

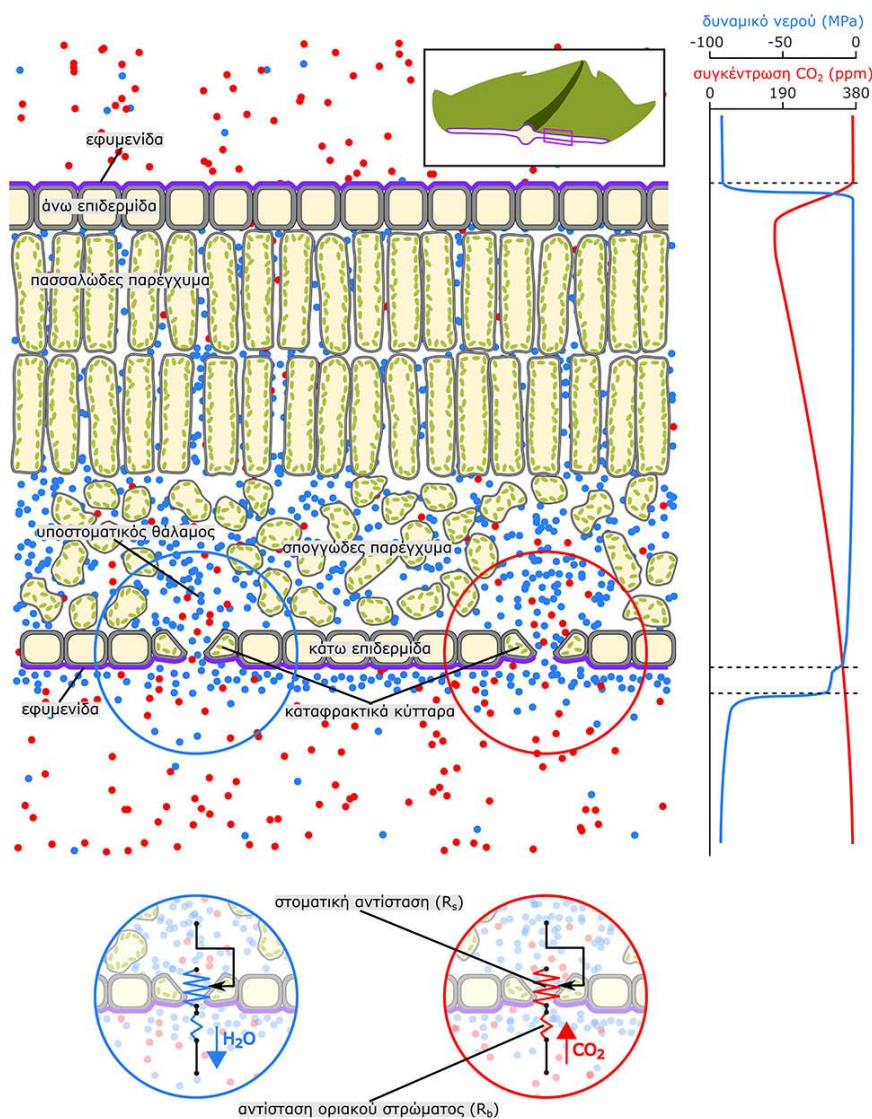
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3

Διαπνοή: Η αναπόφευκτη συνέπεια του εποικισμού της ξηράς

DRAFT

3.1. Η φωτοσύνθεση στο χερσαίο περιβάλλον προϋποθέτει απώλειες πολύτιμου νερού

Ένα συντριπτικό ποσοστό (90-95%) της νωπής μάζας των μη ξυλοποιημένων ιστών των περισσότερων καλλιεργούμενων φυτών αποτελείται από νερό. Το νερό αυτό προέρχεται από το έδαφος και μεταφέρεται προς τα υπέργεια όργανα μέσω της ρίζας και του βλαστού. Ωστόσο ένα σημαντικό ποσοστό (95% ή και περισσότερο) του νερού που μεταφέρεται από τη ρίζα δεν παραμένει στο φυτό, αλλά χάνεται με τη μορφή υδρατμών, κυρίως μέσω των στομάτων. Ένα φυτό αραβοσίτου για να συμπληρώσει το βιολογικό του κύκλο δαπανά περίπου 500 lt νερό, ωστόσο ένα ώριμο φυτό καλαμποκιού περιέχει μόνο 4-5 lt νερό. Η απώλεια νερού με τη μορφή υδρατμών, κυρίως από τα στόματα των φύλλων αναφέρεται ως **διαπνοή**. Οι απώλειες νερού και ο κίνδυνος αφυδάτωσης είναι γεγονότα συνυφασμένα με την διαβίωση των φυτών στη ξηρά. Η «αλόγιστη» αυτή σπατάλη νερού δεν είναι προϊόν ενός εξελικτικού λάθους αλλά η αναπόφευκτη συνέπεια της λειτουργίας της φωτοσύνθεσης στο ατμοσφαιρικό περιβάλλον της ξηράς (δηλ. σε μη υδατικό περιβάλλον). Αυτό συμβαίνει διότι το άνοιγμα των στομάτων είναι ο μόνος τρόπος εισόδου του CO₂ από την ατμόσφαιρα στο εσωτερικό του φύλλου με σκοπό την απρόσκοπτη λειτουργία της φωτοσύνθεσης (εικόνα 3.1.). Επομένως όσο πιο πολύ φωτοσυνθέτει ένα φυτό, τόσο εντονότερη διαπνοή παρατηρείται (εικόνα 3.2.B)

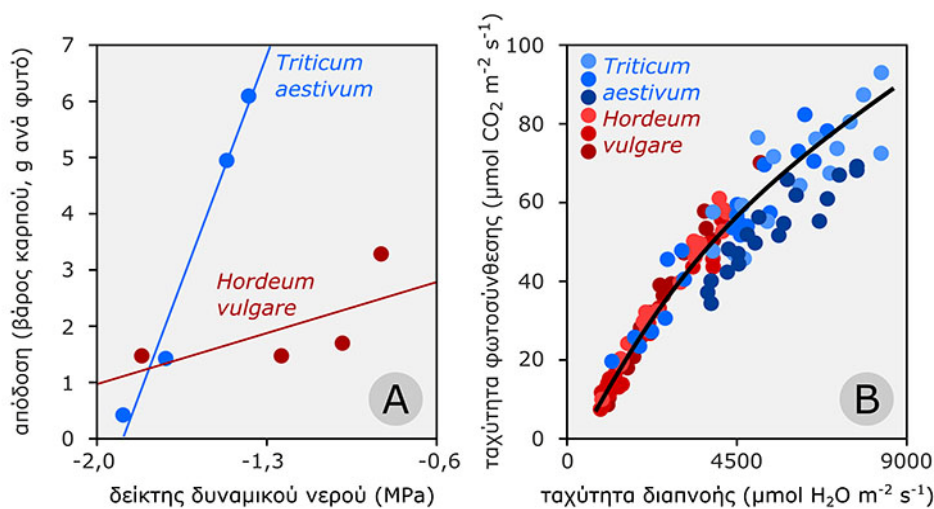


Εικόνα 3.1. Η διαβάθμιση στις συγκεντρώσεις των υδρατμών και του CO₂ μεταξύ του εσωτερικού ενός τυπικού υποστοματικού φύλλου και της ατμόσφαιρας. Οι κόκκινες κουκίδες αντιπροσωπεύουν το CO₂, οι μπλε τους υδρατμούς. Η ανταλλαγή των αερίων συμβαίνει μέσω των στομάτων το άνοιγμα των οποίων αποτελεί τη ρυθμιζόμενη αντίσταση που παρεμβάλλεται στη διάχυση των αερίων (λειτουργούν ως ένας ροοστάτης, κάτω μέρος της εικόνας). Σε σειρά με τη στοματική

αντίσταση λειτουργεί και η αντίσταση του οριακού στρώματος η οποία για δεδομένη ταχύτητα ανέμου είναι σταθερή (βλ. παρακάτω) Στο δεξί μέρος της εικόνας παρουσιάζεται η μεταβολή των συγκεντρώσεων των υδρατμών (μπλε γραμμή) και του CO_2 (κόκκινη γραμμή) στο εσωτερικό του φύλλου όταν αυτό έχει ανοικτά στόματα. Φαίνεται ότι στο εσωτερικό του φύλλου η ατμόσφαιρα είναι πάντα κορεσμένη σε υδρατμούς, ενώ η συγκέντρωση του CO_2 μειώνεται σε περιοχές του μεσοφύλλου που είναι μακριά από τα στόματα λόγω της φωτοσυνθετικής αφομοίωσης.

Λόγω της παράλληλης εξόδου υδρατμών και εισόδου CO_2 , τα φυτά αντιμετωπίζουν συνεχώς το παρακάτω δίλημμα: Να κρατήσουν ανοικτά στόματα ώστε να φωτοσυνθέτουν απρόσκοπτα, διακινδυνεύοντας να αφυδατωθούν λόγω των έντονων απωλειών νερού ή να κλείσουν τα στόματα προκειμένου να διαφυλάξουν το νερό, διακινδυνεύοντας να παρεμποδιστεί η ανάπτυξή τους λόγω αδυναμίας αφομοίωσης του CO_2 της ατμόσφαιρας; - Η απάντηση εξαρτάται από τις συνθήκες που επικρατούν και αποτελεί συγκερασμό μεταξύ των δύο αντίρροπων τάσεων (αφυδάτωση ή ανάπτυξη), αλλά πάντοτε η οικονομία νερού (δηλ. η επιβίωση) έχει προτεραιότητα. Μέσω της εξέλιξης κάθε φυτικό είδος ανέπτυξε μηχανισμούς προσαρμογής που του επιτρέπουν να δίδει τη κατάλληλη απάντηση, σε συμφωνία με το περιβάλλον στο οποίο εξαπλώνεται. Παράδειγμα αποτελούν τα φυτά που εξαπλώνονται σε άνυδρα περιβάλλοντα: Συνήθως χαρακτηρίζονται από περιορισμό των απωλειών νερού, αλλά και από αργούς ρυθμούς ανάπτυξης. Αντίστοιχα τα φυτά που εξαπλώνονται σε περιβάλλοντα με επάρκεια νερού χαρακτηρίζονται από έλλειψη οικονομίας (σπατάλη) νερού, αλλά και από ταχείς ρυθμούς ανάπτυξης.

Το δίλημμα οικονομία νερού ή φωτοσύνθεση ισχύει συνεχώς και για τις γεωργικές καλλιέργειες. Τα περισσότερα καλλιεργούμενα είδη έχουν προσαρμοστεί σε περιβάλλοντα με επάρκεια νερού αλλά συχνά η καλλιέργειά τους γίνεται σε περιβάλλοντα με ανεπάρκεια νερού ή εκτός της ευνοϊκής περιόδου του έτους. Για τους παραπάνω λόγους, η άρδευση αποτελεί το μέσο αύξησης της διαθεσιμότητας νερού για τα φυτά αυτά. Επίσης, η γεωργική πρακτική επιβάλλει την άρση του διλήμματος “οικονομία νερού ή φωτοσύνθεση” με σκοπό τη μεγιστοποίηση της φωτοσύνθεσης και συνεπώς της απόδοσης των καλλιεργειών. Οι αποδόσεις των καλλιεργειών που δεν αρδεύονται εξαρτώνται πλήρως από την επάρκεια νερού, αφού αυτός είναι ο περιοριστικός παράγοντας της απόδοσης (εικόνα 3.2.A). Δεν είναι επομένως τυχαίο το γεγονός ότι η άρδευση αποτελεί την πλέον πολυδάπανη από πλευράς χρήσης νερού δραστηριότητα του σύγχρονου ανθρώπου.



Εικόνα 3.2. Α. Η επάρκεια νερού, εφόσον οι άλλοι απαραίτητοι παράγοντες είναι επαρκείς, καθορίζει την αγροτική παραγωγή. Οι αποδόσεις του σιταριού και του κριθαριού συναρτίζονται του δυναμικού του νερού (δηλ. της υδατικής κατάστασης) των φυτών της καλλιέργειας. Αρνητικότερες τιμές του δείκτη δυναμικού του νερού υποδεικνύουν εντονότερη έλλειψη νερού. Στην εικόνα φαίνεται επίσης η διαφορά στην ανθεκτικότητα των δύο καλλιεργούμενων φυτών έναντι της έλλειψης νερού. Η απώλεια απόδοσης του κριθαριού (*H. vulgare*) από την έλλειψη νερού είναι σχετικά μικρή συγκριτικά με αυτή του σιταριού (*T. aestivum*), ωστόσο σε επάρκεια νερού παραμένει επίσης χαμηλότερη. **Β.** Συσχέτιση μεταξύ της ταχύτητας διαπνοής και της ταχύτητας φωτοσύνθεσης για τρεις διαφορετικούς γονότυπους κριθαριού και τρεις γονότυπους σιταριού. Οι διαφορές μεταξύ γονοτύπων είναι σχετικά μικρές υποδεικνύοντας άμεση αλληλεξάρτηση των δύο λειτουργιών ανεξαρτήτως είδους ή ποικιλίας. Η εικόνα αυτή δίδει επίσης ένα μέτρο της ανταλλαγής των αερίων, δηλ. για κάθε mole CO_2 που αφομοιώνεται απαιτείται η δαπάνη πολλαπλάσιων mole νερού. Π. Μπρέστα «Σχέσεις δομής λειτουργίας κατά τον εγκλιματισμό διαφορετικών γονοτύπων κριθαριού (*Hordeum vulgare* L.) σε παρατεταμένη υδατική καταπόνηση», διδακτορική διατριβή.

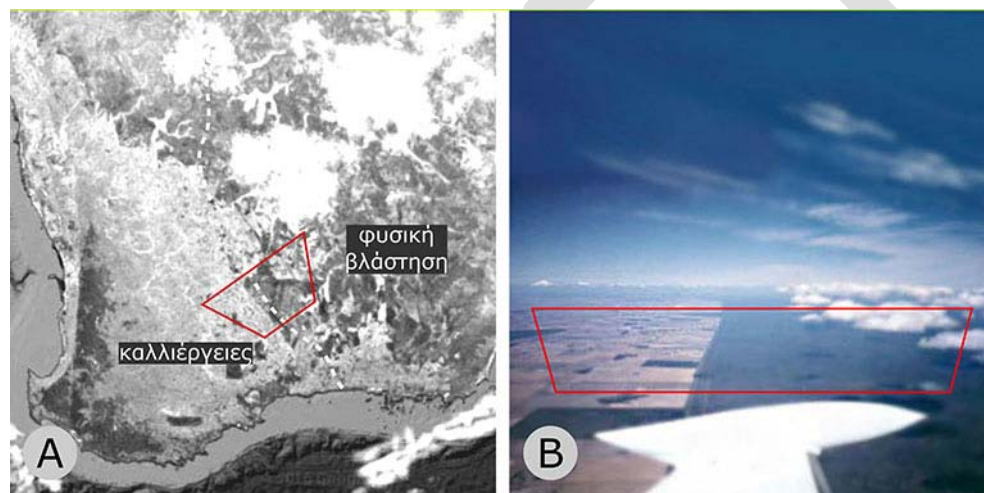
3.2. Το νερό που χάνεται μέσω της διαπνοής αναπληρώνεται από τη ρίζα μέσω του διαπνευστικού ρεύματος.

Οι απώλειες νερού μέσω της διαπνοής σε πλανητικό επίπεδο είναι τεράστιες και επηρεάζουν σημαντικά τον κύκλο του νερού. Η ετήσια βροχόπτωση στον πλανήτη υπολογίζεται σε 110×10^{15} kg, ενώ μόνο η διαπνοή των τροπικών δασών υπολογίζεται σε 32×10^{15} kg ανά έτος. Η συνολική διαπνοή της βλάστησης του πλανήτη υπολογίζεται ότι επιστρέφει στην ατμόσφαιρα το 40% περίπου της συνολικής βροχόπτωσης (εικόνα 3.2).

Η διαπνοή δεν πρέπει να αντιμετωπίζεται αποκλειστικά ως μία διαδικασία που επιφέρει απώλειες νερού και κίνδυνο αφυδάτωσης, διότι μέσω αυτής εκτελούνται δύο ζωτικής σημασίας λειτουργίες:

α. Η εξάτμιση νερού μέσω της διαπνοής προκαλεί ψύξη των φύλλων, διότι ένα μέρος της ενέργειας ακτινοβολίας που προσπίπτει στο φύλλο χρησιμοποιείται για τη μετατροπή του νερού από υγρό σε αέριο (βλ. επίσης Κεφ.1). Το φαινόμενο αυτό παίζει καθοριστικό ρόλο για την επιβίωση των φυτών σε θερμά κλίματα.

β. Η συνεχής αναπλήρωση του διαπνεόμενου νερού από το έδαφος δημιουργεί μια συνεχή ροή νερού δια μέσου των αγγείων του ξύλου με κατεύθυνση από τη ρίζα προς τα φύλλα που ονομάζεται **διαπνευστικό ρεύμα**. Η ύπαρξη διαπνευστικού ρεύματος είναι αναγκαία διότι τροφοδοτεί το φυτό με τα απαραίτητα θρεπτικά στοιχεία τα οποία μεταφέρονται ως αραιό διάλυμα του λεγόμενου ανιόντος χυμού.



Εικόνα 3.2. Οι συνέπειες της εκχέρωσης των δασών και της αντικατάστασής τους από καλλιέργειες. Α. Δορυφορική εικόνα περιοχής της ΝΔ Αυστραλίας στην οποία φαίνεται καθαρά η διάκριση μεταξύ φυσικής βλάστησης και καλλιέργειών. Β. Εικόνα της ίδιας περιοχής από αεροπλάνο. Η συσσώρευση νεφών εντοπίζεται μόνο πάνω από τη περιοχή με τη φυσική βλάστηση.

4.3. Ερωτήματα που πρέπει να απαντηθούν προκειμένου να γίνει κατανοητή η λειτουργία της διαπνοής

Με ποιον τρόπο μετακινείται το νερό στο φυτικό σώμα;

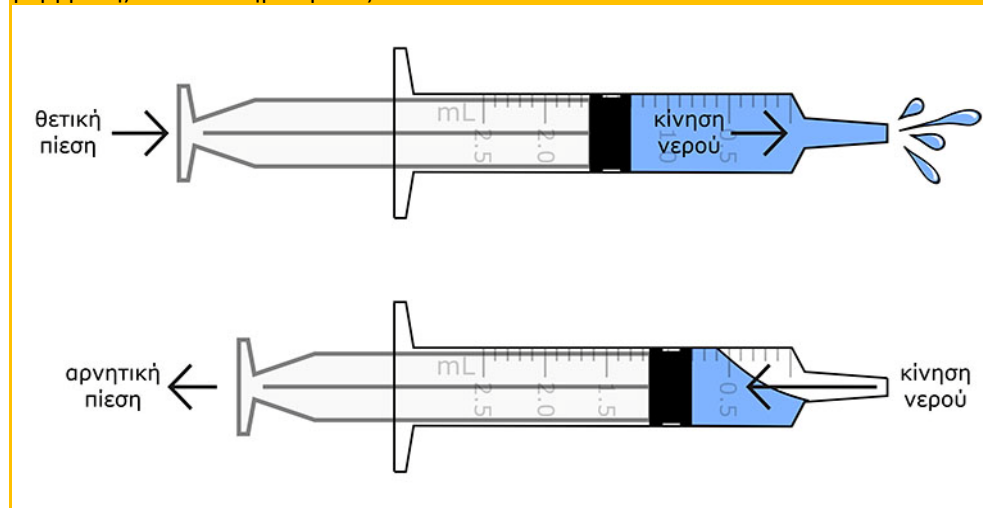
Από την ίδια την εμπειρία, το νερό μπορεί να κινηθεί λόγω υψομετρικής διαφοράς (για παράδειγμα το νερό που κυλά στα ρυάκια), λόγω άσκησης θετικής ή αρνητικής πίεσης (παράδειγμα το νερό που μεταφέρεται με αντλίες) ή λόγω διαφοράς συγκέντρωσης (παράδειγμα το νερό υπό μορφή υδρατμών που διαχέεται στην ατμόσφαιρα). Ο πρώτος μηχανισμός, επηρεάζει την κίνηση του νερού σε σημαντικό βαθμό μόνο στην περίπτωση πολύ υψηλών δένδρων και δεν θα μας απασχολήσει. Η κίνηση μορίων νερού μεταξύ φύλλου και ατμόσφαιρας είναι μια κλασική περίπτωση διάχυσης αερίων και οφείλεται στη διαφορά συγκέντρωσης (μερικής πίεσης) ατμών (υδρατμών) μεταξύ του εσωτερικού χώρου του φύλλου και του περιβάλλοντος.

Είναι σκόπιμο στο σημείο αυτό να διακρίνουμε δύο είδη κίνησης του νερού μέσα στο φυτό: Την κίνηση από κύτταρο σε κύτταρο (κίνηση σε μικρές αποστάσεις) και την κίνηση σε μεγάλες αποστάσεις (βλ. ---).

α. Η κίνηση του νερού σε μεγάλες αποστάσεις μέσα στο φυτικό σώμα συμβαίνει λόγω άσκησης θετικής ή αρνητικής πίεσης και αναφέρεται ως μαζική ροή. Εάν παρατεθεί ως παράδειγμα μια σύριγγα, η κίνηση του νερού σε αυτήν μπορεί να συμβεί με δύο τρόπους: Είτε ασκώντας θετική

πίεση στο έμβολο, οπότε το νερό θα κινηθεί προς τα έξω, είτε ασκώντας αρνητική πίεση (τάση) αποσύροντας το έμβολο, οπότε το νερό θα αναρροφηθεί προς τα μέσα (εικόνα 3.3). Η κίνηση του νερού σε μεγάλες αποστάσεις στο φυτικό σώμα συμβαίνει και με τους δύο αυτούς τρόπους (βλ παρακάτω, βλ. επίσης -----).

β. Η κίνηση σε μικρές αποστάσεις αφορά διακυτταρική κίνηση ή κίνηση μεταξύ εδαφικού διαλύματος και κυττάρων της ρίζας και πραγματοποιείται λόγω διαφοράς συγκέντρωσης των διαλυμένων ουσιών. Η μετακίνηση νερού μεταξύ κυττάρων πραγματοποιείται διότι τα φυτικά κύτταρα χαρακτηρίζονται από δομές που ευνοούν την εμφάνιση **όσμωσης**. Οι δομές αυτές είναι το χυμοτόπιο (που αποτελεί τη δεξαμενή νερού), το κυτταρικό τοίχωμα (που είναι σχετικά άκαμπτο) και οι μεμβράνες που περικλείουν το χυμοτόπιο (τονοπλάστης) και τον πρωτοπλάστη (κυτταρική μεμβράνη) που είναι ημιπερατές.



Εικόνα 3.3. Το νερό σε μια σύριγγα μπορεί να μετακινηθεί ασκώντας με το έμβολο είτε θετική, είτε αρνητική πίεση. Και στις δύο περιπτώσεις η κίνηση του νερού αφορά στο μηχανισμό της μαζικής ροής.

Τ είναι όσμωση;

Η όσμωση αποτελεί μια ειδική περίπτωση διάχυσης, όχι των διαλυμένων συστατικών, αλλά των μορίων του διαλύτη (δηλ. του νερού). Ορίζεται ως η κίνηση των μορίων του νερού δια μέσου μιας **ημιπερατής** μεμβράνης η οποία δεν επιτρέπει τη διέλευση των διαλυμένων στο νερό ουσιών. Η σύγχρονη εξήγηση του φαινομένου της όσμωσης θεωρεί ότι οι πόροι που διαθέτει η μεμβράνη επιτρέπουν τη διέλευση των μορίων του νερού αλλά την ίδια στιγμή απωθούν τα μόρια της διαλυμένης ουσίας με αποτέλεσμα αυτά να παραμένουν σε απόσταση από την μεμβράνη (εικόνα 3.4.). Η απωθητική αυτή δράση εξαπλώνεται και στα μόρια του διαλύτη (δηλ. του νερού). Η συμπεριφορά αυτή εξηγείται από το γεγονός ότι το μόριο του νερού συμπεριφέρεται ως δίπολο (βλ....) που αλληλεπιδρά με τα μόρια μιας διαλυμένης ουσίας. Όταν υπάρχουν διαφορετικές συγκεντρώσεις της διαλυμένης ουσίας μεταξύ των δύο πλευρών της μεμβράνης, η ισχυρότερη απώθηση των μορίων του νερού στην πλευρά με τη μεγαλύτερη συγκέντρωση διαλυμένης ουσίας αναγκάζει το νερό να κινηθεί διαμέσου των πόρων προς αυτή την πλευρά με μεγαλύτερη ταχύτητα από ότι προς την αντίθετη κατεύθυνση (εικόνα 3.4). Η δυνατότητα μετακίνησης του νερού μέσω μιας ημιπερατής μεμβράνης καθορίζεται από τη παράμετρο που ονομάζεται **οσμωτικό δυναμικό διαλύματος**, Ψ_s . Όπως φαίνεται στην εξίσωση 3.1, σε μια δεδομένη θερμοκρασία το οσμωτικό δυναμικό ενός διαλύματος εξαρτάται αποκλειστικά από τη συγκέντρωση των διαλυμένων ουσιών.

$$\Psi_s = -\Sigma c R T$$

Εξίσωση 3.1.

Όπου

Σc , το άθροισμα των μοριακών συγκεντρώσεων των επί μέρους διαλυμένων ουσιών

R , η σταθερά των αερίων

T , η θερμοκρασία

Το οσμωτικό δυναμικό παίρνει τιμές από 0 (του καθαρού νερού) έως και αρνητικές (σε διαλύματα) και έχει διαστάσεις πίεσης. Συνήθως ως μονάδα πίεσης χρησιμοποιείται το MPa (Mega Pascal). $1 \text{ MPa} = 9.87 \text{ At} = 10 \text{ bar}$. Το νερό κινείται από υψηλά οσμωτικά δυναμικά (χαμηλότερη συγκέντρωση

διαλυμένων ουσιών) προς χαμηλά οσμωτικά δυναμικά (υψηλότερη συγκέντρωση διαλυμένων ουσιών). Π.χ. σε δύο διαλύματα που διαχωρίζονται μεταξύ τους με ημιπερατή μεμβράνη και με τιμές οσμωτικού δυναμικού

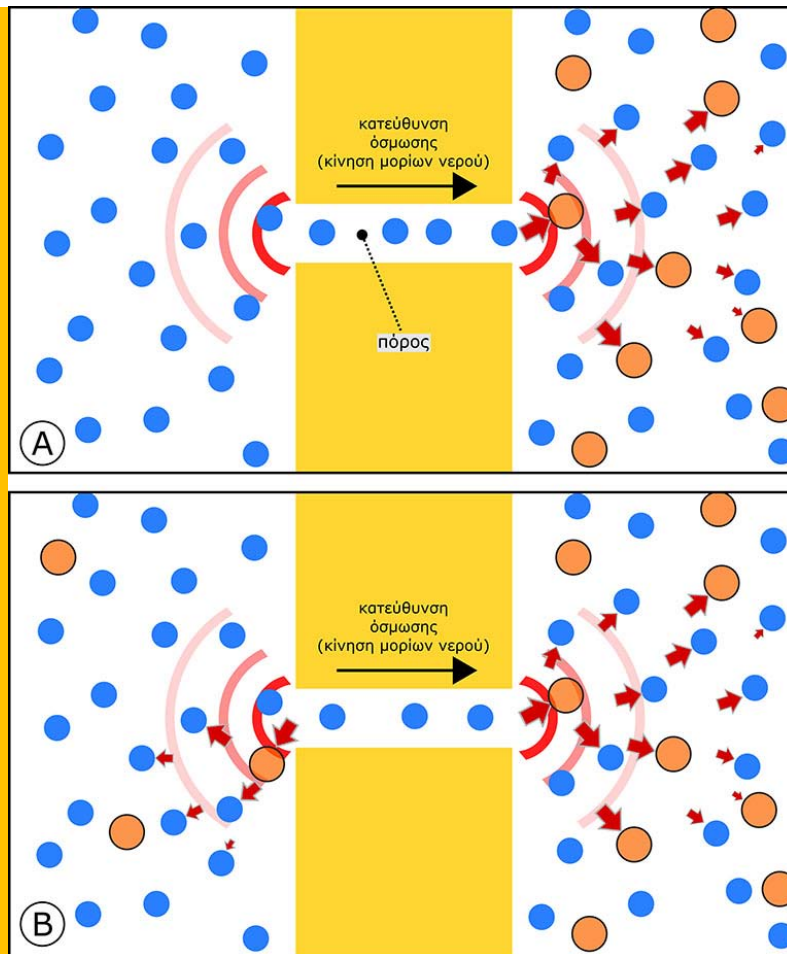
Ψ_s διαλύματος A = -1 MPa

Ψ_s διαλύματος B = -2 MPa

Το νερό θα μετακινηθεί από το διάλυμα A προς το διάλυμα B, αφού $-1 > -2$.

Το φαινόμενο της όσμωσης μπορεί να παρατηρηθεί σε κατάλληλη πειραματική διάταξη που ονομάζεται **οσμώμετρο** και παρουσιάζεται διαγραμματικά στην εικόνα 3.5. Ένας κυρτός σωλήνας διαχωρίζεται σε δύο διαμερίσματα μέσω μιας ημιπερατής μεμβράνης, η οποία επιτρέπει τη διέλευση των μορίων του διαλύτη (νερού) και όχι των διαλυμένων συστατικών (π.χ των μορίων ενός σακχάρου). Στο αριστερό διαμέρισμα του σωλήνα τοποθετείται καθαρός διαλύτης, ενώ στο δεξιό διάλυμα σακχάρου. Ο διαλύτης θα κινηθεί από το αριστερό διαμέρισμα στο δεξί, λόγω διαφοράς οσμωτικού δυναμικού (A). Η κίνηση αυτή του διαλύτη θα προκαλέσει άνοδο της στάθμης του δεξιού και πτώση της στάθμης του αριστερού διαμερίσματος του δοχείου. Εξίσωση της στάθμης των δύο διαμερισμάτων μπορεί να επιτευχθεί εφαρμόζοντας πίεση, μέσω ενός εμβόλου, στο δεξί διαμέρισμα του σωλήνα (B). Η πίεση αυτή ονομάζεται **οσμωτική πίεση**, συμβολίζεται ως π και έχει την ίδια τιμή με το οσμωτικό δυναμικό του διαλύματος του δεξιού διαμερίσματος, αλλά με αντίθετο πρόσημο (+). Ας σημειωθεί ότι με την εφαρμογή πίεσης επέρχεται ισορροπία όσον αφορά στη μετακίνηση των μορίων του διαλύτη μεταξύ των διαμερισμάτων, παρά το γεγονός ότι οι συγκεντρώσεις σε αυτά παραμένουν διαφορετικές.

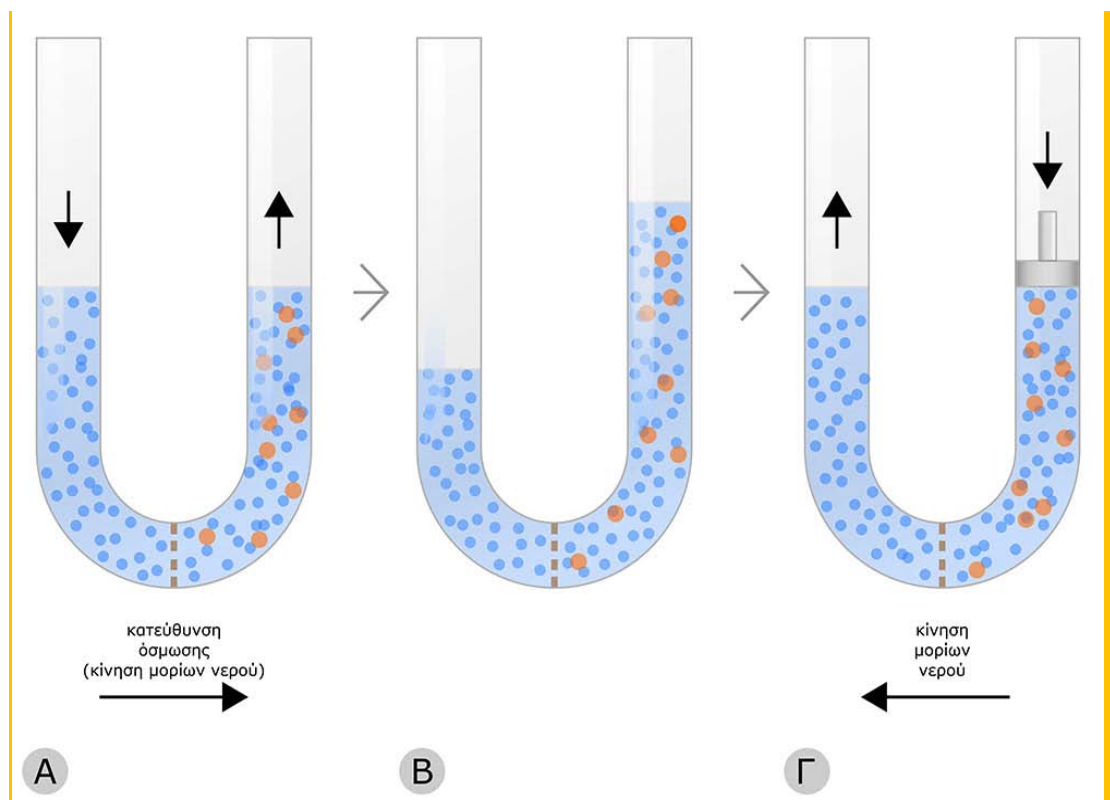
Σύμφωνα με τα παραπάνω, το οσμωτικό δυναμικό μπορεί να υπολογιστεί μέσω της εξίσωσης 3.2 και αποτελεί ένα μέτρο της δυνατότητας μετακίνησης του νερού μεταξύ δύο διαλυμάτων που διαχωρίζονται με ημιπερατή μεμβράνη, ενώ η οσμωτική πίεση αποτελεί ένα πραγματικό μέγεθος το οποίο μπορεί να μετρηθεί μόνο κάτω από τις πειραματικές συνθήκες που παρουσιάζονται στην εικόνα 3.5. Οποσδήποτε όμως, ανεξαρτήτως του τρόπου υπολογισμού ή μέτρησης, τα δύο μεγέθη είναι ίσα και αντίθετα σε πρόσημο για κάθε διάλυμα.



Εικόνα 3.4. Ο μηχανισμός της όσμωσης μεταξύ καθαρού νερού και διαλύματος (A) ή μεταξύ διαλυμάτων διαφορετικής συγκέντρωσης μιας διαλυμένης ουσίας (B). Οι πόροι μιας ημιπερατής μεμβράνης (ένας από τους οποίους φαίνεται στο σχήμα) απωθούν τα μόρια της διαλυμένης ουσίας (πορτοκαλί κύκλοι) όταν αυτά προσεγγίζουν την περιοχή απώθησης (ροζ ημικύκλια). Παρόλο που η απωθητική δύναμη ασκείται μόνο στα μόρια της διαλυμένης ουσίας, αυτή μεταφέρεται και στα μόρια του νερού λόγω διαμοριακών αλληλεπιδράσεων (κόκκινα βέλη). Το αποτέλεσμα είναι η απώθηση και των μορίων του νερού η οποία μειώνει την ταχύτητα με την οποία τα μόρια του νερού διασχίζουν τον πόρο. Τελικά, η όσμωση προκύπτει ως η διαφορά στο ρυθμό κίνησης του νερού διαμέσου του πόρου μεταξύ των δύο κατευθύνσεων. Στο (B), το φαινόμενο της απώθησης συμβαίνει και στις δύο πλευρές της μεμβράνης με διαφορετική, ωστόσο, ένταση (τροποποιημένο από Kramer and Myers 2013).

Όσμωση: Η κίνηση των μορίων του νερού δια μέσου μιας ημιπερατής μεμβράνης η οποία δεν επιτρέπει τη διέλευση των διαλυμένων στο νερό ουσιών

Ημιπερατή μεμβράνη: Μια μεμβράνη η οποία επιτρέπει την ελεύθερη διέλευση ορισμένων ουσιών, ενώ δεν επιτρέπει τη διέλευση άλλων. Στη περίπτωση της όσμωσης η ημιπερατή μεμβράνη επιτρέπει τη διέλευση των μορίων του νερού και όχι των διαλυμένων σε αυτό ουσιών.



Εικόνα 3.5. Η μετακίνηση των μορίων του διαλύτη μέσω μιας ημιπερατής μεμβράνης και η λειτουργία του τυπικού οσμώμετρου. **A.** Το αριστερό διαμέρισμα περιέχει καθαρό διαλύτη (νερό), ενώ το δεξί τη διαλυμένη ουσία. Εμφανίζεται κίνηση των μορίων του διαλύτη από το αριστερό στο δεξί διαμέρισμα. **B.** Η κίνηση των μορίων νερού προκαλεί άνοδο της στάθμης στο δεξί διαμέρισμα και την εμφάνιση υδροστατικής πίεσης. **Γ.** Για να επέλθει ισορροπία στο σύστημα θα πρέπει να εφαρμοστεί πίεση από το έμβολο.

Μπορεί η κίνηση του νερού στα φυτικά κύτταρα να ερμηνευτεί μόνο με το ωσμωτικό δυναμικό;

Όχι, η έννοια του οσμωτικού δυναμικού περιγράφει και προβλέπει τη μετακίνηση των μορίων του διαλύτη σε οσμωτικά φαινόμενα μεταξύ **ελεύθερων διαλυμάτων**, δηλ. διαλυμάτων στα οποία δεν εξασκείται πίεση. Ωστόσο σε περιπτώσεις στις οποίες εισέρχεται και η παράμετρος της πίεσης, το οσμωτικό δυναμικό από μόνο του αδυνατεί να εξηγήσει τη συμπεριφορά των μορίων του διαλύτη. Στο παράδειγμα της **εικόνας 3.5.Γ**, τα μόρια του διαλύτη δεν εισέρχονται στο δεξί διαμέρισμα, παρά το γεγονός ότι το οσμωτικό δυναμικό του αριστερού διαμερίσματος είναι ανώτερο αυτού του δεξιού διαμερίσματος. Αυτό συμβαίνει διότι ασκείται πίεση στο δεξί διαμέρισμα μέσω του εμβόλου. Προκειμένου να ερμηνευτεί η συμπεριφορά του νερού στις περιπτώσεις αυτές, καθιερώθηκε η έννοια του **δυναμικού του νερού**, που συμβολίζεται ως Ψ_w . Το δυναμικό του νερού δίδει το μέτρο για τη δυνατότητα μετακίνησης του νερού μέσω μιας ημιπερατής μεμβράνης όταν υπεισέρχεται και η παράμετρος της πίεσης και υπολογίζεται μέσω της εξίσωσης

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p$$

Εξίσωση 3.2.

Όπου

Ψ_w , δυναμικό νερού

Ψ_s , οσμωτικό δυναμικό

Ψ_p , δυναμικό πίεσης.

Το δυναμικό του νερού ενός διαλύματος, εκτός από τη συγκέντρωση των διαλυμένων ουσιών και την πίεση που ασκείται σε αυτό, επηρεάζεται και από άλλους παράγοντες, δηλ. η εξίσωση 3.2 περιλαμβάνει και άλλες παραμέτρους, οι οποίες συνήθως δεν λαμβάνονται υπόψη σε οσμωτικά φαινόμενα που συμβαίνουν σε φυτικά κύτταρα επειδή δεν επηρεάζουν σημαντικά την τιμή του δυναμικού του νερού (όπως η διαφορά υψόμετρου που αναφέρθηκε προηγουμένως). Το δυναμικό του νερού παίρνει τιμές από 0 (του καθαρού νερού) έως και αρνητικές (σε διαλύματα), και έχει διαστάσεις πίεσης. Όπως και στη περίπτωση του οσμωτικού δυναμικού, το νερό κινείται από υψηλά προς χαμηλά δυναμικά. Στην περίπτωση της **εικόνας 3.5.Β** στην **κατάσταση ισορροπίας** δεν συμβαίνει μετακίνηση των μορίων νερού, επομένως τα δυναμικά του νερού των δύο διαμερισμάτων είναι ίσα:

$$[\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p]_{\text{αριστερού διαμερίσματος}} = [\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p]_{\text{δεξιού διαμερίσματος}}$$

Στο αριστερό διαμέρισμα το Ψ_s εξ ορισμού ισούται με 0 (οσμωτικό δυναμικό του καθαρού νερού) και το Ψ_p ισούται πάλι με 0, διότι δεν εφαρμόζεται πίεση (ελεύθερο διάλυμα). Επομένως

$$\begin{aligned} [\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p]_{\text{δεξιού διαμερίσματος}} &= 0, \\ \text{ή } [\Psi_s + \Psi_p]_{\text{δεξιού διαμερίσματος}} &= 0, \text{ ή} \\ [\Psi_p]_{\text{δεξιού διαμερίσματος}} &= - [\Psi_s]_{\text{δεξιού διαμερίσματος}} \end{aligned}$$

Όμως η τιμή του οσμωτικού δυναμικού, αλλά με αντίθετο πρόσημο, ισοδυναμεί με την οσμωτική πίεση. Επομένως το δυναμικό πίεσης Ψ_p (δηλ. ουσιαστικά η πίεση που ασκείται λόγω υψομετρικής διαφοράς) του δεξιού διαμερίσματος ισούται με την οσμωτική πίεση:

$$\Psi_p = - \Psi_s = \pi$$

Στην περίπτωση της εικόνας 3.5.Γ επίσης δεν συμβαίνει μετακίνηση των μορίων νερού. Συνεπώς και εδώ τα δυναμικά του νερού των δύο διαμερισμάτων είναι ίσα:

$$[\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p]_{\text{αριστερού διαμερίσματος}} = [\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p]_{\text{δεξιού διαμερίσματος}}$$

Εργαζόμενοι όπως παραπάνω καταλήγουμε ξανά στην ισότητα:

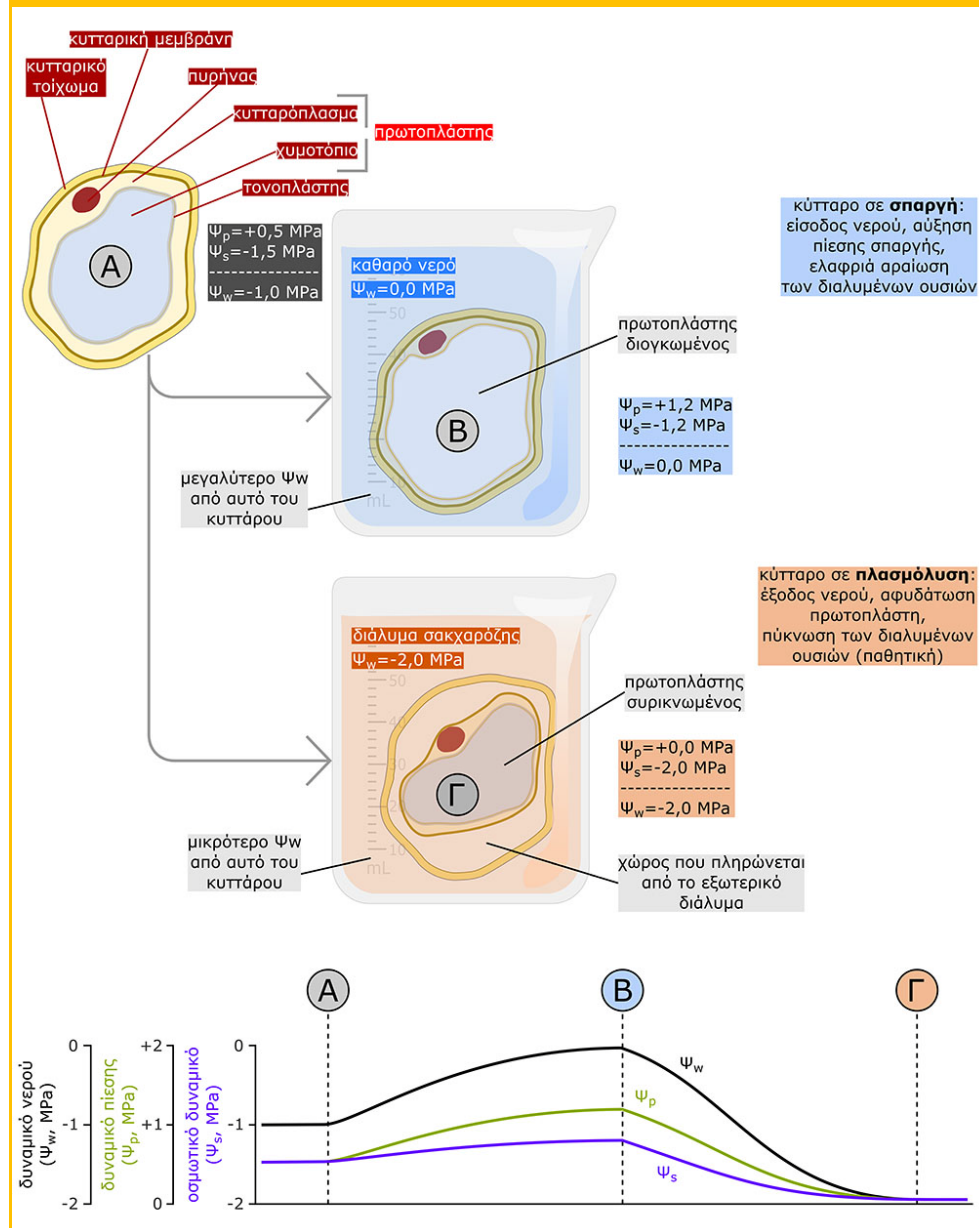
$$\Psi_p = - \Psi_s = \pi$$

Η μόνη διαφορά είναι ότι στην περίπτωση Β η πίεση οφείλεται στην υψομετρική διαφορά λόγω ανόδου της στάθμης στο δεξί διαμέρισμα του οσμωμέτρου ενώ στην περίπτωση Γ η πίεση ασκείται μέσω του εμβόλου.

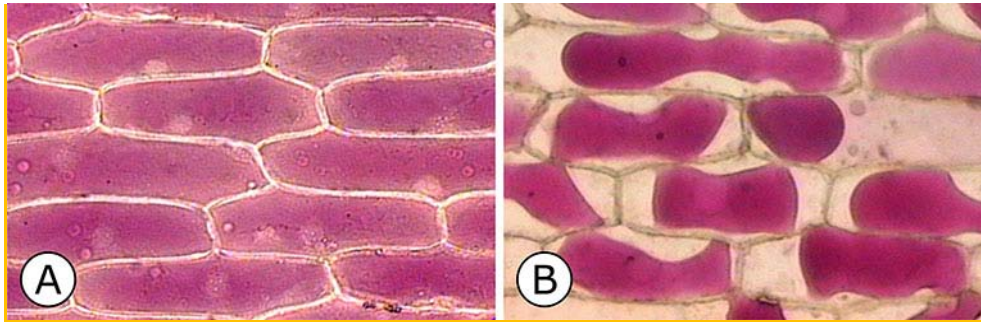
Για να ασκηθεί πίεση και να μετακινηθεί το νερό, τα κύτταρα πρέπει να συμπεριφέρονται ως οσμώμετρα. Αληθεύει αυτό:

Πράγματι, η δομή των φυτικών κυττάρων είναι κατάλληλη ώστε αυτά να συμπεριφέρονται ως τυπικά οσμώμετρα. Η κυτταρική μεμβράνη που περιβάλλει το κυτόπλασμα, ο τονοπλάστης που περιβάλλει το χυμοτόπιο και οι μεμβράνες που περιβάλλουν τα οργανίδια συμπεριφέρονται ως ημιπερατές μεμβράνες οι οποίες επιτρέπουν την ελεύθερη μετακίνηση των μορίων νερού, αλλά παρεμποδίζουν την ελεύθερη μετακίνηση των υπόλοιπων συστατικών που βρίσκονται διαλυμένα στο νερό. Η σχετικά ανεμπόδιστη κίνηση των μορίων νερού διαμέσου των μεμβρανών συμβαίνει για τρεις κυρίως λόγους: **α.** Το μόριο του νερού είναι μικρού μεγέθους **β.** Το μόριο δεν διαθέτει ισχυρά φορτία και **γ.** Οι μεμβράνες διαθέτουν ειδικές πρωτεΐνες οι οποίες σχηματίζουν ουσιαστικά κανάλια ελεύθερης διέλευσης μορίων νερού. Οι πρωτεΐνες αυτές ονομάζονται **υδατοπορίνες**. Από την άλλη πλευρά το κυτταρικό τοίχωμα που περιβάλλει την κυτταρική μεμβράνη χαρακτηρίζεται από σχετική ανελαστικότητα, επομένως η συμπεριφορά του έχει ομοιότητες με το έμβολο του τυπικού οσμωμέτρου, δηλ. αντιστέκεται στην αύξηση του όγκου και παρεμποδίζει την είσοδο νέων μορίων νερού που θα προκαλέσουν διόγκωση του κυττάρου. Εάν το εξωτερικό διάλυμα έχει υψηλότερο δυναμικό νερού από τον κυτταρικό χυμό, τότε μόρια νερού του διαλύματος θα εισέλθουν στο εσωτερικό του κυττάρου, γεγονός το οποίο ταυτόχρονα οδηγεί σε ανάπτυξη θετικής πίεσης η οποία αποτρέπει, πέρα από ένα όριο, την είσοδο των μορίων νερού. Η πίεση αυτή ονομάζεται **πίεση σπαργής** και συμβολίζεται ως **P**. Επομένως το δυναμικό πίεσης που αναφέρεται στην εξίσωση 3.2., στις υδατικές σχέσεις των φυτικών κυττάρων προέρχεται από την πίεση σπαργής. Εάν ένα φυτικό κύτταρο τοποθετηθεί μέσα σε καθαρό νερό, τότε θα αποκτήσει **πλήρη σπαργή** (εικόνες 3.6.B και 3.7.A). Στις συνθήκες αυτές η πίεση σπαργής και άρα και το δυναμικό πίεσης αποκτούν τη μέγιστη τιμή τους, ίση με αυτήν της οσμωτικής πίεσης του κυτταρικού χυμού ή ίση και αντίθετου προσήμου με αυτή του οσμωτικού δυναμικού του κυτταρικού χυμού (εικόνα 3.6). Το κύτταρο συμπεριφέρεται στη περίπτωση αυτή ως το τυπικό οσμώμετρο με το οποίο μετράται η οσμωτική πίεση του κυτταρικού χυμού. Υπό φυσιολογικές συνθήκες όλα τα φυτικά κύτταρα διαθέτουν πίεση σπαργής, η

ύπαρξη της οποίας συμβάλλει στη διατήρηση της μορφής των φυτικών οργάνων και στη στήριξή τους.

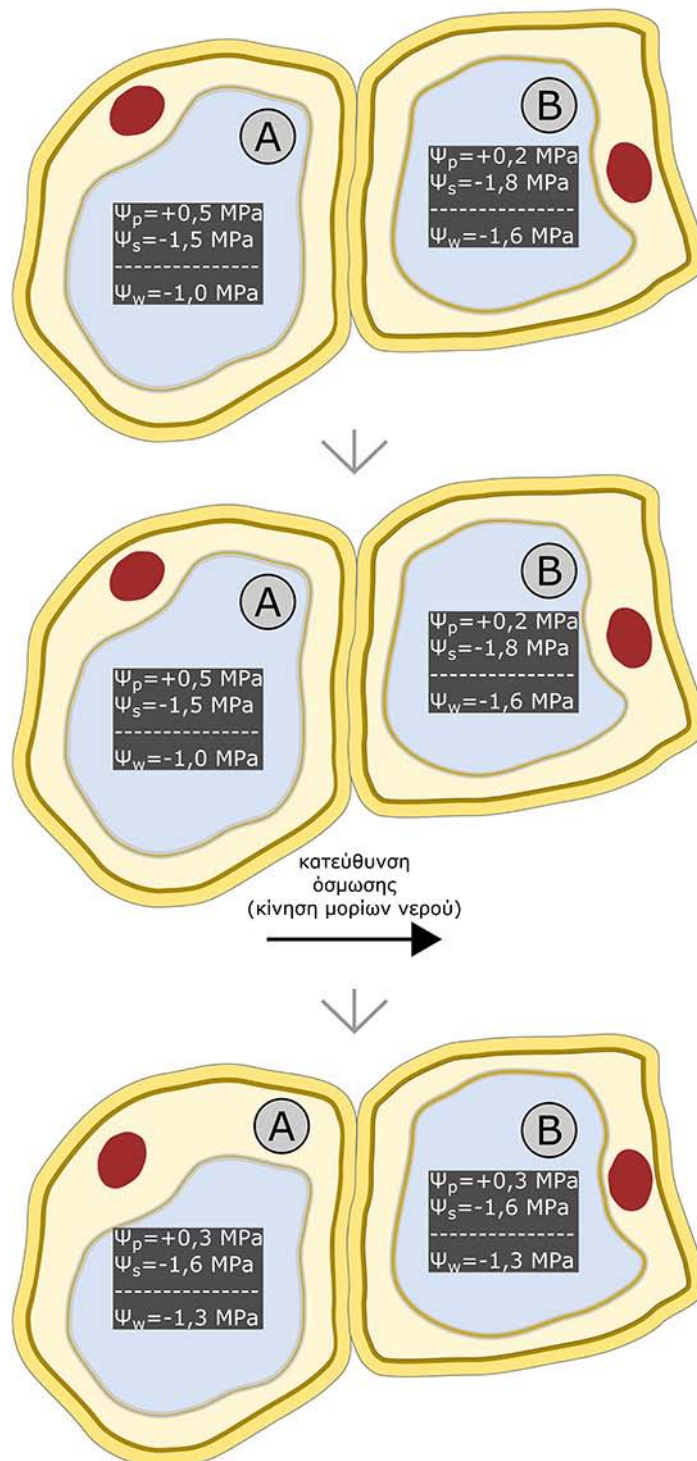


Εικόνα 3.6. Δύο αντιπροσωπευτικές (αλλά και ακραίες) καταστάσεις των υδατικών σχέσεων ενός φυτικού κυττάρου. Ένα κύτταρο με δεδομένο Ψ_w (A) βυθίζεται είτε σε καθαρό νερό (B), είτε σε ένα διάλυμα με πολύ μικρότερο δυναμικό νερού (Γ). Το νερό κινείται αυθόρμητα από περιοχές με υψηλό δυναμικό προς περιοχές με χαμηλότερο δυναμικό. Όταν το κύτταρο βυθιστεί σε καθαρό νερό παρατηρείται είσοδος νερού και μέγιστη αύξηση του δυναμικού πίεσης (πλήρης σπαργή). Στο σημείο ισορροπίας το κύτταρο (όταν δηλ. δεν παρατηρείται πλέον μετακίνηση νερού) θα έχει αποκτήσει το δυναμικό του καθαρού νερού που είναι ίσο με μηδέν. Εάν το κύτταρο βυθιστεί σε ένα διάλυμα με χαμηλότερο δυναμικό (Γ) θα χάσει σταδιακά νερό και θα παρατηρηθεί σταδιακή απώλεια των θετικών τιμών του δυναμικού πίεσης. Εάν το εξωτερικό διάλυμα έχει πολύ χαμηλές τιμές Ψ_w , όπως στην εικόνα, θα παρατηρηθεί συρρίκνωση του πρωτοπλάστη και πλασμόλυση. Στο σημείο ισορροπίας το κύτταρο θα αποκτήσει δυναμικό νερού ίσο με το οσμωτικό δυναμικό του (διότι δεν εφαρμόζεται πλέον πίεση), και ίσο με το οσμωτικό δυναμικό του εξωτερικού διαλύματος. Στο κάτω μέρος της εικόνας εμφανίζονται οι μεταβολές στις αντίστοιχες παραμέτρους για τις καταστάσεις A, B και Γ.



Εικόνα 3.7. Επιδερμικά κύτταρα φυλλιδίων κρεμμυδιού (ποικιλίας η οποία διαθέτει κόκκινα φυλλίδια) σε κατάσταση πλήρους σπαργής **(Α)** και πλασμόλυσης **(Β)**. Τα κύτταρα έχουν τοποθετηθεί είτε σε καθαρό νερό **(Α)**, είτε σε διάλυμα σακχάρου πολύ χαμηλού δυναμικού νερού **(Β)**. Τα επιδερμικά κύτταρα που συσσωρεύουν χρωστικές (ανθοκυανίνες) μέσα στα χυμοτόπιά τους (όπως αυτά του κρεμμυδιού ή των πετάλων ανθέων) αποτελούν ένα ιδανικό σύστημα παρατήρησης των υδατικών σχέσεων των κυττάρων. Φαίνεται καθαρά η παθητική αύξηση της συγκέντρωσης των ανθοκυανινών στα πλασμολυμένα κύτταρα (το χυμοτόπιο εμφανίζει έντονο χρώμα λόγω πύκνωσης του χυμού του).

Εάν το εξωτερικό διάλυμα έχει χαμηλότερο δυναμικό νερού από τον κυτταρικό χυμό, τότε μόρια νερού από το εσωτερικό του κυττάρου μετακινούνται προς το εξωτερικό διάλυμα και ο πρωτοπλάστης σταδιακά αφυδατώνεται. Η υπάρχουσα πίεση σπαργής στο εσωτερικό του κυττάρου μειώνεται και αυτή σταδιακά και πέραν ενός ορίου μηδενίζεται. Εάν η τιμή του δυναμικού του νερού του εξωτερικού διαλύματος είναι πολύ χαμηλή η αφυδάτωση του πρωτοπλάστη συνεχίζεται και καθώς αυτός συρρικνώνεται η κυτταρική μεμβράνη αποκολλάται από το κυτταρικό τοίχωμα (εικόνες 3.6.Γ και 3.7.Β). Το φαινόμενο αυτό ονομάζεται **πλασμόλυση**.



Εικόνα 3.8. Το νερό μετακινείται από κύτταρα τα οποία διαθέτουν υψηλό δυναμικό (A) προς κύτταρα με χαμηλότερο δυναμικό (B), μέχρι να αποκατασταθεί ισορροπία (κάτω μέρος της εικόνας).

Η πλήρης σπαργή και η πλασμόλυση αποτελούν ακραίες καταστάσεις των υδατικών σχέσεων των φυτικών κυττάρων. Συνήθως τα κύτταρα χαρακτηρίζονται από σπαργή η οποία παίρνει τιμές πίεσης χαμηλότερης εκείνης της πλήρους σπαργής. Η μετακίνηση νερού από κύτταρο σε κύτταρο

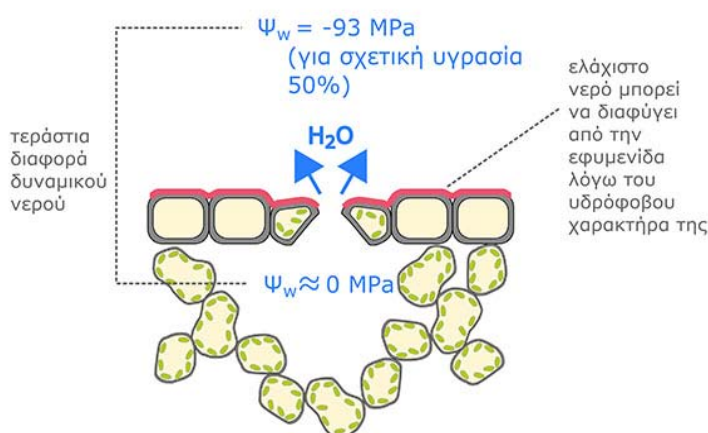
καθορίζεται από τη διαφορά δυναμικού του νερού. Το νερό μετακινείται από κύτταρα τα οποία διαθέτουν υψηλό δυναμικό προς κύτταρα τα οποία διαθέτουν χαμηλότερο δυναμικό νερού (εικόνα 3.8). Η ρίζα επίσης μπορεί να αντλήσει νερό από το εδαφικό διάλυμα, εφόσον το δυναμικό του νερού εδαφικού διαλύματος έχει τιμή υψηλότερη εκείνης των επιδερμικών κυττάρων ή των ριζικών τριχιδίων (βλ. 4.2).

Σύμφωνα με τα παραπάνω το δυναμικό του νερού αποτελεί μια παράμετρο μέσω της οποίας μπορεί να ερμηνευτεί η κίνηση του νερού τόσο για μικρές, όσο και για μεγάλες αποστάσεις. Αποτελεί επίσης ένα μέτρο διάγνωσης της υδατικής καταπόνησης των φυτικών ιστών και οργάνων. Για κάθε φυτικό είδος υπάρχει μια κρίσιμη τιμή δυναμικού του νερού, κάτω από την οποία παρεμποδίζεται η διεξαγωγή των ζωτικών λειτουργιών του.

DRAFT

3.3. Ρυθμιζόμενες και μη ρυθμιζόμενες αντιστάσεις περιορίζουν τις απώλειες νερού

Η συνεχής απώλεια νερού από τα στόματα οφείλεται στις διαφορές της Σχετικής Υγρασίας (ΣΥ) μεταξύ του εσωτερικού του φύλλου και της ελεύθερης ατμόσφαιρας. Ως σχετική υγρασία ορίζεται το τρέχον περιεχόμενο σε υδρατμούς (ως πίεση των υδρατμών) μιας δεδομένης μάζας αέρα, σε σχέση με αυτό που θα περιείχε αν ήταν κορεσμένη σε υδρατμούς ($C_{wv}/C_{w(sat)}$). Το πηλίκο αυτό εκφράζεται ως ποσοστό %. Το δυναμικό του νερού της ατμόσφαιρας ($\Psi_{w,at}$) είναι συνάρτηση της ΣΥ και υπολογίζεται από μαθηματικούς τύπους. Η διαφορά στη ΣΥ μεταξύ του εσωτερικού του φύλλου και της ατμόσφαιρας που το περιβάλλει (και επομένως και η διαφορά μεταξύ των δυναμικών του νερού, $\Delta\Psi_w$), είναι πολύ υψηλή. Η ατμόσφαιρα στον υποστοματικό θάλαμο και στους μεσοκυττάριους χώρους είναι κορεσμένη σε υδρατμούς ($\Sigma \approx 100\%$, $\Psi_w \approx 0$, βλ. επίσης **εικόνα 3.9**) λόγω της συνεχούς εξάτμισης νερού από την επιφάνεια των κυττάρων του μεσοφύλλου, ενώ η ΣΥ της ατμόσφαιρας κυμαίνεται συνήθως μεταξύ 50-90% (τιμές οι οποίες συνεπάγονται Ψ_w από -93.5 έως -6.9 MPa αντίστοιχα). Η διαφορά αυτή αντιπροσωπεύει μια πολύ υψηλή διαφορά δυναμικού του νερού ($\Delta\Psi_w$) που τελικά αποτελεί την κινητήρια δύναμη για έξοδο των υδρατμών από τα στόματα (**εικόνα 3.9**).



Εικόνα 3.9. Ένα στόμα, ο υποστοματικός θάλαμος και τμήμα του μεσόφυλλου σε εγκάρσια τομή. Η τεράστια διαφορά δυναμικού του νερού μεταξύ ατμόσφαιρας και εσωτερικού του φύλλου αποτελεί την κινητήρια δύναμη για την εξάτμιση του νερού από τα φύλλα μέσω των στομάτων.

Η ταχύτητα ροής των υδρατμών μέσω της διαπνοής (J_{wv}) δεν εξαρτάται μόνο από τη διαφορά δυναμικού του νερού ($\Delta\Psi_w$), αλλά και από τις αντιστάσεις που παρεμβάλλονται στην έξοδο του νερού από τα φύλλα.

$$J_{wv} = \Delta\Psi_w / \Sigma R \quad (3.3)$$

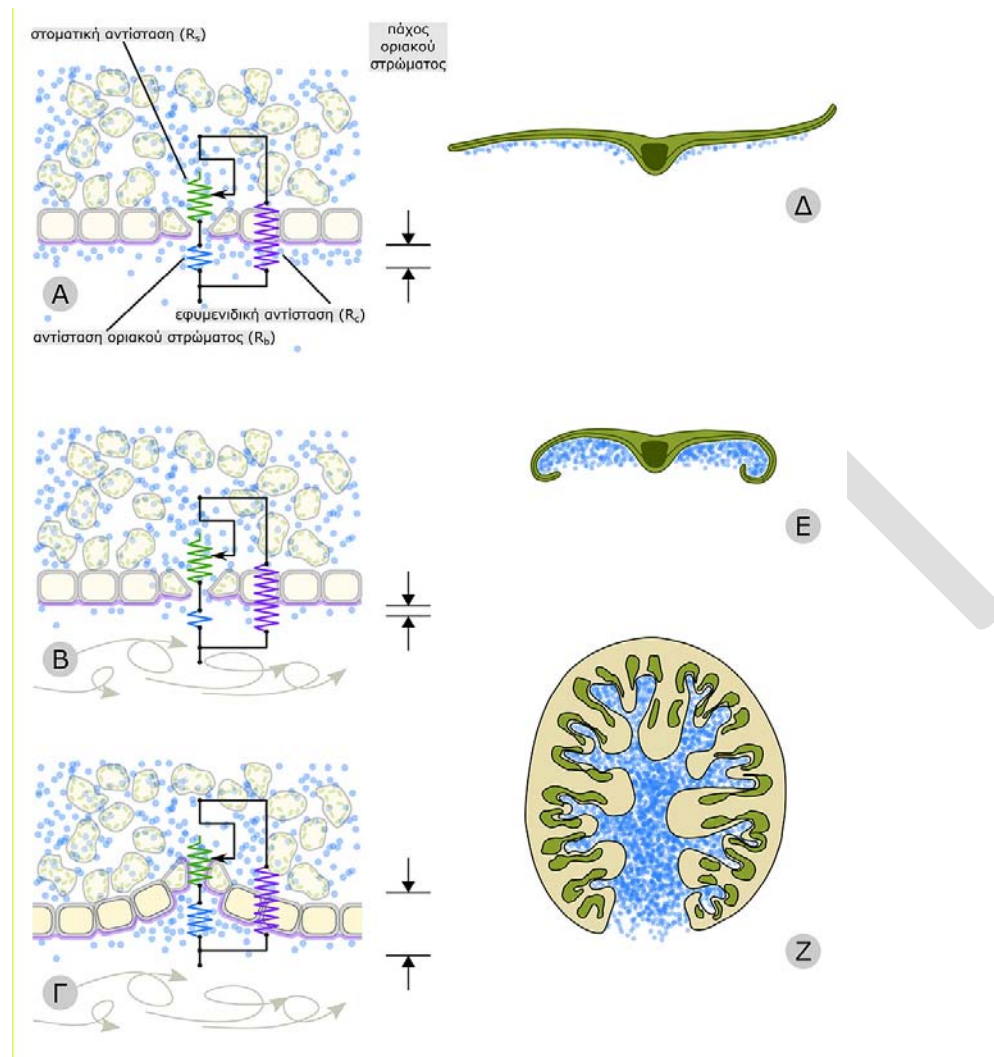
Δεδομένου ότι η παράμετρος $\Delta\Psi_w$ αποτελεί τη κινητήρια δύναμη για την έξοδο του νερού από τα στόματα και η τιμή της δεν επιδέχεται ρυθμίσεις από την πλευρά του φυτού, η αύξηση στην τιμή των αντιστάσεων αποτελεί τη μοναδική δυνατότητα ελάττωσης της ταχύτητας ροής (J_{wv}), δηλ. περιορισμού των διαπνευστικών απωλειών. Τα φύλλα καλύπτονται από την εφυμενίδα, ένα υδρόφοβο στρώμα λιπαρών συστατικών, και ως εκ τούτου η αντίστασή της (R_c) είναι πολύ μεγάλη, με συνέπεια η ροή υδρατμών δια μέσου της εφυμενίδας (εφυμενιδική διαπνοή) να είναι ελάχιστη. Η εφυμενιδική διαπνοή επηρεάζει τη συνολική διαπνοή μόνον όταν τα στόματα παραμένουν κλειστά. Επομένως ως μόνη διέξοδος διαφυγής των υδρατμών απομένουν οι στοματικοί πόροι. Το άνοιγμα ωστόσο των στοματικών πόρων μπορεί να ρυθμιστεί από το ίδιο το φυτό. Εάν ο πόρος είναι ανοικτός η ταχύτητα ροής των υδρατμών παίρνει τη μέγιστη τιμή, ενώ αν είναι κλειστός παίρνει την ελάχιστη. Επομένως η αντίσταση των στομάτων (R_s) αποτελεί τη μοναδική παράμετρο που επιδέχεται ενεργό και βραχυπρόθεσμη ρύθμιση, μέσω των αυξομειώσεων του εύρους του στοματικού ανοίγματος από το ίδιο το φυτό. Στο άθροισμα των αντιστάσεων (ΣR) θα πρέπει να προστεθεί και η αντίσταση του οριακού στρώματος (R_b). Η εξάτμιση υδρατμών από μία επιφάνεια που είναι κορεσμένη σε υδρατμούς

προς μία ατμόσφαιρα που έχει δεδομένη ΣΥ οφείλεται σε φαινόμενα διάχυσης. Απουσία ρευμάτων αέρα δημιουργείται πάνω από την επιφάνεια αυτή ένα στρώμα υδρατμών κλιμακούμενης συγκέντρωσης (οριακό στρώμα), το οποίο παρεμβάλλει αντίσταση στη περαιτέρω διάχυση των υδρατμών (εικόνα 3.10). Η αντίσταση του οριακού στρώματος εξαρτάται από το πάχος του (l), το οποίο με τη σειρά του εξαρτάται από τη ταχύτητα του ανέμου και από τις διαστάσεις του φύλλου. Ο άνεμος αυξάνει την ταχύτητα ροής των υδρατμών μέσω της διαπνοής επειδή ελαττώνει το πάχος του οριακού στρώματος, ενώ για δεδομένη ταχύτητα ανέμου ένα επίπεδο και πλατύ φύλλο (π.χ. φύλλο μουριάς) παρουσιάζει υψηλότερη R_b έναντι ενός στενού κυλινδρικού φύλλου (π.χ. βελόνα κωνοφόρου). Επομένως η αντίσταση του οριακού στρώματος αποτελεί μια ευμετάβλητη παράμετρο που εξαρτάται κυρίως από την ταχύτητα του ανέμου. Το πάχος του οριακού στρώματος καθορίζει και την ταχύτητα διάχυσης και συνεπώς είναι ένας άλλος τρόπος ρύθμισης των απωλειών. Ορισμένες κατάλληλες ανατομικές τροποποιήσεις των φύλλων ευνοούν τη διατήρηση οριακού στρώματος σημαντικού πάχους ανεξάρτητα από την παρουσία ανέμου στο περιβάλλον. Παραδείγματα αποτελούν η τοποθέτηση των στομάτων σε κρύπτες, η ύπαρξη βυθισμένων στομάτων, η ύπαρξη πυκνού στρώματος τριχών, αλλά και η συστροφή των φύλλων (εικόνα 3.10).

Εφυμενιδική διαπνοή: Η εξάτμιση υδρατμών μέσω της εφυμενίδας.

Αντίσταση στομάτων (R_s): Η αντίσταση που παρεμβάλλουν τα στόματα στην εξάτμιση των υδρατμών και εξαρτάται από το μέγεθος του πόρου.

Αντίσταση οριακού στρώματος (R_b): Η αντίσταση που παρεμβάλλει το στρώμα υδρατμών κλιμακούμενης συγκέντρωσης που δημιουργείται πάνω από την επιφάνεια ενός φύλλου.



Εικόνα 3.10. Οι αντιστάσεις που παρεμβάλλονται στη διαπνοή. Η αντίσταση των στομάτων (πράσινο χρώμα) είναι η μόνη που ρυθμίζεται από το ίδιο το φυτό. Η αντίσταση της εφυμενίδας (μωβ χρώμα) είναι πολύ μεγάλη και συνδέεται εν παραλλήλω με τις υπόλοιπες αντιστάσεις. Η αντίσταση του οριακού στρώματος (μπλε χρώμα) εξαρτάται από την ταχύτητα ανέμου και τη μορφολογία των στομάτων. Στα **A**, **B** και **Γ** δίδεται το πάχος και η αντίσταση του οριακού στρώματος σε συνθήκες άπνοιας (**A**), ύπαρξης ανέμου (**B**) ή βυθισμένου στόματος (**Γ**). Στη περίπτωση **B** ο άνεμος απομακρύνει τους υδρατμούς, οπότε μειώνεται το πάχος του οριακού στρώματος. Στη περίπτωση **Γ** (βυθισμένο στόμα), το οριακό στρώμα παρουσιάζει σημαντικό πάχος, ανεξάρτητα εάν επικρατεί ισχυρός άνεμος. **Δ**. Διαγραμματική απεικόνιση του οριακού στρώματος στην αποαζονική επιφάνεια ενός υποστοματικού φύλλου. **Ε**. Σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης το φύλλο συστρέφεται δημιουργώντας ένα χώρο εντός του οποίου εγκλωβίζονται οι υδρατμοί. Με τον τρόπο αυτό αυξάνεται το πάχος και άρα και η αντίσταση του οριακού στρώματος και περιορίζονται οι διαπνευστικές απώλειες. **Ζ**. Σε ορισμένα φύλλα ξηρόφυτων, όπως αυτό της *Amorpha venaria* η συστροφή είναι μόνιμη.

Οι αντιστάσεις R_b και R_s συνδέονται μεταξύ τους εν σειρά και επομένως η συνολική αντίσταση (ΣR) είναι το άθροισμα των δύο επί μέρους αντιστάσεων (εικόνα 3.10). Σε συνθήκες ακόμη και χαμηλής ταχύτητας ανέμου η αντίσταση των στομάτων είναι κατά πολύ μεγαλύτερη της αντίστασης του οριακού στρώματος.

Από τα παραπάνω συνάγεται το συμπέρασμα ότι το εύρος του στοματικού πόρου αποτελεί τον καθοριστικό παράγοντα ρύθμισης των απωλειών νερού από τα φύλλα.

Η διάμετρος του πόρου εξαρτάται από τη μορφή των καταφρακτικών κυττάρων η οποία διαμορφώνεται από τις ιδιότητες του κυτταρικού τοιχώματος και από την πίεση σπαργής που αποκτούν έναντι αυτής των παρακαταφρακτικών κυττάρων. Τα χαρακτηριστικά των καταφρακτικών που τους επιτρέπουν ενεργό ρύθμιση της διαμέτρου του πόρου του στοματίου είναι τα εξής:

α. Τα καταφρακτικά κύτταρα διαθέτουν την ικανότητα αντιστρεπτής αυξομείωσης της πίεσης σπαργής τους που έχει ως αποτέλεσμα την αυξομείωση των διαστάσεών τους. Η αύξηση της σπαργής (σε επίπεδα υψηλότερα έναντι της σπαργής των γειτονικών επιδερμικών κυττάρων) συνοδεύεται και από είσοδο νερού και επομένως αύξηση του όγκου τους. Σε ορισμένες περιπτώσεις παρατηρείται ακόμη και διπλασιασμός του όγκου ενός καταφρακτικού κυττάρου.

β. Οι διαστάσεις και η μορφή που θα πάρει ένα καταφρακτικό κύτταρο σε συνθήκες χαμηλής και υψηλής πίεσης σπαργής εξαρτώνται από τις ιδιότητες του κυτταρικού τοιχώματος. Στα νεφροειδούς τύπου στόματα, τα κυτταρικά τοιχώματα των καταφρακτικών κυττάρων χαρακτηρίζονται από ακτινωτή διάταξη των μικροϊνιδίων της κυτταρίνης, αλλά και από ανομοιόμορφη πάχυνση. Στη περιοχή του πόρου τα κυτταρικά τοιχώματα εμφανίζονται παχύτερα και παρατηρείται συνωστισμός μικροϊνιδίων κυτταρίνης ενώ, αντίθετα, το εξωτερικό τοίχωμα (δηλαδή προς την περιοχή των παρακαταφρακτικών κυττάρων) είναι λεπτότερο και με μικρότερη συσσώρευση ινιδίων κυτταρίνης. Τα χαρακτηριστικά αυτά καθιστούν τα κύτταρα εύκαμπτα στην εξωτερική τους πλευρά και δύσκαμπτα στην περιοχή του πόρου (εικόνα 3.11). Όταν η πίεση σπαργής αυξάνεται το εύκαμπτο εξωτερικό τοίχωμα διογκώνεται περισσότερο από το εσωτερικό παρασύροντας το δεύτερο προς την πλευρά του. Ως συνέπεια, η διάμετρος του πόρου αυξάνεται. Αντίθετα, όταν η πίεση σπαργής ελαττώνεται τα καταφρακτικά κύτταρα αποκτούν πιο ευθύγραμμο (επίμηκες) σχήμα, πλησιάζουν μεταξύ τους, και η διάμετρος του πόρου μειώνεται. Στα αλτηροειδούς τύπου στόματα ο πόρος έχει τη μορφή σχισμής της οποίας το πλάτος αυξάνεται με τη διόγκωση των σφαιρικών άκρων των καταφρακτικών κυττάρων και την αμοιβαία τους απομάκρυνση.

Σύμφωνα με τα παραπάνω το άνοιγμα και κλείσιμο των στομάτων μπορεί να ρυθμιστεί μέσω αυξομειώσεων της πίεσης σπαργής των καταφρακτικών κυττάρων. Η πίεση σπαργής ρυθμίζεται έμμεσα, μέσω μεταβολών στη συγκέντρωση των **οσμωτικά ενεργών ουσιών** των καταφρακτικών κυττάρων.

Τι είναι οι οσμωτικά ενεργές ουσίες;

Από την εξίσωση (3.1) του οσμωτικού δυναμικού ενός διαλύματος

$$\Psi_s = -\Sigma C R T$$

προκύπτει ότι το οσμωτικό δυναμικό είναι συνάρτηση του αριθμού των μορίων και όχι της φύσης τους. Κατά συνέπεια, είναι ενεργειακά προτιμότερο για ένα κύτταρο που πρέπει να αυξήσει το δυναμικό αυτό να συνθέτει μικρομοριακές και όχι πολυδάπανες μεγαλομοριακές ουσίες.

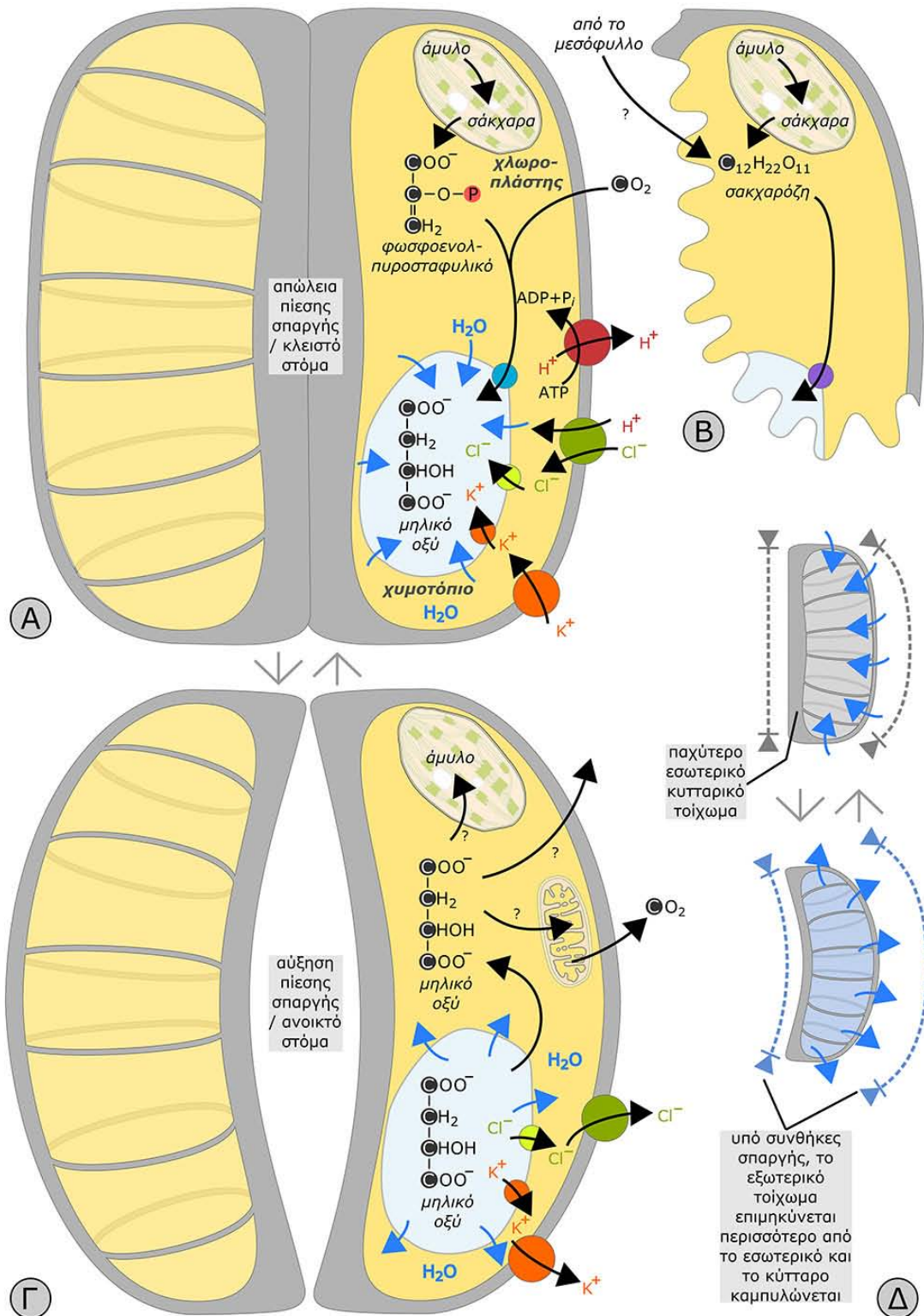
Για παράδειγμα, για να επιτευχθεί μία μοριακή συγκέντρωση 1 M απαιτούνται 300.000 g μιας πρωτεΐνης με MB 300.000 Da, αλλά μόλις 320 g ενός σακχάρου με MB 320 Da. Τα κύτταρα προκειμένου να ρυθμίσουν το οσμωτικό τους δυναμικό συνθέτουν τέτοιου είδους ενώσεις με σχετικά χαμηλό MB, όπως ορισμένα αμινοξέα ή σάκχαρα, που ονομάζονται οσμωτικά ενεργές ουσίες. Στις ουσίες αυτές συγκαταλέγονται και τα ανόργανα ιόντα. Απαραίτητη προϋπόθεση για να παίξουν το ρυθμιστικό τους ρόλο οι ουσίες αυτές είναι να είναι συμβατές με το μεταβολισμό, δηλ. να μην επιφέρουν διαταραχές στη λειτουργία του κυττάρου. Επομένως ένα κύτταρο μπορεί να ρυθμίσει κατάλληλα το οσμωτικό του δυναμικό μέσω της σύνθεσης των ουσιών αυτών και κατ'επέκταση και το δυναμικό του νερού του. Η διαδικασία αυτή ονομάζεται **οσμωρρύθμιση**. Σε συνθήκες ξηρασίας το δυναμικό νερού του εδάφους μειώνεται. Ωστόσο, μέσω της οσμωρρύθμισης τα κύτταρα της ρίζας μπορεί να μειώσουν το δυναμικό του νερού τους σε επίπεδα χαμηλότερα από αυτά του εδάφους, ώστε να μπορεί η ρίζα να συνεχίσει απρόσκοπτα την άντληση νερού.

Οσμωτικά ενεργές ουσίες: Ανόργανες ή οργανικές ουσίες χαμηλού MB που συνθέτουν τα κύτταρα ώστε να τροποποιήσουν το οσμωτικό τους δυναμικό.

Οσμωρρύθμιση: Η ρύθμιση του οσμωτικού δυναμικού μέσω της σύνθεσης οσμωτικά ενεργών ουσιών.

Το άνοιγμα των στομάτων οφείλεται σε ταχεία και έντονη αύξηση (περίπου $\times 4$) της συγκέντρωσης οσμωτικά ενεργών ουσιών στα καταφρακτικά κύτταρα. Έτσι προκαλείται ελάττωση του οσμωτικού δυναμικού και συνεπώς και του δυναμικού του νερού των κυττάρων αυτών. Ως συνέπεια αναπτύσσεται διαφορά δυναμικού ($\Delta\Psi$) μεταξύ των καταφρακτικών και των παρακαταφρακτικών κυττάρων, η οποία εξισορροπείται με τη μεταφορά νερού από τα δεύτερα στα πρώτα. Η είσοδος όμως μορίων νερού στα καταφρακτικά κύτταρα έχει ως αποτέλεσμα την αντίστοιχη αύξηση της πίεσης σπαργής.

Στη μείωση του οσμωτικού δυναμικού μπορεί να εμπλέκονται περισσότερες της μιας οσμωτικά ενεργές ουσίες. Η φύση των επί μέρους ουσιών που συσσωρεύονται εξαρτάται από το είδος του φυτού, τις συνθήκες που επικρατούν στο περιβάλλον και την ώρα της ημέρας. Σημείο κλειδί για την έναρξη της διαδικασίας αποτελεί η ενεργοποίηση μιας μεμβρανικής πρωτεΐνης (αντλίας, περισσότερες λεπτομέρειες στο...) η οποία μεταφέρει πρωτόνια εκτός των καταφρακτικών κυττάρων με κατανάλωση μεταβολικής ενέργειας, δηλ. ATP (H^+ -ATPάση). Η ενεργός μεταφορά H^+ επιτρέπει την παθητική είσοδο ιόντων K^+ στα καταφρακτικά από τα γειτονικά παρακαταφρακτικά ή κοινά επιδερμικά κύτταρα (εικόνα 3.11). Η συγκέντρωση των ιόντων καλίου κάτω από τις συνθήκες αυτές σημειώνει εντυπωσιακή άνοδο (περίπου $\times 10$). Η εξισορρόπηση των θετικών φορτίων επιτυγχάνεται είτε με την παράλληλη είσοδο ανιόντων Cl^- στα καταφρακτικά από τα γειτονικά επιδερμικά κύτταρα, είτε με τη σύνθεση ανιόντων μηλικού οξέος. Τα ανιόντα αυτά συμβάλλουν σε περαιτέρω πτώση του οσμωτικού δυναμικού των καταφρακτικών κυττάρων. Η απουσία πλασμοδεσμών (ένα ακόμη ιδιόμορφο χαρακτηριστικό των καταφρακτικών κυττάρων) δεν επιτρέπει παθητική εξισορρόπηση των συγκεντρώσεων μέσω διάχυσης, επομένως η κίνηση ιόντων προς και από τα καταφρακτικά είναι πλήρως ελεγχόμενη και γίνεται μόνο μέσω ορισμένων διόδων (κανάλια και αντλίες μεταφοράς). Στα περισσότερα φυτικά είδη παρατηρείται μια χρονική διαδοχή μεταξύ της συσσώρευσης ιόντων K^+ (άνοιγμα των στομάτων και διατήρηση της σπαργής τους μέχρι το μεσημέρι) και συσσώρευσης σακχαρόζης (από το μεσημέρι και έως το τέλος της ημέρας) στο χυμοτόπιο (εικόνα 3.11.B). Θα πρέπει να σημειωθεί στο σημείο αυτό ότι η σύνθεση των οργανικών ουσιών (είτε μηλικού είτε σακχαρόζης) πραγματοποιείται κυρίως μέσω της διάσπασης των αποθεμάτων αμύλου. Επομένως δημιουργούνται οσμωτικά ενεργά μόρια από τη διάσπαση ενός μεγαλομορίου, μη οσμωτικά ενεργού. Στην περίπτωση του μηλικού, το άμυλο διασπάται ως το επίπεδο του πυροσταφυλικού το οποίο στη συνέχεια καρβοξυλιώνεται σε μια αντίδραση όμοια με αυτήν της C_4 οδού που καταλύει η καρβοξυλάση του φωσφοενολπυροσταφυλικού οξέος.



Εικόνα 3.11. Ο βιοχημικός μηχανισμός ο οποίος ευθύνεται για το άνοιγμα (A και B) και κλείσιμο (Γ) των στομάτων. Λεπτομέρειες στο κείμενο. Δ. Μορφολογικές μεταβολές κατά το άνοιγμα και κλείσιμο των στομάτων νεφροειδούς τύπου. Οι διακεκομμένες γραμμές αναπαριστούν το μήκος του εσωτερικού και εξωτερικού τοιχώματος καθώς και τις μεταβολές τους μεταξύ ανοίγματος και κλείσιματος των στομάτων. Αξιοσημείωτη είναι η ισχυρότερη πάχυνση των τοιχωμάτων των καταφρακτικών κυττάρων που προσανατολίζονται προς την πλευρά του στοματικού πόρου.

Σύμφωνα με τα παραπάνω, το άνοιγμα των στομάτων οφείλεται στην σημαντική αύξηση της συγκέντρωσης οσμωτικά ενεργών ουσιών, οι οποίες είτε εισέρχονται από τα γειτονικά

παρακαταφρακτικά κύτταρα, είτε προκύπτουν από τη διάσπαση ανενεργών οσμωτικά μεγαλομορίων (αμύλου) που έχουν αποταμιευτεί στα καταφρακτικά κύτταρα.

Εφαρμογή 3.1

Η σημασία της διαπνοής στα θερμοκήπια

Ο σωστός εξαερισμός των θερμοκηπίων παίζει σημαντικό ρόλο στην παραγωγικότητα και την καλή υγεία των καλλιεργούμενων φυτών. Εάν η σχετική υγρασία της ατμόσφαιρας είναι πολύ υψηλή λόγω κακού εξαερισμού η ταχύτητα διαπνοής των φυτών πέφτει σε χαμηλά επίπεδα. Αυτό μπορεί να έχει τις εξής συνέπειες:

1. Τα φυτά κινδυνεύουν από θερμοπληξία όταν η θερμοκρασία είναι υψηλή, διότι τα φύλλα δεν μπορούν να ψυχθούν.
2. Το διαπνευστικό ρεύμα δεν λειτουργεί ικανοποιητικά, συνεπώς η ροή των ανόργανων θρεπτικών στοιχείων δεν ικανοποιεί τις ανάγκες θρέψης των φυτών. Στις συνθήκες αυτές ένα μέρος των αναγκών μπορεί να καλυφθεί με την ενεργοποίηση της ριζικής πίεσης (βλ...)

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Hetherington AM, Woodward FI. 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* 424: 901–908
- Chen C, Xiao Y-G, Li X, Ni M. 2012. Light-regulated stomatal aperture in Arabidopsis. *Molecular Plant* 5: 566-572.
- Araujo WL, Fernie AR, Nunes-Nesi A. 2011. Control of stomatal aperture. *Plant Signaling and Behavior* 69: 1305-1311.
- Murata Y, Mori IC, Munemasa S. 2015. Diverse stomatal signaling and the signal integration mechanism. *Annual Review of Plant Biology* 66: 369-392.
- Schlesinger WH, Jasechko S. 2014. Transpiration in the global water cycle. *Agricultural and Forest Meteorology* 189-190, 115–117.
- Caird MA, Richards JH, Donovan LA. 2007. Nighttime Stomatal Conductance and Transpiration in C3 and C4 Plants. *Plant Physiology* 143: 4–10.
- Resco de Dios V, Roy J, Ferrio JP, Alday JG, Landais D, Milcu A, Gessler A. 2015. Processes driving nocturnal transpiration and implications for estimating land evapotranspiration. *Scientific Reports* 5, Article Number 10975.
- Busch FA. 2014. Opinion: The red-light response of stomatal movement is sensed by the redox state of the photosynthetic electron transport chain. *Photosynthesis Research* 119:131–140.
- Kramer EM, Myers DR. 2013. Osmosis is not driven by water dilution. *Trends in Plant Science* 18: 195-197.