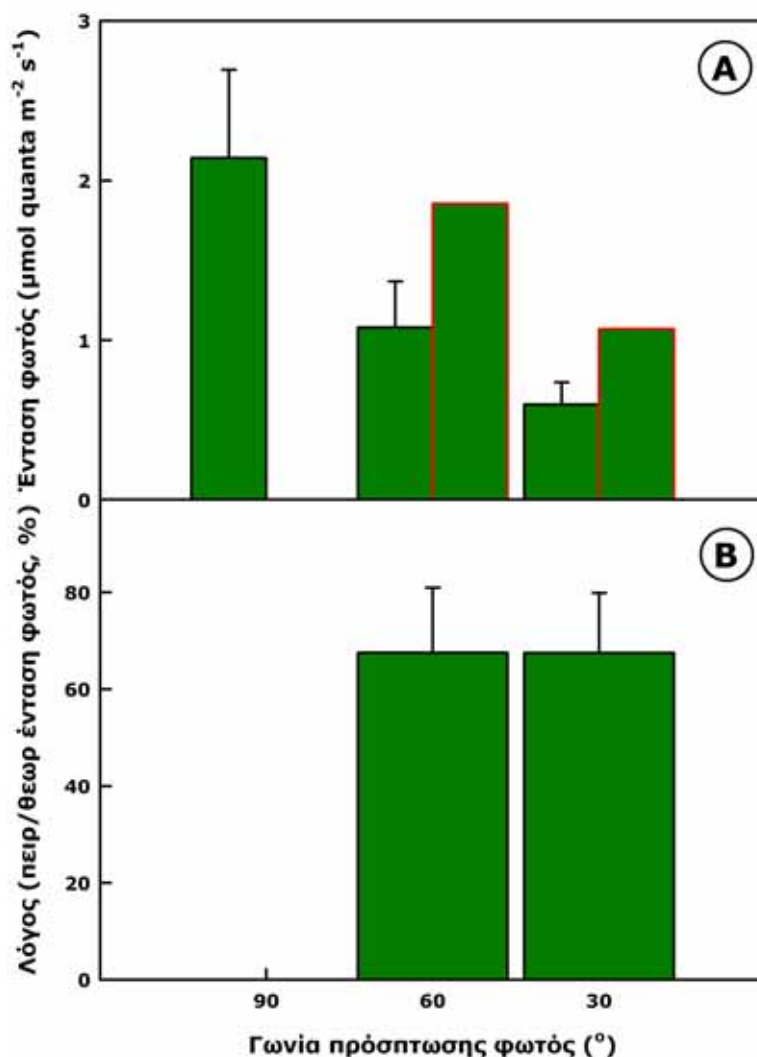
Περαιτέρω, μελετήθηκε η επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός στο φωτεινό μικροπεριβάλλον του φύλλου. Για τις μελέτες αυτές έγινε η παραδοχή πως το φως που καταγράφεται ως διερχόμενο από την αποαξονική επιφάνεια του ελάσματος είναι ενδεικτικό της έντασης φωτός στα κατώτερα στρώματα του ελάσματος, παραδοχή η οποία ισχύει τόσο περισσότερο όσο παχύτερο είναι το φύλλο. 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 φωτονικής ροής ( $I_\varphi$ ) υπό οποιαδήποτε γωνία πρόσπτωσης ως προς το επίπεδο ( $\varphi$ ) σε σχέση με την κάθετη πρόσπτωση (έντασης  $I_{90}$ ) δίνεται από τον κανόνα του ημιτόνου του Lambert (Jones, 1992):

$$I_\varphi = I_{90} \cdot \eta\mu\varphi \quad \text{Εξίσωση (I)}$$

Με βάση τα παραπάνω, η ένταση της ακτινοβολίας που προσπίπτει σε ένα φύλλο όταν το τελευταίο βρίσκεται σε οποιαδήποτε γωνία, διαφορετική των 90°, σε σχέση με τη διεύθυνση του φωτός μπορεί να υπολογιστεί με ακρίβεια. Αυτό επιβεβαιώνεται και πειραματικά όπως φαίνεται στις εικόνες 10-15, η μείωση της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός έχει άμεση επίδραση στο φωτεινό μικροπεριβάλλον του φύλλου. Αναλύοντας ποσοτικά τις μικροφωτογραφίες των τεσσάρων φυτικών ειδών (εικόνες 12-15), είναι δυνατή η καταγραφή των εντάσεων διέλευσης του

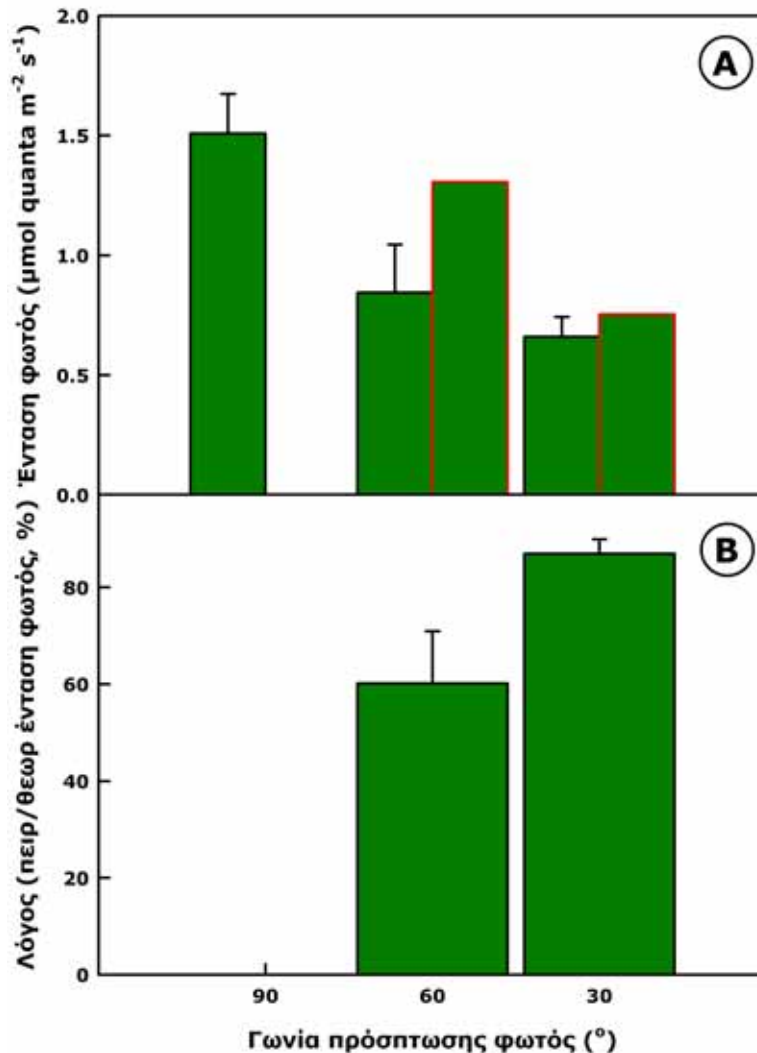
## Αποτελέσματα

φωτός στα κατώτερα στρώματα του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος ξεχωριστά για το μεσόφυλλο και τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών. Επιπλέον, λόγω της δυνατότητας υπολογισμού της έντασης της ακτινοβολίας που προσπίπτει στην φυλλική επιφάνεια (εξίσωση I), είναι εύκολη η σύγκριση της έντασης που αναμένεται θεωρητικά ως προς αυτή που καταγράφεται από την πειραματική



**Εικόνα 16.** Α. Ένταση διερχόμενου φωτός από το μεσόφυλλο όπως καταγράφεται από την αποαξονική επιφάνεια άθικτων ώριμων φύλλων του είδους *Ilex aquifolium* συναρτήσει της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός ως προς την προσαξονική επιφάνεια. Με μαύρο περιθώριο παρουσιάζονται οι πειραματικές τιμές ενώ με κόκκινο περιθώριο οι τιμές που αναμένονται σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου αναφορικά με την ένταση που μετράται υπό γωνία 90° (βλ. κείμενο). Β. Ο λόγος της πειραματικής προς την θεωρητικά αναμενόμενη τιμή της έντασης φωτός συναρτήσει της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός. Οι τιμές είναι μέσοι όροι 6 επαναλήψεων  $\pm$  τυπικό σφάλμα του μέσου.

διάταξη. Η σύγκριση αυτή παρέχει πληροφορίες για την επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός στην φωτοσυλλογή καθώς και της επίδρασης της ιδιαίτερης ανατομίας κάθε φυτικού είδους στην παραπάνω σχέση (εικόνες 16-19). Όπως φαίνεται από την εικόνα 16Α, η μείωση της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός στα ομοβαρή φύλλα του είδους *Ilex aquifolia* προκάλεσε μείωση του φωτός στα κατώτερα στρώματα του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος η οποία ήταν δυσανάλογα

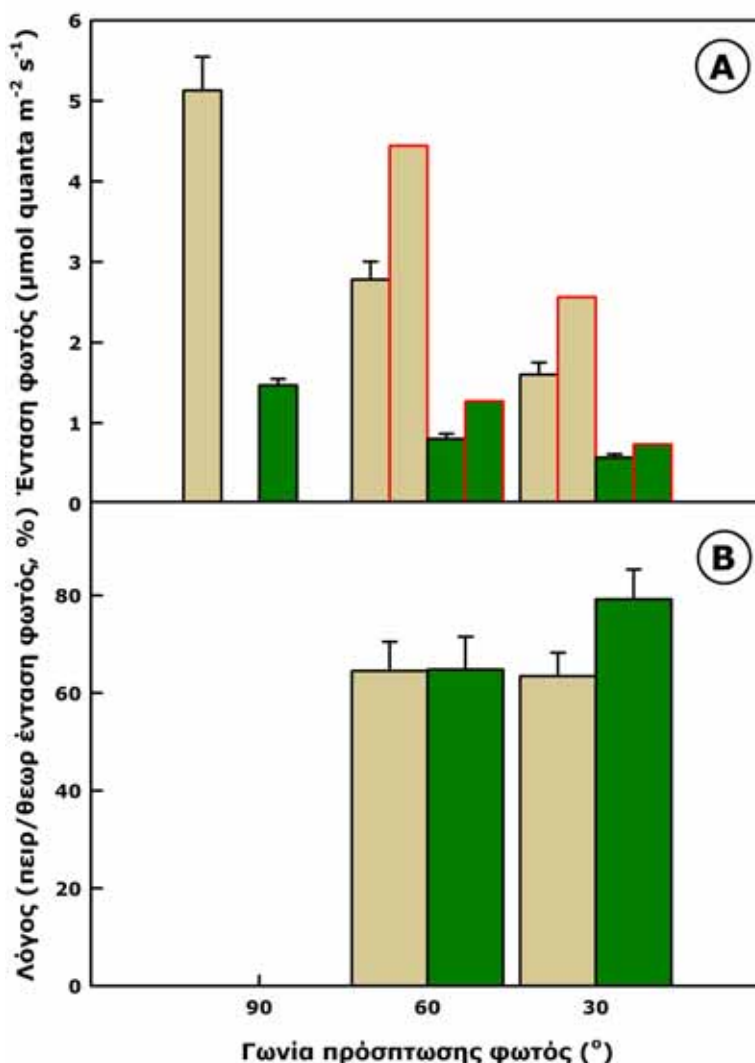


**Εικόνα 17.** Α. Ένταση διερχόμενου φωτός από το μεσόφυλλο όπως καταγράφεται από την αποαξονική επιφάνεια άθικτων ώριμων φύλλων του είδους *Ligustrum japonicum* συναρτήσει της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός ως προς την προσαξονική επιφάνεια. Με μαύρο περιθώριο παρουσιάζονται οι πειραματικές τιμές ενώ με κόκκινο περιθώριο οι τιμές που αναμένονται σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου αναφορικά με την ένταση που μετράται υπό γωνία 90° (βλ. κείμενο). Β. Ο λόγος της πειραματικής προς την θεωρητικά αναμενόμενη τιμή της έντασης φωτός συναρτήσει της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός. Οι τιμές είναι μέσοι όροι 6 επαναλήψεων ± τυπικό σφάλμα του μέσου.

## Αποτελέσματα

μεγάλη για τις δεδομένες αλλαγές στη γωνία πρόσπτωσης. Σημειώνεται πως η μείωση αυτή ήταν αναλογική και για τις δύο γωνίες πρόσπτωσης (60° και 30°) όπως φαίνεται στην εικόνα 16B.

Ανάλογη εικόνα εμφανίστηκε και κατά την μελέτη των ομοβαρών φύλλων του φυτού *Ligustrum japonicum* (εικόνα 17A). Ωστόσο, η μείωση της έντασης του φωτός για την γωνία των 30° ήταν μικρότερη (και συνεπώς πιο κοντά στην

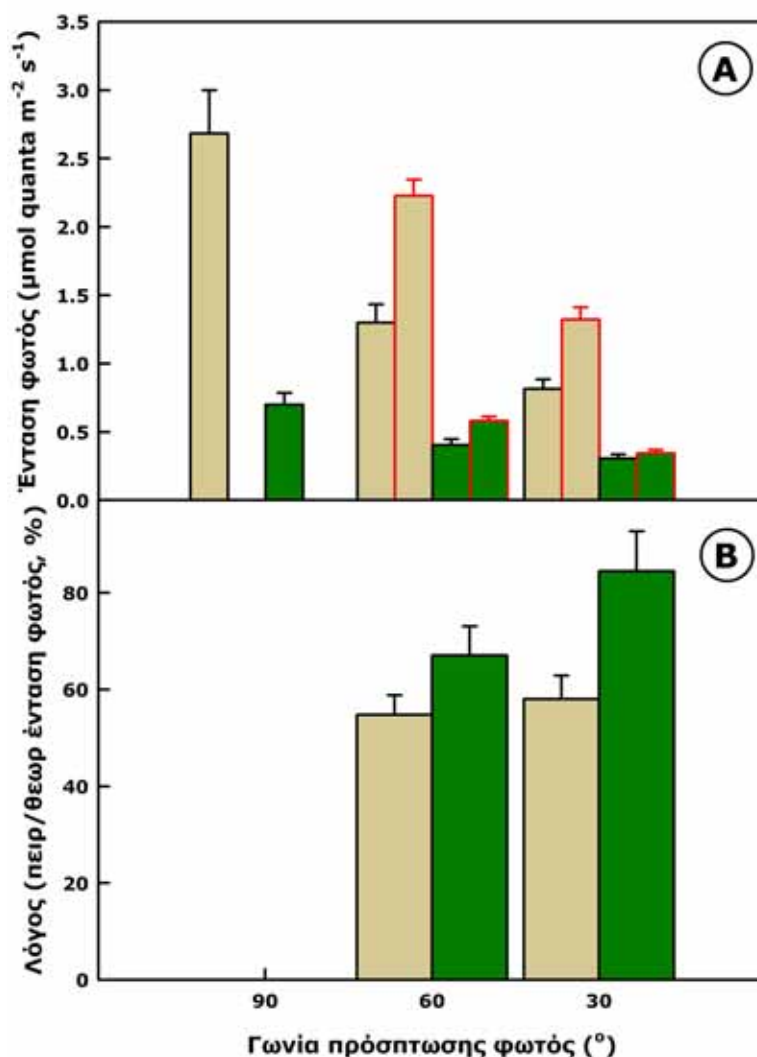


**Εικόνα 18.** Α. Ένταση διερχόμενου φωτός από το μεσόφυλλο (πράσινο) ή από τις προεκτάσεις του δεσμικού κολεού (κίτρινο) όπως καταγράφεται από την αποαξονική επιφάνεια άθικτων ώριμων φύλλων του είδους *Platanus orientalis* συναρτήσει της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός ως προς την προσαξονική επιφάνεια. Με μαύρο περιθώριο παρουσιάζονται οι πειραματικές τιμές ενώ με κόκκινο περιθώριο οι τιμές που αναμένονται σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου αναφορικά με την ένταση που μετράται υπό γωνία 90° (βλ. κείμενο). Β. Ο λόγος της πειραματικής προς την θεωρητικά αναμενόμενη τιμή της έντασης φωτός συναρτήσει της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός. Οι τιμές είναι μέσοι όροι 9 επαναλήψεων ± τυπικό σφάλμα του μέσου.

αναμενόμενη τιμή έντασης) συγκριτικά με την αντίστοιχη μείωση για την γωνία των 60° (εικόνα 17B). Χαμηλότερη της θεωρητικής τιμής έντασης για κάθε γωνία πρόσπτωσης μετρήθηκε και στην περίπτωση των ετεροβαρών φύλλων του είδους *Platanus orientalis*. Όπως φαίνεται στην εικόνα 18, η ένταση του διερχόμενου φωτός για κάθε γωνία ήταν περίπου 65-80% χαμηλότερη από την θεωρητικά αναμενόμενη. Η υψηλότερη αναλογικά τιμή έντασης αναλογικά με την αναμενόμενη λόγω αλλαγής γωνίας σημειώθηκε για την περιοχή του μεσοφύλλου και για γωνία πρόσπτωσης 30° (εικόνα 18B). Η διαφορετική επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης στην ένταση του φωτός στην περιοχή των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών συγκριτικά με την περιοχή του μεσοφύλλου που παρατηρήθηκε στα φύλλα του παραπάνω φυτού επιβεβαιώθηκε και στην περίπτωση των ετεροβαρών φύλλων του φυτού *Quercus coccifera* (εικόνα 19). Στην περίπτωση αυτή, υψηλότερες αναλογικά εντάσεις του φωτός στην περιοχή του μεσοφύλλου καταγράφηκαν τόσο για γωνία 60° όσο και για γωνία 30° και επιπλέον στην γωνία των 30° η διαφορά της έντασης της περιοχής του μεσοφύλλου ως προς αυτής των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών ήταν αρκετά πιο εμφανής (αναλογία περίπου 58% για τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών συγκριτικά με περίπου 85% για το μεσόφυλλο, εικόνα 19B). Το γεγονός αυτό μπορεί να σχετίζεται με τον διαπιστωμένο ρόλο των δομών αυτών αναφορικά με την διάδοση του φωτός στο εσωτερικό φωτοσυνθετικό παρέγχυμα μέσω διαδοχικών σκεδάσεων. Είναι δε πιθανόν, η μείωση της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός να επιτείνει το φαινόμενο αυτό προς όφελος των φωτοσυνθετικών κυττάρων που γειτνιάζουν με τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών.

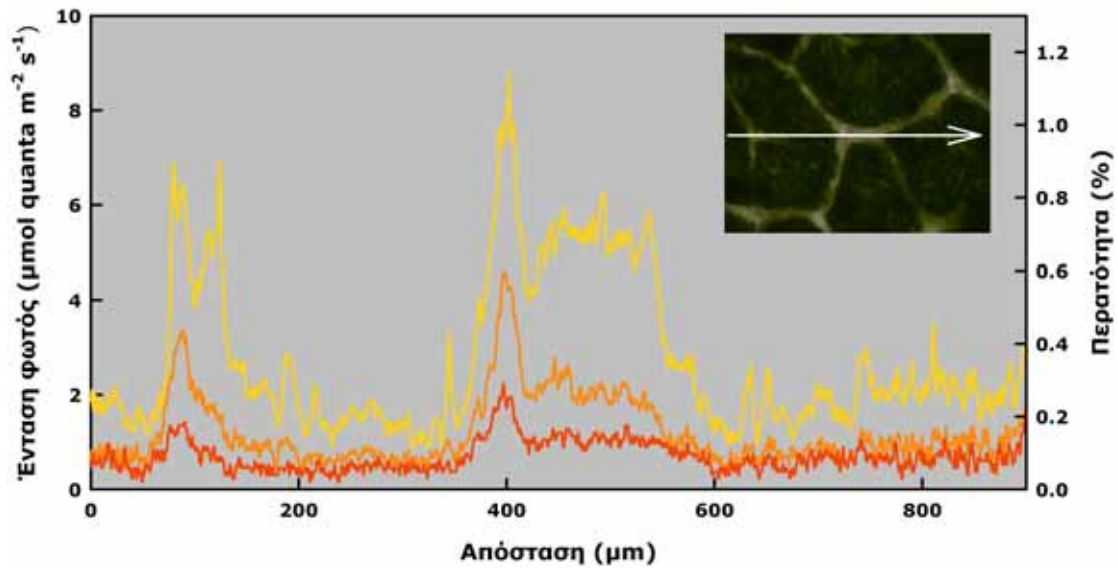
Σε μια προσπάθεια να ληφθούν ενδείξεις που να συνάδουν με την παραπάνω ερμηνεία, μελετήθηκε το φωτεινό μικροπεριβάλλον στο μεσόφυλλο, σε σημεία του μεσοφύλλου που βρίσκονται εγγύς των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών και στις ίδιες τις προεκτάσεις. Για το σκοπό αυτό οι μικροφωτογραφίες αναλύθηκαν μέσω της τεχνικής του προφίλ δειγματοληπτικών γραμμών (εικόνες 20-27). Η εξέταση της παραπάνω παραμέτρου για τα φύλλα των δύο ετεροβαρών ειδών έδειξε ότι η μείωση της έντασης, λόγω αλλαγής της γωνίας πρόσπτωσης, στα σημεία του μεσοφύλλου και των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών είναι ανάλογη με αυτή που παρουσιάζεται στις εικόνες 18 και 19. Ωστόσο, μια πιο προσεκτική εξέταση της διακύμανσης της έντασης του φωτός στα σημεία του μεσοφύλλου που γειτνιάζουν με τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών έδειξε ότι το κέρδος σε ένταση φωτός είναι σημαντικό συγκριτικά με τις κεντρικές περιοχές του μεσοφύλλου και στα δύο είδη. Αυτή η διαφορά στις κατά αναλογία εντάσεις φωτός καθίσταται εμφανέστερη εάν εξεταστεί ο λόγος της πειραματικής προς την

## Αποτελέσματα

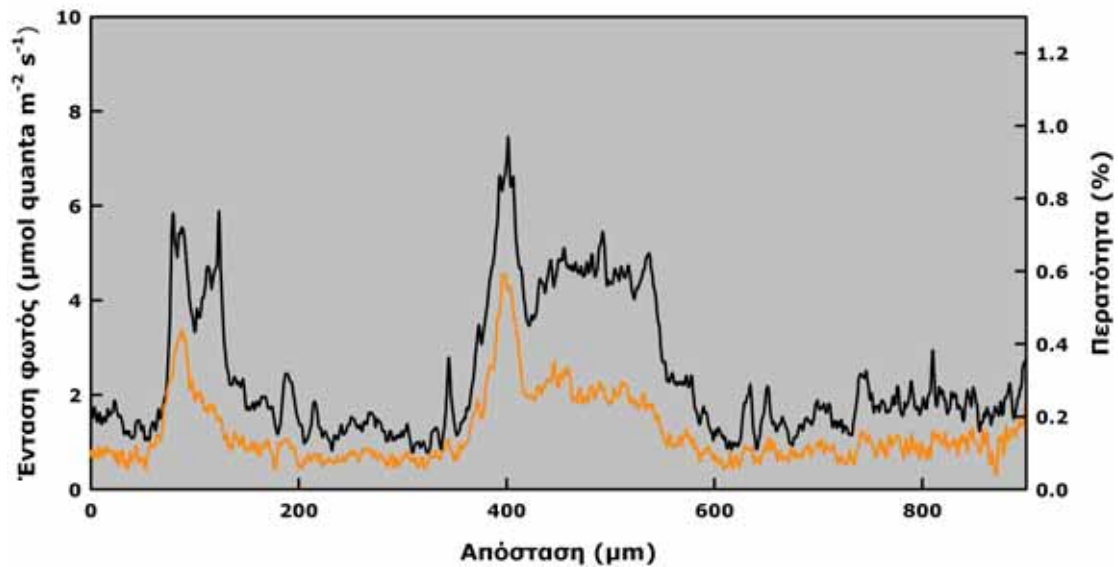


**Εικόνα 19.** Α. Ένταση διερχόμενου φωτός από το μεσόφυλλο (πράσινο) ή από τις προεκτάσεις του δεσμικού κολεού (κίτρινο) όπως καταγράφεται από την αποαξονική επιφάνεια άθικτων ώριμων φύλλων του είδους *Quercus coccifera* συναρτήσει της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός ως προς την προσαξονική επιφάνεια. Με μαύρο περιθώριο παρουσιάζονται οι πειραματικές τιμές ενώ με κόκκινο περιθώριο οι τιμές που αναμένονται σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου αναφορικά με την ένταση που μετράται υπό γωνία 90° (βλ. κείμενο). Β. Ο λόγος της πειραματικής προς την θεωρητικά αναμενόμενη τιμή της έντασης φωτός συναρτήσει της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός. Οι τιμές είναι μέσοι όροι 18 επαναλήψεων  $\pm$  τυπικό σφάλμα του μέσου.

θεωρητικά αναμενόμενη τιμή έντασης φωτός κατά μήκος της δειγματοληπτικής γραμμής και συγκεκριμένα στα σημεία του μεσοφύλλου που βρίσκονται κοντά ή σε επαφή με τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών για τα δύο φυτικά είδη (εικόνες 23 και 27). Επίσης, σε κάθε περίπτωση, το κέρδος σε ένταση φωτός είναι αναλογικά υψηλότερο για τις 30° από ότι για τις 60°. Τα αποτελέσματα αυτά υποδεικνύουν έναν πιθανό οπτικό ρόλο για τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών ο οποίος καθίσταται εμφανής υπό συνθήκες πλάγιου φωτισμού.



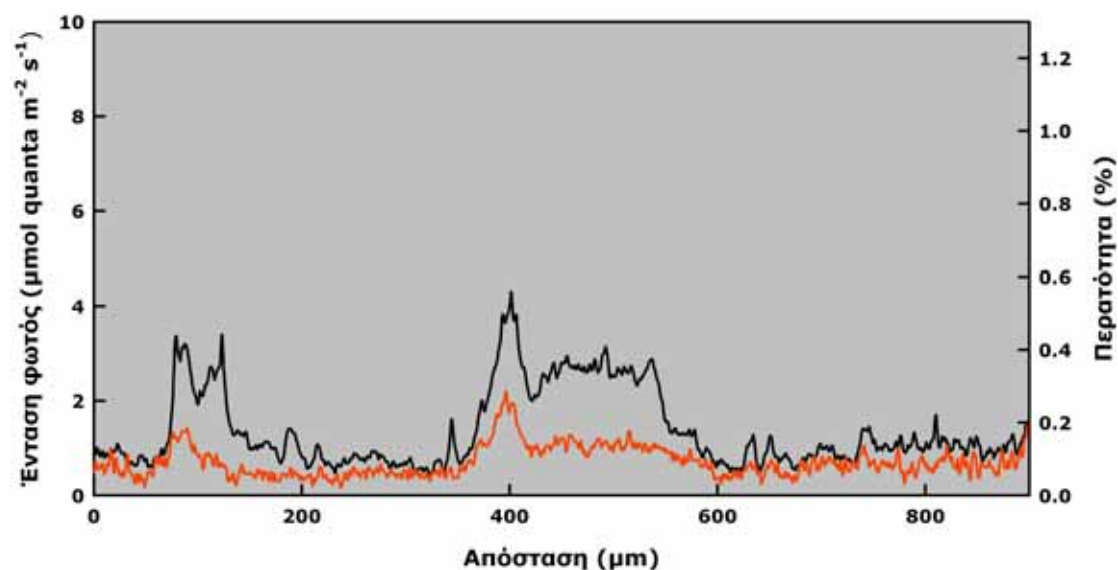
**Εικόνα 20.** Διακύμανση της έντασης ή περατότητα (% της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας) διερχόμενου φωτός κατά μήκος μιας αντιπροσωπευτικής δειγματοληπτικής γραμμής (ένθετο) όπως καταγράφεται από την αποαξονική επιφάνεια άθικτου ώριμου φύλλου του είδους *Platanus orientalis*. Το φύλλο φωτίζεται από την προσαξονική επιφάνεια υπό γωνία 90° (κίτρινη γραμμή), 60° (πορτοκαλί γραμμή) ή 30° (κόκκινη γραμμή).



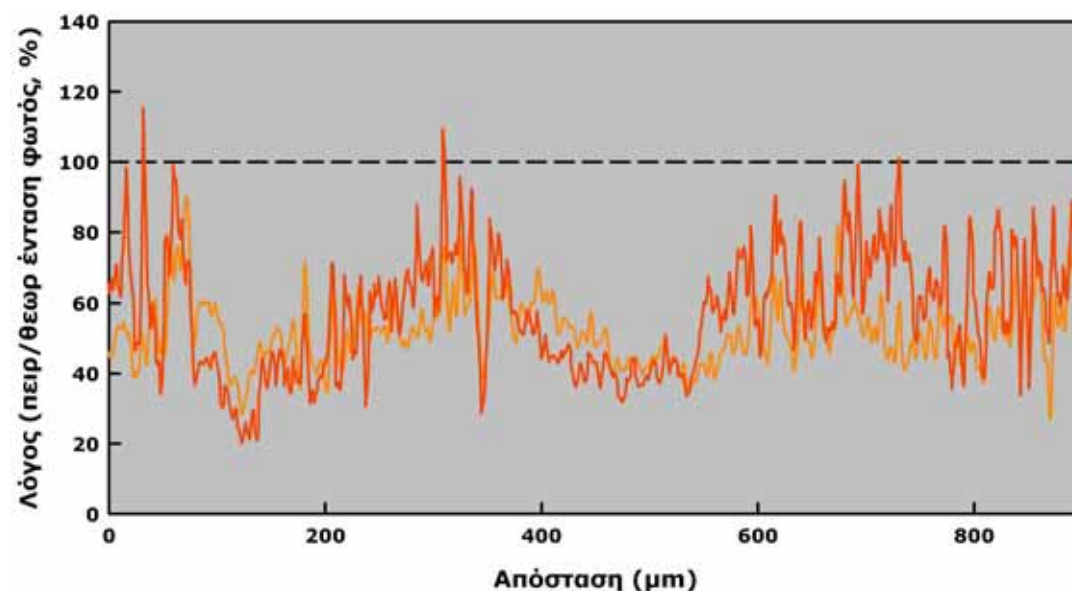
**Εικόνα 21.** Διακύμανση της έντασης ή περατότητα (% της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας) διερχόμενου φωτός (πορτοκαλί γραμμή) κατά μήκος μιας αντιπροσωπευτικής δειγματοληπτικής γραμμής (βλ. ένθετο εικόνας 20) όπως καταγράφεται από την αποαξονική επιφάνεια άθικτου ώριμου φύλλου του είδους *Platanus orientalis*. Το φύλλο φωτίζεται από την προσαξονική επιφάνεια υπό γωνία 60°. Η μαύρη γραμμή παριστάνει την θεωρητικά αναμενόμενη διακύμανση της έντασης φωτός σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου αναφορικά με την διακύμανση της έντασης που μετράται υπό γωνία 90° για την ίδια δειγματοληπτική γραμμή (βλ. κείμενο).



## Αποτελέσματα

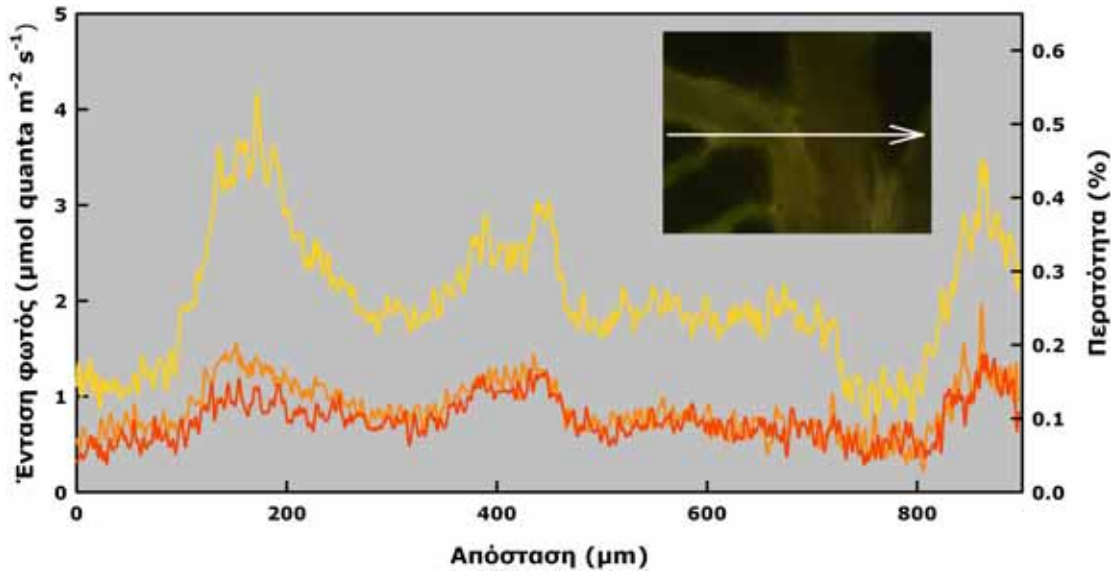


**Εικόνα 22.** Διακύμανση της έντασης ή περατότητα (% της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας) διερχόμενου φωτός (κόκκινη γραμμή) κατά μήκος μιας αντιπροσωπευτικής δειγματοληπτικής γραμμής (βλ. ένθετο εικόνας 20) όπως καταγράφεται από την αποαξονική επιφάνεια άθικτου ώριμου φύλλου του είδους *Platanus orientalis*. Το φύλλο φωτίζεται από την προσαξονική επιφάνεια υπό γωνία 30°. Η μαύρη γραμμή παριστάνει την θεωρητικά αναμενόμενη διακύμανση της έντασης φωτός σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου αναφορικά με την διακύμανση της έντασης που μετράται υπό γωνία 90° για την ίδια δειγματοληπτική γραμμή (βλ. κείμενο).

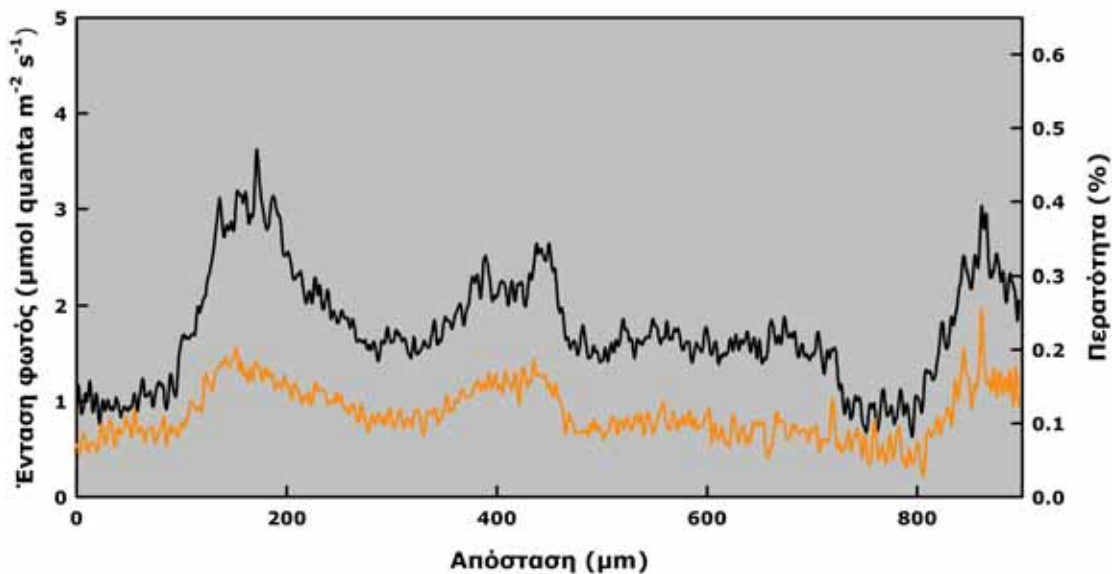


**Εικόνα 23.** Διακύμανση του λόγου της πειραματικής προς την θεωρητικά αναμενόμενη τιμή της έντασης διερχόμενου φωτός κατά μήκος μιας αντιπροσωπευτικής δειγματοληπτικής γραμμής (βλ. ένθετο εικόνας 20) όπως καταγράφεται από την αποαξονική επιφάνεια άθικτου ώριμου φύλλου του είδους *Platanus orientalis*. Το φύλλο φωτίζεται από την προσαξονική επιφάνεια υπό γωνία 60° (πορτοκαλί γραμμή) ή 30° (κόκκινη γραμμή). Η στικτή γραμμή υποδεικνύει την τιμή 100% του λόγου. Η διακύμανση του λόγου παρουσιάζεται μετά από εξομάλυνση με την τεχνική του κινούμενου μέσου όρου 10 τιμών.



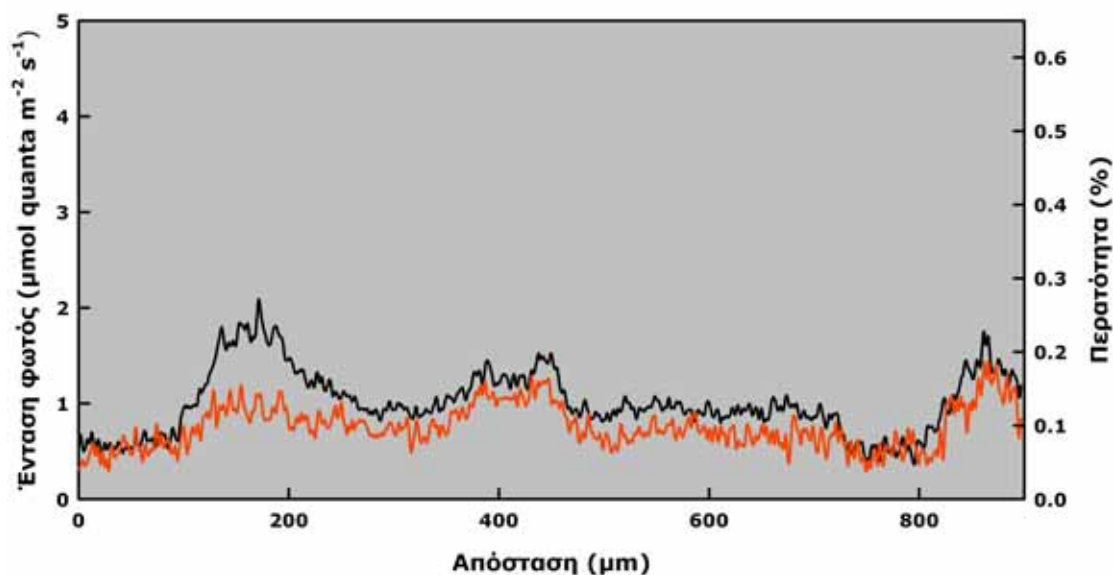


**Εικόνα 24.** Διακύμανση της έντασης ή περατότητα (% της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας) διερχόμενου φωτός κατά μήκος μιας αντιπροσωπευτικής δειγματοληπτικής γραμμής (ένθετο) όπως καταγράφεται από την αποαξονική επιφάνεια άθικτου ώριμου φύλλου του είδους *Quercus coccifera*. Το φύλλο φωτίζεται από την προσαξονική επιφάνεια υπό γωνία 90° (κίτρινη γραμμή), 60° (πορτοκαλί γραμμή) ή 30° (κόκκινη γραμμή).

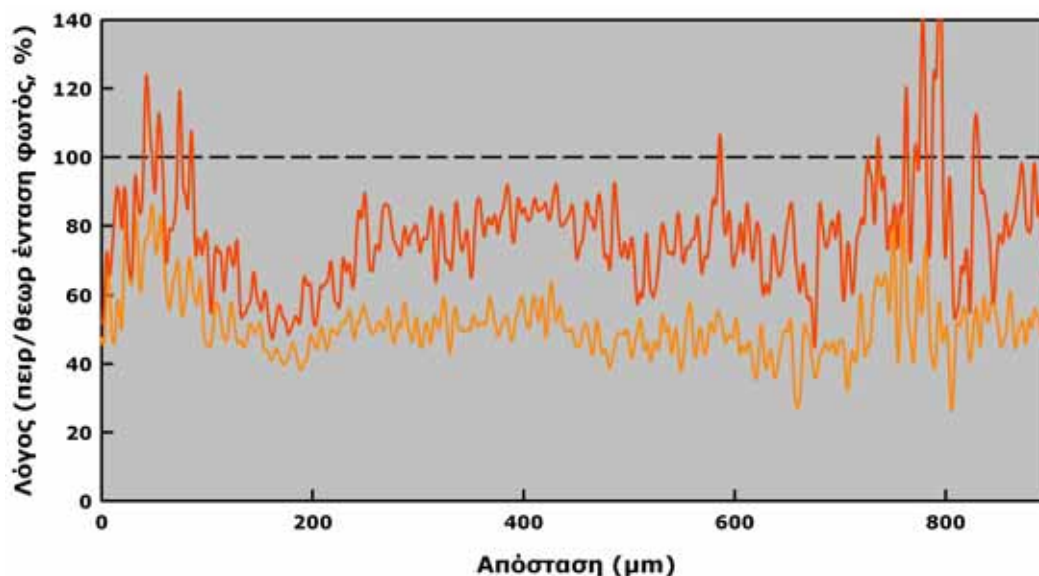


**Εικόνα 25.** Διακύμανση της έντασης ή περατότητα (% της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας) διερχόμενου φωτός (πορτοκαλί γραμμή) κατά μήκος μιας αντιπροσωπευτικής δειγματοληπτικής γραμμής (βλ. ένθετο εικόνας 24) όπως καταγράφεται από την αποαξονική επιφάνεια άθικτου ώριμου φύλλου του είδους *Quercus coccifera*. Το φύλλο φωτίζεται από την προσαξονική επιφάνεια υπό γωνία 60°. Η μαύρη γραμμή παριστάνει την θεωρητικά αναμενόμενη διακύμανση της έντασης φωτός σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου αναφορικά με την διακύμανση της έντασης που μετράται υπό γωνία 90° για την ίδια δειγματοληπτική γραμμή (βλ. κείμενο).

## Αποτελέσματα



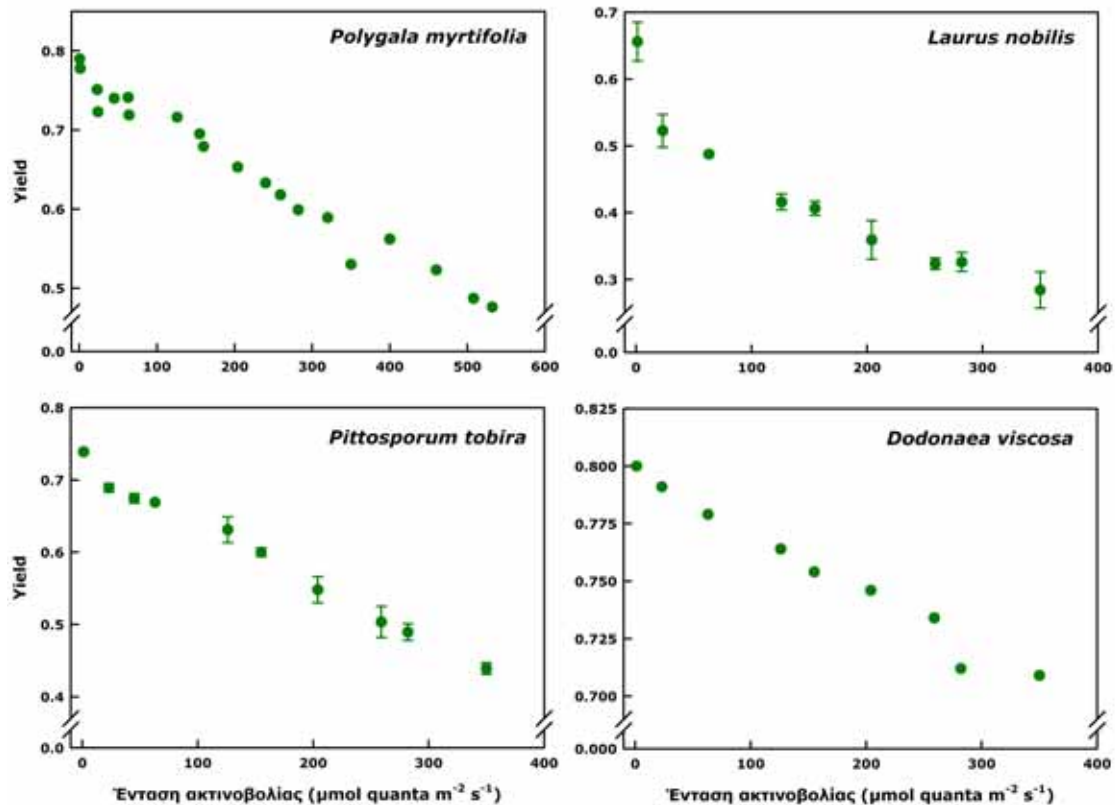
**Εικόνα 26.** Διακύμανση της έντασης ή περατότητα (% της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας) διερχόμενου φωτός (κόκκινη γραμμή) κατά μήκος μιας αντιπροσωπευτικής δειγματοληπτικής γραμμής (βλ. ένθετο εικόνας 24) όπως καταγράφεται από την αποασονική επιφάνεια άθικτου ώριμου φύλλου του είδους *Quercus coccifera*. Το φύλλο φωτίζεται από την προασονική επιφάνεια υπό γωνία 30°. Η μαύρη γραμμή παριστάνει την θεωρητικά αναμενόμενη διακύμανση της έντασης φωτός σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου αναφορικά με την διακύμανση της έντασης που μετράται υπό γωνία 90° για την ίδια δειγματοληπτική γραμμή (βλ. κείμενο).



**Εικόνα 27.** Διακύμανση του λόγου της πειραματικής προς την θεωρητικά αναμενόμενη τιμή της έντασης διερχόμενου φωτός κατά μήκος μιας αντιπροσωπευτικής δειγματοληπτικής γραμμής (βλ. ένθετο εικόνας 24) όπως καταγράφεται από την αποασονική επιφάνεια άθικτου ώριμου φύλλου του είδους *Quercus coccifera*. Το φύλλο φωτίζεται από την προασονική επιφάνεια υπό γωνία 60° (πορτοκαλί γραμμή) ή 30° (κόκκινη γραμμή). Η στικτή γραμμή υποδεικνύει την τιμή 100% του λόγου. Η διακύμανση του λόγου παρουσιάζεται μετά από εξομάλυνση με την τεχνική του κινούμενου μέσου όρου 10 τιμών.

## II. Μελέτη οπτικών ιδιοτήτων φύλλων μέσω φθορισμομετρίας χλωροφύλλης *in vivo*

Στην ενότητα αυτή παρουσιάζονται αποτελέσματα της μελέτης των οπτικών ιδιοτήτων των φύλλων μέσω φωτοχημικών παραμέτρων. Στα πειράματα της ενότητας αυτής μελετάται η διέλευση του φωτός μέσω του ελάσματος του φύλλου από την προσαξονική επιφάνεια προς το σπογγώδες παρέγχυμα. Η ένταση του φωτός στα κύτταρα του σπογγώδους παρεγχύματος εκτιμάται μέσω της φωτοχημικής απόδοσης του φωτοσυστήματος II (Yield), παράμετρος της οποίας η τιμή εξαρτάται από την ένταση της ακτινοβολίας η οποία προσπίπτει στους χλωροπλάστες από τους οποίους προέρχεται ο μετρούμενος φθορισμός. Ο επιλεγμένος προσανατολισμός, σύμφωνα με τον οποίο το φύλλο φωτίζεται από την προσαξονική και καταγράφεται ο φθορισμός από την αποσαξονική επιφάνεια του

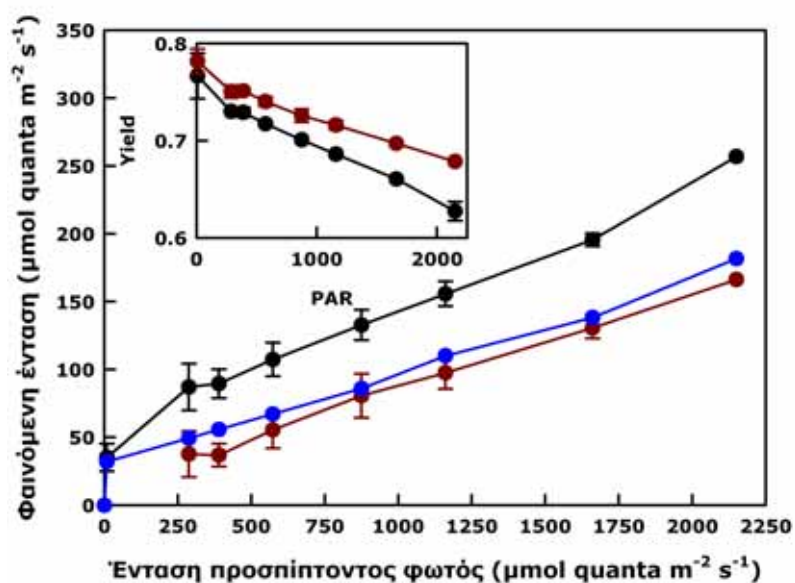


**Εικόνα 28.** Σχέση μεταξύ της έντασης πράσινου φωτός (σε  $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , προσπίπτοντος στην αποσαξονική επιφάνεια φύλλων) και φωτοχημικής απόδοσης του φωτοσυστήματος II (Yield) για τα είδη: *Polygala myrtifolia* (παρουσιάζονται δύο επαναλήψεις), *Laurus nobilis* (παρουσιάζονται οι μέσοι όροι δύο επαναλήψεων  $\pm$  τυπικό σφάλμα του μέσου), *Pittosporum tobira* (παρουσιάζονται οι μέσοι όροι δύο επαναλήψεων  $\pm$  τυπικό σφάλμα του μέσου) και *Dodonaea viscosa* (παρουσιάζεται μια επανάληψη).

## Αποτελέσματα

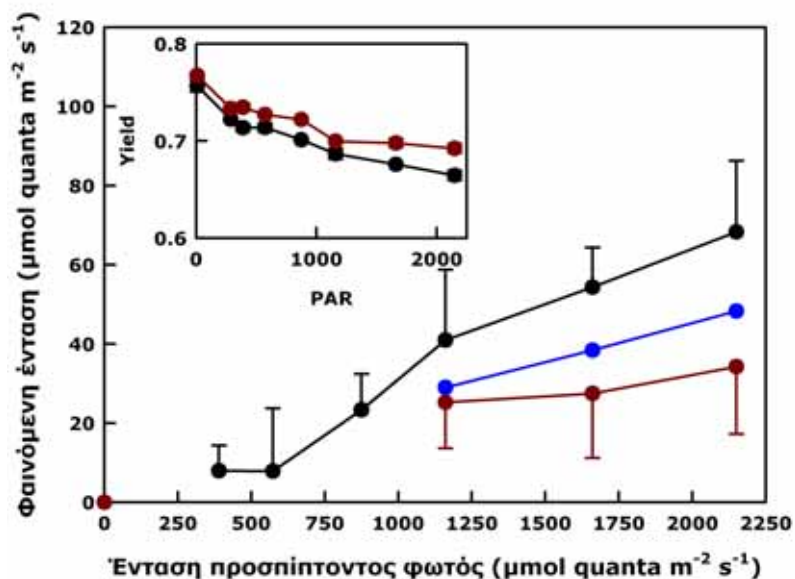
φύλλου, επιλέχθηκε τόσο λόγω του ότι είναι ο συνήθης προσανατολισμός με τον οποίο τα φύλλα εκτίθενται στο φυσικό ηλιακό φως όσο και διότι τα ιδιαίτερα ανατομικά χαρακτηριστικά των φύλλων που συμβάλουν στη διαμόρφωση των οπτικών τους ιδιοτήτων αφορούν στην διάδοση του φωτός με κατεύθυνση από την ανώτερη προς την κατώτερη στοιβάδα φωτοσυνθετικών κυττάρων.

Αρχικά εξετάστηκε η σχέση μεταξύ έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας και τιμών του Yield για τα φύλλα κάθε φυτικού είδους. Από τα πειράματα αυτά προέκυψε ότι και για τα τέσσερα είδη που επιλέχθηκαν υπάρχει έντονη σχέση μεταξύ των παραπάνω παραμέτρων (εικόνα 28). Για κάθε είδος επιλέχθηκε τελικά εκείνη η περιοχή τιμών η οποία αντιστοιχούσε στην γραμμική περιοχή απόκρισης του Yield από την ένταση της ακτινοβολίας. Για την κατασκευή των καμπυλών αναφοράς τα φύλλα φωτίστηκαν από την αποαξονική επιφάνεια με πράσινο φως διότι το διερχόμενο λευκό φως από την φωτιζόμενη προσαξονική επιφάνεια προς τα κύτταρα του σπογγώδους παρεγχύματος εμπλουτίζεται σε μήκη κύματος της πράσινης περιοχής λόγω απορρόφησης φωτονίων από τα μόρια των χλωροφυλλών των υπερκείμενων στρωμάτων.



**Εικόνα 29.** Φαινόμενη (εκτιμώμενη μέσω της φωτοχημικής απόδοσης του φωτοσυστήματος II για κάθε τιμή έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας, Yield, βλ. ένθετο) ένταση φωτός στο σπογγώδες παρέγχυμα φύλλων του φυτού *Polygala myrtifolia* συναρτήσει της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας και της γωνίας πρόσπτωσης ως προς την προσαξονική επιφάνεια (μαύρο: 90°, καφέ: 45°). Με μπλε χρώμα παριστάνονται οι θεωρητικά αναμενόμενες τιμές της έντασης για γωνία πρόσπτωσης 45° σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου αναφορικά με την ένταση στις 90°. Οι τιμές είναι μέσοι όροι δύο επαναλήψεων  $\pm$  τυπικό σφάλμα του μέσου.

Στο ένθετο διάγραμμα της εικόνας 29 παρουσιάζεται η αλλαγή της τιμής του Yield με την αύξηση της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας για δύο διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης στα φύλλα του φυτού *Polygala myrtifolia* (ομοβαρές). Μέσω των αλλαγών της παραμέτρου Yield και με βάση την καμπύλη αναφοράς της εικόνας 28 υπολογίστηκε η φαινόμενη ένταση του φωτός στα κύτταρα των κατώτερων στρωμάτων του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος. Σύμφωνα με τα αποτελέσματα, η ένταση του φωτός στα κατώτερα στρώματα αυξάνεται γραμμικά με την αύξηση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας. Ενδεικτικά, όταν η ένταση της κατακόρυφης προσπίπτουσας ακτινοβολίας ήταν ίση με το πλήρες ηλιακό φως, περίπου  $2000 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , η ένταση του φωτός στο σπογγώδες παρέγχυμα εκτιμήθηκε στην τάξη των  $240 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Αξίζει να σημειωθεί ότι η ένταση αυτή είναι πολύ χαμηλότερη της τιμής φωτοκορεσμού για τα φύλλα τα οποία έχουν αναπτυχθεί σε άπλετο ηλιακό φως. Επιπλέον, όταν η γωνία πρόσπτωσης της ακτινοβολίας είναι ίση με  $45^\circ$ , η εκτιμώμενη ένταση για την ίδια ένταση προσπίπτουσας μειώνεται στα επίπεδα των  $150 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$  περίπου (εικόνα 29). Στο φυτό αυτό, η μείωση της ακτινοβολίας στα κατώτερα στρώματα του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος λόγω αλλαγής της γωνίας



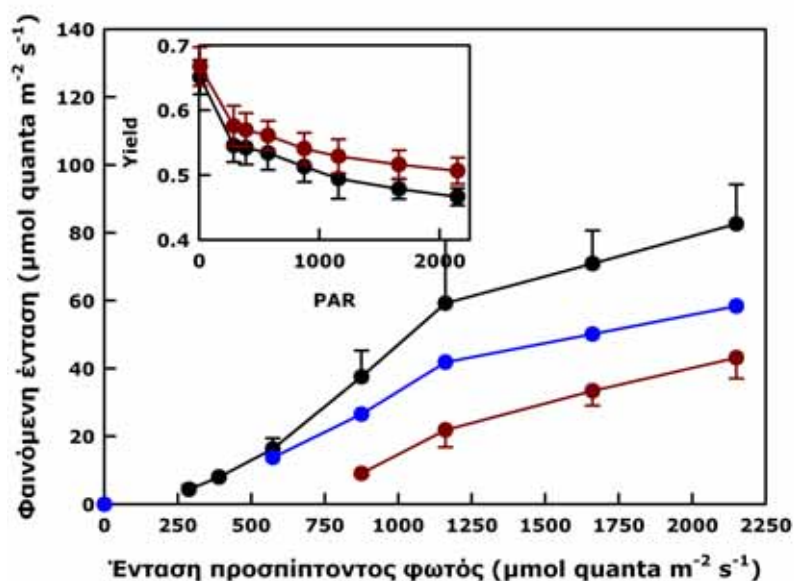
**Εικόνα 30.** Φαινόμενη (εκτιμώμενη μέσω της φωτοχημικής απόδοσης του φωτοσυστήματος II για κάθε τιμή έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας, Yield, βλ. ένθετο) ένταση φωτός στο σπογγώδες παρέγχυμα φύλλων του φυτού *Pittosporum tobira* συναρτήσει της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας και της γωνίας πρόσπτωσης ως προς την προσαξονική επιφάνεια (μαύρο:  $90^\circ$ , καφέ:  $45^\circ$ ). Με μπλε χρώμα παριστάνονται οι θεωρητικά αναμενόμενες τιμές της έντασης για γωνία πρόσπτωσης  $45^\circ$  σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου αναφορικά με την ένταση στις  $90^\circ$ . Οι τιμές είναι μέσοι όροι δύο επαναλήψεων ± τυπικό σφάλμα του μέσου.

## Αποτελέσματα

πρόσπτωσης από 90° σε 45° βρίσκεται κοντά στα θεωρητικά αναμενόμενα επίπεδα όπως αυτά προσδιορίζονται με τον κανόνα του ημιτόνου (εξίσωση I, βλ. μπλε σημεία εικόνας 29).

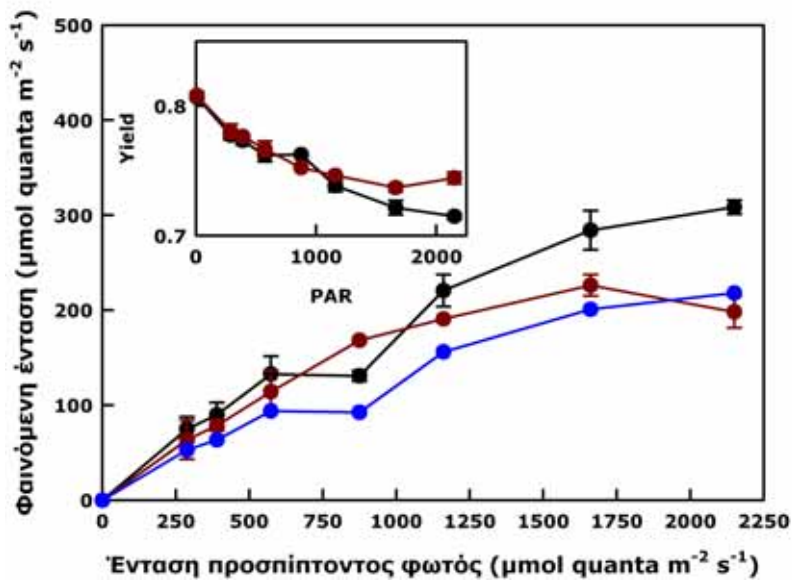
Ανάλογες μετρήσεις για τα ομοβαρή φύλλα του είδους *Pittosporum tobira* έδειξαν ότι η ένταση του φωτός στα κατώτερα φωτοσυνθετικά στρώματα βρίσκεται σε πολύ χαμηλότερα επίπεδα για δεδομένες εντάσεις προσπίπτουσας ακτινοβολίας. Το γεγονός αυτό πιθανότατα οφείλεται στο αυξημένο πάχος του ελάσματος των φύλλων του είδους αυτού συγκριτικά με το προηγούμενο αλλά ενδεχομένως και στην απουσία έντονων προεκτάσεων των δεσμικών κολεών. Επιπλέον, η μείωση της ακτινοβολίας στα κατώτερα στρώματα του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος λόγω αλλαγής της γωνίας πρόσπτωσης από 0° σε 45° είναι πιο έντονη και εμφανώς χαμηλότερη από την θεωρητικά αναμενόμενη σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου (εικόνα 30).

Ανάλογα αποτελέσματα ελήφθησαν από την μελέτη των φύλλων του ετεροβαρούς είδους *Laurus nobilis* (εικόνα 31). Ωστόσο, παρά την σημαντική μείωση της έντασης του φωτός στα κατώτερα στρώματα του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος και για τις δύο γωνίες πρόσπτωσης, οι τιμές εμφανίστηκαν υψηλότερες αυτών των φύλλων του ομοβαρούς είδους *Pittosporum tobira*.



**Εικόνα 31.** Φαινόμενη (εκτιμώμενη μέσω της φωτοχημικής απόδοσης του φωτοσυστήματος II για κάθε τιμή έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας, Yield, βλ. ένθετο) ένταση φωτός στο σπογγώδες παρέγχυμα φύλλων του φυτού *Laurus nobilis* συναρτήσει της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας και της γωνίας πρόσπτωσης ως προς την προσαξονική επιφάνεια (μαύρο: 90°, καφέ: 45°). Με μπλε χρώμα παριστάνονται οι θεωρητικά αναμενόμενες τιμές της έντασης για γωνία πρόσπτωσης 45° σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου αναφορικά με την ένταση στις 90°. Οι τιμές είναι μέσοι όροι δύο επαναλήψεων ± τυπικό σφάλμα του μέσου.



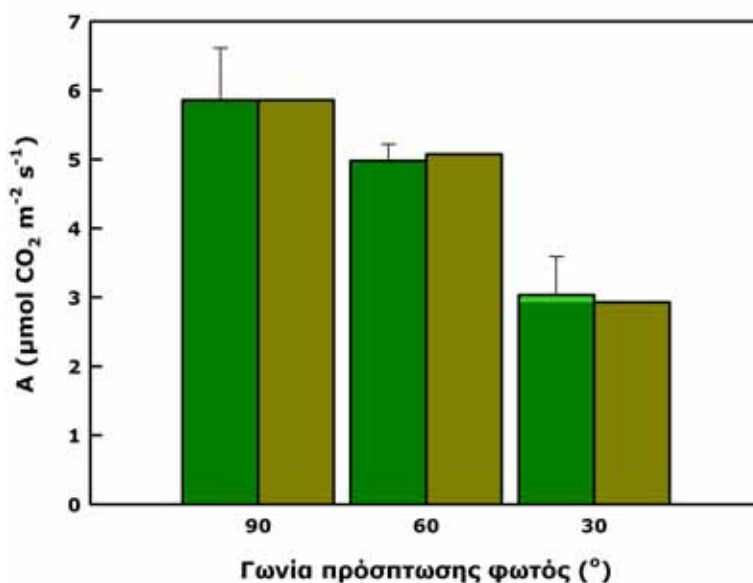


**Εικόνα 32.** Φαινόμενη (εκτιμώμενη μέσω της φωτοχημικής απόδοσης του φωτοσυστήματος II για κάθε τιμή έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας, Yield, βλ. ένθετο) ένταση φωτός στο σπογγώδες παρέγχυμα φύλλων του φυτού *Dodonaea viscosa* συναρτηθεί της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας και της γωνίας πρόσπτωσης ως προς την προσαξονική επιφάνεια (μαύρο: 90°, καφέ: 45°). Με μπλε χρώμα παριστάνονται οι θεωρητικά αναμενόμενες τιμές της έντασης για γωνία πρόσπτωσης 45° σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου αναφορικά με την ένταση στις 90°. Οι τιμές είναι μέσοι όροι δύο επαναλήψεων ± τυπικό σφάλμα του μέσου.

Εντελώς διαφορετική ήταν η συμπεριφορά των φύλλων του ετεροβαρούς είδους *Dodonaea viscosa* (εικόνα 32). Η περατότητα του προσπίπτοντος φωτός ήταν ιδιαίτερα υψηλή (περίπου στα επίπεδα των φύλλων του είδους *Polygala myrtifolia*). Ενδεικτικά, όταν η ένταση της κατακόρυφης προσπίπτουσας ακτινοβολίας ήταν ίση με το πλήρες ηλιακό φως, περίπου 2000  $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , η ένταση του φωτός στο σπογγώδες παρέγχυμα εκτιμήθηκε στην τάξη των 300  $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Ωστόσο, στο είδος αυτό η αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης από 90° σε 45° δεν συνοδεύτηκε από σημαντική μείωση της έντασης του φωτός στα κατώτερα στρώματα του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος. Κατά συνέπεια, οι εκτιμώμενες εντάσεις ήταν κατά πολύ υψηλότερες, σχεδόν σε όλες τις τιμές έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας, των θεωρητικά αναμενόμενων (εικόνα 32). Τα αποτελέσματα αυτά υποδεικνύουν ότι το πάχος του ελάσματος καθορίζει σε μεγάλο βαθμό την περατότητα του φωτός στα κατώτερα φωτοσυνθετικά στρώματα. Επιπλέον, παρέχονται ενδείξεις για τον ρόλο των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών στην διάδοση του φωτός στο εσωτερικό του ελάσματος των φύλλων καθώς και στην εκμετάλλευση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας υπό συνθήκες πλάγιου φωτισμού.

### III. Μελέτη της επίδρασης της γωνίας φωτισμού στο φωτοσυνθετικό ρυθμό

Σε μια τελευταία σειρά πειραμάτων μετρήθηκε η επίδραση της αλλαγής της γωνίας πρόσπτωσης στον φωτοσυνθετικό ρυθμό. Σε κάθε γωνία διαφορετική των 90°, ο φωτοσυνθετικός ρυθμός συγκρίθηκε με τον θεωρητικά αναμενόμενο σύμφωνα με την μείωση της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας λόγω αλλαγής της γωνίας σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου (εξίσωση I). Εδώ πρέπει να σημειωθεί ότι η ένταση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας ήταν χαμηλότερη της έντασης φωτοκορεσμού ώστε οι όποιες αλλαγές στον φωτοσυνθετικό ρυθμό να είναι αναλογικές με την μείωση της έντασης της ακτινοβολίας λόγω αλλαγής της γωνίας πρόσπτωσης.

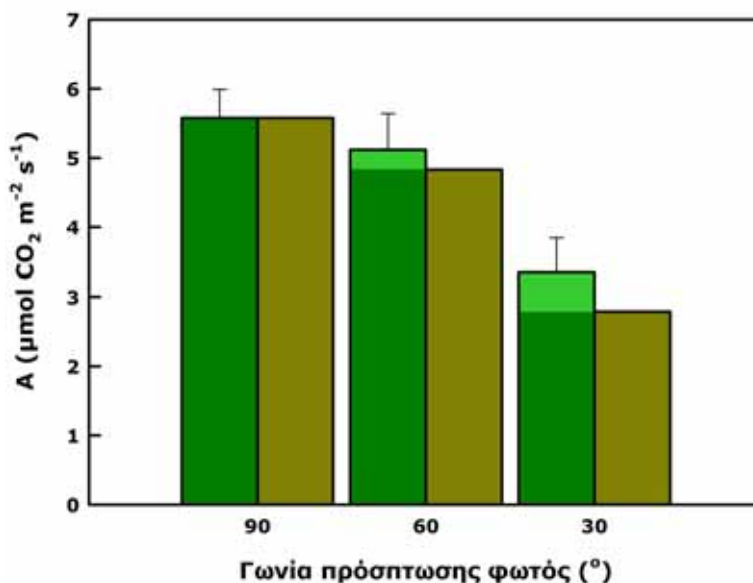


**Εικόνα 33.** Φωτοσυνθετικός ρυθμός φύλλων του φυτού *Ilex aquifolium* υπό κανονική συγκέντρωση CO<sub>2</sub> και μέτρια ένταση προσπίπτουσας ακτινοβολίας (295 μmol quanta m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) συναρτήσει της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός. Με ανοικτό πράσινο παρουσιάζονται οι πειραματικές τιμές (μέσοι όροι 3 επαναλήψεων ± τυπικό σφάλμα του μέσου) και με σκούρο πράσινο οι θεωρητικά αναμενόμενες τιμές σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου αναφορικά με τον φωτοσυνθετικό ρυθμό στις 90°. Με ανοικτό πράσινο χρώμα στις μετρήσεις των γωνιών 60° και 30° παριστάνεται το κλάσμα του φωτοσυνθετικού ρυθμού το οποίο υπερβαίνει το θεωρητικά αναμενόμενο.

Σύμφωνα με την εικόνα 33, η μελέτη του φωτοσυνθετικού ρυθμού των φύλλων του ομοβαρούς είδους *Ilex aquifolium* έδειξε ότι η αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης από 90° σε 60° και ακολούθως σε 30° συνοδεύτηκε από αισθητή πτώση του φωτοσυνθετικού ρυθμού. Η μείωση αυτή φαίνεται πως οφείλεται στην μείωση της φωτονιακής πυκνότητας λόγω αλλαγής της γωνίας πρόσπτωσης αφού

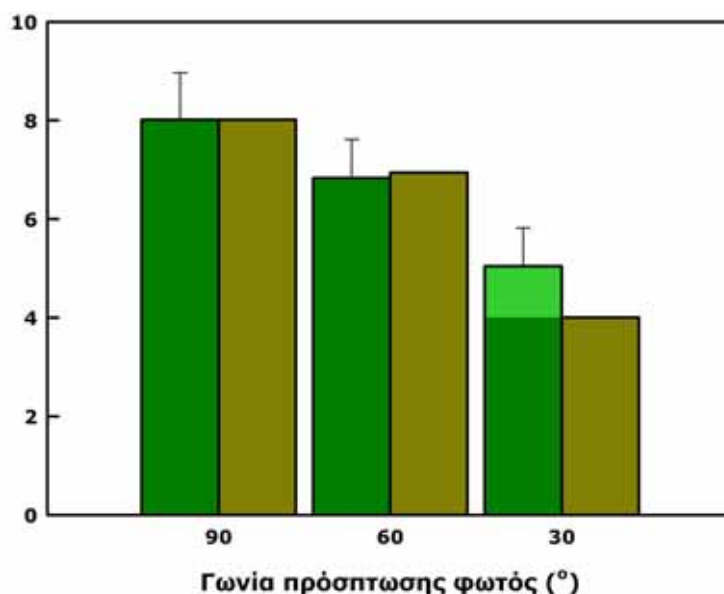


οι πειραματικές τιμές βρέθηκαν πολύ κοντά στις θεωρητικά αναμενόμενες σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου (εικόνα 33). Ανάλογη εικόνα έδωσε και η μελέτη των φύλλων του ομοβαρούς είδους *Ficus benjamin* με την διαφορά ότι οι τιμές του φωτοσυνθετικού ρυθμού υπό πλάγιο φωτισμό ήταν υψηλότερες των θεωρητικά αναμενόμενων, ειδικά στο φωτισμό υπό γωνία 30° (εικόνα 34). Παρόμοια, αν και με αναλογικά υψηλότερη τιμή πειραματικής φωτοσύνθεσης της θεωρητικά αναμενόμενης για την γωνία των 30°, ήταν και η αλλαγή του φωτοσυνθετικού ρυθμού στο ετεροβαρές είδος *Nerium oleander* λόγω αλλαγών στη γωνία πρόσπτωσης της ακτινοβολίας (εικόνα 35). Αντίθετα με τις προηγούμενες περιπτώσεις, η μελέτη του φωτοσυνθετικού ρυθμού των φύλλων του ομοβαρούς είδους *Ligustrum japonicum* (εικόνα 36) έδειξε εξαιρετικά υψηλές τιμές φωτοσύνθεσης υπό πλάγιο φωτισμό. Ουσιαστικά, η αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός δεν συνοδεύτηκε από μείωση του φωτοσυνθετικού ρυθμού συγκριτικά με αυτό των 90°. Ως εκ τούτου, οι πειραματικές τιμές ξεπέρασαν κατά πολύ την θεωρητικά αναμενόμενη τιμή φωτοσύνθεσης, ειδικά στην γωνία των 30° όπου η σχέση τους ήταν 2:1 περίπου. Το αποτέλεσμα αυτό είναι μη αναμενόμενο και πρέπει να επιβεβαιωθεί σε επόμενο πείραμα.

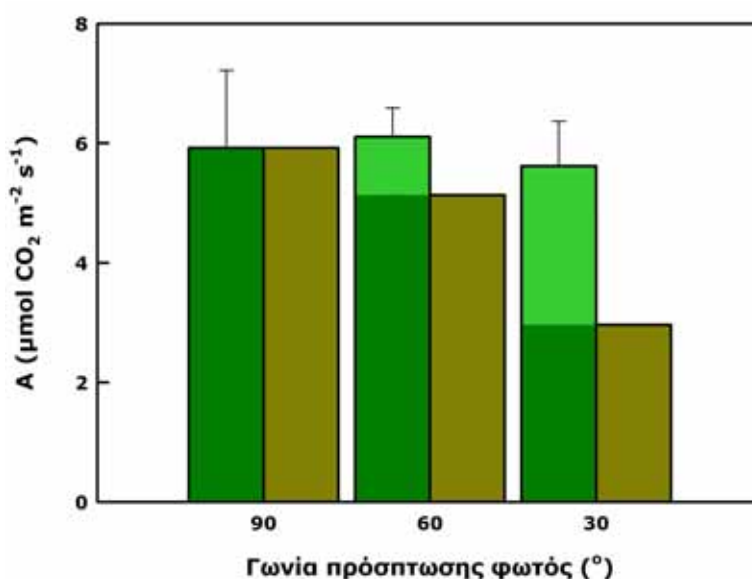


**Εικόνα 34.** Φωτοσυνθετικός ρυθμός φύλλων του φυτού *Ficus benjamin* υπό κανονική συγκέντρωση CO<sub>2</sub> και μέτρια ένταση προσπίπτουσας ακτινοβολίας (295 μmol quanta m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) συναρτήσει της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός. Με ανοικτό πράσινο παρουσιάζονται οι πειραματικές τιμές (μέσοι όροι 9 επαναλήψεων ± τυπικό σφάλμα του μέσου) και με σκούρο πράσινο οι θεωρητικά αναμενόμενες τιμές σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου αναφορικά με τον φωτοσυνθετικό ρυθμό στις 90°. Άλλες λεπτομέρειες όπως στην εικόνα 33.

## Αποτελέσματα

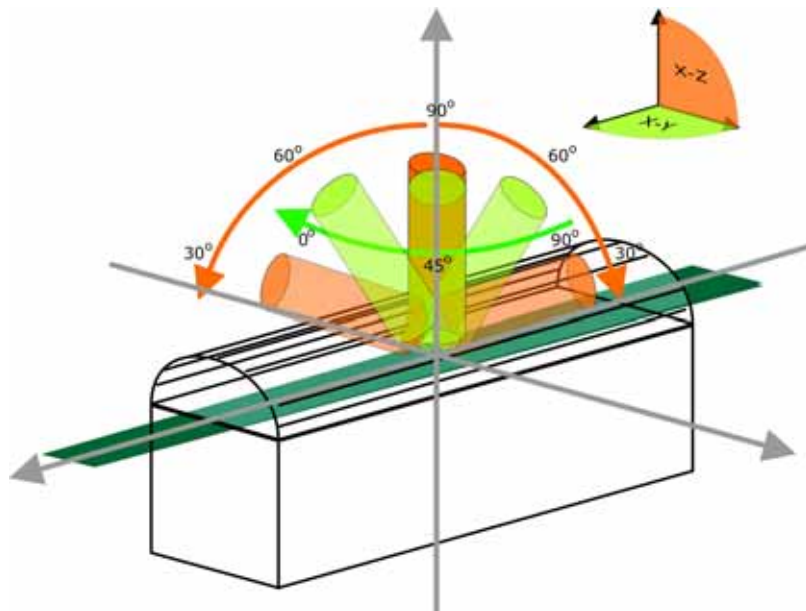


**Εικόνα 35.** Φωτοσυνθετικός ρυθμός φύλλων του φυτού *Nerium oleander* υπό κανονική συγκέντρωση CO<sub>2</sub> και μέτρια ένταση προσπίπτουσας ακτινοβολίας (295  $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) συναρτήσεως της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός. Με ανοικτό πράσινο παρουσιάζονται οι πειραματικές τιμές (μέσοι όροι 5 επαναλήψεων  $\pm$  τυπικό σφάλμα του μέσου) και με σκούρο πράσινο οι θεωρητικά αναμενόμενες τιμές σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου αναφορικά με τον φωτοσυνθετικό ρυθμό στις 90°. Άλλες λεπτομέρειες όπως στην εικόνα 33.



**Εικόνα 36.** Φωτοσυνθετικός ρυθμός φύλλων του φυτού *Ligustrum japonicum* υπό κανονική συγκέντρωση CO<sub>2</sub> και μέτρια ένταση προσπίπτουσας ακτινοβολίας (295  $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) συναρτήσεως της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός. Με ανοικτό πράσινο παρουσιάζονται οι πειραματικές τιμές (μέσοι όροι 6 επαναλήψεων  $\pm$  τυπικό σφάλμα του μέσου) και με σκούρο πράσινο οι θεωρητικά αναμενόμενες τιμές σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου αναφορικά με τον φωτοσυνθετικό ρυθμό στις 90°. Άλλες λεπτομέρειες όπως στην εικόνα 33.

Η μελέτη του φωτοσυνθετικού ρυθμού υπό πλάγιο φωτισμό στο είδος *Beaucarnea recurvata*, παράλληλα με την παραπάνω σειρά μετρήσεων, συνοδεύτηκε και από επιπλέον μετρήσεις που αφορούσαν στην ταυτόχρονη επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης της ακτινοβολίας ως προς το έλασμα (του επιπέδου που ορίζεται από τους άξονες X-Z) αλλά και ως προς την διεύθυνση των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών του φύλλου στον φωτοσυνθετικό ρυθμό (του επιπέδου που ορίζεται από τους άξονες X-Y). Οι μετρήσεις αυτές ήταν δυνατόν να διεξαχθούν ιδιαίτερα για το είδος αυτό καθώς είναι μονοκότυλο και οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες των φύλλων του είναι παράλληλες. Στην εικόνα 37 παρουσιάζονται σχηματικά οι διαμορφώσεις της πειραματικής διάταξης ώστε να διεξαχθούν ταυτόχρονα μετρήσεις για την επίδραση της αλλαγής της γωνίας φωτισμού ως προς τα δύο διαφορετικά επίπεδα.

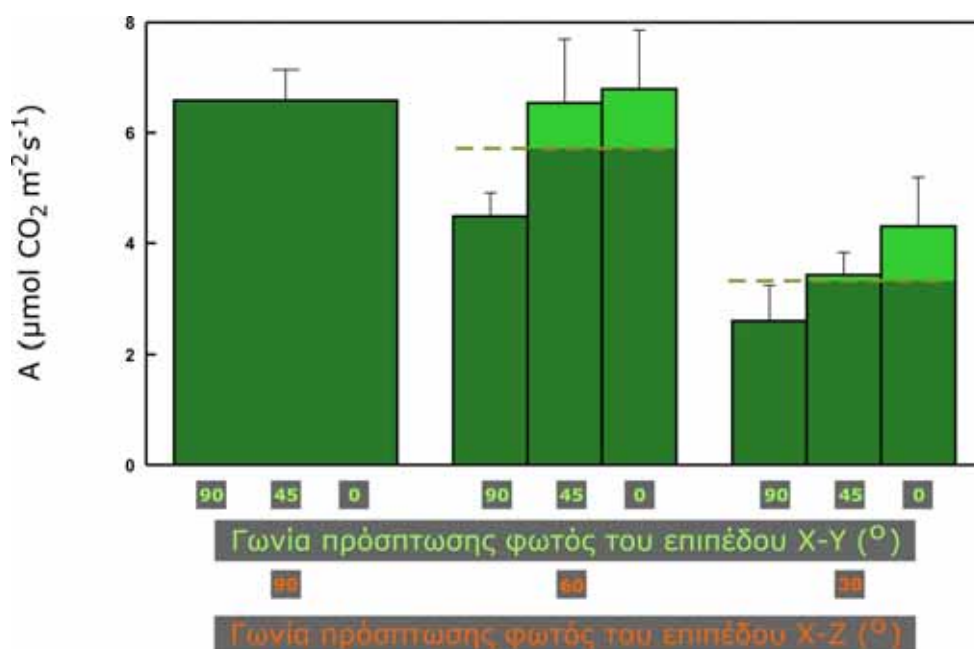


**Εικόνα 37.** Σχηματική αναπαράσταση των διαμορφώσεων της πειραματικής διάταξης μέσω αλλαγής στις γωνίες πρόσπτωσης του φωτός για την καταγραφή του φωτοσυνθετικού ρυθμού στα φύλλα του φυτού *Beaucarnea recurvata*. Με πορτοκαλί χρώμα παριστάνονται οι διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης του φωτός ως προς την επιφάνεια του φύλλου (90°, 60° και 30° στο επίπεδο που ορίζεται από τους άξονες X-Z) ενώ με πράσινο χρώμα οι διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης του φωτός ως προς τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών (90°: διεύθυνση φωτισμού κάθετα στις προεκτάσεις, 45° και 0°: παράλληλα με τις προεκτάσεις, στο επίπεδο που ορίζεται από τους άξονες X-Y). Κατά τις μετρήσεις, εφαρμόστηκαν όλοι οι συνδυασμοί των γωνιών των δύο διαφορετικών διευθύνσεων (βλ. Αποτελέσματα, εικόνα 38).

Στην εικόνα 38 παρουσιάζονται οι μετρήσεις του φωτοσυνθετικού ρυθμού για τις διαφορετικές γωνίες ταυτόχρονα ως προς τα δύο διαφορετικά επίπεδα. Η αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης από 90° σε 60° και περαιτέρω σε 30° (σειρές μετρήσεων υπό γωνία 90° του επιπέδου X-Y) συνοδεύτηκε από - αντίστοιχη της

## Αποτελέσματα

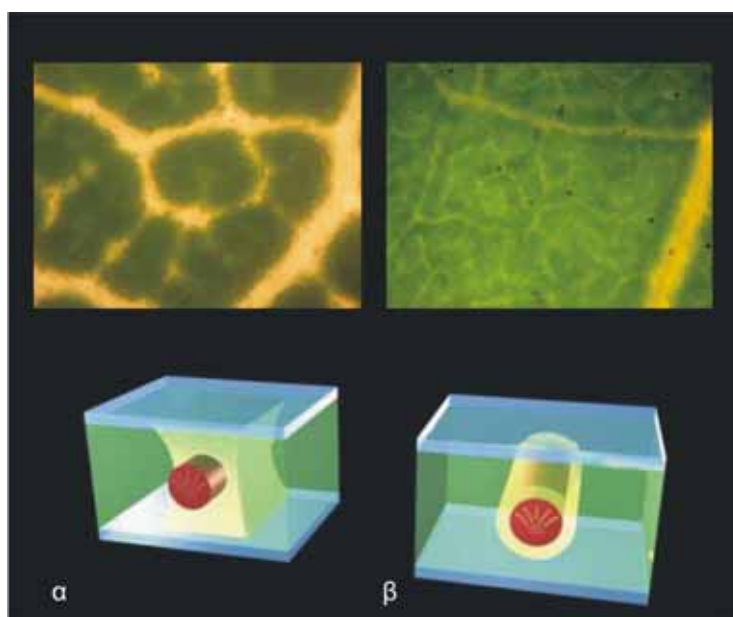
γωνίας - μείωση του φωτοσυνθετικού ρυθμού ο οποίος μετρήθηκε σε τιμές χαμηλότερες των θεωρητικά αναμενόμενων. Ωστόσο, όταν η γωνία ως προς τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών άλλαξε από 90° σε 45° και ακόμα περισσότερο σε 0°, η αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης από 90° σε 60° και περαιτέρω σε 30° συνοδεύτηκε από φωτοσυνθετικούς ρυθμούς των οποίων οι τιμές ήταν παρόμοιες ή υψηλότερες των θεωρητικά αναμενόμενων (εικόνα 38). Τα αποτελέσματα αυτά παρέχουν ισχυρές ενδείξεις ότι η ύπαρξη των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών συμβάλλει στην αξιοποίηση του πλάγιου φωτισμού. Αυτό γίνεται φανερό αν επισημανθεί ότι η μόνη διαφορά μεταξύ των διαφορετικών τιμών του φωτοσυνθετικού ρυθμού υπό γωνία 60° καθώς και η μόνη διαφορά μεταξύ των διαφορετικών τιμών του φωτοσυνθετικού ρυθμού υπό γωνία 30° της εικόνας 38 οφείλεται στην αλλαγή της γωνίας του φωτός ως προς την διεύθυνση των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών και όχι ως προς το επίπεδο του φύλλου.



**Εικόνα 38.** Φωτοσυνθετικός ρυθμός φύλλων του φυτού *Beaucarnea recurvata* υπό κανονική συγκέντρωση CO<sub>2</sub> και μέτρια ένταση προσπίπτουσας ακτινοβολίας (295 μmol quanta m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) συναρτήσει της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός για δύο διαφορετικές διευθύνσεις (πορτοκαλί κλίμακα: 90°, 60° και 30° ως προς την επιφάνεια του φύλλου, πράσινη κλίμακα: 90°, 45° και 0° ως προς τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών). Οι τιμές είναι μέσοι όροι 3-9 επαναλήψεων ± τυπικό σφάλμα του μέσου. Οι στικτές σκούρες γραμμές στις μετρήσεις των γωνιών 60° και 30° παριστάνουν τις θεωρητικά αναμενόμενες τιμές του φωτοσυνθετικού ρυθμού σύμφωνα με τον κανόνα του ημιτόνου αναφορικά με τον φωτοσυνθετικό ρυθμό στις 90°. Με ανοικτό πράσινο χρώμα στις μετρήσεις των γωνιών 60° και 30° παριστάνεται το κλάσμα του φωτοσυνθετικού ρυθμού το οποίο υπερβαίνει το θεωρητικά αναμενόμενο.

## Συζήτηση

Στην παρούσα εργασία μελετήθηκε η επίδραση του πλάγιου φωτισμού στο φωτεινό μικροπεριβάλλον και την φωτοσυνθετική λειτουργία φύλλων ομοβαρών και ετεροβαρών φυτικών ειδών. Τα ετεροβαρή φύλλα χαρακτηρίζονται από την ύπαρξη προεκτάσεων των δεσμικών κολεών οι οποίες ξεκινούν από τις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες και προβάλλουν συνήθως και προς τις δύο επιφάνειες του ελάσματος. Σε αντίθεση με τα ετεροβαρή, στα ομοβαρή φύλλα οι προεκτάσεις αυτές απουσιάζουν ή δεν είναι τόσο εκτεταμένες κατά την κατακόρυφη διεύθυνση ώστε να φτάνουν προς τις δύο επιφάνειες. Έτσι, τα ομοβαρή φύλλα εάν εξεταστούν με τη βοήθεια οπίσθιου φωτισμού φαίνονται ομοιογενή ενώ στα ετεροβαρή η ίδια εξέταση αποκαλύπτει το δίκτυο των ηθμαγγειωδών δεσμιδών ως ένα πλέγμα φωτεινών μονοπατιών καθώς οι δομές αυτές χαρακτηρίζονται από υψηλότερη περατότητα συγκριτικά με το μεσόφυλλο ενώ επιπλέον, λόγω απουσίας χρωστικών, το φως που διέρχεται είναι λευκό σε αντίθεση με το μεσόφυλλο από το οποίο διέρχεται πράσινο φως (εικόνα 39).



**Εικόνα 39.** Μικροφωτογραφία με διερχόμενο φως άθικτου φύλλου (πάνω) και σχηματική αναπαράσταση της διάταξης των ηθμαγγειωδών δεσμιδών και των δεσμικών κολεών σε ετεροβαρή (α) και ομοβαρή (β) φύλλα.

Σε προηγούμενες εργασίες διατυπώθηκε η υπόθεση ότι, πέραν άλλων ρόλων, οι προεκτάσεις των δεσμικών κολεών σχετίζονται με την φωτοσύνθεση καθώς λόγω των διακριτών οπτικών τους ιδιοτήτων συμβάλλουν στην μεταφορά φωτονίων στα κύτταρα του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος τα οποία βρίσκονται σε γειτνίαση με τις δομές αυτές. Η υπόθεση αυτή ενισχύθηκε από την παρατήρηση ότι πολλά φύλλα με αυξημένο πάχος ελάσματος είναι ετεροβαρή και προτάθηκε

## Συζήτηση

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

Στην παρούσα εργασία εξετάστηκε το πιθανό πλεονέκτημα των ετεροβαρών φύλλων για φωτοσύνθεση όταν το φως προσπίπτει στο έλασμα υπό γωνία. Σύμφωνα με την υπόθεση εργασίας, οι προεκτάσεις των δεσμικών κολεών συμβάλλουν στην διάδοση του πλάγιου φωτισμού στο μικροπεριβάλλον των φωτοσυνθετικών κυττάρων λόγω της ιδιότητά τους να προκαλούν πολλαπλές σκεδάσεις στα φωτόνια που μεταφέρουν. Το φαινόμενο αυτό οφείλεται στις πολλαπλές αλλαγές του δείκτη διάθλασης κατά μήκος της διαδρομής των φωτονίων λόγω συνεχούς εναλλαγής μεταξύ αέριας φάσης και κυτταρικών τοιχωμάτων ή και άλλων υλικών.

Η πειραματική προσέγγιση της υπόθεσης εργασίας κινήθηκε σε δύο άξονες. Ο πρώτος αφορούσε στη μελέτη των οπτικών ιδιοτήτων των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών υπό πλάγιο φωτισμό και υλοποιήθηκε μέσω μικροσκοπίας-ανάλυσης εικόνας και μέσω *in vivo* φθορισμομετρίας χλωροφύλλης για την εκτίμηση των παραμέτρων του φωτεινού μικροπεριβάλλοντος στο εσωτερικό του ελάσματος. Ο δεύτερος αφορούσε στην απευθείας μέτρηση του φωτοσυνθετικού ρυθμού μέσω ανταλλαγής αερίων υπό πλάγιο φωτισμό. Για τα πειράματα χρησιμοποιήθηκε μια ευρεία ποικιλία ομοβαρών και ετεροβαρών φύλλων.

Σύμφωνα με τα αποτελέσματα, η αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός από τις 90° του κάθετου φωτισμού επί της προσαξονικής (ανώτερης) επιφάνειας του ελάσματος είχε ως αποτέλεσμα την μείωση της έντασης της ακτινοβολίας που εξέρχεται από την αποαξονική (κατώτερη) επιφάνεια του ελάσματος. Είναι λογικό να συμπεράνουμε πως αντίστοιχη μείωση υφίσταται και η ένταση της ακτινοβολίας στο φωτεινό μικροπεριβάλλον των εσωτερικών φωτοσυνθετικών στρωμάτων του χλωροφυλλούχου παρεγχύματος. Σε όλες τις περιπτώσεις, η μείωση αυτή ήταν υψηλότερη του αναμενόμενου λόγω αλλαγής της γωνίας. Το φαινόμενο αυτό ενδεχομένως σχετίζεται με την αύξηση της ανακλαστικότητας του ελάσματος όταν δέχεται φωτισμό υπό γωνία (Yates, 1981; Jones, 1992). Ωστόσο, σε όλες σχεδόν τις περιπτώσεις, τα φύλλα εκμεταλλεύτηκαν καλύτερα τον πλάγιο φωτισμό υπό γωνία 30° από ότι υπό γωνία 60°. Μεταξύ ομοβαρών και ετεροβαρών φύλλων δεν

παρατηρήθηκαν σημαντικές διαφορές όσον αφορά στην ένταση της ακτινοβολίας που διέρχεται από την περιοχή του μεσοφύλλου. Ωστόσο, στα ετεροβαρή φύλλα, η μείωση της έντασης της διερχόμενης ακτινοβολίας ήταν υψηλότερη για τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών από ότι για το μεσόφυλλο. Το αποτέλεσμα αυτό σημαίνει πως ακόμα λιγότερο φως εξέρχεται του ελάσματος στην περιοχή των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών υποδηλώνοντας πως οι δομές αυτές ενδεχομένως λειτουργούν μεταφέροντας φως προς στο εσωτερικό φωτοσυνθετικό παρέγχυμα μέσω διαδοχικών σκεδάσεων. Καθώς, σχεδόν σε κάθε περίπτωση, ο εμπλουτισμός των εσωτερικών στρωμάτων του μεσοφύλλου σε φως ήταν καλύτερος σε μικρές γωνίες πρόσπτωσης, είναι πιθανόν ότι η μείωση της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός επιτείνει το φαινόμενο αυτό προς κέρδος των φωτοσυνθετικών κυττάρων που γειτνιάζουν με τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών.

Από την μελέτη του φωτεινού μικροπεριβάλλοντος των κυττάρων του μεσοφύλλου που γειτνιάζουν με τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών των ετεροβαρών φύλλων προέκυψε ότι αυτά επωφελούνται σε μεγάλο βαθμό από την μεταφορά φωτισμού μέσω των παραπάνω δομών. Είναι αξιοσημείωτο πως η βελτίωση του φωτεινού μικροπεριβάλλοντος των κυττάρων αυτών ήταν κατά αναλογία υψηλότερη στις μικρές γωνίες πρόσπτωσης από ότι στις μεγάλες, γεγονός που υποδηλώνει την σημασία του φαινομένου υπό συνθήκες πλάγιου φωτισμού. Το φαινόμενο αυτό διαπιστώθηκε στα φύλλα και των δύο ετεροβαρών φυτικών ειδών, ωστόσο στα φύλλα του είδους *Quercus coccifera* ήταν περισσότερο έντονο. Η παρατήρηση αυτή είναι σημαντική καθώς τα φύλλα του παραπάνω είδους διαθέτουν μεγάλο πάχος και εξαιρετικά υψηλό βαθμό ετεροβαρίας. Η λειτουργία αυτή των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών δεν είναι δυνατόν να διαπιστωθεί μέσω μετρήσεων σε επίπεδο διαμερίσματος μεσοφύλλου καθώς είναι γνωστό πως δεν επωφελούνται όλα τα κύτταρα ενός φωτοσυνθετικού διαμερίσματος από την μεταφορά φωτισμού (Karabourniotis et al., 2000), ωστόσο η βελτίωση του φωτεινού καθεστώτος ορισμένων φωτοσυνθετικών κυττάρων μπορεί να αντανakλά σε επίπεδο φωτοσυνθετικής λειτουργίας ανά μονάδα φυλλικής επιφάνειας. Επιπλέον, είναι απαραίτητο να διευκρινιστεί πως, επειδή ο φωτοσυνθετικός ρυθμός οφείλεται στον συνολικό πληθυσμό των φωτοσυνθετικών κυττάρων ανά μονάδα επιφάνειας φύλλου, η όποια βελτίωση επιτυγχάνεται μέσω μεταφοράς φωτισμού στα κύτταρα που εντοπίζονται στα εσωτερικά στρώματα του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος θα είναι τόσο πιο πιθανά μετρήσιμη σε επίπεδο φύλλου όσο λεπτότερο είναι το φύλλο και όσο πυκνότερο είναι το δίκτυο των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών. Αυτό διότι τότε ο πληθυσμός των

## Συζήτηση

φωτοσυνθετικών κυττάρων που γειτνιάζουν με τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών ως προς τον συνολικό αριθμό των φωτοσυνθετικών κυττάρων αυξάνεται.

Από τα παραπάνω γίνεται κατανοητό πως, πέρα από την ύπαρξη των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών, η επίδραση της αλλαγής της γωνίας της προσπίπτουσας ακτινοβολίας στη διαμόρφωση του φωτεινού μικροπεριβάλλοντος στα κύτταρα του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος και κατ' επέκταση και στον φωτοσυνθετικό ρυθμό σχετίζεται με το πάχος του φύλλου και τη συγκέντρωση των φωτοσυνθετικών χρωστικών ανά μονάδα επιφάνειας. Ειδικότερα, η επίδραση του πάχους του ελάσματος στην ένταση του φωτός στα κατώτερα χλωροφυλλούχα στρώματα όταν τα φύλλα φωτίζονται υπό γωνία γίνεται φανερή όταν εξετάσουμε ετεροβαρή φύλλα με λεπτό έλασμα όπως αυτά του είδους *Dodonaea viscosa*. Σύμφωνα με τα αποτελέσματα, η αλλαγή της γωνίας από 90° σε 45° δεν προκάλεσε μείωση στις απόλυτες τιμές έντασης φωτός στα κύτταρα του σπογγώδους παρεγχύματος όπως αυτές εκτιμήθηκαν μέσω *in vivo* φθορισμομετρίας χλωροφύλλης. Το αποτέλεσμα αυτό δεν υποδηλώνει απαραίτητα ότι μόνο τα λεπτά ετεροβαρή φύλλα επωφελούνται από τη μεταφορά φωτισμού μέσω των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών αλλά ότι ο οπτικός ρόλος των δομών αυτών υπό συνθήκες πλάγιου φωτισμού είναι περισσότερο εμφανής σε αυτά τα φύλλα συγκριτικά με πολύ παχύτερα φύλλα όπως αυτά του είδους *Laurus nobilis*. Αντίστοιχα, οι απόλυτες τιμές έντασης φωτός στα κύτταρα του σπογγώδους παρεγχύματος των ομοβαρών λεπτών φύλλων του είδους *Polygala myrtifolia* ήταν εγγύτερα στις θεωρητικά αναμενόμενες, λόγω αλλαγής της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός, συγκριτικά τις απόλυτες τιμές έντασης φωτός στα κύτταρα του σπογγώδους παρεγχύματος των ομοβαρών παχύτερων φύλλων του είδους *Pittosporum tobira*.

Η μελέτη του φωτοσυνθετικού ρυθμού υπό πλάγιο φωτισμό έδωσε αναμενόμενα αλλά και μη αναμενόμενα αποτελέσματα. Στις περισσότερες περιπτώσεις, οι τιμές του φωτοσυνθετικού ρυθμού βρέθηκαν πολύ κοντά στις θεωρητικά αναμενόμενες ενώ η όποια απόκλιση ήταν θετική υποδηλώνοντας της ύπαρξη κάποιου μηχανισμού μέσω του οποίου τα φύλλα αυξάνουν την φωτοσυλλεκτική απόδοση των φωτοσυνθετικών κυττάρων όταν ο φωτισμός είναι πλάγιος. Το φαινόμενο αυτό παρουσιάστηκε τόσο σε ομοβαρή (*Ficus benjamin* και *Ligustrum japonicum*) όσο και σε ετεροβαρή φύλλα (*Nerium oleander* και *Beaucarnea recurvata*). Αξιοσημείωτα, το φαινόμενο ήταν πάντα περισσότερο έντονο στον πλέον πλάγιο φωτισμό των 30° συγκριτικά με τον περισσότερο κάθετο φωτισμό των 60°. Ανάλογο συμπέρασμα για την κατά αναλογία υψηλότερη φωτοσυλλεκτική ικανότητα των ετεροβαρών φύλλων σε μικρές γωνίες πρόσπτωσης του φωτός προέκυψε και από την μελέτη των οπτικών ιδιοτήτων των



προεκτάσεων των δεσμικών κολεών μέσω μικροσκοπίας-ανάλυσης εικόνας. Είναι λοιπόν πιθανή η καλύτερη διάδοση του φωτός προς τα κύτταρα του μεσοφύλλου που γειτνιάζουν με τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών όταν η γωνία πρόσπτωσης μειώνεται. Το ενδεχόμενο αυτό θα μπορούσε να εξηγήσει και την εμφανώς μειωμένη, κατά αναλογία του προσπίπτοντος φωτός, περατότητα του φωτός από τις δομές αυτές υπό συνθήκες πλάγιου φωτισμού συγκριτικά με το κάθετα προσπίπτον φως. Τέλος, ασυνήθιστα υψηλή και μη αναμενόμενη σύμφωνα με τα υπόλοιπα αποτελέσματα αλλά και την υπόθεση εργασίας ήταν η φωτοσυνθετική απόδοση των ομοβαρών φύλλων του είδους *Ligustrum japonicum*. Είναι χαρακτηριστικό ότι οι τιμές του φωτοσυνθετικού ρυθμού, οι οποίες βρίσκονταν στα συνήθη επίπεδα αυτών που μετρήθηκαν και για τα υπόλοιπα φυτικά είδη, δεν επηρεάστηκαν από την αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός. Το αποτέλεσμα αυτό απαιτεί περαιτέρω μελέτη τόσο για την επαλήθευση της ορθότητάς του όσο και περαιτέρω για την εξήγησή του. Φαίνεται ωστόσο πιθανό ότι παρόλο που η ένταση φωτισμού που χρησιμοποιήθηκε θεωρείται μέτρια και μέσα στη γραμμική περιοχή απόκρισης της φωτοσυνθετικής ταχύτητας έναντι της έντασης της ακτινοβολίας, για το συγκεκριμένο φυτό αυτό δεν ισχύει. Επομένως σε πειράματα του είδους αυτού προαπαιτείται η κατασκευή καμπυλών έντασης φωτισμού-φωτοσυνθετικού ρυθμού, ώστε να επιλεγεί η κατάλληλη ένταση φωτισμού.

Από τη μελέτη της επίδρασης της αλλαγής της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός ως προς δύο επίπεδα στον φωτοσυνθετικό ρυθμό των φύλλων του είδους *Beaucarnea recurvata* προέκυψε ότι, πέρα από την επίδραση της αλλαγής της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός ως προς το επίπεδο του ελάσματος, σημαντική επίδραση έχει και η αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός ως προς τη διεύθυνση των δεσμιδών. Ενώ σε φύλλα δικότυλων φυτών η επίδραση αυτή δεν μπορεί να αξιολογηθεί καθώς διαθέτουν δεσμίδες με ποικίλο προσανατολισμό, σε φύλλα μονοκότυλων ειδών όπως το παραπάνω μπορεί να μελετηθεί με ευκολία. Σύμφωνα με τα αποτελέσματα, υψηλότερες τιμές φωτοσυνθετικού ρυθμού και συνεπώς καλύτερη φωτοσυλλεκτική ικανότητα καταγράφηκε όταν το φως προσέπιπε παράλληλα στις δεσμίδες παρά όταν προσέπιπε κάθετα. Ενδιάμεσες τιμές ελήφθησαν όταν το φως προσέπιπε υπό γωνία 45° ως προς τις δεσμίδες. Ως πιθανή εξήγηση για τα παραπάνω μπορεί να αποτελέσει το γεγονός ότι οι εξαιρετικά επιμήκεις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες του φυτού αυτού συμπεριφέρονται ως οπτικές ίνες οι οποίες παγιδεύουν και μεταφέρουν φωτόνια. Είναι γνωστό ότι η λειτουργία αυτή επιτελείται μόνο υπό την προϋπόθεση ότι η ακτίνα του προσπίπτοντος φωτισμού παρουσιάζει γωνία μικρότερη της γωνίας αποδοχής (acceptance angle) της οπτικής ίνας (Vogelman 1986; Vogelmann and Bjorn

## Συζήτηση

1984). Επομένως είναι λογικό ότι μαζική μεταφορά φωτονίων (κατά συνέπεια και αποτελεσματικότερος εμπλουτισμός του φωτεινού μικροπεριβάλλοντος στο μεσόφυλλο) επιτελείται αποτελεσματικότερα όταν η γωνία κλίσης της φωτεινής δέσμης είναι μικρή. Λόγω του συγκεκριμένου προσανατολισμού των ιστολογικών περιοχών των φύλλων, ο παράλληλος-πλάγιος φωτισμός έχει ως αποτέλεσμα καλύτερο φωτισμό των φωτοσυνθετικών κυττάρων είτε απευθείας είτε μέσω μεταφοράς από τις προεκτάσεις των δεσμικών κολεών συγκριτικά με τον κάθετο-πλάγιο φωτισμό (για την ίδια γωνία πρόσπτωσης).

Συμπερασματικά μπορεί να ειπωθεί πως η ύπαρξη των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών στα ετεροβαρή φύλλα συμβάλλει στις οπτικές τους ιδιότητες αναφορικά με την ικανότητα φωτοσυλλογής υπό συνθήκες πλάγιου φωτισμού. Το γεγονός θα πρέπει να είναι σημαντικό σε συνθήκες πεδίου, όπου σπανίως τα φύλλα δέχονται κάθετο φωτισμό ως προς το επίπεδο του ελάσματος αφενός μεν λόγω της ιδιαίτερης κλίσης του κάθε φύλλου και αφετέρου λόγω μετακίνησης του ήλιου ή του ίδιου του φύλλου λόγω αέρα. Γιαυτό το λόγο ενδεχομένως τα περισσότερα δένδρα διαθέτουν ετεροβαρή φύλλα (MacLendon 1992). Ταυτόχρονα με το λειτουργικό αυτό χαρακτηριστικό, άλλα χαρακτηριστικά του ελάσματος όπως το πάχος του και η συγκέντρωση των φωτοσυνθετικών χρωστικών ανά μονάδα επιφάνειας συμβάλλουν στην πιθανότητα απορρόφησης των φωτονίων και συνεπώς τροποποιούν τις οπτικές ιδιότητες των φύλλων. Τέτοια χαρακτηριστικά συνεπώς μπορεί να αυξάνουν ή να μειώνουν την συμβολή της ετεροβαρίας στην αξιοποίηση του πλάγιου φωτισμού σε επίπεδο φύλλου και θα πρέπει να συυπολογίζονται σε ανάλογες μελέτες.

## Βιβλιογραφία

- 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  $\Delta pH$  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., Shenoj, 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*. 4<sup>th</sup> 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.
- Jones, H.G. 1992. *Plants and Microclimate*, Cambridge University Press, New York, pp. 428.

## Βιβλιογραφία

- 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: 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 crassicaarpa*. *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.
- 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.

- 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 CO<sub>2</sub> fixation deep within leaves. *Plant Cell Physiology*, 39: 1020-1026.
- Taiz L. and Zeiger E. 1998. *Plant Physiology*. Sunderland: Sinauer Associates.
- 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.
- Αϊβαλάκης Γ., Καραμπουρνιώτης Γ. και Φασσέας Κ. 2005. Γενική Βοτανική. Εκδόσεις Έμβρυο. Αθήνα.
- Δροσοπουλος Ι. 1998. Φυσιολογία φυτών. Εκδόσεις Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών.
- Καραμπουρνιώτης, Γ.Α. 2003. Φυσιολογία Καταπονήσεων των Φυτών. Εκδόσεις Έμβρυο.
- Μανέτας Ι. 2005. Φυσιολογία φυτών. Εκδόσεις Ιών.





